ALMA MATER STUDIORUM

UNIVERSITA' DI BOLOGNA

FACOLTA' DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Corso di laurea in Biologia Marina

STIMA DELLA DISPERSIONE DEGLI STADI PLANCTONICI (UOVA E LARVE) DELL'ALICE EUROPEA, *Engraulis encrasicolus*, MEDIANTE L'UTILIZZO DI MODELLI MATEMATICI. POSSBILI RELAZIONI CON IL RECLUTAMENTO.

Tesi di laurea in

Modelli di Valutazione e Gestione delle Risorse Alieutiche

Relatore

Chiar. mo Prof. Victor Ugo Ceccherelli

Presentata da

Ennio Russo

Correlatore

Chiar. mo Prof. Aniello Russo

III sessione

Anno Accademico 2011/2012

Indice

1.	S	COPO	DELLA TESI	3
2.	Ľ	DESCRI	ZIONE DELLA SPECIE	5
	2.1.	Car	ratteristiche generali	5
	2.2.	Bio	logia ed Ecologia	7
	2	.2.1.	Alimentazione	Э
	2	.2.2.	Riproduzione)
	2	.2.3.	Uova, larve e giovanili	7
	2.3.	Sfrı	uttamento52	1
3.	C	CARATI	TERISTICHE MORFOLOGICHE ED OCEANOGRAFICHE DEL BACINO ADRIATICO5	7
	3.1.	Mo	rfologia58	3
	3.2.	Ma	sse d'acqua e circolazione adriatica generale60)
	3.3.	Ven	ti e fiumi in Adriatico64	1
4.	I	NDIVIL	DUAL BASED MODELS	3
	4.1.	Icht	thyop7:	1
5.	M	IATERI	IALI E METODI	3
	5.1.	And	lisi ANOVA)
	5.2.	And	llisi comparativa82	2
6.	R	SULT	ATI85	5
	6.1.	And	lisi ANOVA85	5
	6.2.	And	llisi comparativa	3
7.	Ľ	DISCUS	SIONE	1
	7.1.	And	llisi ANOVA114	1
	7.2.	And	llisi comparativa116	5
8.	C	CONCL	USIONI	5
9.	A	PPENI	DICE: risultati SNK Test128	3
10	. E	BIBLIO	GRAFIA145	5

1. SCOPO DELLA TESI

Largamente distribuita lungo le coste europee dell'Atlantico settentrionale e centrale, fino a sud di Bergen, in Norvegia, l'alice europea, Engraulis encrasicolus (L. 1758) non è presente nel Baltico ed è rara nel Mare del Nord. È diffusa nell'intero bacino del Mediterraneo, nel Mar Nero e nel mare di Azov, verso sud lungo la costa dell'Africa Occidentale fino al Sud Africa (Basilone et al., 2004). Si annovera nella categoria dei piccoli pelagici e si tratta dell'unica specie appartenente alla famiglia degli Engraulidae presente in Europa (G. Sinovičić & Zorica, 2006). Se, per un verso, l'enorme sfruttamento (per esempio nel 1991 le catture di alici nel Mar Adriatico hanno rappresentato il 19% del pescato di alici nel Mediterraneo) (Santojanni et al., 2003), è stato l'effetto dell'ampia diffusione e dell'ingente abbondanza di alici nei nostri mari, esso, d'altra parte, si è rivelato essere anche uno dei fattori che hanno portato a studi scientifici sempre più approfonditi, utili a mettere in evidenza tutti gli aspetti della specie in esame. Non sorprende che una delle fasi più studiate riguardi la riproduzione, fenomeno che aumenta la possibilità di reclutamento e quindi di rimpinguamento dello stock: quanto più numerosi saranno gli individui che dallo stadio larvale riusciranno a raggiungere l'età adulta e la riproduzione, tanto maggiore sarà la disponibilità annuale di alici, con le relative implicazioni economiche. Come evidenziato da Gordon, da cui deriva una delle più importanti leggi bio-economiche, siamo di fronte ad una risorsa rinnovabile, ma finita, che deve quindi essere preservata.

Nell'ambito della ricerca più moderna, si è ampiamente intensificato il ricorso all'uso di modelli matematici, attraverso i quali, simulando la realtà, si cerca di prevedere la risposta del sistema a diversi fattori naturali. Il seguente lavoro è basato proprio sull'utilizzo del modello Ichthyop che, messo a punto in tempi recenti, analizza quale sia l'influenza dei fattori fisici (temperatura, salinità, correnti ...) e biologici (crescita, mortalità ...) sulle dinamiche dell'ittioplancton (Lett *et al.*, 2008).

Attraverso tale programma sono state effettuate simulazioni di dispersione di unità (uova e larve), per il cui tramite è possibile individuare le aree di reclutamento a partire dalle aree di nursery e di riproduzione (studio forward).

Scopo della tesi è quello di tracciare il percorso effettuato dagli stadi planctonici di *Engraulis encrasicolus*, riuscendo poi a confermare, precisare o eventualmente rivedere le ipotesi di studi antecedenti, nonché ottenere importanti spunti di riflessione di natura fisica, biologica e gestionale.

2. DESCRIZIONE DELLA SPECIE

2.1. Caratteristiche generali

Infraclasse: Teleostei

Classe: Actinopterygii

Ordine: Clupeiformes

Famiglia: Engraulidae

Come Sardina philcardus, Engraulis encrasicolus è un piccolo pesce pelagico che, condividendo perciò con la sardina alcune caratteristiche ecologiche ed etologiche, viene frequentemente ad essa confrontata. L'alice, o acciuga, presenta comportamento gregario (con gruppi suddivisi per taglia ed età), compie migrazioni stagionali a scopi riproduttivi, è caratterizzata da un tasso di crescita elevato, ma da un ciclo vitale piuttosto limitato; per questo la sua maturità sessuale si concretizza in tempi piuttosto brevi (entro il primo anno di vita), per poi sfociare in un'attività riproduttiva prolungata (La Mesa *et al.*, 2009). Caratterizzata da un corpo affusolato e slanciato, con ventre arrotondato e liscio, ha il muso conico e appuntito, che supera la mascella inferiore. Gli occhi, sui quali negli adulti si deposita una membrana adiposa, sono di dimensioni considerevoli e posti in posizione apicale. Le pinne sono prive di raggi spinosi: l'unica dorsale si trova a metà del corpo; in corrispondenza della base della dorsale è posizionata, posteriormente, l'origine della pinna anale; le pinne pettorali sono sottili e allungate in posizione ventrale. La pinna dorsale e quella caudale (quest'ultima biloba) sono di colore grigio chiaro. La superficie del corpo è caratterizzata da una colorazione, tipica dei pesci pelagici, che variando dal blu-verde al grigio scuro sul dorso, diventa

argentea sul ventre. Sono presenti, inoltre, squame caduche di dimensione medio-piccola (Bombace & Lucchetti, 2011)



Fig. 1: Engraulis encrasicolus (L. 1758) (Artüz, 1999).

La specie può raggiungere la lunghezza massima di 20 centimetri, che corrispodono ad una crescita avvenuta in circa 6 anni di vita (Morello & Arneri, 2009). La lunghezza media, comunque, attualmente varia dai 7 ai 15 cm (Panfili, 2012).

2.2. Biologia ed Ecologia

Essendo un piccolo pesce pelagico, l'alice europea, *Engraulis encrasicolus*, rappresenta un elemento essenziale dal punto di vista ecologico, svolgendo un ruolo fondamentale nella catena trofica: integrando l'energia dai livelli trofici inferiori (infatti si nutre di zooplancton), la trasmette ai livelli superiori (Panfili, 2012), in quanto è una tipica preda di pesci di maggiori dimensioni, come *Scomber scombrus*, *Thynnus thynnus*, *Thynnus alalunga* e *Meluccius merluccius* (Bacha & Amara, 2009). Tra l'altro i predatori di piccoli pesci pelagici sono specie di importante valore commerciale; di conseguenza, un decadimento nello stock di alici ha ripercussioni negative sia dal punto di vista ecologico che da quello economico (Bacha & Amara, 2009). Venendo predata dalle specie sopra citate, è ormai ben noto che l'alice ricorre ad un'alternanza migratoria giorno-notte, che utilizza come meccanismo antipredatorio: durante le ore diurne, le alici sostano in profondità raccolte in gruppi numerosi, mentre nelle ore crepuscolari risalgono in superficie, dove permangono, distanziate e in ordine sparso, per l'intera durata della notte.



Fig. 2: migrazioni giornaliere delle alici

Il passaggio al di sopra del termoclino, inoltre, potrebbe determinare un effetto pompa per l'azoto, che viene escreto dalle alici in superficie (Palomera *et al.*, 2007), facendo assumere a questa specie un ruolo ecologico ancora più importante. La migrazione giornaliera delle alici viene accompagnata, come già accennato, anche da variazioni nella compattezza del banco: durante le ore del giorno le alici formano gruppi densi e numerosi per cercare di sfuggire agli attacchi dei predatori, molto più probabili rispetto alle ore notturne, durante le quali il banco risulta essere sparpagliato in profondità. Pertanto, di giorno, la densità diviene tanto elevata, che una moltitudine di pesci riesce a simularne uno solo, impostando quindi un sofisticato sistema di sicurezza: si acuisce la sensorialità individuale, che consente una migliore individuazione dei pericoli, fino ad ottenere uno stato di allerta pressoché permanente. Inoltre il banco riesce, in presenza di predatori, a disorientarli, grazie ad un movimento sincrono e a repentini cambi di direzione dei singoli componenti. La formazione di gruppi così numerosi, però, può al contempo rappresentare un pericolo, visto che grossi predatori potranno catturarne porzioni non indifferenti (Diego Borme, appunti non pubblicati).

2.2.1. Alimentazione

Molti autori, tra cui Regner (1985) concordano nel ritenere l'alice europea una specie che si nutre esclusivamente di zooplancton, in quanto nei contenuti stomacali e intestinali di alici allo stadio adulto e larvale, sono stati riscontrati esemplari riconducibili a diversi taxa zooplanctonici e di diverse dimensioni. In particolare, Baca & Amara (2009), analizzando individui di Engraulis encrasicolus lungo le coste dell'Algeria, hanno constatato la presenza di 46 taxa-preda, con una misura variabile dai 0,57 mm (Euterpina acutifronts) ai 6,8 mm (larve di pesci). Come concordano altri autori (Plounevez & Champalabert, 2000; Tudela & Palomera, 1997; Palomera et al., 2007), i copepodi risultano essere la preda preferita dalle alici, rappresentando l'87% del numero di prede e venendo trovati nel 98% dei campioni. Si deve sottolineare, però, che la presenza di tali organismi non solo differisce tra le aree (in seguito alla variabilità spazio-temporale dei sistemi naturali e della stessa componente zooplanctonica), ma si diversifica anche a seconda della taglia del predatore: ciò è dimostrato dal fatto che, mentre sono stati ritrovati copepodi di piccola e media taglia negli esemplari più giovani, al contrario, gli individui adulti massimizzano l'energia netta in entrata attraverso la predazione di piccoli crostacei (decapodi e anfipodi), avvalorando così la teoria del nutrimento ottimale di Schoener (1971). Tuttavia è improbabile, e in effetti lo è, una selettività così elevata nei confronti delle prede, soprattutto da parte di specie riconducibili ad una strategia riproduttiva di tipo R (come ad esempio Engraulis encrasicolus); quindi, con ogni probabilità, è dunque vero che gli individui adulti prediligono lo zooplancton di taglia maggiore, ma non per questo disdegnano prede più piccole (Panfili, comunicazione personale). Su questa stessa corrente di pensiero si collocano anche Raab et al. (2011), secondo i quali, riportando per l'alice del Mare del Nord e del Mar Baltico un' attività predatoria nei confronti di larve di malacostraci e copepodi (Acartia spp., Temora spp., parapseudocalanus ed altri copepodi), l'acciuga non è specializzata su prede di uguale taglia e specie. La taglia delle prede era principalmente extra large o piccola, ma ciò

non implica uno scarto attivo nei confronti della componente di taglia media. Nell'Adriatico settentrionale (estuario del Po e Golfo di Trieste) uno dei cladoceri più importanti nella dieta delle alici è risultato essere Penilia avirostris, tanto che lo stesso Štirn (1969) sottolinea l'importanza della catena trofica Nitzschia-Penilia-Engraulis (Morello & Arneri, 2009); tuttavia una relazione così stretta tra l'alice europea e il cladocero in esame viene screditata da Borme et al. (2009), i quali inoltre mettono in evidenza una selezione positiva nei confronti di Oncaea spp., Euterpina acutifrons e Microsetella rosea. Nel Mar Nero e nel Mare di Azov, però, è stata registrata attività predatoria anche nei confronti della componente fitoplanctonica. Un discorso a parte merita invece il cannibalismo, di cui Angelescu (1982) e Valdés (1987) hanno segnalato episodi da parte di individui adulti nei confronti di uova e larve di Engraulis anchoita ed Engraulis capensis (Palomera et al., 2007). Nonostante ciò, il cannibalismo in Engraulis encrasicolus non è ancora stato documentato (o è stato considerato come un artefatto dovuto al campionamento, come nel caso di Borme, 2006), probabilmente in seguito alla segregazione spazio-temporale tra i periodi di alimentazione e di spawning (Bacha & Amara, 2009) o anche grazie alle caratteristiche eutrofiche del nord Ardiatico: infatti è probabile che episodi di cannibalismo si verifichino in aree povere di nutrienti. In conclusione, c'è comunque una generale concordanza sulla natura zooplanctivora di questa specie.

Per quanto concerne invece le tecniche utilizzate dalle alici per l'alimentazione, è stato riscontrato, in diverse specie del genere *Engraulis*, come *E. capensis*, *E. mordax* e la stessa *E. encrasicolus*, il filter-feeding, tramite gli archi branchiali, ai danni delle prede di dimensioni minori, mentre un raptorial-feeding viene esercitato nei confronti delle prede di maggiore grandezza (Plounevez & Champalbert, 2000; Raab *et al*, 2011; Borme *et al.*, 2009), rendendo l'alice europea "una specie opportunista ed altamente flessibile" (Borme *et al.*, 2009). Tale variazione etologica trova le sue origini in tre fattori: concentrazione di prede (1), taglia delle prede (2) e taglia del predatore (3) (James & Findlay, 1989). Basandosi su tali premesse, si potrebbe dedurre che le tecniche filtratorie

siano diffuse ed utilizzate principalmente dalle alici in fase larvale, mentre comportamenti di predazione attiva siano tipici di individui adulti o giovanili. Si verificherebbe, quindi, un cambiamento ontogenetico della dieta, in relazione principalmente ai parametri ambientali, alla nicchia ecologica occupata, alla taglia ed alle richieste energetiche; infatti, per poter sviluppare un comportamento del tipo raptorial-feeding e quindi ambire a prede di dimensioni maggiori, devono essere sviluppati sensi particolari, cosa possibile solo attraverso lo sviluppo ontogenetico: l'acuità visiva e la reazione a distanza nei confronti della preda vengono potenziati in seguito all'incremento di taglia. In particolare, studi effettuati da Chiappa-Carrara e Gallardo-Cabello (1993) su alici dell'Europa settentrionale hanno evidenziato che la filtrazione avviene nei confronti di prede inferiori ad 1,5 mm, mentre la predazione attiva viene effettuata a discapito dello zooplancton superiore agli 1,5 mm (Bacha & Amara, 2009). Altri autori, al contrario, pensano che la predazione su organismi di dimensioni diverse non si attui in risposta alla variazione di taglia del predatore (Raab et al., 2011), quanto piuttosto in base alle necessità energetiche, diverse a seconda dei periodi vitali e delle attività in atto. Questi stessi autori, che non concordano sulla variazione della grandezza delle prede a seconda della taglia dell'alice, sostengono invece un cambiamento ontogenetico esclusivamente nelle prime fasi di vita, riferendone un aumento solo nelle larve comprese tra i 3 ed i 12 mm e notando una sostanziale congruenza nelle abitudini alimentari tra gli stadi larvali e adulti di Engraulis encrasicolus.

Come in altre aree, sembra che in Adriatico l'alimentazione venga effettuata principalmente durante le ore del giorno (Morello & Arneri, 2009), benché siano state registrate attività anche nelle ore crepuscolari e notturne (Plounevez & Champalbert, 2000). In particolare Tudela & Palomera (1995) riportano un incremento della pienezza stomacale nelle ore del giorno, con un valore massimo alle 17:06 e un successivo decadimento nelle ore serali, anche se durante i periodi di spawning una minima presenza di prede è stata riscontrata anche all'alba (4:50), per poi aumentare velocemente. La luce, quindi, appare svolgere un ruolo chiave nell'alimentazione delle alici (Chesney, 2008), come dimostra il fatto che giovani e adulti si affidano principalmente alla vista per selezionare le prede (Borme, 2006). Lo stesso Borme (2006) concluse infatti che specie di copepodi del genere *Oncaea, Euterpina acutifrons, Temora longicornis* e larve di bivalvi e decapodi vengono attivamente selezionate nell'Adriatico occidentale, al contrario di *Nocticula scintillans*, dinoflagellata estremamente abbondante nella componente planctonica dell'area in esame, che viene invece scartata.

Come descritto, i piccoli pesci pelagici, e quindi l'alice stessa, sono fortemente correlati con l'abbondanza e la distribuzione dello zooplancton, componente biologica eterotrofa dipendente a sua volta da quella fitoplanctonica, sulla quale pratica il pascolo (grazing).

Lo studio dell'ecologia e della biologia dell'alice, dunque, richiede un approccio interdisciplinare, essendo strettamente legato a fattori ambientali (correnti, venti, salinità, temperatura) ed ecologici (microbi, fitoplancton e zooplancton). Per poter comprendere al meglio le abitudini alimentari dell'alice europea, quindi, è doverosa una trattazione più completa e particolareggiata dei trend della componente fitoplanctonica e zooplanctonica.

Per quanto riguarda la distribuzione del fitoplancton, uno dei modelli fondamentali è sicuramente il mandala di Margalef, secondo cui le microalghe flagellate, essendo capaci di spostamenti attivi, tendono a risiedere nei pressi della superficie durante le ore diurne per compiere fotosintesi e sintetizzare carboidrati, mentre durante le ore notturne si spostano in profondità, dove sono presenti maggiori quantitativi di nutrienti (i più importanti fosforo e azoto, utili rispettivamente per la sintesi di ATP e proteine) e dove riusciranno a resistere utilizzando parte dei carboidrati sintetizzati durante il giorno. Microalghe prive di flagello come le diatomee, invece, non essendo capaci di moto autonomo, prediligono aree con un moderato rimescolamento di masse d'acqua, grazie al quale riescono a migrare regolarmente nella colonna d'acqua, per poi compiere il processo fotosintetico e assimilare nutrienti. Lo zooplancton seguirà gli spostamenti della componente

vegetale così come altrettanto avverrà indirettamente da parte delle specie zooplanctivore, come *Engraulis encrasicolus*.



Fig. 3. Mandala di Margalef.

Come descritto da molti autori (Kamburska & Faonda-Umani, 2009; Monti *et al.*, 2012; Fonda-Umani *et al.*, 2005; Mozetic *et al.*, 2012; Aubry *et al.*, 2012; Fuks *et al.*, 2012), la componente planctonica in Adriatico va incontro a cambiamenti inter-annuali o intra-annuali in composizione e abbondanza, con picchi di fitoplancton e zooplancton ricorrenti in diversi periodi dell'anno, determinando cambiamenti sostanziali nella struttura trofica del sistema. La spiegazione di tali modificazioni ecologiche va trovata in meccanismi di controllo definiti "bottom-up" e "top-down": rispettivamente, un cambiamento del sistema può essere dovuto a dinamiche relative a fattori fisici (apporto di acque dolci e nutrienti) e di conseguenza ad una diversa attività dei livelli trofici più bassi (microbi e fitoplancton) oppure a modificazioni nel grado di predazione, sfociando quindi in un effetto a catena che si innesca dai livelli trofici apicali (top predator). Probabilmente i sistemi naturali, e soprattutto il bacino del nord Adriatico, sono regolati grazie ad un'interazione di questi due processi (Mozetič *et al.*, 2012). Gli stessi autori, infatti, ritengono che le dinamiche del nord Adriatico varino con cicli stagionali, in relazione alla stratificazione della colonna d'acqua: è ormai

13

generalmente riconosciuto che, mentre durante la stagione invernale si assiste ad un forte rimescolamento e ad un'abbondante disponibilità di nutrienti, in estate questi risultano segregati sul fondo, in seguito all'aumento delle temperature e ad un conseguente accrescimento della stratificazione. Quindi le comunità planctoniche (e di conseguenza anche gli organismi dei livelli trofici superiori) autunnali vengono regolate tramite processi "bottom-up", dipendendo fortemente dalla disponibilità di nutrienti, dispersi nella colonna d'acqua in seguito al rimescolamento (eutrofia). In estate, invece, in condizioni oligotrofiche, si ha un passaggio da produzione a consumo della componente planctonica, comportando con ciò un controllo di tipo "top-down" (Mozetič *et al.*, 2012; vd fig. 5), anche se Fuks *et al.* (2012) indicano come fondamentale, soprattutto in condizioni di stratificazione, il network microbico: se da un lato, infatti, i microbi competono con le microalghe per i nutrienti, dall'altro ne garantiscono anche la disponibilità e quindi il ricircolo (microbial loop).

Date le dinamiche sopra elencate e ricordando il mandala di Margalef, si può dedurre, allora, che mentre nei periodi invernali, con forte rimescolamento, il sistema è dominato da organismi che non necessitano di uno spostamento attivo, come le diatomee, nei mesi estivi, o comunque in condizioni di stratificazione, prevalgano organismi flagellati. Franco et al. (1982) riferiscono che la componente fitoplanctonica nord-adriatica nel 1978 è dominata da diatomee, presenti sia in superficie che in profondità, mentre i dinoflagellati risultano percentualmente minori e collocati soprattutto sul fondo. Anche Fonda-Umani et al. (2005), in nord Adriatico, riportano la dominanza delle diatomee, caratterizzate da due picchi massimi durante l'anno: il primo in inverno-primavera, il secondo in autunno, mesi in cui si ha un alto grado di rimescolamento. In estate, invece, rispettando le attese, si annoverano soprattutto dinoflagellati, pur non essendo mai numerosissimi. I cambiamenti stagionali nella quantità dei nutrienti (oligotrofia o eutrofia) e le conseguenti modificazioni della comunità fitoplanctonica, hanno ripercussioni sulla composizione zooplanctonica e quindi conseguenza sulla dieta delle alici.

Quindi lo zooplancton, alla stregua della componente algale, varia in modo stagionale ed intraannuale: i copepodi, la preda preferita delle alici (Plounevez & Champalabert, 2000; Tudela & Palomera, 1997; Palomera *et al.*, 2007), per esempio, si correlano negativamente con l'abbondanza totale di fitoplancton e in particolar modo con le diatomee (Kamburska & Fonda-Umani, 2009).

Secondo Fonda-Umani *et al.* (2005), il micro-zooplancton in nord Adriatico è dominato da aloricati ciliati, piuttosto che da tintinnidi, presenti in percentuale maggiore a sud, come riportato anche da Monti *et al.* (2012).



Fig. 4. Andamenti intra-annuali della componente fito- e zooplanctonica (Aubry et al., 2012).

Il meso-zooplancton invece risulta essere principalmente formato da 46 specie di copepodi, 8 di cladoceri e 27 di altri taxa (Aubry *et al.*, 2012) e più nello specifico da meroplancton (cladoceri e copepodi neritici), bassa diversità e *Penilia avirostris* in estate e *Acartia clausi* nel resto dell'anno. Quindi, se si eccettuano i periodi estivi, durante i quali la presenza principale è costituita da *P. avirostris*, il bacino del nord Adriatico è dominato da copepodi a marzo (soprattutto *Ctenocalanus vanus, Temora longicornis* e *Calanus helongatus*) e da *Pseudocalanus helongatus*, *Pseudocalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Oithona similis*, *Centropages typicus*, arpacticoidi, cladoceri e larve di alici a maggio (Fonda-Umani *et al.*, 2005; Aubry *et al.*, 2012; Fuks *et al.*, 2012) (Fig. 4).

L'importanza della relazione diretta tra fitoplancton e zooplancton e indiretta tra fitoplancton e piccoli pesci pelagici, conferisce rilevanza maggiore anche ai cambiamenti inter-annuali della loro composizione. Si ritiene che la componente soggetta a maggiori variazioni sia il fitoplancton, i cui pattern si diversificano spazio-temporalmente (Fonda-Umani *et al.*, 2005). Mentre alcuni autori non hanno notato sostanziali differenze nella composizione fitopanctonica nord Adriatica nell'arco temporale di trent'anni (Aubry *et al.*, 2012;), al contrario altri mettono in evidenza una riduzione nel trend del fitoplancton in generale dal 1972 al 2005 (Kamburska & Fonda-Umani, 2009) e in particolare nel bloom di diatomee dal 1999 al 2002, con un conseguente aumento di dominanza dei flagellati. Probabilmente quindi la colonna d'acqua tende a stratificarsi maggiormente (forse anche in risposta al riscaldamento globale), determinando condizioni oligotrofiche, alle quali i dinoflagellati sono ben adattati. Infatti, in carenza di nutrienti, vengono favoriti gli organismi con il maggiore rapporto superficie volume e quindi organismi di piccole dimensioni (Mozetič *et al.*, 2012; *Monti et al.*, 2012) e possibilmente sferici, capaci di massimizzare l'uptake di nutrienti.

Le analisi sulla dinamica inter-annuale del fitoplancton sono state accompagnate anche da indagini analoghe sulla componente micro- e meso-zooplanctonica. Diversamente da Kamburska & Fonda-Umani (2009), che riferiscono un aumento nella concentrazione dei copepodi dal 1972 al 2005, e da Aubry *et al.* (2012) che dal 2004 segnalano un aumento invernale e primaverile di copepodi, svelando probabilmente anche uno dei fattori che ha influito nella diminuzione del bloom di diatomee, altri autori evidenziano la sparizione del massimo primaverile (Monti *et al.*, 2012) o autunnale (Mozetič *et al.*, 2012) di micro-zooplancton nel nord Adriatico. Una spiegazione di questi nuovi trend si può trovare nella diminuzione nel bloom di diatomee causata da un minor apporto di nutrienti, segnalata per esempio da Kamburska & Fonda-Umani (2009), con un effetto "bottom-up", oppure, secondo Mozetič *et al.* (2012), nelle recenti esplosioni di meduse, le quali si nutrono, appunto, anche di zooplancton, con l'effetto di un controllo di tipo "top-down".

Lo zooplancton, nutrendosi della componente algale (grazing) ne segue gli spostamenti, allo scopo di massimizzarne la cattura.



Fig. 5. Effetti "bottom-up" e "top-down" sulla componente zooplanctonica (Mozetič et al., 2012).

Sulla scorta di quanto indicato relativamente alle dinamiche del plancton, si potrebbe pensare, quindi, che lo zooplancton si distribuisca di giorno nei pressi della superficie, dove le microalghe svolgono la fotosintesi, mentre si trovi in profondità, dove le microalghe trovano maggiori concentrazioni di nutrienti, durante la notte. Questo allora indebolirebbe le osservazioni che vedono l'alice europea alimentarsi principalmente nel pomeriggio (alle 17:06 i contenuti stomacali sono massimi) (Tudela & Palomera 1995): infatti le alici di giorno migrano in profondità per evitare attacchi predatòri, mentre di notte si recano in superficie (vedi par. 2.2.2). Sembrerebbe, allora, che l'incontro tra E. encrasicolus e zooplancton non sia possibile. In realtà bisogna anche tenere conto del deep chlorophyll maximum (DCM), profondità localizzata nei pressi del termoclino, alla quale le microalghe trovano il giusto compromesso tra energia luminosa e apporto di nutrienti (Palomera et al., 2007; Sabatès et al., 2007, 2008): infatti un eccessivo quantitativo di luce può risultare dannoso per gli organismi autotrofi, arrivando anche a danneggiare il sistema antenna, grazie al quale gli elettroni vengono incanalati per dare inizio al processo fotosintetico. Lo zooplancton, allora, si troverà nei pressi del termoclino anche durante le ore diurne, in corrispondenza del DZM (Palomera et al., 2007). A sostegno di queste considerazioni, Fuks et al. (2012) riportano una dominanza dei copepodi nauplii nei primi 20 metri nei periodi in cui si osserva forte stratificazione e nei primi 10 metri durante i periodi di rimescolamento e quindi una concentrazione non necessariamente superficiale dello zooplancton. Plounevez & Champalabert (2000), in accordo con gli stessi Fuks et al. (2012), hanno inoltre riportato, nel Golfo di Lione, una composizione diversa delle masse di zooplancton al di sopra e al di sotto del termoclino: al di sopra, sono stati annoverati soprattutto cladoceri, mentre negli strati inferiori principalmente copepodi, le prede preferite dalle alici (Plounevez & Champalabert, 2000; Tudela & Palomera, 1997; Palomera et al., 2007).

Le considerazioni sulla dieta dell'alice europea qui riportate conducono alla conclusione che *E*. *encrasicolus* assume probabilmente un ruolo ecologico ancor più importante di quelli già indicati, potendo rappresentare un forte fattore di controllo sulla componente zooplanctonica in modo diretto e sul fitoplancton indirettamente. Non solo. Bisogna anche considerare le sovrapposizioni di nicchia ecologica: le alici sono competitrici per lo zooplancton con altri pesci pelagici, come le aringhe, che si nutrono principalmente di *Calanus, Temora* e *Pseudocalanus* nel mare del Nord (Raab *et al.*, 2011). Allora l'acciuga potrebbe rivestire un ulteriore importantissimo ruolo, evitando la dominanza di un solo taxon e garantendo in questo modo la sussistenza di un'elevata diversità tassonomica.

2.2.2. Riproduzione

L'alice europea, *Engraulis encrasicolus*, è nota per essere un multiple batch spawner con stagione riproduttiva prolungata e con un elevato numero di eventi di spawning in un anno (Lisovenko & Andrianov, 1996; Motos, 1996; Sinovičić & Zorica, 2006): nell'arco di un ampio periodo riproduttivo vengono infatti deposti diversi lotti (batch) di uova in modo continuo (multilple), andando così a contraddistinguere un rilascio lento (Regner, 1972,) e non predeterminato (Motos, 1996; Blaxter & Hunter, 1982;), come si esporrà più avanti. Essendo caratterizzate da un rilascio continuo, le alici hanno sviluppato adattamenti finalizzati a massimizzare la produzione di uova, con lo scopo di aumentare il successo riproduttivo, intendendo con ciò la frazione di nuovi nati che riuscirà a riprodursi a sua volta.

Emesse, le uova vengono cosparse di spermi dal maschio. Infatti si tratta di una specie con fecondazione esterna (Sinovičić & Zorica, 2006), a cui non fa seguito alcuna cura parentale, comportamento tipico di specie a strategia R. Diversamente dalle sardine, l'alice europea presenta il periodo di spawning principalmente nei mesi più caldi dell'anno, tra aprile ed ottobre, sebbene si possa ipotizzare che lo spawning potrebbe ricoprire quasi l'intero periodo dell'anno, essendo stati raccolti sporadicamente campioni di uova anche a marzo e a novembre (Regner, 1985; Regner, 1996; Morello & Arneri, 2009).

Durante i mesi riproduttivi elencati, non si ha, tuttavia, un'intensità di spawning uniforme, ma piuttosto polimodale (Regner, 1996), determinata dalla presenza di picchi che dipendono dall'area di studio e dalla taglia delle alici.

E' necessario quindi considerare, prima di ogni altro fattore, la variabilità spaziale, dovuta alle diverse condizioni geografiche, climatiche ed atmosferiche, che avranno importanti ripercussioni sull'attività di spawning, come evidenziato anche da Millan (1999), il quale pone l'accento sulle differenze latitudinali nel tempo di riproduzione. Infatti, è ormai certa la dipendenza dell'attività

riproduttiva delle alici dalle condizioni del sistema, sia dal punto di vista fisico che trofico. Se da un lato, però, è ormai largamente riconosciuta l'influenza dei fattori biotici (clorofilla e zooplancton) ed abiotici (temperatura, salinità, densità dell'acqua, venti) sulla riproduzione, dall'altro ci sono opinioni contrastanti su quale di questi due fattori sia quello discriminante. Hjort (1914), per esempio, evidenzia quanto sia importante la presenza di un elevata concentrazione di zooplancton al momento della schiusa delle uova, affinché le larve abbiano la garanzia di prede facilmente raggiungibili e molto abbondanti (ipotesi del "periodo critico"); inoltre una condizione di elevata disponibilità trofica, inibendo la competizione intraspecifica (Borja et al., 1996; Regner, 1996), potrebbe aumentare le probabilità di reclutamento. Altri autori, invece, postulano la predominanza dei fattori fisici su quelli biotici (relativi alla catena trofica) nel controllo della biologia della popolazione: la presenza di correnti favorevoli (che consentano la ritenzione delle uova o l'allontanamento dalle aree di spawning così da evitare eventi di cannibalismo), o comunque non dannose per gli stadi planctonici dell'alice, sarebbe il fattore di maggiore rilievo ai fini del successo riproduttivo (ipotesi "member/vagrant") (Borja et al., 1996). In effetti è probabile che sia necessaria una condizione favorevole determinata sia dai fattori abiotici che da quelli biotici. Infatti lo spawning, ricorrendo in primavera-estate, è sincronizzato con condizioni fisiche particolarmente vantaggiose, che influenzano positivamente anche la componente zooplanctonica. Per esempio, come riportato nel paragrafo 2.2.1, in estate si osserva una maggiore stratificazione della colonna d'acqua, con una migliore aggregazione di zooplancton, che si concentra principalmente in corrispondenza del DCM (Depth Chlorophill Maximum), nei pressi del termoclino, garantendo la riserva di cibo necessaria per la sopravvivenza delle larve e per la prosecuzione del periodo di spawning per gli adulti (Lisovenko & Andrianov, 1996; Millan, 1999; Sinovičić & Zorica, 2006). Infatti, durante la stagione riproduttiva, mentre le alici adulte impiegano tutte le proprie risorse per la maturazione delle gonadi, processo garantito dal trasferimento di acidi grassi dai muscoli alle gonadi stesse, le alici più giovani, al loro primo atto riproduttivo, tendono a collocare una quota energetica anche per l'accrescimento corporeo, oltre che per la maturazione gonadica (Millan,

21

1999). Le risorse alimentari, dunque, rappresentano sicuramente un fattore (biotico) fondamentale per lo spawning, ma devono essere supportate da condizioni ambientali favorevoli, che permettano anche l'aumento della stessa biomassa fito- e zooplanctonica; quindi è opportuno valutare l'interazione dei parametri fisici e biologici del sistema per cercare di stimare il successo riproduttivo dell'alice europea. Nonostante ciò, è sicura la stretta relazione che sussiste tra inizio/durata dello spawning e la temperatura (Millan, 1999; Palomera, 1992). Anche se l'alice europea è un pesce eurialino ed euritermo, riuscendo a sopravvivere in condizioni di salinità e temperatura estremamente variabili -tra 9,1 e 38,5 ppt nel centro Adriatico- (Regner, 1985, 1996), essa fa coincidere il proprio periodo riproduttivo con i mesi più caldi dell'anno. Infatti le elevate temperature conferiscono sicuramente un grande vantaggio per il metabolismo, i cui prcessi vengono accelerati, permettendo ad E. encrasicolus di accumulare una maggiore quantità di risorse, che vengono poi impiegate, come descritto precedentemente, nel processo di maturazione gonadica (Sinovičić & Zorica, 2006; Lisovenko & Andrianov, 1996). Tale vantaggio metabolico sarà poi valido anche per gli stadi larvali e giovanili, che, trovandosi in un ambiente favorevole, potranno massimizzare l'accrescimento corporeo nel più breve periodo di tempo possibile e riusciranno a sfuggire più efficacemente ai loro predatori naturali. A sostegno di questa teoria, Regner (1996) riferisce che l'85% delle uova in Adriatico è stato ritrovato tra maggio ed agosto, con un picco massimo a luglio, e che l'intervallo di temperatura variava dagli 11,6 ai 27,5 °C nel nord Adriatico e tra i 13,12 e i 27, 32 °C nell'Adriatico centrale e meridionale, con la massima produzione tra i 17 e i 22 °C. Naturalmente temperature così favorevoli alla riproduzione devono coincidere con una condizione trofica ed ambientale propedeutica alla sopravvivenza delle larve e al prolungamento dell'attività di spawning degli adulti (per esempio un'elevata stratificazione e stabilità della colonna d'acqua e un'abbondante disponibilità di zooplancton). Come riportato da Morello & Arneri (2009), in Adriatico sono stati descritti uno o due picchi di spawning: tra maggio e giugno secondo Vučetić (1971) e tra agosto e settembre secondo Regner (1972). Se però si considera che una diversa distribuzione di queste massime risponde anche a cambiamenti inter-annuali (Millan, 1999; Basilone *et al.*, 2005) (Fig. 6 e 7), e quindi temporali, oltre che spaziali, si può concludere che l'indicazione dei picchi di spawning sia puramente indicativa e dipendente dalle condizioni fisiche e biologiche del sistema.



Fig. 6. Oscillazioni inter-annuali dal 1997 al 2002 dell'indice gonadosomatico (GSI) nel mese di agosto (Basilone et al., 2005).



Fig. 7. Oscillazione intra-annuale del periodo di spawning nelle femmine (Basilone et al., 2005).

I periodi in cui l'attività di riproduzione è massima variano anche in risposta alla taglia ed all'età delle alici. In generale, questi clupeiformi raggiungono la maturità nel primo anno di vita, ad un lunghezza di 6,7 cm per i maschi e 7,1 cm per le femmine, in Adriatico; la lunghezza a cui metà della popolazione (L_{50}) è matura corrisponde a 8,2 cm, una misura media tra la lunghezza dei maschi (7,9 cm) e delle femmine (8,5 cm) (Sinovičić & Zorica, 2006); questo dimorfismo sessuale legato alla taglia probabilmente è dovuto all'oneroso impiego di risorse energetiche durante la riproduzione. Una perdita di peso più accentuata nella parte maschile della popolazione, però, sembrerebbe valere solo per le alici più lunghe di 13 cm, mentre sono state trovate femmine meno pesanti dei maschi in esemplari inferiori a questa taglia (Sinovičić, 2003). Quest'ultimo fattore influisce sul periodo di spawning: Millan (1999) riferisce che le alici di taglia maggiore (14-18,5 cm) presentano uno periodo riproduttivo prolungato, da marzo ad ottobre, con un picco nell'indice gonado-somatico (GSI, calcolato come peso delle gonadi in proporzione al peso totale del pesce) in primavera-estate, mentre gli esemplari più piccoli si riproducono da luglio ad agosto. Quindi sembrerebbe, in accordo con lo stesso Millan (1999), che le alici di dimensioni maggiori (14-18,5 cm) aprano e chiudano la stagione di spawning e che le alici più piccole (11-13,5 cm) raggiungano la maturità in tempi più lunghi, con un ciclo riproduttivo più breve. Secondo alcuni autori, come Allain et al. (2007), inoltre, la taglia degli esemplari influisce anche sul luogo di rilascio: sembrerebbe infatti che le alici più grandi tendano a deporre in aree più lontane dalla costa rispetto ai pesci impegnati nella prima riproduzione.

Un rilascio prolungato di uova, però, se da una parte è frutto di condizioni ambientali ben precise, dall'altro richiede adattamenti biologici particolari, che permettano "un continuo sviluppo degli oociti e quindi una fecondità indeterminata" (Lisovenko & Andrianov, 1996). *E. encrasicolus* è caratterizzata da uno sviluppo asincrono degli oociti: la maturazione è un processo continuo, così che nelle gonadi femminili siano presenti contemporaneamente più stadi di maturazione, con un nuovo gruppo di oociti che maturano e vengono rilasciati, in lotti, ogni settimana o dieci giorni;

tuttavia, come descritto in precedenza, questo processo è estremamente dipendente dalle risorse trofiche offerte dal sistema. In generale, si può operare una classificazione o in base allo stato di maturità dell'alice o in base all'istologia dell'oocite: nel primo caso, secondo la scala di Pinto & Andreu, si riconoscono alici vergini o in quiescenza (I), mature (II), in fase di pre-spawning (III), operanti lo spawning (IV) e in fase di post-spawning (V) (Millan, 1999) (Fig. 8);



Fig. 8. Sei stadi di maturità a livello macroscopico. A: ovario immaturo situato nella cavità corporea; B: ovario in stadio di sviluppo; C: spawning imminente; D: spawning; E: post-spawning parziale; F: ovario utilizzato situato nella cavità corporea (Ferreri et al., 2009).

secondo la classificazione in base allo stadio dell'oocite si possono avere oociti senza tuorlo (oogamia), oociti con tuorlo parziale, oociti con tuorlo e oociti idratati (maturi) (Motos, 1996) (Fig. 9). L'attività di rilascio è stata registrata principalmente durante le ore serali (Regner, 1996) o notturne (Motos, 1996), probabilmente per evitare di subire probabili atti predatori. Affinché gli oociti giungano a maturazione (idratati), si deve assistere ad una migrazione nucleare verso il polo dell'oocite. Uova con migrazione nucleare parziale sono molto frequenti nelle ore serali, verso le 21:00, il giorno antecedente lo spawning, per poi divenire la frazione prevalente durante la notte. Al mattino si osserva prevalentemente una migrazione nucleare tarda, che durante la giornata si modifica in uno stato di idratazione che culmina la sera. Quindi la maturazione dell'oocite inizia 24

ore prima dell'evento di spawning, dopo il quale si osservano, istologicamente, follicoli postovulatori (POFs) (Motos, 1996; Lisovenko & Andrianov, 1996) (Fig. 10).



Fig. 9. Schema del processo di maturazione gonadica fino al raggiungimento dello stato di idratazione prima dell'atto di rilascio (Motos, 1996).

Il processo di maturazione continuo viene efficacemente dimostrato da Motos (1996), che riscontra la contemporanea presenza, nelle gonadi di alici in fase di spawning, di POFs ed oociti idratati (Fig. 11, 12 e 13); l'autore, inoltre, indica come le femmine, al culmine della stagione riproduttiva, possano deporre anche ogni due o tre giorni, avendo analizzato gonadi recanti oociti idratati e in fase di prima migrazione nucleare, oociti idratati e POFs databili al giorno precedente, POFs e stadi migratori del nucleo, oppure, infine, nuclei migratori e POFs di due giorni.



Fig. 10. Dinamiche giornaliere delle caratteristiche istologiche degli ovari di alice. POF: follicoli postovulatori; FL: strato del follicolo; UYO: oociti senza tuorlo; YO: oociti con tuorlo; YG: granuli di tuorlo; HO: oociti idratati; N: nucleo; FYP: lamina formante il tuorlo. Femmine catturate tra: 0:00-0:30 nello stadio IV o V (A); 06:00-06:30 nello stadio IV (B e C); 15:00-15:30 nello stadio IV (D); 18:00-18:30 nello stadio IV o V (E); 21:00-21:30 nello stadio V (F) (Lisovenko & Andrianov, 1996).



Fig. 11. Ovario di alice recante POFs al giorno 0 ed oociti in fase di migrazione nucleare allo stesso tempo (Motos, 1996).



Fig. 12. Tasso di apparizione delle gonadi allo stadio Day-0 durante il giorno nella Baia di Biscay (Motos, 1996).



Fig. 13. Tasso di apparizione degli stadi di migrazione nucleare nella Baia di Biscay (Motos, 1996).

E' importante ricordare che il processo di maturazione gonadica descritto, però, dipende strettamente dalle condizioni trofiche sperimentate dalle alici, che sfruttano le risorse energetiche (gli acidi grassi) presenti nei muscoli per innescare e far proseguire il processo di idratazione, come è stato detto precedentemente. Tale necessità spiega probabilmente gli episodici eventi di alimentazione notturna, che viene praticata dalle alici principalmente nei confronti di prede di dimensioni maggiori rispetto alle solite taglie dello zooplancton (Tudela & Palomera, 1997). In effetti in un ambiente tanto variabile in senso spazio-temporale come quello marino, dove il volume di zooplancton e le condizioni ambientali sono soggette ad un alto tasso di stocasticità, è improbabile che *E. encrasicolus* deponga di anno in anno la stessa quantità di uova: pertanto in questa specie non è possibile che sussista alcuna predeterminazione riproduttiva.

In base alle considerazioni sull'importanza spaziale e temporale per una corretta analisi dell'attività di spawning di *E. encrasicolus*, lo studio sulle migrazioni riproduttive viene ad assumere

un'importanza particolarmente rilevante. Viste le particolari esigenze dell'alice europea per la propria attività sessuale, le aree di rilascio saranno localizzate in siti specifici del bacino adriatico, con una geografia ben precisa, ma comunque soggetti alla variabilità naturale. Tendendo a deporre le uova nello strato più superficiale della colonna d'acqua, sopra il termoclino (Lisovenko & Andrianov, 1996), limite oceanografico estremamente accentuato nei mesi estivi, le aree riproduttive di E. encrasicolus, e delle varie specie del genere Engraulis, si localizzano, nei mesi dedicati allo spawning, in corrispondenza della piattaforma continentale (Millan, 1999; Regner, 1996; Allain et al., 2007; Scismenou et al., 2008), in acque che non superano i 200 metri, escludendo automaticamente, in Adriatico, la fossa Di Pomo e la fossa sud adriatica (Regner, 1996). Lo stesso Regner (1985), pur riportando rari ritrovamenti di uova di alice anche in queste due aree profonde, conferma comunque i limiti batimetrici indicati. In particolare, sempre Regner (1996) descrive le profondità di deposizione di uova indicate da Varagnolo nel 1965 (1 m sotto la superficie) e da Ghirardelli & Specchi nel 1968 (tra 7 e 27 cm sotto la superficie), ma ne indica lui stesso la massima densità nei primi dieci metri. Inoltre le aree di spawning possono essere ulteriormente suddivise in siti sotto costa e siti lontani dalla costa: i primi sperimentati dagli esemplari al prima anno di vita (classe di età 0+), gli altri sfruttati prevalentemente dalle alici più grandi e appartenenti ad una o più classi di età superiori (1+, 2+, 3+...). Tale distinzione delle aree riproduttive tra le alici adulte e più giovani trova la sua spiegazione nelle diverse esigenze ambientali degli esemplari nella classe di età 0+ rispetto a quelli in classi di età superiori: le larve e i giovanili devono crescere rapidamente per poter sfuggire a specie poste più in alto nella catena trofica, arrivando poi a riprodursi un anno dopo la nascita; ciò richiede sì elevata densità di prede, ma anche condizioni ambientali favorevoli (stabilità della colonna d'acqua, ritenzione ...). Le comunità zooplanctoniche, come discusso nel paragrafo 2.2.1, fioriscono grazie all'incremento di fitoplancton e quindi in aree caratterizzate da un elevato apporto di nutrienti, ossia in corrispondenza di aree di upwelling, fenomeno che agevola la riemersione anche di fosforo e azoto dal fondo come conseguenza di un forte rimescolamento della colonna d'acqua; oppure a livello della foce dei fiumi che, in estate, emettendo acqua poco salata, portano ad un'ulteriore stabilità della colonna d'acqua e perciò ad una condizione più favorevole per le larve dell'alice. Come riportato da Borja et al. (1996), però, un upewelling moderato potrebbe portare anche ad uno spostamento del termoclino più in prossimità della superficie, a livello del quale il fitoplancton sarà perciò incentivato ad aggregarsi per ricevere più energia luminosa, permettendo un incremento della disponibilità trofica per le alici. Le aree preferite sono comunque in corrispondenza dei bacini fluviali (Millan, 1999; Regner, 1996; Sinovičić & Zorica, 2006; Allain et al., 2007; Palomera, 1992; Tuedela & Palomera, 1997), a livello dei quali si verificano anche fenomeni di upwelling. Tuttavia portate di acqua dolce eccessivamente abbondanti possono dare luogo, in associazione con venti e correnti dirette verso il largo, a fenomeni di dispersione larvale poco vantaggiosi, arrecando quindi un danno alla popolazione. Inoltre in Adriatico sono ricorrenti anche fenomeni di ipertrofia, cioè di un eccessivo apporto di nutrienti, che causano bloom algali eccessivi, anche di diatomee. Si possono innescare allora eventi mucillaginosi, in seguito all'estrusione di materiale polisaccaridico ad opera di queste stesse microalghe (in particolare sembra che la diatomea di maggiore rilievo in questo processo sia Gonyaulax fragilis), con ripercussioni anche su adulti e larve di alice, che ne vengono rispettivamente irritati e intrappolate. Per queste ragioni sembra che, in caso di bloom algale, gli adulti preferiscano deporre in aree oligotrofiche e quindi lungo le coste croate (Regner, 1996). Alla luce di queste considerazioni, le alici appartenenti alla classe di età 0+ e intente nel loro primo atto riproduttivo saranno localizzate sotto costa, in aree vantaggiose dal punto di vista trofico ed ambientale ai fini della crescita e della maturazione, definite quindi nursery areas. Dopo lo spawning, si aggregheranno allo stock di alici adulte e cominceranno il processo migratorio descritto di seguito.

Engraulis encrasicolus è estremamente dinamica, riuscendo a spostarsi in tutto il bacino adriatico: durante l'inverno, gli adulti rimangono nelle acque profonde, per poi spostarsi a profili batimetrici inferiori in estate. Terminato lo spawning, gli adulti ritornano in acque profonde per ricominciare il

periodo di svernamento, mentre gli individui allo stadio giovanile sostano nelle arre di nursery, come precedentemente indicato, anche per un anno intero (Morello & Arneri, 2009). Gli stessi autori, in particolare, riassumono molto efficacemente le principali teorie sul percorso migratorio delle alici per l'attività di spawning e in particolare quella attribuibile a Piccinetti (1970), secondo cui il percorso migratorio di Engraulis encrasicolus in Adriatico segue una dinamica ciclica. Nei mesi di quiescenza sessuale (da novembre a febbraio) gli adulti si trovano a batimetrie che superano i 50 m (dal largo di Senigallia fino alla fossa Di Pomo). A marzo, mese di inizio dell'attività di spawning, si verifica una migrazione verso nord-est (Istria), in zone più interne, raggiungendole alla fine del mese. Il percorso continua in senso antiorario, raggiungendo il Golfo di Trieste, nel quale permangono fino a luglio-agosto, e il Golfo di Venezia, che ospiterà le alici fino a settembre. Tra agosto e ottobre i pesci si spostano nelle aree intorno alla foce del Po. Inoltre sembra che una frazione del pesce compia, a partire dalle aree di svernamento, una migrazione diametralmente opposta a quella appena descritta: invece di dirigersi verso la Croazia, a marzo, si avvicina alla costa italiana, cominciando poi un lento spostamento verso nord, fino al congiungimento con l'altro gruppo (più numeroso) che ha impostato la migrazione riproduttiva dalle coste croate. Infine, tra ottobre e novembre, gli adulti migrano verso est o sud-est, dalla foce del Po verso acque più profonde, chiudendo la migrazione ciclica. Tutto ciò fornirebbe, secondo gli autori, anche una spiegazione dei ritrovamenti di molti giovanili in corrispondenza delle coste adriatiche orientali, ma si evidenzia come ancora non venga spiegato il considerevole numero di uova riscontrato al di sotto del Gargano e più a sud di Brindisi. Morello & Arneri (2009), allora, riportano la teoria messa a punto da Gamulin & Hure, che descrissero, a metà degli anni '70, una migrazione più ampia, sulla base del fatto che all'inizio della stagione di spawning (aprile-maggio) c'era una sostanziale presenza di uova tra Pesaro e Pula e tra Ancona e l'isola di Otok nel nord, e tra Vieste e le isole dalmate centrali, più a sud. Inoltre si notavano aree isolate di rilascio al largo di Bari e di Dubrovnik. Un rilevante numero di uova, in queste aree, era presente anche a luglio, ma le aree principali di deposizione risultavano sempre il Golfo di Trieste e il Golfo di Venezia, virtualmente privi di uova in aprile-maggio. Più tardi, in settembre-ottobre, numerosi gruppi di uova erano riscontrati nella sola area del Po. Inoltre, gli stessi autori, nel 1983, evidenziarono una lieve attività di spawning sia nella regione di Kvarner, che a livello delle isole dalmate. Quindi sembrerebbe che le aree di rilascio di *E. encrasicolus* comprendano zone poste molto più a sud dell'Istria, la prima regione raggiunta dalle alici secondo Piccinetti (1970) (Morello & Arneri, 2009); a tal proposito sono interessanti sia le considerazioni di Regner (1985; 1996), che riporta la presenza di uova anche a livello dell'isola Palagruža (Croazia), poco al di sopra della fossa sud adriatica, sia quelle di Mandić & Regner (2011), che indicano la baia Boka Kotorska (di fronte a Bari) come un'importante area di spawning.

Inoltre la descrizione della migrazione riproduttiva delle alici offre un valido supporto alla teoria che prevede una deposizione di uova anche in mare aperto: si ricordino le aree indicate da Gamulin & Hure, per esempio, ma anche Regner (1985) descrive un rilascio al largo dell'isola di Sansego. Quindi un primo schema delle aree di spawning proposto da Regner (1996) (vd fig. 14), viene modificato ed ampliato da Morello & Arneri (2009) (Fig. 15):



Fig. 14: aree di riproduzione di E. encrasicolus in Adriatico secondo Regner (1996).



Fig. 15. Migrazioni trofiche (frecce nere) e riproduttive (frecce grigie) delle alici in Adriatico. Vengono indicate inoltre nuove aree di spawning (righe) e le aree di nursery (quadretti). (Morello & Arneri, 2009).

In realtà sembra che la migrazione attraverso le diverse aree di spawning nella stagione riproduttiva sia maggiormente fedele allo schema proposto da Piccinetti (1970) (Morello & Arneri, 2009), ma probabilmente gli spostamenti da lui descritti necessitano di un'integrazione che tenga maggiormente conto delle aree orientali che, pur essendo oligotrofiche, sembrano rivestire un ruolo importante nella biologia riproduttiva dell'alice adriatica.
2.2.3. Uova, larve e giovanili

L'alice europea depone uova di forma ellissoidale (Gordina et al., 1997; Geoffrey Moser & Ahlstrom, 1985; Regner, 1985), dotate di una capsula trasparente e liscia, priva di pori o solchi. All'interno, lo spazio pre-vitellino è molto stretto, seguito poi da un vitellino privo di globuli e coperto da larghe vescicole. Non è stata notata la presenza di gocce d'olio (Artüz, 1999; Regner, 1985; Gordina et al., 1997). Come discusso nel paragrafo precedente, le uova vengono deposte in habitat favorevoli, in modo che anche gli stadi larvali possano svilupparsi nel minor tempo possibile, al fine di garantire un successo riproduttivo elevato. E' da precisare che alcuni autori, come ad esempio Gordina et al. (1997), non hanno riscontrato alcuna influenza di temperatura e salinità sulla forma finale dell'uovo; è certa, invece, l'importanza di fattori fisici (temperatura, salinità, correnti) e biologici (predazione) per lo sviluppo e la sopravvivenza di questo stadio planctonico. Le alte temperature, infatti, garantendo un metabolismo elevato, permettono una rapida evoluzione dell'embrione, che potrà giungere velocemente allo stadio larvale, riducendo i tassi di mortalità. Nel Mar Mediterraneo la massima produzione di uova è stata registrata a temperature comprese tra 17 e 23 °C (Palomera et al., 2007). Un adattamento interessante, invece, è stato sviluppato nei confronti della condizione osmotica dell'ambiente in cui vengono deposte le uova: si è già detto di come l'attività di spawning sia presente sia al largo che sotto costa, in corrispondenza dei fiumi; quindi le uova dovranno adattarsi a condizioni di iposmolarità (bassa salinità) o di iperosmolarità (elevata salinità), che comportano una diversa tendenza ionica: in ambiente povero di sali come è quello degli estuari, le uova tendono ad incamerare acqua e ad estrudere ioni; invece in ambienti in cui la concentrazione ionica è maggiore di quella interna dell'uovo, la tendenza si inverte: l'uovo tenderà a riversare acqua in ambiente marino e ad assumere ioni dall'ambiente stesso. La risposta adattativa a stress di natura osmotica risiede nel processo di idratazione dell'oocite, descritto al paragrafo 2.2.2. L'alice europea intenta a deporre in ambiente iperosmotico idrata il più possibile l'uovo, garantendogli così un'importante riserva di acqua (92-96% della massa umida dell'uovo al momento della deposizione); l'idratazione dell'oocite include un aumento di amminoacidi liberi, ottenuti dalla proteolisi del tuorlo, che ne aumentano di conseguenza l'osmolarità. Anche in condizioni ambientali iperosmotiche, quindi, le alici riescono ad evitare che l'uovo si disidrati. Ouesto adattamento biochimico determina la densità dell'uovo al momento della deposizione, influenzando la galleggiabilità, derivante dall'interazione di parametri biologici (dell'uovo) e fisici (dell'ambiente), come contemplato dalla legge di Stoke (Ospina-Álvarez et al., 2012a). La deposizione avviene in corrispondenza o al disopra del termoclino, principalmente nei primi dieci metri di profondità, con una progressiva abbondanza verso la superficie (Coombs et al., 2003; García & Palomera, 1996; Sabatés et al., 2001), garantendo la permanenza degli individui a questo livello: infatti il termoclino agirà come una barriera, impedendo alle uova di sprofondare (Garcìa & Palomera, 1996). Inoltre, perché si verifichi il successo riproduttivo, devono sussistere particolari condizioni ambientali: a tal proposito, viene spesso citata l'ipotesi della triade oceanica, secondo la quale ad habitat favorevoli corrispondono alti tassi di arricchimento, concentrazione e ritenzione. La permanenza delle uova nello strato superficiale limita variazioni ambientali repentine e l'esposizione a fenomeni che possano alterare questi tre principi, come per esempio correnti non favorevoli (verso habitat inospitali) o processi di avvezione, causa di danni meccanici e di dispersione (Regner, 1985). Infatti la galleggiabilità determina la direzione e l'ampiezza in cui potrebbero essere trasportate le uova (1), i loro tassi di sviluppo (2), il tasso di mortalità dipendente dalla sovrapposizione con possibili predatori (3); questi tre fattori influiranno, poi, sul successo di reclutamento (Ospina-Álvarez et al., 2012a, 2012b).

Diversi autori hanno descritto la riduzione della dimensione delle uova con l'avanzare della stagione di spawning (Regner, 1985; Rè, 1987): per esempio nel Mar Nero il diametro longitudinale passa da 1, 34 a 1,04 mm e quello trasversale da 0,81 a 0,72 mm (Gordina *et al.*, 1997), avvalorando l'ipotesi di una prima deposizione da parte degli adulti, seguita poi dall'attività di spawning delle alici nel primo anno di età, che deporranno uova di dimensioni ridotte.

Concluso l'atto riproduttivo, che prevede la fecondazione esterna da parte del maschio, l'uovo entra nella fase embrionale (Panfili, 2012), durante la quale si verifica un'intensa proliferazione cellulare, per concludersi poi con la formazione di una larva. Il processo che porta alla formazione dell'individuo finale è detto metamorfosi (Panfili, 2012). Goffrey Moser & Ahlstrom descrivono molto efficacemente undici stadi di sviluppo, che culminano con la schiusa dell'uovo (Fig. 16 e fig. 17):

- Stadio I: la divisione cellulare non è ancora cominciata; il citoplasma è un emisfero chiaro, localizzato in una regione polare e si distingue facilmente dal tuorlo, che è in granuli.
- Stadio II: ha inizio la divisione cellulare in blastomeri. Nel cappello citoplasmatico si forma un solco e si assiste a divisioni cellulari sincrone in senso latitudinale e longitudinale, che sfociano nella formazione del blastodisco, composto da un gruppetto di cellule. Dopo cinque o sei divisioni, il blastodisco assume la forma di una bacca e si entra nello stadio di morula. In seguito alle successive divisioni, i blastomeri diventano sempre più piccoli e sempre meno distinguibili. Alla fine avranno la stessa dimensione del tuorlo.
- Stadio III: appare la cavità di segmentazione, che nei teleosti è lo spazio che si crea tra il blastodico (formato nello stadio II) e la massa del tuorlo. Spesso il blastodisco è rattrappito e assume una caratteristica forma a coppa. La cavità di segmentazione viene poi distrutta e si può iniziare a parlare di formazione di tessuti, piuttosto che di aggregazione cellulare. Questa fase segna l'inizio della gastrulazione, processo finalizzato alla deposizione dei foglietti embrionali. Il margine del blastodisco diviene chiaramente ispessito e prende il nome di anello di origine (la direzione dell'ispessimento definisce il futuro asse dell'embrione). La gastrulazione procede con la proliferazione delle cellule e lo spostamento delle stesse verso l'anello di origine in un processo definito epibolia. Allo stesso tempo il processo di embolia produce gli organi dell'embrione primordiale. Alla fine di questo stadio,

l'anello di origine comprende 1/3 della massa del tuorlo e la natura bilaterale dell'embrione primordiale è ben chiara.

- Stadio IV: all'inizio l'anello di origine racchiude 1/3 del tuorlo e inizia a formarsi l'embrione, la cui testa sarà evidente alla fine dello stadio.
- Stadio V: l'anello di origine comprende 2/3 del tuorlo e lo stadio si conclude con la chiusura del blastoporo e la completa inclusione del tuorlo. Si ha una rapida differenziazione, con la formazione di somiti nella regione centrale dell'asse embrionale. Si sviluppa la notocorda e la differenziazione delle vescicole oculari del cervello.
- Stadio VI: Il blastoporo si chiude e alla fine la coda inizia a separarsi dal tuorlo. Essendo la guaina delle cellule embrionali che racchiudono il tuorlo molto sottile, il punto di chiusura del blastoporo diviene di difficile individuazione. Lo sviluppo della coda prevede una fase iniziale in cui la regione caudale giace distesa contro la regione polare del tuorlo, un successivo graduale ispessimento che provoca un arrotondamento della punta, e infine la completa separazione dal tuorlo. Lungo l'intero asse corporeo, tranne che nella regione caudale, sono presenti somiti, mentre appare l'inizio del cristallino nell'occhio e si avvia la differenziazione della zona del cervello.
- Stadio VII: la punta della coda è completamente libera dal tuorlo ed è pressoché rotonda; poi inizia progressivamente a restringersi man mano che si allunga. La notocorda si estende quasi fino alla punta e comincia ad essere visibile la pinna. Alla fine dello stadio la lunghezza della coda libera è 1/2 della testa. Quest'ultimo sarà il criterio per definire gli altri stadi.
- Stadio VIII: la coda libera è più di 1/2 della lunghezza della testa; lo stadio termina quando la lunghezza della coda, divenuta appuntita e piegata a destra o a sinistra rispetto all'asse corporeo, corrisponde a quella della testa.
- Stadio IX: la coda è 1/4 della lunghezza del sacco vitellino; lo stadio termina quando sarà
 1/2. Lungo la superficie ventrale della coda si chiude lo stomaco, la cui sezione terminale

passa attraverso la pinna, che è considerevolmente più larga degli stadi precedenti. Appaiono i germogli delle pinne pettorali sotto forma di ispessimenti laterali.

- Stadio X: la coda è 1/2 della lunghezza del sacco vitellino; alla fine dello stadio è 3/4.
- Stadio XI: stadio finale prima della schiusa, al quale corrisponde una lunghezza della coda superiore ai 3/4 della lunghezza del sacco.



Fig. 16. Stadi delle uova di E. encrasicolus. A: Stadio I; B: Stadio II (2 cellule); C: Stadio II (16 cellule); D: Stadio II (morula); E: Stadio II (tardivo); F: Stadio III (a metà); G: Stadio III (tardivo); H: Stadio IV (a metà); I: Stadio V (a metà) (Goffrey Moser & Ahlstrom, 1985).



Fig. 17. Stadi delle uova di E. encrasicolus. A: Stadio V (tardivo); B: Stadio VI; C: Stadio VII; D: Stadio VII; E: Stadio IX; F: Stadio X; G: Stadio XI. L'uovo in diagramma mostra la relazione tra epibolia e lunghezza della coda rispetto allo stadio; il lato destro indica la frazione del sacco vitellino coperta dal blastoderma negli Stadi III, IV e V; il lato sinistro mostra le proporzioni lunghezza della coda/ lunghezza della testa che definiscono gli Stadi VII e VIII e le proporzioni lunghezza della coda/lunghezza della massa del vitellino che definiscono gli Stadi IX, X e XI. I: uovo appena schiuso (Goffrey Moser & Ahlstrom, 1985).

L'uovo si schiude dopo 18-27 ore dalla fertilizzazione (North & Houde, 2004), anche se Regner (1985), in Adriatico, descrive lo sviluppo embrionico come un processo dipendente dalla temperatura (e quindi variabile spazio-termporalmente), della durata di circa 40 ore a 20-21°C e 24 ore a 27°C. L'individuo che si forma è una pre-larva, che in Adriatico misura mediamente 2,46 mm, con variazioni temporali: ad aprile-maggio misurano 2,36-3,93 mm, mentre a giugno-novembre 1,73-3,68 mm. Sul lato ventrale è visibile il sacco vitellino, dal quale la pre-larva trarrà alimento fino al completo riassorbimento. Si tratta quindi di un individuo passivo, sia dal punto di vista della motilità che dal punto di vista alimentare, e planctonico. Alla schiusa, l'ano della pre-larva è localizzato dopo il sacco vitellino; la testa, che non è staccata dal sacco, al pari del corpo è priva di pigmentazione, mentre gli occhi sono pigmentati con file di melanofori sulla sommità dello stomaco. A 3 mm, la larva non presenta avanzi del sacco vitellino; l'apertura della bocca è ben visibile, gli occhi sono pigmentati e la pinna caudale ha raggi sviluppati (3,5 mm). Il corpo inizia ad essere pigmentato in più punti. Il sacco vitellino è completamente riassorbito a 3,54 mm. Le larve di 8-9 mm presentano la forma finale, ma le pinne pelviche sono assenti. Sta crescendo la vescica natatoria, di forma corpuscolare, che viene gonfiata con aria. La bocca è grande (Fig. 18).



Fig. 18. a, b, c: uova di E. encrasicolus; d: pre-larva di 2 mm; e: pre-larva di 2,62 mm; f: pre-larva di 3 mm; g: pre-larva di 4 mm; h: pre-larva di 8,6 mm (Artüz, 1999).

Ad una lunghezza di 11 mm la larva presenta sempre uguale pigmentazione, ma i raggi delle pinna pettorali, anali e caudale sono separati (Fig. 19).



Fig. 19. Larva di 11 mm (Artüz, 1999).

A 14 mm si ultima lo sviluppo di bocca e stomaco. A 19,8 mm iniziano a svilupparsi le pinne pelviche; le file di melanofori raggiungono la cima dello stomaco; la pinna caudale è ben sviluppata e a forma di forchetta. La larva di 26 mm inizia a sviluppare anche i rastrelli branchiali; l'opercolo è più visibile; la bocca è ben sviluppata (le ganasce superiori sono uguali a quelle inferiori). A 36 mm tutte le pinne hanno raggi separati; iniziano a crescere i denti. A 40 mm il corpo è rotondo, mentre il muso è appuntito e prominente; la ganascia inferiore è molto lunga, anche se più corta di quella superiore. La larva di 44 mm termina la metamorfosi ed è uguale all'adulto: si parla di giovanili, che si caratterizzano per il colore verde (a volte grigio-blu) del dorso, mentre i lati e la pancia sono argentei (Artüz, 1999; Regner, 1985; Dulčić, 1997) (Fig.20).



Fig. 20. Stadi larvali taridvi di E. encrasicolus. a: larva di 14 mm; b: larva di 19,8 mm; c: larva di 26 mm; d: larva di 36 mm; e: larva di 40 mm; f: larva di 44 mm (Artüz, 1999).

Riassumendo, il sacco vitellino viene sfruttato solo parzialmente per fini alimentari, essendo indispensabile anche per la formazione dei tessuti; infatti si possono distinguere tre tipi di metabolismo: di crescita, di mantenimento delle funzioni vitali e di ricavo delle energie per il movimento (Regner, 1985). Ouindi, in realtà, al momento della schiusa, lo sviluppo di organi e tessuti non è ancora ultimato; serviranno 30-50 giorni perché l'individuo possa essere considerato giovanile (La Mesa et al., 2009). Considerando che digiuno e predazione sono le due principali cause di morte delle larve di E. encrasicolus (La Mesa et al., 2009; Garcìa et al., 1998), è chiara la stretta dipendenza che questo stadio vitale dell'alice ha con le risorse alimentari e i fattori fisici caratteristici dell'habitat in cui è immersa. Durante lo sviluppo embrionico, i tassi di mortalità più accentuati sono stati riscontrati negli stadi II-VI, che richiedono la maggior parte del tempo. Dopo la schiusa, le larve crescono molto velocemente all'inizio, per poi subire un drastico rallentamento dopo la formazione della bocca e la pigmentazione degli occhi, con cui coincide l'assorbimento del vitellino (inizia la predazione attiva). La crescita poi diminuisce di molto: inizialmente la post-larva cresce piano, per poi presentare dei tassi di accrescimento sempre più veloci (Regner, 1985, 1996), ma dipendenti sempre dalle condizioni trofiche sperimentate. Questi andamenti oscillatori nei tassi di crescita sono dovuti ai processi di sviluppo descritti: infatti, nel corso del riassorbimento del sacco vitellino, la larva cerca di crescere il più possibile per poter massimizzare il successo alimentare e ridurre così la mortalità da predazione o da digiuno. Quindi le larve tendono al raggiungimento di una dimensione tale da poter sfuggire ai predatori; infatti la mortalità da predazione diminuisce con l'aumentare della taglia larvale, dipendente anche dalle condizioni fisiche del sistema: per esempio, una turbolenza moderata può favorire gli incontri preda (zooplancton)-predatore (alici), con ricadute positive sulla crescita larvale e una conseguente diminuzione della mortalità da predazione. Se però si verificano episodi di elevata turbolenza, gli incontri con le prede vengono inficiati e la mortalità aumenta (Conway et al., 1998).

Anche gli stadi larvali dell'alice basano la propria alimentazione sulle riserve di zooplancton presenti in mare (North & Houde, 2004; Conway et al., 1998; Costelago et al., 2011; Borme et al., 2009; García & Palomera, 1996; Regner, 1996); questo spiega una distribuzione nello strato d'acqua più superficiale, con un picco a 8-10 m (Coombs et al., 2003) o comunque il più possibile nei pressi del termoclino, in corrispondenza del DCM e del DZM (vedi par. 2.2.1). Sebbene tutti gli stadi di sviluppo dell'alice si nutrano di zooplancton, si osserva tuttavia una differenza nella composizione delle prede. Infatti, come descritto precedentemente, gli archi branchiali nelle larve si sviluppano solo ad una lunghezza di circa 26 mm, condizione che esclude il filter-feeding fino al raggiungimento di questo stadio. Ma le riserve presenti nel sacco vitellino hanno permesso uno sviluppo avanzato di occhi, bocca e apparato locomotore, indicando una dieta del tipo raptorialfeeding. A tal proposito sono interessanti i risultati ottenuti da Chesney (2008): l'alice ricerca la preda durante le pause che intervallano un percorso caratterizzato da movimenti corti e frequenti. Le pause che intervallano gli spostamenti sono esplosivi, piuttosto lunghe in fase iniziale, si riducono sensibilmente in durata con l'accrescimento della larva. Chesney inoltre conclude che le pause sono dipendenti dall'intensità luminosa, essendo maggiori a luce bassa. Alla stregua delle pause, la velocità di reazione alla preda varia in relazione alla taglia, ma anche in base all'intensità di luce e alla torbidità. Anche se le alici sfruttano frequentemente un attacco a vuoto per potersi avvicinare alla preda, si deve tenere in considerazione che, una volta apportato l'attacco, le larve possiedono un elevatissimo tasso di cattura (83%), migliorato ulteriormente (100%) in larve di 14-19 mm. Sembra comunque che le alici siano specie adattate all'alimentazione in acque ad alta torbidità (sotto l'influenza di fiumi), in cui riescono a trovare riparo dagli attacchi dei predatori.

L'alice allora risulta essere strettamente dipendente dalla luce durante l'alimentazione, condizione che la caratterizza dal momento in cui diviene un predatore attivo. La taglia delle prede, inoltre, non sembra rappresentare un fattore limitante nell'alimentazione di larve e giovanili, che possono focalizzarsi sulle stesse prede mesozooplanctoniche degli adulti, come copepodi calanoidi (*Temora*

stylifera), arpacticoidi (Euterpina acutifrons ed Oncaea spp.), ciclopodi (Oithona plumifera ed Oithona nana) e cladoceri (Penilia avirostris ed Evadne nordmanni); larve tardive selezionano anche larve di decapodi (Borme et al., 2009). Le larve, però, diversamente da adulti e giovanili, non possiedono un apparato gastro-intestinale sviluppato e di conseguenza non hanno la possibilità di accumulare grandi risorse alimentari (Borme et al., 2009). Gli stessi autori, quindi, sottolineano un cambiamento ontogenetico nella dieta, soprattutto nell'evoluzione dello stadio larvale, durante il quale si assiste ad un diverso sviluppo degli organi locomotori e filtratori, che permettono all'individuo di basare la propria dieta anche su elementi microzooplanctonici. Garcia et al. (1996), però, hanno verificato che, se esposte a temperature elevate, le larve sono limitate dal fattore cibo; se invece la concentrazione trofica non risulta essere limitante, il fattore discrminante è la temperatura. Quando le risorse alimentari vengono improvvisamente a mancare (fenomeni oceanografici improvvisi) e le alici non hanno più sufficienti risorse trofiche, si può assistere a quella che viene definita morte ecologica: i pesci cominciano a sfruttare le risorse energetiche accumulate, ma se la condizione di digiuno si protrae, si arriverà ad un punto di "non ritorno", dopo il quale l'individuo andrà incontro a morte, anche in caso di nuovo rinpinguamento delle risorse alimentari (Regner, 1985).

Oltre alla natura zooplanctivora, le larve condividono con gli adulti anche le migrazioni giornaliere, concentrandosi in profondità durante le ore del giorno e spostandosi invece in superficie nelle ore notturne (Garcìa & Palomera, 1996). Le larve più giovani, però, operano tale spostamento nello strato compreso tra la superficie e il termoclino tramite un continuo gonfiamento e sgonfiamento della vescica natatoria, visibile in larve di 13 giorni e di circa 7 mm, che viene gonfiata di notte e sgonfiata di giorno (Ré, 1987; North & Houde, 2004), con il duplice vantaggio di favorire un sostanziale risparmio energetico e consentire che vengano evitati attacchi da parte dei predatori naturali, che localizzano la preda attraverso il movimento corporeo (Ré, 1987). Larve più lunghe di 10 mm, invece, sostano a 30 m durante le ore del giorno (Garcìa & Palomera, 1996).

I giovanili "non sono molto diversi dagli adulti" (Borme *et al.*, 2009), avendo praticamente stesse abitudini e caratteristiche; Sinovičić (1998,1999) ha riscontrato, però, un'attività predatoria rivolta soprattutto ad *Helicostomella subulata*, *Tintinnopsis campanula* e *Tintinnopsis compressa* e *Stesosemella verticosa*. Borme *et al.* (2009) schematizzano efficacemente i pattern alimentari notturni e diurni di larve, giovanili ed adulti, evidenziando una diminuzione della presenza stomacale di *Euterpina acutifrons* tra larve tardive (78,5 %), giovanili (48,26 %) ed adulti (43,92 %) e un aumento di *Oncaea spp.* tra gli stessi stadi (rispettivamente 14,6 %, 45,45 % e 37,16 %) (Fig. 21).

In conclusione, uova e larve di *E. encrasicolus* sono fortemente dipendenti dalle condizioni ambientali che sperimentano, necessitando di fattori biotici ed abiotici altamente favorevoli. Tale condizione si riscontra, per le alici, a livello della foce dei fiumi e in corrispondenza della piattaforma continentale

Da qualche anno si è avuta la diffusione di specie termofile in aree settentrionali, segno del riscaldamento globale. Un esempio è il caso di *Sardinella aurita*, un pesce pelagico meridionale ormai diffuso anche al nord. Non sembra, comunque, che sussista alcuna competizione per lo spazio tra questa specie e l'alice europea, nonostante la coincidenza dei periodi riproduttivi. Le larve di *S. aurita*, però, sono più superficiali (nei primi 10 m), mentre quelle di *E. encrasicolus* presentano distribuzione più ampia (Sabatés *et al.*, 2008).



Fig. 21. Indice di selezione di Ivlev (E) calcolato per larve tardive (da 30 a 39 mm), giovanili (da 40 a 89 mm) e adulti (\geq 90 mm) durante il giorno (barre bianche) e la notte (barre nere) in E. encrasicolus (Borme et al., 2009).

2.3. Sfruttamento

Il successo degli stadi iniziali dell'alice (uova, larve e giovanili) influirà poi sui tassi di reclutamento di popolazione e di stock da pesca. Infatti si tratta di due concetti diversi: nel momento in cui le alici della classe di età 0+ (E. encrasicolus giunge a maturazione nel primo anno di vita) saranno pronte ad affrontare lo spawning, esse entreranno a far parte dello stock riproduttivo e si parlerà allora di nuove reclute. Queste poi si integreranno nello stock da pesca: completato il primo atto di spawning, che per gli esemplari nel primo anno di vita ha luogo nelle aree sotto costa e nei periodi più caldi della stagione estiva (vedi par. 2.2.2), le nuove reclute seguiranno gli adulti nelle aree di svernamento in acque profonde, raggiungendo successivamente la taglia di 9 o 10 cm, adeguata per essere sfruttate dal punto di vista commerciale (Cingolani et al., 1996). I pescatori analizzano costi e benefici della propria attività, cercando di ottenere il massimo ricavo. Concentrarsi su esemplari di alice che non hanno raggiunto una lunghezza molto elevata non è economicamente vantaggioso. Se però si considera che dopo aver raggiunto una certa taglia le alici non aumentano ulteriormente il loro peso, se ne deduce che una pesca focalizzata su alici troppo adulte non sarà altrettanto vantaggiosa. Per esempio, Basilone et al. (2004), riportano che nello stretto di Sicilia le catture più numerose sono effettuate a discapito degli individui appartenenti alla seconda classe annuale di età (55-63%) o addirittura alla prima classe (30-41%), seguite poi dalla classe 0 (1-5%) e dalla classe 3 (3-5%). Lo sforzo di pesca in Adriatico tra il 1975 e il 1992, invece, si è concentrato principalmente sulle classi di età 1, 0 e 2, (Fig. 22), inficiando, con ogni probabilità, i tassi di reclutamento degli anni successivi.



Fig. 22. Composizione media di età delle catture di alici in Adriatico tra il 1975 e il 1992 (Cingolani et al., 1996).

I pesci pelagici maggiormente sfruttati nel bacino adriatico sono *E. encrasicolus* e *Sardina philcardus*, che rappresentano l'80% della pesca ai piccoli pelagici. Mentre in Italia è maggiormente sfruttata l'alice per il più elevato valore economico nel commercio ittico, in Slovenia e Croazia l'attività si concentra principalmente sulle sardine (Cingolani *et al.*, 2005) (Fig. 23).



Fig. 23. Catture totali dell'alice in nord e centro Adriatico dal 1975 al 1992 (Cingolani et al., 1996).

La flotta italiana per i piccoli pelagici in Adriatico è composta da 140 (70 coppie) volanti e da 40 vascelli con lampara. "Le reti volanti traggono il proprio nome dal fatto che non hanno un forte contatto con il fondo, ma vengono trainate in superficie, a mezz'acqua oppure sfiorano il fondale, a seconda del pesce che si vuole catturare"; in fase di pesca, la rete assume la forma di un "grosso imbuto con una bocca all'incirca quadrangolare" e spesso, per il traino, hanno bisogno di una coppia di imbarcazioni "con caratteristiche simili" (Fig. 24 e fig. 25).



Fig. 24. Volante in fase di pesca (Bonbace & Lucchetti, 2011).

La pesca tramite lampara necessita di un'imbarcazione "madre e di altre imbarcazioni satellite di più piccole dimensioni, che sono trasportate a bordo durante i trasferimenti e calate in acqua al momento della pesca"; dotate di potenti lampade, queste imbarcazioni hanno lo scopo di far concentrare il banco di piccoli pelagici individuato tramite sonar o ecoscandaglio. Una volta radunata una quantità di pesce ritenuta adeguata per la cattura, le imbarcazioni "convergono in un punto, in modo tale da radunare il pesce in un unico banco"; tutte le luci vengono spente ad eccezione di una, "al di sotto della quale rimarrà tutto il banco". Terminata tale operazione, viene

calata una rete a circuizione, che circonderà il grosso banco di pesce; la parte inferiore della rete viene chiusa, "formando una sorta di sacco e impedendo di fatto qualsiasi fuga verso il basso" (Fig. 26). "Non è ancora ben chiaro se la luce attragga direttamente i pesci o le loro prede", ma la pesca tramite lampare è sicuramente di grande vantaggio, in quanto tale tecnica non sottopone il pesce a stress meccanici di alcun tipo. Un problema è che la pesca tramite lampara "non è attuabile durante notti di luna piena, perché sarebbe difficoltoso radunare il banco di pesce" (Bombace & Lucchetti, 2011). Mentre la pesca con l'utilizzo di volante viene effettuata da Trieste ad Ancona, la lampara è diffusa in centro Adriatico, da Ancona a Vieste. Le catture nel sud Adriatico corrispondono al 5-10 % delle catture del nord e centro Adriatico (Santojanni *et al.*, 2003; Congolani *et al.*, 1996).



Fig. 25. Le diverse fasi di calo e salpamento di una volante a coppia (Bombace & Lucchetti, 2011).



b)

a)



Fig. 26. **a.** Funzionamento di una rete a circuizione; **b.** Funzionamento di una lampara (Bombace & Lucchetti, 2011).

La pesca ai piccoli pelagici in Adriatico è di fondamentale importanza, sia dal punto di vista economico che sociale, rappresentando una rilevante fonte di guadagno e fornendo posti di lavoro a migliaia di persone. Tra il 1975 e il 1996, la cattura media di alici era di 25.000 tonnellate all'anno; il massimo è stato registrato tra il 1978 e il 1980, con 50.000 tonnellate annue. Nel 1987, però, la popolazione di alici ha subito un drastico calo, traducendosi nel minimo storico delle catture: 4000 tonnellate. Dal 1988 vengono pescate in media 16.000 tonnellate all'anno, contro le 33.000 stimate negli anni precedenti al 1987 (Santojanni *et al.*, 2003). La causa di un decadimento così accentuato nelle catture non ha ancora trovato una spiegazione definitiva, anche se, probabilmente, è da ricercare in un'insieme di fattori, ambientali e biologici. Per esempio potrebbe essersi verificata un'esplosione di meduse, che si nutrono di plancton, comprendendo uova e larve dei piccoli pelagici; si potrebbe trattare di una risposta ad un apporto di nutrienti troppo elevato, con un conseguente bloom algale; ancora, le cause potrebbero essere di natura oceanografica oppure si potrebbe trattare di una risposta all'intensa attività di pesca.

Attualmente è sempre più utile lo sviluppo di modelli finalizzati al monitoraggio delle risorse ittiche nelle sue diverse componenti, come per esempio la VPA (Virtual Population Analisys) per gli stadi adulti o Ichthyop per gli stadi planctonici, in quella che viene definita biologia della pesca. Le risorse ittiche vengono sfruttate sempre più intensamente e gli habitat subiscono continue pressioni e alterazioni. Questo progressivo degrado non passa inosservato e dal 1988 è stato necessario introdurre il fermo pesca, cioè il divieto di operare l'attività a livello di fishery nei periodi più caldi dell'anno, per circa 40 giorni (Cingolani *et al.*, 1996).

Riprendendo la teoria di Gordon, si può asserire che si sta minando la resilienza della risorsa, rendendola sempre più finita; politiche di gestione accurate e una maggiore consapevolezza da parte dei pescatori divengono allora componenti fondamentali per la salvaguardia della fauna ittica.

3. CARATTERISTICHE MORFOLOGICHE ED OCEANOGRAFICHE DEL BACINO ADRIATICO

Poiché le diverse caratteristiche geografiche, come ad esempio ambienti di piattaforma o aree di upwelling, influenzano *Engraulis encrasicolus* nella scelta delle zone preferenziali per lo spawning o per il reclutamento, le considerazioni relative alle caratteristiche ecologiche dell'alice non possono prescindere dalla descrizione generale del bacino adriatico sia dal punto di vista geografico/topografico che dal punto di vista oceanografico. Inoltre una trattazione, seppur non troppo approfondita, della circolazione generale dell'Adriatico, dalla quale dipende la dispersione degli organismi planctonici, risulta fondamentale, se si considera che un obiettivo del presente lavoro è indagare sul trasporto di uova e larve.

In generale l'Adriatico viene definito un bacino di diluizione, dato che tutti gli apporti fluviali comportano un guadagno di acqua di 1,14 m/anno; inoltre gli viene conferito il titolo di "motore di calore", registrandone una perdita a lungo termine di 19-22 W/m², anche se una parte del calore in uscita viene ricompensato dalle acque in ingresso attraverso il canale di Otranto (Artegiani *et al.*, 1996a). L'Adriatico, inoltre, è un importante area di formazione delle acque profonde del Mediterraneo, risultando determinante anche in trend di circolazione più ampi (Zavatarelli *et al.*, 1998).

Nel mar Adriatico si può riassumere l'azione di tre forze principali: 1) affluenza dei fiumi, soprattutto del Po, che compensa gradienti orizzontali di temperatura e salinità; 2) vento e flussi di calore superficiali, ai quali è dovuta la formazione di acque profonde e la sussistenza della circolazione ciclonica; 3) il canale di Otranto che, come descritto in precedenza, riequilibra il bacino dal punto di vista termico e salino (Artegiani *et al.*, 1996b).

3.1. Morfologia

Il mare Adriatico rappresenta la regione più settentrionale del mar Mediterraneo; delimitato a nord e a ovest dalle coste dell'Italia, bagna a est quelle di Croazia e Albania e si connette a sud con il mar Ionio attraverso il canale di Otranto. E' un bacino semi-chiuso che, sviluppandosi in lunghezza con il suo asse maggiore diretto a sud-est, ricorda la morfologia di un fiordo. E' lungo circa 800 km e largo circa 200. Le coste occidentali italiane, caratterizzate da un fondale per lo più sabbioso che discende in modo regolare, differiscono in maniera sostanziale da quelle orientali, prevalentemente rocciose, a livello delle quali si hanno bruschi cambiamenti batimetrici.

È spesso diviso su base batimetrica in tre differenti sub-regioni: nord-Adriatico, centro-Adriatico e sud-Adriatico (Fig. 27), anche se alcuni autori dividono ulteriormente il nord-Adriatico, o su criteri batimetrici (Zavatarelli *et al.*, 1998) o in base alla posizione del Po (Ferrarese et al., 2008).



Fig. 27. Batimetria e divisione in sub-bacini dell'Adriatico (Mantziafou & Lascaratos, 2008).

L'Adriatico settentrionale è un'area generalmente poco profonda, caratterizzata da una piattaforma continentale piana che mediamente raggiunge 35 metri e che discende in modo regolare non arrivando a più di 100 metri di depressione (Ferrarese et al., 2008; Artegiani et al., 1996a). Quest'area è la più influenzata dai corsi fluviali, subendo, con variazioni stagionali e inter-annuali, l'influenza di Po, Adige e Brenta, ai quali è attribuibile l'84% degli input fluviali nella regione nord-occidentale. Le acque dolci modificano circolazione, salinità e struttura trofica dell'intero bacino e sono determinanti per le caratteristiche generali dell'Adriatico (Cozzi & Giani, 2011). Il sub-bacino centrale è caratterizzato da una profondità media di 140 metri, anche se la fossa di Pomo (MAP) supera i 250 m. Il sub-bacino meridionale, infine, che si estende convenzionalmente dalla soglia di Palagruza fino allo stretto di Otranto, è caratterizzato dalla depressione più accentuata del bacino: la fossa sud-adriatica (SAP), profonda fino a 1200 metri (Artegiani et al., 1996a). Il canale di Otranto permette la connessione dell'Adriatico con il mar Ionio e in generale con l'est Mediterraneo, concorrendo così alla definizione delle caratteristiche oceanografiche generali dell'intero bacino. Si tratta di un canale largo circa 72 km, della profondità di 780 metri (Benoit Cuschman-Roisin et al., 2001); dopo aver raggiunto il massimo a livello della fossa sud adriatica, subisce una risalita, formando un "gradino".

3.2. Masse d'acqua e circolazione adriatica generale

Una massa d'acqua si può descrivere come un "corpo d'acqua definito da una storia di formazione comune e che si origina in una regione oceanica particolare" (Cardin *et al.*, 2011). In generale le masse d'acqua in Adriatico si possono distinguere sulla base delle temperature stagionali e dei profili di salinità in 1) acque di superficie, 2) acque profonde e 3) acqua levantina intermedia e levantina intermedia modificata (Borzelli *et al.*, 1999; Zavatarelli *et al.*, 1998).

La circolazione adriatica ha carattere ciclonico (senso anti-orario) in tutte le stagioni. L'acqua di superficie e la levantina intermedia (LIW) entrano attraverso il canale di Otranto; mentre la massa superficiale fluisce parzialmente lungo la costa croata fino al sub-bacino settentrionale, discendendo poi lungo la costa italiana fino a formare la WAC (Western Adriatic Current), gran parte della LIW vira subito verso ovest nel sud-Adriatico in seguito all'incontro con la fossa sud-adriatica e lascia immediatamente il bacino: si forma il vortice ciclonico sud-adriatico, stabile (Borzelli *et al.*, 1999). Inoltre è ormai generalmente riconosciuta la presenza di un secondo vortice ciclonico, meno stabile di quello meridionale, a livello del sub-bacino centrale, in corrispondenza del MAP (Fig. 28 e fig. 29).



Fig. 28. Circolazione superficiale media in Adriatico (Mantziafou & Lascaratos, 2008).

Nel nord-Adriatico, invece, si nota la presenza di vortici stagionali, caratteristica dipendente soprattutto dalla bassa batimetria della piattaforma (Ferrarese *et al.*, 2008): per esempio Mosetti e Lavenia (1969) indicano la formazione di un vortice ciclonico nella primavera-estate del 1967, assente nella primavera del 1968. Ancora, Zore-Armanda & Mladinic (1976) hanno notato un vortice anticiclonico al di sotto del Po, nel novembre del 1974 (Artegiani *et al.*, 1996b).



Fig. 29. Schema della circolazione baroclinica in Adriatico (Artegiani et al., 1996b).

Potrebbe sembrare allora che il sub-bacino settentrionale sia dinamicamente isolato rispetto alle altre due porzioni, ma invece ne è largamente riconosciuta l'influenza sulle dinamiche dell'Adriatico centrale e meridionale (Artegiani *et al.*, 1996a): l'Adriatico settentrionale è, alla stregua della regione meridionale, un'importante area di formazione di acque profonde (Artegiani *et al.*, 1996b), le quali poi si spostano verso sud lungo la costa italiana seguendo la WAC. Potranno allora mescolarsi con la LIW al livello del vortice centrale e meridionale, generando la così detta Modified Levantine Interediate Water (MLIW). L'acqua profonda adriatica (AdDW) si forma per convezione ed è distinta in Acqua Profonda Nord Adriatica (NAdDW) e Acqua Profonda Centro-Sud Adriatica (MAdDW e SAdDW). Queste saranno trasportate a livello del SAP (che ospita l'84% dell'acqua profonda adriatica), dove porteranno alla dispersione dell'accumulo di acqua calda e meno densa verso la scarpata italiana; questa massa d'acqua fluisce infine nel mar Ionio attraverso lo strato profondo dello stretto di Otranto, raggiungendo poi le formazioni profonde nel Mediterraneo orientale (Cardin *et al.*, 2011).

Come descritto da Ferrarese et al. (2008), la circolazione adriatica è attivamente influenzata da: 1) forza del vento, 2) affluenza dei fiumi e 3) rimescolamento convettivo, sebbene un ruolo rilevante sia rivestito anche dalla topografia, come evidenziato prima nella descrizione del vortice sud-adriatico. Quindi le forze eoliche e fluviali agenti sul bacino possono fornire delle importanti indicazioni anche sugli andamenti di dispersione e sui tassi di sopravvivenza degli stadi planctonici di *Engraulis encrasicolus*.

3.3. Venti e fiumi in Adriatico

Le principali forze eoliche che agiscono in Adriatico sono la bora, che soffia da nord-est, e lo scirocco, proveniente da sud-est, oltre all'etesiano, detto anche maestrale, che soffia da nord-ovest (Ferrarese *et al.*, 2008) (Fig. 30), ma che non sembra avere grosse ripercussioni sulla circolazione adriatica generale.



Fig 30: principali venti in Adriatico (Benoit Cushman-Roisin et al., 2001).

La bora è un vento freddo invernale che riveste un ruolo chiave nel raffreddamento dell'acqua superficiale e quindi nella formazione di acque profonde, determinando oltretutto un forte rimescolamento della colonna d'acqua. Derivante dalla caduta di aria fredda e secca dalle Alpi Dinariche, è un vento catabatico contraddistinto da un forte taglio orizzontale, caratteristica che comporta la formazione di un vortice ciclonico nella parte più settentrionale del sub-bacino nord-adriatico e alimenta la corrente costiera ovest-adriatica. Le conseguenze principali riguardano l'aumento della velocità delle correnti superficiali e profonde sulla costa occidentale (a nord la forza delle correnti non è molto pronunciata), un forte rimescolamento della colonna d'acqua e un abbassamento sostanziale delle temperature, anche a livello delle isole croate, da 24 a 12,9 °C in quattro giorni (Boldrin *et al.*, 2009). Quindi gli eventi di bora, apprezzabili principalmente in inverno, definiscono condizioni ambientali avverse ai processi di riproduzione e reclutamento delle alici: acque fredde, assenza di barriere oceanografiche e accresciuta forza delle correnti.

Lo scirocco è invece un vento proveniente dai deserti nord-africani ed arabi. Dopo il suo passaggio al livello del Mar Ionio, in Adriatico ha le caratteristiche di un vento umido che soffia verso nord. Non è tipico di alcun mese o stagione e il suo sviluppo è più graduale rispetto alla bora (Benoit Cushman-Roisin *et al.*, 2001) ed ha conseguenze significative sulla circolazione adriatica. Ferrarese *et al.* (2008), infatti, descrivono un debole flusso ciclonico vicino a Trieste e un debole flusso anticiclonico in corrispondenza di Venezia, nel sub-bacino settentrionale; inoltre indicano la presenza di una corrente verso nord-ovest lungo la costa italiana in opposizione a una corrente molto debole in corrispondenza della costa istriana e dalmata. Ancora, si osserva la formazione di tre sottili vortici anticiclonici vicino alla costa italiana al nord, al centro e al sud. In generale, lo scirocco comporta un abbassamento delle temperature a livello della costa nord-adriatica, mentre le aree più profonde del bacino, alla stregua di quelle del sud, sono più calde.

Benché sia inserito in un'area chiusa e relativamente piccola, nel mare Adriatico sfociano molti fiumi importanti, tra i quali il principale è sicuramente il Po che, insieme ad Adige e Brenta, infatti, concorre per l'84% all'affluenza totale in Adriatico, mentre i fiumi a nord e ad est rappresentano rispettivamente il 10% e il 6% (Cozzi & Giani, 2011) (Fig. 31).

Ne consegue che le portate dei fiumi risultano discriminanti nella struttura trofica (e quindi ecologica) e nella circolazione dell'intero bacino. Inoltre si deve registrare un aumento della portata del Po: dai 20,54 km³/anno del 1917, nel 2008 sono stati raggiunti 82,49 km³/anno, con un valore medio di 47,17 km³/anno (Cozzi & Giani, 2011)



Fig. 31. Dislocazione dei fiumi che sfociano nell'Adriatico settentrionale (Cozzi & Giani, 2011).

Le variazioni stagionali e inter-annuali dovute ai regimi pluviali e nevitici si riflettono inevitabilmente sulle caratteristiche biologiche (oscillazioni fito- e zoo-planctoniche, vedi par. 2.2.1) ed oceanografiche del sistema, essendo, il Po, la principale fonte di nutrienti base del sistema

marino (NO₃ e PO₄ su tutti) e determinando la formazione di barriere, vortici e fronti oceanografici. L'Adriatico è considerato un bacino fosforo-limitante, soprattutto in superficie e in profondità nel nord, mentre nel sub-bacino centrale, e soprattutto in quello meridionale, i rapporti di Redfield lasciano pensare a una carenza di azoto. Le concentrazioni di nutrienti, la clorofilla a e la quantità di fitoplancton mostrano un trend definito, con una riduzione sostanziale da ovest verso est, mentre i nutrienti diminuiscono anche spostandosi longitudinalmente, da nord a sud, per effetto della stretta dipendenza dai corsi fluviali (Zavatarelli *et al.*, 1998).

Molto importante per le dinamiche dell'Adriatico è anche l'effetto prodotto dall'interazione dei venti con i corsi fluviali. Infatti, un diverso regime eolico può portare a una differente propagazione dell'acqua dolce, determinando una variazione nella distribuzione di salinità, temperatura, nutrienti e clorofilla a. In condizioni di bora, per esempio, le acque dolci immesse dal Po tendono a essere schiacciate e a defluire lungo la costa italiana, essendo soggette a forze che agiscono da est verso ovest. Quindi i nutrienti saranno prevalentemente presenti sotto costa e principalmente lungo il litorale italiano (Boldrin *et al.*, 2009), anche se lungo la costa croata saranno favoriti fenomeni di upwelling e quindi di risospensione di nutrienti. In condizione di scirocco, invece, la forza eolica agisce verso nord-ovest, portando a una diffusione di queste acque verso il sub-bacino settentrionale, con la conseguente propagazione di acqua meno salata e più carica di nutrienti verso la costa orientale.

4. INDIVIDUAL BASED MODELS

I modelli matematici, il cui impiego si sta sviluppano con frequenza sempre maggiore, sono strumenti utili per ottenere informazioni sulle risposte del sistema a specifici fattori che vengono considerati nel modello stesso. Trattandosi di simulazioni della realtà, i cui risultati possono fornire un valido supporto o un'interessante integrazione a dati sperimentalmente ottenuti in campo, l'utilizzo di modellistica numerica è sempre più diffuso e tende ad un progressivo miglioramento. Ovviamente, però, come sottolineato da Grimm (1999), pensare di poter simulare ciò che avviene effettivamente in natura è a dir poco utopistico.

I modelli Individual-Based (IBM) operano al più basso livello di organizzazione ecologica: gli individui, che vengono considerati singolarmente come unità dotate di almeno una caratteristica variabile oltre all'età, come ad esempio il peso, la loro posizione nella gerarchia sociale, ecc. Quindi le relazioni che vengono considerate dagli IBM sono di tipo bottom-up: dall'analisi dell'individuo si ottengono conclusioni sull'intera popolazione. Gli IBM si contrappongono ai modelli state variables, che stabiliscono relazioni di tipo top-down, partendo dall'analisi della popolazione, al fine di ottenere dati sugli individui che la compongono (Grimm, 1999) (Fig. 32).



Fig. 32: relazioni top-down e bottom-up nell'ecologia modellistica (Grimm, 1999).

Il comportamento degli individui varia in base alle interazioni con l'ambiente esterno, costituito dalle variabili ambientali e dagli altri individui.

Ancora Grimm (1999) elenca alcune regole per un corretto approccio verso gli IBM; essi:

- lo scopo di un IBM è quello di trovare possibili soluzioni ad un problema;
- si deve riuscire ad integrare conoscenze empiriche ed osservazioni reali;
- gli IBMs sono uno strumento efficace per capire il funzionamento del sistema in esame;
- gli esperimenti permettono una comprensione sempre più profonda delle potenzialità del modello;

- l'uso degli IBMs risulta più efficace nel momento in cui l'esperimento si basa su fenomeni effettivamente presenti in natura, potendo rivestire un ruolo fondamentale per la rivisitazione di alcune teorie ecologiche;
- gli IBMs devono rappresentare un punto di congiunzione con le teorie ecologiche classiche;
- l'individuo può essere definito in modo diverso a seconda delle situazioni.

4.1. Ichthyop

Philippe Verley sviluppa Ichthyop, un IBM utile alla simulazione delle dinamiche dell'ittioplancton (larve e uova di pesce), influenzata dai processi avvettivi e cioè dalla dispersione e dal trasporto, subiti dai corpi passivi in seguito alle loro interazioni con le masse d'acqua. Il modello viene sviluppato per indagare come fattori fisici (ad esempio correnti, temperatura ...) e biologici (ad esempio crescita, mortalità ...) incidono sulle dinamiche dell'ittioplancton (Lette t al., 2008) nel Golfo del Benguela. Gli stessi autori riassumono efficacemente le caratteristiche principali del modello. In particolare, serie di dati relativi a medie di correnti, temperatura, salinità si ottengono da simulazioni ROMS (Regional Oceanic Modelling System) o MARS (Model for Applications at Regional Scale). Trattandosi di un IMB, le simulazioni si basano sull'individuo, descritto dalle variabili di stato: età (in giorni), lunghezza (in mm), stadio (uovo, larva con sacco vitellino o larva che si nutre autonomamente), localizzazione (latitudine in °N, longitudine in °E e profondità in metri) e stato (vivo o morto); le variabili di stato derivanti da ROMS o MARS e che descrivono l'ambiente fisico sono invece: velocità delle correnti (in m/s), temperatura (in °C) e salinità.

La simulazione inizia con una strategia di deposizione delle particelle (spawning) definita dal ricercatore, in aree che possono essere definite da quattro o più vertici che vengono salvate in un file .cfg e che devono essere comprese nel dominio ROMS o MARS; il modello procede in time step discreti, durante i quali uova e larve compiono spostamenti (avvezione orizzontale, avvezione verticale, dispersione orizzontale, dispersione verticale, galleggiamento e migrazione verticale delle larve), crescono (Ichthyop analizza una legge di crescita dipendente dalla temperatura : lenght $_{(t+dt)}$ = lenght $_{(t)}$ + [growth coeff.1 + growth coeff.2 * max(temp., threshold temp)] * dt) e sperimentano mortalità (in relazione a temperature e salinità incontrate) o reclutamento (quando raggiungono una soglia di età o lunghezza) (Fig. 33). Si deve sottolineare, inoltre, che Ichthyop, esendo un modello langrangiano, è programmato per simulare un certo grado di stocasticità, che si verifica a livello della deposizione, del trasporto o del reclutamento.



Fig. 33: ciclo vitale dei piccoli pelagici; viene definito il criterio di reclutamento.

Completate le simulazioni, il ricercatore potrà conoscere gli spostamenti delle particelle e le caratteristiche ambientali da esse sperimentate (Lett *et al.*, 2008), visualizzando con software grafici o statistici le informazione di carattere biologico e fisico contenute nei file NetCDF ottenuti ottiene. Al termine di una simulazione, inoltre, il ricercatore può trovare un riscontro immediato ed intuitivo della dispersione delle particelle visulalizzandone il tragitto percorso nell'arco di tempo impostato.
5. MATERIALI E METODI

Il presente lavoro si basa sull'utilizzo di Ichthyop 3.0b, una versione più completa e dettagliata rispetto ad Ichthyop 2.2, utilizzato in precedenza presso l'Università Politecnica dele Marche per effettuare uno studio a ritroso (backward) sulla dispersione degli stadi planctonici di *Engraulis encrasicolus* e *Sardina pilchardus*. E' opportuno precisare che è pervenuta all'Università Politecnica delle Marche anche una versione provvisoria 3.1, che tuttavia si è rivelata ancora incompleta e poco attendibile.

🖆 Ichthyop - Configuration editor 📃 🔲 🔀									
IO Model Variable	time Biolog	gy Transpor	t Release	Recruitment					
From zone From file									
Number of particles 100	lumber of particles 10000 Release depth min 0 [meter]								
	Release depth max 50 [meter]								
✓ Multi-release events									
Number of release events									
Time between two release events 0003/00/00 adad hn:mm									
Patchiness									
Number of patches 0 Patch radius 0 [meter]									
Patch thickness 0 [meter]									
Zones New Duplicate Delete									
Zone 1 📤 Geographie	cal area		Bathymetric r	mask					
Zone 2	Lon (east)	Lat (north)							
Zone 3 NW Corner	12.26	45.48	Lower lin	ie 0 [n	neter]				
Zone 5 NE Corner	12.93	45.66	Higher lin	1 e 30 [n	neter]				
Zone 6 SE Corner	13.08	45.05							
Zone 6 SE Corner Zone 7 SW Corner	13.08	45.05	Color	Click					

Fig. 35: interfaccia con opzioni di reclutamento in Ichthyop 2.2.

La versione 3.0b, oltre ad essere dotata di un'interfaccia grafica più immediata e confortevole per il ricercatore (pregio nient'affatto marginale) rispetto ad Ichthyop 2.2 (Fig. 34 e 35), offre anche la

possibilità di impostare un numero maggiore di parametri fisici e biologici, favorendo la precisione e la verosimiglianza delle simulazioni.

Ichthyop 3.0b - 2012_10_15_Ennio_config_roms3d.xml	1444 C	and the local division of the local division	
Configuration Simulation Mapping Animation Help			
Crthtyop 3/0 - 2012 10 15 Enno Config remsdaxml Configuration Simulation Mapping Animation Help Anagement Step 1 : configuration New Open Close Save CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0blichthyop-3/0blc/gl2012_10 Step 2 : simulation Step 3 : mapping Tommation 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] Opened CrUsers/Ennio/Deskloplichthyop-3/0b - Welcome on board 1 2012/10/23 11:40/21[SINFO: [Configuration] O	Ichthyop 3.0b - Step 1 : configuration - C:Us Image: Step 2 : co	ers Ennio Desktoplichthyop-3.0blichthyo Block Advanced Biology/Recruitme Block of options for defining som instance, the recruitment succes process, do not forget to create a disk/,	p-3.0bicfg12012_10_15_Ennio_config_roms3d.xml nt er ceruitment criterions and recruitment zones, in order to study, for s of a particular geographic area. First time you enable the recruitment new zone file (the filename is preset but the file may not exist yet on your Value Length criterion 70 44.0 00 true C:\Users\Ennio\Desktopichthyop-3.0bichthyop-3.0bicfg\/Alici_Zone_ADR - R Delete value
		<u> </u>	الا کې د د د د د د د د د د د د د د د د د د
			IT 🔺 🛱 🌗 🏪 🚹 11:43 23/10/2012

Fig. 35: interfaccia con opzioni di reclutamento in Ichthyop 3.0b.

Per consentire il corretto funzionamento del modello, prima di tutto è stato necessario modificare alcuni parametri impostati di default: infatti non bisogna dimenticare che Ichthyop è nato per lo studio della dispersione degli stadi planctonici dell'alice nel Golfo del Benguela.

Sono stati reimpostati innanzitutto i parametri contenuti nella cartella "Main", che comprende le voci "Time", "Output", "ROMS 3D" e "Release stain", grazie alle quali si definiscono le

impostazioni fondamentali della simulazione. In particolare nella sezione "Time", che richiede la selezione del calendario, si è optato per quello Gregoriano, preferendolo al Climatologico. Successivamente è stata modificata la data di origine temporale, impostandola al 23 maggio 1968. Il verso dello studio, come già indicato nel paragrafo 1, è stato impostato come "forward".

Come suggerito nel modello stesso, un parametro fondamentale è il time step con cui Ichthyop procede alla registrazione dei dati: quanto minore è il time step, tanto più bassa sarà la velocità con cui procede la simulazione. Per lo studio qui presentato si è scelto di impostarlo a 1800 secondi, sicché i dati sono stati registrati ogni mezz'ora a partire dalla mezzanotte del giorno di simulazione. Completata la definizione di questi parametri fondamentali, si è proceduto a quella del periodo di simulazione, fissando giorno, mese e anno di inizio e la durata, che è stata impostata a 90 giorni.

L'operazione più importante nella voce successiva ("Output") è stata la scelta della frequenza di registrazione ("Record frequency"), che viene moltiplicata dal modello per il time step indicato nella sezione "Time", allo scopo di definire quale sia l'intervallo di tempo espresso in ore, prima della creazione di un file di output NetCDF. Inoltre sono state tracciate salinità e temperatura.

Nella sezione "ROMS 3D" si deve impostare il file di input contenente i dati oceanici relativi al periodo indicato nella sezione "time". Una novità rispetto al modello precedente risiede nel tipo di file di input utilizzato: in questo lavoro sono stati sfruttati i dati oceanografici ottenuti dalla griglia AdriaRoms, caratterizzata da maglie più strette e regolari e da dati più aggiornati e completi rispetto alla griglia EMMA, utilizzata nel modello 2.2 (Fig. 36).



Fig. 36: **a**. Griglia EMMA, curvilinea e con maglie più large e irregolari. **b**. Griglia AdriaRoms, rettilinea e con maglie più strette e regolari.

Infine la dimesione temporale è stata impostata come "ocean_time". La cartella successiva riguarda il trasporto delle particelle, per le quali è stata scelta una avvezione del tipo "Runge Kutta 4", mentre la dispersione orizzontale è stata semplicemente abilitata. La migrazione verticale, invece, è stata impostata come un fenomeno che si verifica esclusivamente in particelle di 3,5 giorni di età o più, lasso temporale in cui l'uovo è sicuramente schiuso e la larva è in grado di gonfiare e sgonfiare la vescica natatoria per effettuare piccole migrazioni giornaliere (vedi par. 2.2.3). L'ampiezza delle migrazioni stesse è stata definita tra i 2 e i 25 metri di profondità (alle quali le particelle si trovano rispettivamente alle 19:00 e alle 7:00). Considerata la capacità delle alici di idratare l'uovo, e quindi di modificarne la densità, in base alle condizioni ambientali, prima dell'atto di spawning (vedi par. 2.2.2 e 2.2.3), si è preferito non prendere in considerazione la galleggiabilità. La stessa scelta è stata operata per la deriva imputabile ai moti eolici.

Nella cartella "Release", poi, è stato sufficiente selezionare il file .cfg contenente i vertici e le caratteristiche batimetriche delle aree nelle quali è stata simulata la deposizione delle uova. In

generale, grazie all'utilizzo di Quantum GIS, l'Adriatico è stato suddiviso in 64 aree, definite da quattro o più vertici.

Infine Ichthyop permette di impostare una serie di parametri biologici che consentono di definire in modo più preciso le caratteristiche delle particelle, favorendo l'accuratezza della dispersione e l'avvicinamento alla realtà dei risultati.

Ricordando i valori riportati al par. 2.2.3, la lunghezza iniziale delle uova è stata impostata a 1,3 mm, la lunghezza alla schiusa a 2,46 mm e la lunghezza raggiunta dopo il riassorbimento del sacco vitellino a 3,35 mm. Inoltre sono stati modificati i valori della legge di crescita: come spiegato da Lett *et al.* (2009) Ichthyop riporta l'equazione non lineare

$$L(t + \Delta t) = Lt + r\Delta t \qquad (1)$$

dove

$$r = 0.02 + 0.03T \tag{2}$$

Il coefficiente *r*, allora, è composto da due valori, ma solo il secondo è dipendente dalla temperatura. Considerando che le uova di alice in Adriatico raggiungono lo stadio giovanile (44 mm) dopo 30-50 giorni (La Mesa *et al.*, 2009), i valori che descrivono il coefficiente *r* sono stati necessariamente modificati. In particolare è stato scelto di apportare una variazione al coefficiente dipendente dalla temperatura, aumentandolo fino a 0,038. Questa operazione si è basata sul lavoro di Ospina-Alvarèz *et al.* (2012) che hanno impostato, per simulazioni nel Golfo di Lione, un valore di circa 0,031 mm/giorno. Sapendo, inoltre, che i tassi di crescita in Adriatico sono più elevati rispetto alla regione occidentale del Mediterraneo, si è ritenuto che il valore di 0,038 mm/giorno rispecchiasse maggiormente le dinamiche di crescita di uova e larve di *Engraulis encrasicolus*. La

temperatura limite per la crescita è stata definita a 9° C: con temperature uguali o addirittura inferiori le particelle cessano di crescere. Il reclutamento delle particelle, allora, si basa su criteri di lunghezza e Ichthyop non ne simula ulteriormente il trasporto una volta raggiunti i 44 mm di lunghezza (passaggio da stadio planctonico a giovanile).

Anche se le aree di reclutamento create ricoprono l'intero bacino adriatico (fig. 38), al momento dell'analisi dei risultati sono state considerate come reclutate solo le particelle presenti in aree effettivamente favorevoli per la sopravvivenza e lo sviluppo delle alici: le aree 60, 61 e 62 disposte ad est, a livello dell'Istria, si contrappongono a quelle che vanno dalla 1 alla 12 che, insieme con la 106 (Golfo di Manfredonia), caratterizzano le aree di reclutamento lungo la costa occidentale.



Fig. 38: aree di reclutamento generali; l'area 106 è stata creata ad hoc, considerando l'ipotesi che considera il Golfo di Manfredonia una delle principali aree di reclutamento in Adriatico.

5.1. Analisi ANOVA

Sulla scia degli esperimenti condotti da Brochier *et al.* (2008), è stata definita una strategia di rilascio utile ad individuare, grazie ad un'analisi della varianza, quale fattore incidesse maggiormente sui tassi di reclutamento di *Engraulis* encrasicolus: è stato scelto di impostare 4 fattori fissi ed ortogonali: area di rilascio, profondità di rilascio, vicinanza alla costa e mese di deposizione. Nello specifico sono state rilasciate 20.000 particelle (uova) in quattro macroaree arbitrariamente selezionate, in modo che fossero poste a latitudini progressivamente minori; in ogni macroarea sono stati simulati dei rilasci vicino alla costa (inshore) e lontano dalla costa (offshore). Quest'ultima divisione è stata ulteriormente scomposta per profondità: in ogni area offshore e in ogni area inshore, infatti, le uova sono state "deposte" negli intervalli di profondità "0–10 metri" e "10–20 metri". Considerando le indicazioni di Regner (1985) circa i principali mesi di spawning delle alici, è stato simulato un rilascio a giorni alterni (15 giorni al mese) da aprile a novembre 2010.

Per questo esperimento la "Record frequency" è stata impostata a 12: ciò vuol dire che il modello moltiplicherà il time step (1800 secondi) per 12, registrando un file NetCDF (contenente dati di temperatura, salinità, posizione e stadio vitale delle particelle) ogni sei ore.

La scelta delle aree considerate per questa analisi è ricaduta su quattro macroaree, ulteriormente divise in base alla vicinanza alla linea di costa (fig. 37).



Fig. 37: aree di rilascio selezionate per l'analisi ANOVA; in particolare si evidenzia la divisione in aree sotto costa (2, 5, 8, 10) e al largo (20, 23, 26, 28).

5.2. Analisi comparativa

Oltre all'analisi della varianza, tesa a mettere in luce quali dei fattori considerati sia discriminante nel reclutamento, sono state impostate nuove simulazioni, al fine di confrontarne i risultati con i tassi di reclutamento annuali stimati dall'ISMAR-CNR di Ancona. Il centro di ricerca infatti elabora i tassi di cattura stimati grazie al progetto regionale Adriamed (FAO), per poi determinare i tassi di reclutamento di quell'anno, riuscendo così a valutare l'abbondanza di popolazione per l'anno successivo. In questo modo è stato possibile vreificare l'attendibilità delle simulazioni di Ichthyop 3.0b: se i tassi di reclutamento del modello coincideranno con quelli indicati dal CNR negli anni in esame, allora si potrà dedurre che la dispersione simulata da Ichthyop 3.0b è effettivamente veritiera.

Diversamente dall'esperimento descritto in precdenza, queste nuove simulazoni, oltre a basarsi sul rilascio di 65.000 particelle (uova) in un numero maggiore di aree (fig. 38), cosa che ha reso necessaria la modifica del file .cfg, sono caratterizzate da un time step pari a 3600 secondi e da un "Output Record" corrispondente a 12. In questo modo Ichthyop 3.0b registra le informazioni di outpu ogni 12 ore. Le altre impostazioni sono rimaste invariate.



Fig. 38: aree di rilascio considerate nel secondo esperimento; le aree 101, 102, 103, 104 e 105 sono state create ad hoc sulla base dei dati riportati da Regner (1985).

Per dimostrare che i risultati ottenuti non sono frutto del caso, è stato necessario ripetere le simulazioni in più anni: 2008, il 2009, il 2010 e il 2011. Dato che la congruenza tra i risultati

costituisce una condizione fondamentale per poter operare un'analisi comparativa adeguata, quest'ultima si è rivelata essere una scelta quasi obbligata: infatti le simulazioni si basano, come descritto nel paragrafo 4.1, sull'utilizzo della griglia AdriaRoms, diponibile dal 2008 in poi. Inoltre, considerato che i dati di cattura vengono collezionati e pubblicati annulamente dal CNR, le serie storiche utilizzabili risultano essere quelle relative agli anni 2008, 2009, 2010, 2011.

6. RISULTATI

6.1. Analisi ANOVA

La tabella sottostante rappresenta i risultati dell'analisi della varianza, effettuata su un disegno a quattro fattori fissi.

Source	66	DE	1/15	E	D	Euromaun
Source	- 33	DF	IVIS	r	P	rversus
ar	2,9295	3	0,9765	2098,38	0,001	RES
di	2,0135	1	2,0135	4326,79	0,001	RES
pr	0,0001	1	0,0001	0,26	0,6085	RES
te	0,5409	7	0,0773	166,06	0,001	RES
arXdi	0,7636	3	0,2545	546,96	0,001	RES
arXpr	0,0004	3	0,0001	0,25	0,8597	RES
arXte	1,6447	21	0,0783	168,3	0,001	RES
diXpr	0,0008	1	0,0008	1,69	0,194	RES
diXte	0,0525	7	0,0075	16,11	0,001	RES
prXte	0,001	7	0,0001	0,32	0,9464	RES
ArXdiXpr	0,0016	3	0,0005	1,12	0,3402	RES
arXdiXte	0,3793	21	0,0181	38,82	0,001	RES
arXprXte	0,001	21	0	0,1	1	RES
diXprXte	0,0006	7	0,0001	0,19	0,9877	RES
arXdiXprXte	0,0016	21	0,0001	0,16	1	RES
RE S	0,8339	1792	0,0005			
тот	9,165	1919				

Tab. 1: Tavola di ANOVA ottenuta con R. Legenda dei fattori: ar = area (4 livelli); di = vicinanza alla costa (2 livelli); pr = profondità (2 livelli); te = tempo (8 livelli).

Partendo dall'analisi delle interazioni, i risultati evidenziano che, nel momento in cui si considera il fattore profondità, non si ha alcun effetto significativo. Non risulta significativo neanche il fattore profondità profondità (Tab. 1). E' invece risultata altamente significativa l'interazione tra i fattori "area", "vicinanza alla costa" e "tempo". Su questa base si è proceduto ad esaminare la significatività fra i livelli di tutti i fattori mediante un SNK Test (vedi. Appendice). Per meglio evidenziare i risultati, sono riportati i grafici delle interazioni (Fig. 39), dove sono rappresentati, per ciascuna area, i reclutamenti medi a partire da intervalli di profondità differenti nelle zone offshore (linea rossa) e inshore (linea azzurra) negli otto mesi di indagine.













<u>AREA 4.</u>



Fig. 39: grafici di interazione; in ascissa sono riportati i reclutamenti medi a partire da zone offshore (linea azzurra) e inshore (linea rossa), mentre in ordinata è raffigurato il fattore tempo. Inoltre, mentre i grafici a sinistra indicano i risultati relativi all'intervallo di profondità 0-10 metri, quelli a destra ne sono il riassunto per l'intervallo 10-20 metri. Ciascuna coppia di grafici viene riportata per tutte le aree.

6.2. Analisi comparativa

Per l'analisi in esame, i dati sono stati elaborati in modo da poter ottenere informazioni di diversa natura.

Il numero medio di uova reclutate mensilmente a partire da ogni area di rilascio, da aprile a novembre, è stato diviso per il valore in km² dell'area considerata: per poter confrontare i valori è stato necessario normalizzarli con il calcolo appena descritto, in quanto Ichthyop opera i rilasci in proporzione all'ampiezza dell'area selezionata. I risultati ottenuti anno per anno, dal 2008 al 2011, sono descritti in Fig. 40.

Per confrontare il successo di reclutamento di ogni area di rilascio (cioè il numero di uova che, a partire da ogni area di rilascio, è stato reclutato), si è proceduto a un'ulteriore elaborazione, finalizzata al calcolo della percentuale di uova reclutate, a partire da ogni area, in relazione al numero totale di uova rilasciate nella stessa zona (Fig. 41).









Fig. 40: media di reclutamento per ogni area di rilascio (uova/km²) dal 2008 al 2011.



Fig. 41: percentuale di reclutamento dal 2008 al 2011 in base al numero di uova rilasciate.

Poiché Ichthyop rilascia un numero di uova in misura proporzionale all'estensione di ogni area di rilascio, i risultati sarebbero stati falsati se non si fosse proceduto ad un'elaborazione dei dati tesa alla standardizzazione.

Dato che il programma registra temperature e salinità sperimentate da ogni individuo in tutti gli istanti di tempo, permette al ricercatore di visualizzare ed analizzare questi parametri fisici, nient'affatto marginali per la biologia riproduttiva delle alici. In particolare sono state calcolate le medie di salinità e temperatura nelle aree disposte lungo la costa adriatica occidentale nei mesi di reclutamento (da giugno a febbraio), al fine di ottenere un'indicazione utile a individuare l'anno più favorevole per lo sviluppo di uova e larve di *Engraulis encrasicolus*.

a)





c)

b)





Fig. 42: andamenti di temperatura e salinità registrati a livello della costa adriatica occidentale nei mesi di reclutamento (giugno – febbraio) nel 2008 (**a**), 2009 (**b**), 2010 (**c**) e 2011 (**d**).

Grazie al rilevamento delle due variabili in esame, è stato possibile stimarne una media annuale, area per area, allo scopo di identificare quale fosse la migliore candidata ad ospitare le larve di alice fino al loro reclutamento nella popolazione.





Fig. 43: medie di temperatura e salinità registrate negli anni 2008 e 2009 nelle are di reclutamento.





Fig. 44: medie di temperatura e salinità registrate negli anni 2010 e 2011 nelle aree di reclutamento.

Data l'estrema dipendenza degli stadi planctonici dell'alice dalle condizioni ambientali che sperimentano, si è proceduto a un'ulteriore analisi in cui sono state considerate come effettivamente reclutate solo le larve ritrovate in range di salinità inferiori o uguali a 36 e a 37 PSU: una volta

conteggiate le larve che hanno sperimentato salinità minori di quelle indicate, se ne è ricavata la percentuale rispetto ai reclutamenti totali (Fig. 45, 46, 47, 48). Al contrario della salinità, la temperatura, che è una variabile discriminante per la crescita di uova e larve durante la dispersione (vedi par. 5), non è stata considerata nell'ultima analisi descritta.

2008.



Fig. 45: percentuali di reclutamento in base alla salinità (36 PSU in giallo; 37 PSU in rosso) nel 2008.

2009.



Fig. 46: percentuali di reclutamento in base alla salinità (36 PSU in giallo; 37 PSU in rosso) nel 2009.

2010.



Fig. 47: percentuali di reclutamento in base alla salinità (36 PSU in giallo; 37 PSU in rosso) nel 2010.





Fig. 48: percentuali di reclutamento in base alla salinità (36 PSU in giallo; 37 PSU in rosso) nel 2011.

Grazie alla formulazione di un ulteriore script, si è potuto infine visualizzare il numero di individui che, partiti da ogni area di spawning, erano presenti in ciascuna area di reclutamento. Si è deciso quindi di standardizzare i valori, dividendo il numero di larve reclutate per l'estensione dell'area di partenza. Le percentuali così ottenute sono state sfruttate per conteggiare il numero di larve/km² effettivamente reclutate (e cioè presenti a valori di salinità inferiori a 36 e a 37 PSU) in ogni area, la cui somma, una volta calcolata, ha consentito di definire l'area di rilascio a partire dalla quale veniva effettivamente reclutato il maggior numero di individui. I risultati di questo procedimento, eseguito per tutti i mesi (da aprile a novembre) degli anni considerati (dal 2008 al 2011), sono riportati di seguito. Mentre in ascissa si leggono le aree di rilascio, le ordinate indicano il numero di uova/km² sotto i 36 e i 37 PSU.

<u>2008</u>:

aprile



maggio



giugno



luglio



agosto



settembre



ottobre



novembre



<u>2009</u>:

aprile



maggio



giugno



luglio



agosto



settembre



ottobre



novembre





aprile



maggio



giugno



luglio



agosto



settembre



ottobre



novembre





aprile



maggio



giugno


luglio



agosto



settembre



ottobre



novembre



I risultati descritti, utili per stimare l'oscillazione annuale delle reclute, consentono, di conseguenza, di valutare le variazioni di abbondanza nella popolazione adriatica di *Engraulis encrasicolus*. I dati forniti dalla FAO (ottenuti in particolare grazie al progetto regionale Adriamed) e dall'ISMAR-CNR di Ancona sono stime basate sulle catture commerciali e sullo scarto (bycatch). Per rendere possibile un confronto internazionale sulle stime di età e taglia, ottenute dai diversi centri di ricerca, nel mondo scientifico la data di nascita delle alici viene convenzionalmente fissata al primo giugno. Pertanto, mentre FAO e ISMAR-CNR, in linea con la convenzione internazionale, hanno elaborato

stime annuali calcolando l'abbondanza di popolazione a partire dal primo giugno al maggio dell'anno successivo, i dati ottenuti tramite le simulazioni con Ichthyop, invece, si riferiscono allo stesso anno, il che ha comportato un'ulteriore elaborazione dei risultati.

Inoltre si deve tenere in considerazione che, se in natura lo stock parentale varia annualmente determinando di riflesso una variazione nel numero di reclute, le simulazioni con Ichthyop 3.0b, invece, considerano un numero costante di uova rilasciate, simulando così un numero di genitori costante nel tempo. Per poter standardizzare i valori reali e renderli confrontabili con quelli ottenuti artificialmente, il numero reale di reclute è stato diviso per il valore dello stock parentale dell'anno precedente (espresso in tonnellate) (Fig. 49).



Fig. 49: variazioni reali nel rapporto tra reclute e stock parentale dell'anno precdedente.

Quindi il valore relativo all'anno 2001 viene calcolato dividendo le alici reclutate da giugno 2010 a maggio 2011 compreso, per il numero di tonnellate dello stock parentale.

I risultati ottenuti sono frutto della somma delle larve/km² reclutate da giugno a maggio dell'anno successivo, seguendo il criterio descritto per le stime reali.

Il primo anno in cui sono state fatte partire le simulazioni è il 2008; pertanto è stato possibile registrare un andamento di popolazione per gli anni 2009, 2010, 2011 e 2012 (infatti sono state effettuate alcune simulazioni aggiuntive: aprile e maggio 2012). Naturalmente i valori reali relativi all'ultimo anno non sono ancora disponibili: il risultato ottenuto da modello rappresenta, pertanto, solo una stima futura.

I risultati sono diversi a seconda della salinità considerata (Fig. 50, 51, 52).



Fig. 50: oscillazioni nel numero di reclute/km² dal 2008 al 2012, senza limitazioni legate alla salinità.



Fig. 51: oscillazioni nel numero di reclute/km² a salinità uguali o inferiori a 37 PSU.



Fig. 52: oscillazioni nel numero di reclute/km² a salinità uguali o inferiori a 36 PSU.

7. DISCUSSIONE

Dal momento che Ichthyop non solo consente di ottenere dati oceanografici affidabili, ma anche, con le debite inferenze, informazioni di tipo biologico ed ecologico, i risultati ottenuti sono lo spunto per una discussione ampia e complessa.

7.1. Analisi ANOVA

L'analisi dei grafici evidenzia come il reclutamento medio sia molto simile alle due profondità esaminate.

Un'analisi più approfondita delle interazioni tra i tre fattori rimanenti consente di giungere ad interessanti conclusioni sull'influenza che essi hanno sul reclutamento delle alici in Adriatico. Anche se per le zone inshore non si nota un'elevata significatività nell'interazione tra l'area e il tempo di deposizione (eccezion fatta per l'area 1), tale risultato invece si riscontra per lo spawning avvenuto in zone considerate offshore. L'interazione tra area e tempo di deposizione allora emerge significativamente solo in alcuni casi e in relazione alla vicinanza alla costa.

L'interazione tra il fattore "area" e quello "vicinanza alla costa" appare significativa solo per il livello offshore, mentre, per quello inshore, la significatività risulta elevata esclusivamente dal confronto dell'area 1 con le altre tre. Poiché le differenze non sono signifiative in tutti i mesi dell'anno, risulta discriminante l'interazione con il fattore tempo.

Un'ulteriore interazione da analizzare è quella tra "tempo" e "vicinanza alla costa", probabilmente la più significativa: fatta eccezione per le aree 3 e 4 nel mese di settembre, le differenze nelle medie di reclutamento risultano estremamente accentuate in tutti i mesi di indagine. Anche l'interazione con il fattore area, in questo caso, non comporta modifiche nei valori di significatività. Confrontando i grafici di interazione con i valori del test post hoc (SNK Test) riportati nell'appendice, sarà possibile valutare in maniera più dettagliata la significatività delle interazioni.

Essendo Ichthyop un modello principalmente oceanografico, la significatività nell'interazione dei fattori è attribuibile senz'altro all'effetto esercitato dalle correnti sulla dispersione delle uova. Per esempio, mentre con ogni probabilità le uova deposte al largo (offshore) possono giungere in aree adatte al reclutamento grazie ai vortici adriatici stagionali, le particelle che partono da zone vicine alla costa (inshore), seguendo la WAC, sono più propense ad uscire dal bacino. E' possibile applicare lo stesso ragionamento per l'analisi delle interazioni tra gli altri fattori.

Poiché i risultati ottenuti suggeriscono che il reclutamento è favorito da uno spawning in zone offshore, mentre non sembra essere influenzato dalla profondità di deposizione, sarebbero necessari ulteriori studi in campo tesi alla verifica delle abitudini riproduttive delle alici.

7.2. Analisi comparativa

Da un primo confronto tra i valori delle medie/km² (Fig. 40) e quelli riferiti ai reclutamenti relativi (Fig. 41) nei quattro anni considerati (dal 2008 al 2011), si nota come, rispetto al 2011 (in assoluto il più fruttuoso), e al 2008, il 2010 risulti l'anno meno proficuo per il reclutamento delle uova. In Fig.53 è possibile visualizzare con celere evidenza i dati annuali unici, ottenuti dalla somma dei valori delle medie/km² e da quella dei reclutamenti relativi.



a)

b)



Fig. 53: confronto dei reclutamenti dal 2008 al 2011 considerando i reclutamenti medi di uova/km² (a) e i reclutamenti proporzionati alle uova di partenza (b).

Da un primo confronto tra gli andamenti ottenuti con i due diversi metodi di calcolo, appare evidente la loro elevata corrispondenza, negli anni di indagine.

Un'ulteriore analisi di sicuro interesse riguarda l'individuazione specifica delle aree di spawning più adatte e vantaggiose per il reclutamento delle uova (Fig. 40 e 41); al trend, praticamente identico negli anni, corrispondono le aree più importanti: 40 (nettamente superiore rispetto alle successive), 102, 62, 1, 63, 20, 104, 61 e 60. Trattandosi di confronti tra valori già standardizzati, non è inopportuna una discussione preliminare su queste aree di spawning: la numero 40, individuata come la regione adriatica nord-orientale più profonda in corrispondenza dell'Istria, escluso il Golfo di Trieste (Fig. 39), merita, in riferimento al suo potenziale, una nota di rilievo. È interessante notare come la maggior parte delle altre aree, che presentano valori poco dissimili tra loro nei tassi di reclutamento, sia ubicata nella regione orientale del Mar Adriatico, in corrispondenza o poco al di sotto dell'Istria (60, 61, 62,63) e a livello delle isole croate (104), mentre le aree che rappresentano la regione occidentale sono la 1, la 102 e la 20. Da quest'analisi preliminare, quindi, si evidenzia l'importanza delle regioni orientali, dove tuttavia non è storicamente documentato uno spawning particolarmente intenso (par. 2.2.2). In effetti tale risultato non deve sorprendere: infatti Ichthyop è un modello che risponde prevalentemente a variazioni di natura oceanografica piuttosto che biologica; di conseguenza le uova verranno reclutate principalmente in relazione alle correnti. Allora la probabilità di reclutamento (raggiungimento dei 44 mm) sarà maggiore per le uova deposte in aree orientali, dove potranno congiungersi alla corrente ciclonica adriatica ed essere trasportate verso la costa occidentale. Qui incontrano salinità variabili nei diversi mesi di reclutamento, con livelli di trofia del sistema inevitabilmente differenti. In particolare, secondo i risultati ottenuti in figura 42, i mesi più favorevoli lungo la costa adriatica occidentale si estendono generalmente da giugno a settembre, dopodiché i valori di salinità aumentano, probabile conseguenza di una sostanziale diminuzione delle portate del Po.

Le uova rilasciate in corrispondenza delle regioni italiane, invece, seguiranno la WAC (par. 3.2), con una probabilità maggiore di fuoriuscire dal bacino adriatico, oltre il dominio individuato dalla griglia AdriaRoms (Fig. 36), dove non potranno essere considerate reclutate. Tuttavia è interessante notare come alcune aree orientali (67, 101, 104) non sembrano incidere positivamente sul reclutamento delle uova, in risposta probabilmente alla natura delle correnti incontrate. Tale condizione screditerebbe l'importanza di molte aree annoverate come fondamentali per lo spawning delle alici: ad esempio Regner (1985; 1996) indicava sia l'isola di Palagruza e le isole croate centrali sia la piattaforma continentale italiana come zone rilevanti nell'attività riproduttiva della specie in esame (par. 2.2.2). I risultati ottenuti in questo studio non smentiscono quest'ultima condizione, ma ridimensionano l'importanza di tali zone come aree di rilascio utili al reclutamento. Dal momento che il Po è il vero motore del bacino Adriatico e che le sue acque si disperdono principalmente verso sud lungo la costa italiana o, in condizioni di scirocco, verso le acque antistanti l'Istria, nel presente esperimento sono state considerate, come aree di reclutamento lungo la costa adriatica occidentale, solo quelle ubicate in corrispondenza di acque costiere poco profonde e influenzate dalle acque dolci, compreso il golfo di Manfredonia. Le acque di reclutamento orientali che riassumono più efficacemente queste caratteristiche, alla luce delle considerazioni precedenti, sono state individuate nelle aree 60, 61 e 62, disposte a livello del Golfo di Trieste e della penisola istriana. Allora è possibile che le uova partite da determinate aree di spawning non siano giunte nelle zone descritte e che quindi non abbiano avuto la possibilità di essere considerate reclutate, comportando perciò una percezione dei risultati potenzialmente molto distante dalla realtà.

Un altro parametro da prendere in considerazione è la temperatura, variabile discriminante, in seguito alla definizione della legge di crescita (par. 5), per il raggiungimento della taglia di reclutamento. La naturale conseguenza è che il trasporto di uova rilasciate in mesi poco vantaggiosi (aprile, maggio, ottobre, novembre) viene simulato per intervalli di tempo maggiori: i giovanili (44

mm) riescono a contrastare le correnti e di conseguenza Ichthyop non simula ulteriori spostamenti da parte delle larve, dopo il reclutamento. Allora, se da una parte le uova rilasciate nelle regioni orientali vengono reclutate con ogni probabilità in acque italiane, la simulazione di uno spawning lungo la costa adriatica occidentale comporta, nei mesi più freddi, la fuoriuscita degli individui dal bacino adriatico e la registrazione di tassi di reclutamento molto minori.

La discussione di questi primi risultati, tuttavia, non prende in considerazione le salinità sperimentate dagli individui, parametro di estrema importanza per lo sviluppo delle larve di *Engraulis encrasicolus*; pertanto i risultati in esame assumono tutt'altro valore, rendendo obbligatoria una riflessione sulle elaborazioni successive.

Di sicuro interesse è la variazione intra- ed inter-annuale delle percentuali di reclutamento che si può osservare nelle sedici aree corrispondenti (1-12, 60, 61, 62, 106) attraverso l'analisi delle figure 45, 46, 47 e 48. Ricordando che questi dati indicano la percentuale di larve presenti a valori uguali o inferiori a 36 e 37 PSU nelle aree di reclutamento, in generale si deduce che il 2010 è l'anno caratterizzato dai valori più elevati, seguito dagli anni 2009, 2008 e 2011, come pure evidenziato indirettamente dalle figure 43 e 44.

Un dato di immediata rilevanza è la differenza dei valori riscontrati nelle aree 2 e 3 rispetto alle rimanenti; nello specifico, l'area 3 è quella in cui si annovera la maggiore percentuale di larve "effettivamente" reclutate. Anche se tale dato è in linea con le dinamiche tipiche della costa occidentale, influenzate nei valori di salinità dalle portate del Po, è interessante notare come le percentuali maggiori si calcolino nell'area 3 piuttosto che nell'area 2, proprio la porzione di mare in corrispondenza e poco al di sotto del delta del fiume. In effetti le figure 43 e 44 evidenziano una salinità media leggermente inferiore nell'area 2 rispetto alla 3, dove, ciò nonostante, la percentuale di reclutamento è maggiore. A questo proposito va precisato che la differenza nella percentuale di reclutamento potrebbe essere dovuta alla diversa affluenza di larve planctoniche, visto che le medie di salinità differiscono solo leggermente l'una dall'altra: infatti l'area 2 è caratterizzata dalle foci

119

del Po e dalla Sacca di Goro, che rende più difficoltoso l'arrivo delle larve a livello dei Lidi di Comacchio; al contrario l'area 3, localizzata più a sud e più esposta, viene raggiunta più facilmente dalle correnti adriatiche.

Considerando gli altri valori, si nota un gradiente verso le zone meridionali: nel passaggio dall'area 4 alla 12, la percentuale di reclutamenti diminuisce. Tuttavia, nel 2011, considerando le percentuali dei reclutamenti a valori minori o uguali a 37 PSU, si osservano valori maggiori nelle aree 6 e 7, dove effettivamente sono state registrate salinità medie inferiori rispetto alle altre aree italiane (aree 2 e 3 escluse) (Fig. 44). Un altro dato interessante si riferisce al 2010, anno in cui le percentuali di reclutamento al di sotto dei 37 PSU lungo la costa occidentale italiana sono risultate pressoché costanti, rispecchiando valori medi di salinità molto simili (Fig. 44).

Una riflessione a parte merita invece l'area 106, il Golfo di Manfredonia, indicato da Morello e Arneri (2009) come importante zona di nurcery (Fig. 15); le figure 43 e 44 dimostrano come qui la salinità media non sia particolarmente favorevole, mentre la temperatura, fondamentale per lo sviluppo e la crescita delle larve, raggiunge i valori medi più elevati tra le sedici aree di reclutamento considerate. Le percentuali di reclutamento registrate, anche se comparabili ai bassi valori dell'area 12 (al di sopra del Gargano) nel 2010 e nel 2011, risultano maggiori negli anni 2008 e 2009, lasciando ipotizzare un afflusso di larve sensibilmente più elevato. E' possibile allora che il reclutamento nel Golfo di Manfredonia sia altamente dipendente dalle correnti annuali; diversamente dal 2008 e dal 2009, i due anni successivi potrebbero essere stati caratterizzati da flussi che hanno impedito alle larve di raggiungere quest'area.

Se da una parte le condizioni oceanografiche del 2010 e del 2011 hanno penalizzato l'arrivo di larve nell'area 106, lo hanno d'altro canto favorito nell'area 60, che comprende il Golfo di Trieste e una porzione di mare in corrispondenza dell'Istria. Tuttavia qui i valori medi di salinità non sembrano vantaggiosi per le larve di *Engraulis encrasicolus* (Fig 44).

Infine in corrispondenza dell'area 12, 61 e 62 si notano percentuali di reclutamento minime, in linea con i valori medi di salinità descritti dalle figure 43 e 44 che, in particolare, mettono in evidenza come le due aree orientali in esame (61 e 62) presentino le salinità medie più elevate in assoluto: circa 38,5 PSU in tutti e quattro gli anni. Dal momento che il primo atto di riproduzione delle alici nel primo anno di vita ha luogo in corrispondenza delle aree di reclutamento in cui sono cresciute, i risultati ottenuti suggeriscono che probabilmente l'area 62 venga sfruttata principalmente dagli individui adulti, che migrano dalle acque adriatiche profonde verso le zone costiere: poiché l'area 62 non sembra per niente adatta al reclutamento, si potrebbe presumere che qui le nuove reclute siano in realtà poco numerose e che intraprendano una breve migrazione dalle acque istriane verso l'area 60, più favorevole dal punto di vista oceanografico. Dal momento che questo studio si basa su eventi di spawning selezionati arbitrariamente, è possibile inoltre che le alici, necessitando di basse salinità, non si riproducano affatto in corrispondenza dell'area in esame e non sfruttino perciò una delle aree che potenzialmente potrebbe garantire un successo riproduttivo notevole.

L'analisi dei reclutamenti in base ai valori di salinità negli otto mesi dei quattro anni di indagine (par. 6) conduce a conclusioni che differiscono in maniera sostanziale da quelle già discusse in precedenza. In generale non si riscontrano grosse differenze tra i reclutamenti a 36 e a 37 PSU. Traducendo in istogrammi i picchi massimi di reclutamento relativi ad ogni mese-si può concludere quale sia l'anno più proficuo per il reclutamento "effettivo" delle larve, ricordando che con questa espressione vengono considerati tutti gli individui compresi tra valori inferiori o uguali a 36 e 37 PSU.



Fig. 54: Reclutamenti effettivi/km² in relazione alla salinità dal 2008 al 2011.

Così, se il 2010 risulta l'anno più produttivo, seguito dal 2008, dal 2009 e dal 2011, questi dati riflettono, in effetti, gli andamenti di salinità illustrati dalle figure 43 e 44. Confrontando questo risultato con i valori riportati in figura 53, il 2010 passa dall'essere l'anno con i minori tassi di reclutamento a migliore candidato per il successo riproduttivo delle alici e, considerati i profili di salinità, il 2011 risulta il meno vantaggioso.

Dagli istogrammi emerge un dato ulteriore: nel periodo compreso tra il 2008 e il 2011, non c'è coincidenza dei mesi più proficui per il reclutamento delle larve e ciò probabilmente in risposta a cambiamenti di natura oceanografica. Così, mentre nel 2008 i mesi caratterizzati dai più elevati tassi di reclutamento corrispondono a luglio e giugno, nel 2009 si collocano in settembre e maggio, nel 2010 in aprile e agosto, nel 2011 in settembre e giugno. Tali indicazioni, però, non riflettono le

intensità annuali di spawning, ma spiegano esclusivamente quali mesi, dal 2008 al 2011, siano i più vantaggiosi per il reclutamento delle larve di *Engraulis encrasicolus*; a tale riguardo ottobre e novembre risultano i più ostici in assoluto. Se le stime ottenute attraverso Ichthyop 3.0b fossero realistiche, ciò vorrebbe dire che lo sforzo riproduttivo delle alici, da letteratura concentrato soprattutto ad agosto e settembre, spesso non verrebbe ripagato da tassi di reclutamento ugualmente elevati. Nel 2010, per esempio, i migliori tassi di reclutamento sono quelli relativi a spawning di aprile, agosto e maggio. Tuttavia è probabile che, in natura, *Engraulis encrasicolus* intraprenda, ad agosto e settembre, una riproduzione enormemente più intensa rispetto agli altri mesi, raggiungendo un numero di reclutamenti più elevato, ma proporzionalmente minore.

Analizzando in modo più dettagliato i dati rappresentati nel paragrafo precedente, si può notare che, tra le aree di spawning, la 40 risulta la più favorevole per il reclutamento finale, prevalendo quasi sempre sulle altre. Le aree 62 e 102 sono le uniche ad essere positive in misura comparabile alla 40; l'area 104, poi, nei quattro anni di indagine, non presenta valori positivi da luglio a settembre. Le aree 1 e 20, se si eccettua la 102, sono quelle occidentali che presentano più spesso valori apprezzabili, mentre le aree occidentali meridionali possono essere ritenute vantaggiose solo in rari casi.

L'area di spawning 40 allora risulta la più importante ai fini del reclutamento delle alici ed è sicuramente molto interessante analizzare in quale zona arrivino le uova partite da qui. I risultati non differiscono in maniera sostanziale tra i quattro anni di indagine, ma dipendono piuttosto dai mesi di spawning di uno stesso anno. Per ogni anno sono stati isolati i mesi di spawning in corrispondenza dei quali si osservano i picchi di reclutamento più alti, per poi individuare l'area di maggiore ricezione delle uova partite dall'area di spawning considerata. Il 2008 è caratterizzato dai picchi massimi a giugno e luglio, seguiti poi dal mese di aprile; l'area di spawning 40 risulta in tutti e tre i casi la più importante per il reclutamento finale delle uova. Se, però, gli individui partiti da quest'ultima zona a giugno e luglio vengono poi ritrovati prevalentemente nelle aree 1 e 2, le uova

deposte ad aprile terminano principalmente nelle aree 2 e 3. Nel 2009, invece, i mesi di spawning a cui corrispondono i picchi di reclutamento più elevati sono settembre, maggio e aprile. La 40, questa volta, non predomina in tutti e tre i mesi: ad aprile infatti si osservano valori di reclutamento migliori per le uova deposte nell'area 62, posizionata a livello dell'Istria. A settembre la maggior parte di individui viene trasportata fino alle aree 1 e 2, mentre a maggio e aprile questi giungono in misura pressoché uguale nelle aree 3, 4, 7, 6, 5 o 3, 4, 7, 6, rispettivamente. Per i risultati relativi al 2010 sono stati analizzati i mesi di aprile, agosto e maggio, in cui l'area 40 è risultata in assoluto la sorgente più importante di nuove reclute. In questi tre mesi, tuttavia, si nota un reclutamento rilevante anche nell'area 60; in particolare, mentre ad aprile la maggior parte di reclute è localizzata nelle aree 1 e 60, ad agosto si aggiunge la numero 2 (1, 60, 2) e a maggio anche l'area 10 (1, 2, 10, 60). Nel 2011 i picchi di reclutamento si osservano in corrispondenza dei mesi di spawning di settembre, agosto e giugno. A settembre, gli individui partiti dall'area 40 giungono principalmente nelle aree 1, 2 e 3; ad agosto, invece, nelle stesse aree arrivano le uova deposte nell'area 102. Infine a giugno l'area 40 è nuovamente la più proficua e gli organismi che qui sono stati deposti terminano nelle aree 1, 2 e 60.

Da questi dati si può notare come la maggior parte delle uova partite dall'area 40 giunga in aree localizzate a livello della costa italiana e in particolare nelle zone in cui spesse volte la percentuale di reclutamento è ai massimi livelli (Fig. 45 e 46). In seguito allo spawning di maggio 2009 e 2010, come anche a quello di aprile 2009, si registrano percentuali di reclutamento considerevoli anche in aree occidentali centrali (4, 5, 6, 7, 10), che però spesso sono caratterizzate da salinità poco favorevoli per lo sviluppo e il reclutamento finale delle larve. Un dato interessante si ottiene per le simulazioni del 2010 e del 2011, quando le uova partite dall'area 40 terminano il proprio percorso a livello dell'area 60, che comprende tra le altre zone il Golfo di Trieste, evidenziando una possibile area di ritenzione. La stessa caratteristica si può attribuire anche all'area 1, che comprende il Golfo

di Venezia: in tutto il 2008 e nella maggior parte dei mesi analizzati del 2009, 2010 e 2011 qui è stata reclutata la grande maggioranza delle uova deposte.

La difficoltà di riconoscere e descrivere un trend di dispersione valido per tutti gli anni in esame e l'impossibilità di discutere ogni singola dinamica anno per anno, hanno indotto ad analizzare i risultati ritenuti di maggiore rilevanza ai fini di una trattazione biologica ed ecologica sulla specie in esame. Come è stato già ampiamente discusso, infatti, è quasi inevitabile che lo spostamento delle uova differisca di anno in anno, poiché risponde a variazioni di natura oceanografica.

Le informazioni sul numero di uova reclutate, infine, sono state utilizzate per poter comparare le oscillazioni di reclutamento annuali generate dal modello con i risultati reali forniti dall'ISMAR-CNR di Ancona (Fig. 49), che evidenziano, dal 2009 al 2011, un trend in ascesa nel numero di reclute. La figura 50 invece, che schematizza la variazione nel numero di larve reclutate senza considerare le limitazioni derivanti dalla salinità, mostra sì un incremento dal 2009 al 2010, ma anche un picco negativo in corrispondenza del 2011, non riflettendo l'andamento reale stimato. Il numero di reclutamenti in relazione ai livelli di salinità, 37 e 36 PSU, invece, si traduce nelle figure 51 e 52, rispettivamente. Anche se in entrambi i casi si può notare un incremento annuale di reclute, i risultati (specialmente quelli relativi alla figura 50) non ne evidenziano l'aumento più marcato che si osserva realmente nel passaggio dal 2009 al 2010. In generale la figura 52 è quella che più si avvicina alle dinamiche reali. Le stesse figure 51 e 52, noltre, segnalano un valore relativo al 2012 inferiore rispetto all'anno precedente, prevedendo un decremento sostanziale nel numero di reclute. Grazie a Ichthyop allora si può stimare, per il 2012, una riduzione nel numero di reclute in risposta alle condizioni oceanografiche del bacino adriatico, nelle aree indagate.

8. CONCLUSIONI

Dalle analisi svolte in questo lavoro, Ichthyop 3.0b risulta un modello molto utile per analisi di tipo ocenaografico, riuscendo a tracciare, oltre a salinità e temperature reali in ogni istante di tempo per ogni particella, anche il percorso che lo stesso individuo ha compiuto per effetto delle correnti, variabili nel tempo e nello spazio. Inoltre permette di impostare alcuni parametri biologici, importanti per la dispersione degli stadi planctonici di una specie. Dal momento che in un esperimento in campo risulterebbe pressoché impossibile marcare un uovo e seguire lo spostamento della larva che ne viene generata per poter poi trarre delle conclusioni di natura ecologica, Ichthyop rappresenta uno strumento estremamente utile e rivoluzionario, anche nel determinare politiche di gestione in prospettiva ecologica. In particolare il presente lavoro suggerisce che lo spawning lungo la costa orientale assicura tassi di reclutamento più elevati e che l'area 40 è quella che più di tutte garantisce lo sviluppo e il reclutamento di un numero maggiore di larve. L'attuazione di politiche tese alla salvaguardia di quest'area source e delle aree sink (area 2 ed area 3) potrebbe effettivamente permettere un sostanzioso incremento annuale della popolazione di *Engraulis encrasicolus*.

Nonostante ciò, il modello presenta ancora numerosi problemi, che potrebbero aver compromesso la validità dei risultati ottenuti. Poiché infatti la complessità del modello comporta l'impossibilità di impostare un numero di individui troppo elevato all'inizio di una simulazione, gli esperimenti qui presentati hanno considerato un numero di uova inferiore di un ordine di grandezza rispetto alle stime reali, rendendo, con ciò, impossibile considerare la mortalità (estremamente elvata) a cui gli stadi planctonici dell'alice vanno incontro (vedi par.2). Un altro parametro su cui bisognerebbe concentrarsi in fase di sviluppo è la legge di crescita: visto che le alici mostrano tassi di accrescimento diversi a seconda delle temperature e degli stadi di maturità, è probabile che il raggiungimento dei 44 mm di lunghezza (limite del reclutamento) sia stato anticipato o posticipato.

Un'ultima considerazione va fatta sul formato in cui vengono restituiti i dati al ricercatore. Per poter visionare tragitto, temperatura e salinità sperimentate dagli individui, è stato necessario il supporto di un tecnico, per la formulazione di alcuni script ad hoc, procedura nient'affatto scontata per i profani dell'informatica. Molto utile sarebbe fornire, allora, allegati ad Ichthyop, anche i programmi necessari per l'estrapolazione dei risultati.

Dato che, nell'analisi comparativa, il trend di popolazione più simile alla dinamica reale è stato ottenuto con le larve presenti a salinità inferiori o uguali a 36 PSU, probabilmente i risultati richiedono una sostanziosa elaborazione prima di poter essere comparati con dati reali.

Concludendo, Ichthyop può rappresentare un supporto importante e rivoluzionario in ambito di ricerca, ma necessita ancora di un profondo lavoro di sviluppo e completamento, che renda possibile l'acquisizione di dati realistici, non tanto per predire gli eventi senza l'uso di esperimenti in campo, ma piuttosto per fornire in questa attività un valido appoggio, capace di rivoluzionarne effettivamente le dinamiche.

9. APPENDICE: risultati SNK Test

```
Transform: None
                        S.E. for comparison: 0.0041
    Factor : ar(di X te)
    Levels: 1 1
    Rank 4 - 1
Cell 1 - 4
            **
    Rank 3 - 1 4 - 2
Cell 2 - 4 1 - 3
                     **
           NS
     Rank 2 - 1 3 - 2 4 - 3
Cell 3 - 4 2 - 3 1 - 2
NS NS **
                                             2 ** 1
                                 3
                     4
     Cell :
     Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041
     Levels: 1 2
     Rank 4 - 1
     Cell 1 - 3
             **
           5 - 1 4 - 2
2 - 3 1 - 4
**
          3 - 1
     Rank
     Cell
          Rank
     Cell
                                                          1
                                               2 **
                     3 **
                                4

    Cell
    3
    **
    4
    2
    **
    1

    Mean
    0.0438

    0.0627
    =
    0.0717

    0.1482

                                                           0.0078
     S.E. : 0.0038
                                              0.0039
                               0.0028
     Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041
     Levels: 1 3
     Rank 4 - 1
           1 - 4
     Cell
             **
            3 - 1 4 - 2
2 - 4 1 - 3
     Rank
            2 - 4 1 - 3
     Cell
     Rank2 - 13 - 24 - 3Cell3 - 42 - 31 - 2
```

	* *	**		* *				
Cell Mean S.E.	:::::::::::::::::::::::::::::::::::::::	4 0.0172 0.0030	** <	3 ** 0.0356 < 0.0011	2 0.0800 0.0037	** <	1 0.2570 0.0085	
Factor Levels	: ar(di : 1	X te) 4	S.E.	for comparison:	0.0041			
Rank Cell	4 - 1 1 - 4 **							
Rank Cell	3 - 1 2 - 4 **	4 - 2 1 - 3 **						
Rank Cell	2 - 1 3 - 4 **	3 - 2 2 - 3 **	4 1	- 3 - 2 **				
Cell Mean S.E.	:	4 0.0223 0.0034	** <	3 ** 0.0488 < 0.0024	2 0.1065 0.0042	** <	1 0.2439 0.0055	
Factor Levels	: ar(di : 1	X te) 5	S.E.	for comparison:	0.0041			
Rank Cell	$\begin{array}{rrrr} 4 & - & 1 \\ 1 & - & 4 \\ & & * \end{array}$							
Rank Cell	3 - 1 2 - 4 **	4 - 2 1 - 3 **						
Rank Cell	2 - 1 3 - 4 NS	3 - 2 2 - 3 **	4 1	- 3 - 2 **				
Cell Mean S.E.	:	4 0.0200 0.0034	=	3 ** 0.0212 < 0.0015	2 0.0787 0.0032	** <	1 0.3366 0.0081	
Factor Levels	: ar(di : 1	X te) 6	S.E.	for comparison:	0.0041			
Rank Cell	4 - 1 1 - 3 **							
Rank Cell	3 - 1 2 - 3 **	4 - 2 1 - 4 **						
Rank Cell	2 - 1 4 - 3 NS	3 - 2 2 - 4 **	4 1	- 3 - 2 **				

129

2 ** 3 Cell : 4 1 Mean : 0.0116 S.E. : 0.0011 0.0440 < 0.0130 < 0.1792 = 0.0012 0.0164 0.0041 Factor : ar(di X te) Levels : 1 7 S.E. for comparison: 0.0041 4 - 1 1 - 4 Rank Cell ** 3 - 1 2 - 4 ** 4 - 2 1 - 3 Rank Cell ** 2 - 1 3 - 4 3 - 2 2 - 3 Rank 4 - 3 1 - 2 Cell ** ** NS 3 Cell Cell : 4 Mean : 0.0195 = S.E. : 0.0016 : 4 ** 2 1 0.0662 0.0260 0.0043 0.0260 < < 0.0833 0.0067 0.0045 Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels : 1 8 4 - 1 2 - 3 ** Rank Cell 3 - 1 4 - 3 4 - 2 2 - 1 Rank Cell ** NS 2 - 1 3 - 2 1 - 3 4 - 1 NS NS 4 - 3 Rank 2 - 4 Cell ** : 3 : 0.0467 = : 0.0018 Cell 1 4 ** 2 0.0523 0.0554 < 0.1113 Mean 0.0047 0.0026 0.0037 S.E. Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 1 4 - 1 1 - 2 Rank Cell NS 3 - 1 3 - 2 4 - 2 1 - 4 Rank Cell NS NS 2 - 1 3 - 2 4 - 2 3 - 4 NS NS 4 - 3 Rank 1 - 3 Cell NS Cell 2 4 3 1 : : 2 : 0.0015 = 0.0027 0.0032 0.0082 Mean

S.E.	:	0.0003		0.0004	0.0007		0.0010
Factor Levels	: ar(di : 2	X te) S.E 2	3. 3	for comparison:	0.0041		
Rank Cell	4 - 1 1 - 4 **						
Rank Cell	3 - 1 3 - 4 NS	4 - 2 1 - 2 **					
Rank Cell	2 - 1 2 - 4 NS	3 - 2 3 - 2 NS	4 · 1 ·	- 3 - 3 **			
Cell Mean S.E.	: : :	4 0.0009 = 0.0003		2 0.0014 = 0.0003	3 0.0020 0.0007	** <	1 0.0469 0.0044
Factor Levels	: ar(di : 2	X te) S.E 3	3. 3	for comparison:	0.0041		
Rank Cell	4 - 1 1 - 4 **						
Rank Cell	3 - 1 2 - 4 NS	4 - 2 1 - 3 **					
Rank Cell	2 - 1 3 - 4 NS	3 - 2 2 - 3 NS	4 · 1 ·	- 3 - 2 **			
Cell Mean S.E.	: : :	4 0.0037 = 0.0006		3 0.0040 = 0.0005	2 0.0056 0.0006	** <	1 0.0887 0.0049
Factor Levels	: ar(di : 2	X te) S.E 4	3. 3	for comparison:	0.0041		
Rank Cell	4 - 1 1 - 4 **						
Rank Cell	3 - 1 2 - 4 NS	4 - 2 1 - 3 **					
Rank Cell	2 - 1 3 - 4 NS	3 - 2 2 - 3 NS	4 · 1 ·	- 3 - 2 **			
Cell Mean S.E.	:	4 0.0050 = 0.0005		3 0.0100 = 0.0009	2 0.0125 0.0012	** <	1 0.0901 0.0018

continued...

Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 5 4 - 1 Rank 1 - 4 Cell ** 3 - 1 4 - 2 Rank 1 - 3 2 - 4 Cell ** ** 2 - 1 3 - 4 3 - 2 2 - 3 4 - 3 Rank Cell 1 - 2 NS ** ** $\begin{array}{c} & 4 \\ \vdots & 0.0024 \\ \vdots & 0.0003 \end{array} = \begin{array}{c} 0.0037 \\ 0.0005 \end{array}$ Cell 3 ** ** 2 1 Mean 0.0037 < 0.0293 < 0.1246 S.E. 0.0026 0.0035 Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 6 4 - 1 1 - 4 Rank Cell ** Rank 3 - 1 4 - 2 2 - 4 Cell 1 - 3 ** NS 3 - 2 2 - 3 2 - 1 3 - 4 4 - 3 1 - 2 Rank Cell NS NS * Cell : 4 Mean : 0.0029 = S.E. : 0.0005 3 2 1 0.0046 0.0107 < 0.0255 0.0006 0.0054 0.0022 Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels : 2 7 4 - 1 1 - 4 Rank Cell NS 4 - 2 1 - 3 3 - 1 Rank 2 - 4 Cell NS NS 3 - 2 2 - 3 Rank 2 - 1 4 - 3 3 - 4 1 - 2 Cell NS NS NS Cell : 4 3 2 1 Mean : 0.0010 = S.E. : 0.0003 0.0012 0.0033 0.0075 0.0003 0.0012 0.0009 Factor : ar(di X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 8

1

```
4 - 1
1 - 4
Rank
Cell
             NS
            3 - 1
2 - 4
                       4 - 2
1 - 3
Rank
Cell
                          NS
             NS
         2 - 1 3 - 2 4 - 3
3 - 4 2 - 3 1 - 2
NS NS NS
Rank
Cell
                                                                                2
                           4
                                                       3
Cell : 4 3
Mean : 0.0025 = 0.0042 =
S.E. : 0.0005 0.0006
                                                                                                  0.0079
                                                                        0.0058
                                                                                     =
                                                                                                   0.0018
                                                                        0.0014
Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041
Levels: 1 1
Rank 2 - 1
Cell 1 - 2
                  **

      Cell
      :
      2 **
      1

      Mean
      :
      0.0082

      0.1269

      S.E.
      :
      0.0010
      0.0068

 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041
Levels: 1 2
 Rank 2 - 1
Cell 1 - 2
**

      Cell :
      2 **
      1

      Mean :
      0.0469 <</td>
      0.1482

      S.E. :
      0.0044
      0.0078

 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041
 Levels: 1 3
 Rank 2 - 1
Cell 1 - 2
**

      Cell :
      2 **
      1

      Mean :
      0.0887 <</td>
      0.2570

      S.E. :
      0.0049
      0.0085

  Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041
 Levels: 1 4
  Rank 2 - 1
Cell 1 - 2
                   **
  Cell : 2 ** 1
Mean : 0.0901 < 0.2439
```

S.E. : 0.0018 0.0055 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 1 5 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell 2 ** Cell 1 : Cell : 2 ** Mean : 0.1246 < S.E. : 0.0035 0.3366 0.0081 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 1 6 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell Cell : Mean : 2 ** 1 0.0255 < 0.1792 0.0054 0.0164 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 1 7 2 - 1 1 - 2 Rank Cell ** 1 Cell 2 ** Cell : 2 Mean : 0.0075 < S.E. : 0.0009 0.0833 0.0045 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 1 8 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell ** 2 Cell : 1 0.0523 : 0.0079 < Mean 0.0018 0.0047 S.E. Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 1 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell 2 ** 0.0015 < Cell : Mean : S.E. : Cell 1 0.0609 0.0043 0.0003 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 2

2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell 2 ** Cell
 Cell
 2
 **

 Mean
 0.0014
 <</td>

 S.E.
 0.0003

 : 1 0.0717 0.0039 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 3 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell Cell : Z Mean : 0.0056 < S.E. : 0.0006 1 0.0800 0.0037 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 4 2 - 1 1 - 2 Rank Cell ** Cell : 2 ** Mean : 0.0125 < S.E. : 0.0012 1 0.1065 0.0042 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 5 Rank 2 - 1 1 - 2 Cell ** : 2 : 0.0293 : 0.0026 2 ** Cell 1 0.0787 Mean < S.E. 0.0032 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 6 2 - 1 1 - 2 Rank Cell ** Cell : 2 ** Mean : 0.0107 < S.E. : 0.0022 1 0.0440 < 0.0041 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 7 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2 **

: 2 : 0.0033 : 0.0012 Cell ** 1 < 0.0662 Mean 0.0067 S.E. Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 8 2 - 1 1 - 2 Rank Cell ** Cell : 2 Mean : 0.0058 S.E. : 0.0014 2 ** 1 0.0058 0.1113 < 0.0037 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 1 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell : 0.0032 : 0.0007 Cell ** 1 Mean < 0.0566 S.E. 0.0033 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 2 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell 2 ** Cell Cell : 2 Mean : 0.0020 S.E. : 0.0007 1 0.0438 < 0.0038 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 3 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell : 0.0040 : 0.0005 Cell ** 1 0.0356 Mean < 0.0011 S.E. Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 4 2 - 1 1 - 2 Rank Cell ** :: Cell 2 ** 1 0.0100 < Mean 0.0488 0.0009 S.E. 0.0024

S.E. for comparison: 0.0041 Factor : di(ar X te) Levels: 3 5 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell Cell : 2 ** Mean : 0.0037 < S.E. : 0.0005 1 0.0212 0.0015 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 6 2 - 1 1 - 2 Rank Cell NS 2 Cell : 2 Mean : 0.0046 S.E. : 0.0006 1 0.0116 = 0.0011 S.E. for comparison: 0.0041 Factor : di(ar X te) Levels: 3 7 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell 2 ** 0.0012 < 0.0003 Cell : Mean : S.E. : 1 0.0260 0.0043 S.E. for comparison: 0.0041 Factor : di(ar X te) Levels: 3 8 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell Cell : 2 ** Mean : 0.0042 < S.E. : 0.0006 1 0.0467 0.0018 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 1 2 - 1 1 - 2 ** Rank Cell Cell :: 2 ** 1 0.0027 0.0489 < Mean S.E. 0.0004 0.0027 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 2

2 - 1 1 - 2 Rank Cell Cell:2**1Mean:0.00090.0627S.E.:0.00030.0028 S.E. for comparison: 0.0041 Factor : di(ar X te) Levels : 4 3 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2
 Cell
 :
 2 *
 1

 Mean
 :
 0.0037

 0.0172

 S.E.
 :
 0.0006
 0.0030
 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 4 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2 ** Cell:2**1Mean:0.00500.0223S.E.:0.00050.0034 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 5 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2 ** Cell : 2 ** Mean : 0.0024 < S.E. : 0.0003 1 0.0200 0.0034 Factor : di(ar X te) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 6 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2 NS 2 Cell : 2 Mean : 0.0029 S.E. : 0.0005 1 0.0130 = 0.0012 S.E. for comparison: 0.0041 Factor : di(ar X te) 7 Levels: 4 Rank 2 - 1 Cell 1 - 2 **

Cell Mean S.E.	::	2 ** 0.0010 < 0.0003		1 0.0195 0.0016					
Factor Levels	: di(ar : 4	X te) S. 8	Ξ.	for comp	arison:	0.0041			
Rank Cell	2 - 1 1 - 2 **								
Cell Mean S.E.	:	2 ** 0.0025 < 0.0005		1 0.0554 0.0026					
Factor Levels	: te(ar : 1	X di) S.	E.	for comp	arison:	0.0041			
Rank Cell	8 - 1 5 - 8 **								
Rank Cell	7 - 1 3 - 8 **	8 - 2 5 - 7 **							
Rank Cell	6 - 1 4 - 8 **	7 - 2 3 - 7 **	8 5	- 3 - 1 **					
Rank Cell	5 - 1 6 - 8 **	6 - 2 4 - 7 **	7 3	- 3 - 1 **	8 - 4 5 - 2 **				
Rank Cell	4 - 1 2 - 8 **	5 - 2 6 - 7 **	6 4	- 3 - 1 **	7 - 4 3 - 2 **	8 - 5 5 - 6 **			
Rank Cell	3 - 1 1 - 8 **	4 - 2 2 - 7 **	5 6	- 3 - 1 **	6 - 4 4 - 2 **	7 - 5 3 - 6 **	8 - (5 - 4 *	6 4 *	
Rank Cell	2 - 1 7 - 8 **	3 - 2 1 - 7 **	4 2	- 3 - 1 **	5 - 4 6 - 2 **	6 - 5 4 - 6 **	7 - 9 3 - 4	6 8 4 5 *	- 7 - 3 **
Cell Mean S.E.	:	8 ** 0.0523 < 0.0047		7 0.0833 0.0045	** <	1 0.1269 0.0068	** <	2 0.1482 0.0078	** <
Cell Mean S.E.	:	6 ** 0.1792 < 0.0164		4 0.2439 0.0055	* <	3 0.2570 0.0085	** <	5 0.3366 0.0081	
Factor Levels	: te(ar : 1	X di) S.	Е.	for comp	parison:	0.0041			
Rank Cell	8 - 1 5 - 7								

** Rank Cell ** ** 7 - 2 8 - 3 4 - 8 5 - 1 6 - 1 Rank 3 - 7 Cell ** ** ** 6 - 2 7 - 3 8 - 4 3 - 8 4 - 1 5 - 6 ** ** ** 5 - 1 2 - 7 Rank Cell ** 4 - 1 5 - 2 6 - 3 7 - 4 8 - 5 6 - 7 2 - 8 3 - 1 4 - 6 5 - 2 ** ** ** ** Rank Cell 3 - 1 4 - 2 5 - 31 - 7 6 - 8 2 - 16 – 4 3 – 6 8 - 6 5 - 3 7 - 5 Rank 7 - 5 4 - 2 Cell ** NS ** ** ** ** 2 - 1 3 - 2 4 - 3 5 - 4 6 - 5 7 - 6 8 - 7 8 - 7 1 - 8 6 - 1 2 - 6 3 - 2 4 - 3 5 - 4 NS NS ** ** ** NS ** Rank Cell : 7 8 : 0.0075 = 0.0079 = : 0.0009 0.0018 1 ** 6 ** 0.0082 < 0.0255 < 0.0010 0.0054 Cell Mean S.E. 3 4 ** 0.0887 = 0.0901 < 0.0049 0.0018 . 2 ** : 0.0469 < : 0.0044 Cell 5 0.1246 Mean S.E. 0.0035 Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 1 8 - 1 8 - 6 Rank Cell ** Rank Cell ** ** 7 - 2 4 - 1 8 - 3 8 - 7 ** 6 - 1 Rank 3 - 6 Cell ** 8 - 4 8 - 4 8 - 2 Rank Cell ** 4 - 1 5 - 2 6 - 3 7 - 4 8 - 5 2 - 6 5 - 1 3 - 7 4 - 2 8 - 5 ** NS ** Rank Cell NS 8 – 6 8 – 3 Rank Cell

** NS NS NS ** ** 2 - 1 1 - 6 3 - 2 7 - 1 4 **-** 3 2 **-** 7 5 - 4 5 - 2 6 - 5 3 - 5 Rank 7 - 6 8 - 7 4 - 3 8 - 4 Cell ** NS ** NS NS NS NS 6 ** Cell : 0.0440 < : 0.0041 : 1 7 2 0.0609 = 0.0043 0.0662 = 0.0717 Mean = S.E. 0.0067 0.0039 Cell 5 ** : 3 4 8 0.0787 0.0800 0.1065 < 0.1113 Mean : = S.E. 0.0032 0.0037 0.0042 0.0037 : Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 2 2 8 - 1 Rank 5 - 2 Cell ** 7 - 1 4 - 2 8 - 2 Rank 5 - 1 Cell NS 6 - 1 6 - 2 7 - 2 4 - 1 8 - 3 5 - 7 Rank Cell NS ** NS Rank 5 - 1 6 - 2 7 - 3 8 - 4 6 - 1 NS 4 - 7 Cell 8 - 2 5 - 3 NS NS ** 6 - 3 6 - 7 4 - 1 3 - 2 Rank 5 - 2 7 - 4 8 - 5 8 - 1 4 - 3 5 - 8 Cell NS NS NS ** NS 5 – 3 8 – 7 3 - 1 4 - 2 Rank 6 - 4 7 - 5 8 - 6 4 - 2 3 - 1 7 - 2 4 - 8 6 - 3 5 - 6 Cell NS NS NS NS NS ** 2 - 1 1 - 2 3 - 2 7 - 1 4 - 3 3 - 7 6 - 5 6 - 8 7 - 6 4 - 6 5 - 4 Rank 8 - 7 8 - 3 Cell 5 - 4 NS NS NS NS NS NS ** Cell : 2 1 7 3 . 0.0014 : 0.0003 0.0015 = Mean = 0.0033 0.0056 = S.E. 0.0003 0.0012 0.0006 Cell 8 : 6 4 ** 5 0.0058 Mean 0.0107 0.0125 < 0.0293 : S.E. : 0.0014 0.0022 0.0012 0.0026 Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 3 1

Rank 8 - 1 Cell 1 - 6

**

continued...

Page 14

8 - 2 1 - 5 7 - 1 Rank 4 - 6 Cell ** ** 6 - 1 7 - 2 8 - 3 Rank 4 - 5 1 - 7 8 - 6 Cell ** ** ** 7 - 3 4 - 7 8 - 4 1 - 3 6 - 2 8 - 5 5 - 1 Rank 2 - 6 Cell ** ** ** ** 5 - 2 2 - 5 4 - 1 7 - 4 8 - 5 Rank 6 - 3 4 - 3 3 - 6 8 - 7 1 - 2 Cell ** ** ** NS NS 5 - 3 2 - 7 4 - 2 3 - 5 3 - 1 6 - 4 7 - 5 8 - 6 Rank 7 - 6 8 - 3 4 - 2 1 - 8 Cell ** NS NS NS * * 4 - 3 3 - 7 3 - 25 - 4 6 - 5 7 - 6 8 - 7 Rank 2 - 1. 7 - 5 5 - 6 2 - 3 8 - 2 4 - 8 1 - 4 Cell NS NS NS NS NS NS NS 7 3 Cell 6 5 : 0.0116 0.0212 0.0260 0.0356 = Mean = = : 0.0011 0.0015 0.0043 S.E. : 0.0011 2 8 4 1 Cell : 0.0438 0.0467 0.0488 0.0566 Mean = = : 0.0024 0.0033 0.0018 0.0038 S.E. : Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 3 2 Levels : 8 - 1 [.] 4 - 7 Rank Cell NS 8 - 2 4 - 2 7 - 1 Rank 6 - 7 Cell NS NS 7 - 2 6 - 1 8 - 3 Rank 8 - 7 6 - 2 4 - 1 Cell NS NS NS 6 - 2 8 - 2 8 – 4 4 – 5 7 - 3 Rank 5 - 1 6 - 1 3 - 7 Cell NS NS NS NS 4 - 1 5 - 2 6 - 3 7 - 4 8 - 5 Rank 4 - 3 5 - 7 Cell 3 - 2 8 - 1 6 - 5 NS NS NS NS NS 3 - 1 5 - 3 6 - 4 7 - 5 8 - 6 4 - 2 Rank 8 - 5 4 - 8 1 - 7 NS 5 - 2 6 - 3 3 - 1 Cell NS NS NS NS NS

Page 15

4 - 3 2 - 1 3 - 2 2 - 7 1 - 2 NS 5 - 4 6 - 5 7 - 6 8 - 7 Rank 7 – 6 6 – 8 o - 5 8 - 3 NS 3 - 5 4 - 6 Cell NS NS NS NS NS 7 Cell 2 1 5 : Mean : 0.0012 0.0020 0.0032 0.0037 = = = 0.0007 0.0003 0.0007 0.0005 S.E. : 8 Cell 3 6 4 : 0.0046 0.0100 0.0040 0.0042 Mean : S.E. 0.0005 0.0006 0.0006 0.0009 : Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 1 8 - 1 2 - 6 Rank Cell ** 7 - 1 Rank 8 - 2 8 - 6 2 - 3 Cell ** 7 - 2 8 - 3 6 - 1 1 - 6 ** Rank 8 -3 2 - 7 Cell ** ** 6 - 2 1 - 3 5 - 1 7 - 3 8 - 4 Rank 4 - 6 8 - 7 2 - 5 Cell NS ** ** ** Rank 4 - 1 5 - 2 6 - 3 7 - 4 8 - 5 4 - 3 1 - 7 Cell 5 - 6 8 - 5 2 - 4 ** NS NS ** ** 3 - 1 7 - 6 4 – 2 5 – 3 5 - 3 4 - 7 7 - 5 Rank 6 - 4 8 - 6 1 - 5 2 - 1 Cell 8 - 4 ** NS NS NS ** 3 - 2 7 - 3 Rank 2 - 1 4 - 3 5 - 4 6 - 5 7 - 6 8 - 7 4 - 5 3 - 6 5 - 7 1 - 4 8 - 1 2 - 8 Cell NS NS NS ** NS NS Cell 6 3 7 5 : 0.0130 = : Mean 0.0172 0.0195 0.0200 = = = 0.0012 0.0030 0.0016 0.0034 S.E. : 8 1 Cell 4 ** 2 : 0.0223 < 0.0489 0.0554 0.0627 Mean : S.E. 0.0034 0.0027 0.0026 0.0028 : Factor : te(ar X di) S.E. for comparison: 0.0041 Levels: 4 2 Rank 8 - 1 Cell 4 - 2 NS

Page 16

Rank Cell	7 - 1 3 - 2 NS	8 - 2 4 - 7 NS					
Rank Cell	6 - 1 6 - 2 NS	7 - 2 3 - 7 NS	8 - 3 4 - 5 NS				
Rank Cell	5 - 1 1 - 2 NS	6 - 2 6 - 7 NS	7 – 3 3 – 5 NS	8 - 4 4 - 8 NS			
Rank Cell	4 - 1 8 - 2 NS	5 - 2 1 - 7 NS	6 - 3 6 - 5 NS	7 - 4 3 - 8 NS	8 - 5 4 - 1 , NS		
Rank Cell	3 - 1 5 - 2 NS	4 - 2 8 - 7 NS	5 - 3 1 - 5 NS	6 – 4 6 – 8 NS	7 - 5 3 - 1 NS	8 - 6 4 - 6 NS	
Rank Cell	2 - 1 7 - 2 NS	3 - 2 5 - 7 NS	4 - 3 8 - 5 NS	5 - 4 1 - 8 NS	6 - 5 6 - 1 NS	7 - 6 8 3 - 6 4 NS	- 7 - 3 NS
Cell Mean S.E.	:	2 0.0009 = 0.0003	7 0.0010 0.0003	=	5 0.0024 = 0.0003	8 0.0025 0.0005	=
Cell Mean S.E.	:	1 0.0027 = 0.0004	6 0.0029 0.0005	=	3 0.0037 = 0.0006	4 0.0050 0.0005	
10. BIBLIOGRAFIA

- Allain, G.; Petitgas, P.; Lazure, P., 2007. The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulation. Fisheries Oceanography, Vol. 16 (6), pp. 506-514.
- Allain, G.; Petitgas, P.; Lazure, P.; Grellier, P., 2007. Biophysical modeling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). Fisheries oceanography, Vol. 16 (6), pp. 489-505.
- Artegiani, A.; Bregant, D.; Paschini, E.; Pinardi, N.; Raichich, F.; Russo, A., 1996a. The Adriatic Sea General Circulation. Part I: Air-Sea Interactions and Water Mass Structure. Journal of Physical Oceanography, Vol. 27, pp. 1492-1514.
- Artegiani, A.; Bregant, D.; Paschini, E.; Pinardi, N.; Raichich, F.; Russo, A., 1996b. The Adriatic Sea General Circulation. Part II: Baroclinic Circulation Structure. Journal of Physical Oceanography, Vol. 27, pp. 1515-1532.
- Artüz, L. M., 1999. The egg and larval growth stages of Black Sea Anchovy, *Engraulis encrasicholus ponticus* (Majorowa, 1934). Fisheries Advisory Commission Technical Paper, Nr. 11/1.
- Bacha, M.; Amara, R., 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 85, pp. 257-264.
- Basilone, G.; Guisande, C.; Patti, B.; Mazzola, S.; Cuttitta, A.; Bonanno, A.; Kallianiotis, A., 2004. Linking habitat condition and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). Fisheries Research, Vol. 68, pp. 9-19.
- Basilone, G.; Patti, B.; Bonanno, A.; Cuttitta, A.; Vergara, A. R.; Garcia, A.; Mazzola, S.; Buscaino, G., 2005. Reproductive aspects of the European anchovy (*Engraulis*)

encrasicolus): six years of observation in the Strait of Sicily. Med Sud Med Technical Document n. 5.

- Bellindo, J. M.; Pierce, G. J.; Romero, J. L.; Millán, M., 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). Fisheries Research, Vol. 48, pp. 107-115.
- Bernardi Aubry, F.; Cossarini, G.; Acri, F.; Bastianini, M.; Bianchi, F.; Camatti, E.; De Lazzari, A.; Pugnetti, A.; Solidoro, C.; Socal, G., 2012. Plankton communities in the northen Adriatic Sea: Pattern and changes over the last 30 years. Estuarine, Coastal and Shelf Science, doi:10.1016/j.ecss.2012.03.011.
- Betulla Morello, E. & Arneri, E., 2009. Anchovy and sardine in the Adriatica Sea An ecological review. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, Vol. 47, pp. 209-256.
- Boldrin, A.; Carniel, S.; Giani, M.; Bernardi Aubry, F.; Campanelli, A.; Grilli, F.; Russo, A., 2009. Effects of Bora wind on physical and biogeochemical properties of stratified waters in the northen Adriatic. Journal of Geophysical Research, Vol. 114, C08S92, doi:10.1029/2008JC004837.
- Bombace, G. & Lucchetti, A., 2011. Elementi di Biologia della Pesca. Edizione Edagricole, Milano, pp. 173-204.
- Borja, A.; Uriarte, A.; Valencia, V.; Motos, L.; Uriarte, A., 1996. Relationship between anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. Scientia Marina, Vol. 60 (2), pp. 179-192.
- Borme, D.; Tirelli, V.; Brandt, S. B.; Fonda Umani, S.; Arneri, E., 2009. Diet of *Engraulis* encrasicolus in the northen Adriatic Sea (Mediterranean): onthogenetic changes and feeding selectivity. Marine Ecology Progress Series, Vol. 392, pp. 193-209.

- Borzelli, G.; Manzella, G.; Marullo, S.; Santoleri, R., 1999. Observation of coastal filaments in the Adriatic Sea. Journal of Marine Systems, Vol. 20, pp. 187-203.
- Cardin, V.; Bensi, M.; Pacciaroni, M., 2011. Variability of water mass properties in the last two decades in the South Adriatic Sea with emphasis on the period 2006-2009. Continental Shelf Research, Vol. 31, pp. 951-965.
- Catalán, I. A.; Folkvord, A.; Palomera, I.; Quílez-Badía, G.; Kallianoti, F.; Tselepides, A.; Kallianotis, A., 2010. Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). Estuarine, Coastal and Shelf Science. Vol. 86, pp. 299-312.
- Celussi, M.; Paoli, A.; Bernardi Aubry, F.; Bastianini, M.; Del Negro, P., 2008. Diel microbial variations at a coastal Northen Adriatic stationaffected by Po river outflows.
- Chesney, E., J., 2008. Foraging behavior of bay anchovy larvae, *Anchoa mitchilli*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Vol. 362, pp. 117-124.
- Cingolani, N.; Giannetti, G.; Arneri, E., 1996. Anchovy fisheries in the Adriatic Sea.
 Scientia Marina, Vol. 60 (2), pp. 269-277.
- Cingolani, N.; Santojanni, A.; Arneri, E.; Berlardinelli, A.; Colella, S.; Donato, F.; Giannetti, G.; Sinovičić, G.; Zorica, B.; Marceta, B., 2005. Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) stock assessment in the Adriatic Sea: 1975-2004. ADRIAMED, General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM), Scientific Advisory Committee (SAC), Subcommittee on Stock Assessment (SCSA) Rome, 26-30 September, pp. 1-11.
- Coll, M.; Santojanni, A.; Palomera, I.; Tudela, S.; Arneri, E., 2007. An ecological model for the Northen and Central Adriatic Sea: Analysis of ecosystem structure and fishing impacts. Journal of Marine Systems, Vol. 67, pp. 119-154.

- Conway, D. V. P.; Coombs, S. H.; Smith, C., 1998. Feeding of anchovy *Engraulis* encrasicolus larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. Marine Ecology Progress Series, Vol. 175, pp. 35-49.
- Coombs, S. H.; Giovanardi, O.; Halliday, N. C.; Franceschini, G.; Conway, D. V. P.; Manzueto, L.; Barrett, C. D.; McFadzen, I. R. B., 2003. Wind mixing, food availability and mortality of anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* in the northen Adriatic Sea. Marine Ecology Progress Series, Vol. 248, pp. 221-235.
- Costelago, D.; Tecchio, S.; Palomera, I.; Álvarez-Calleja, I.; Ospina-Álvarez, A.; Raichevich, S., 2011. Ecological understanding for fishery management: Condition and growth of anchovy late larvae during different seasons in the Northwestern Mediterranean. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 93, pp. 350-358.
- Cozzi, S. & Giani, M., 2011. River water and nutrient discharges in the Northen Adriatic Sea: Current importance and long term changes. Continental Shelf Research, Vol. 31, pp. 1881-1893.
- Cuschman-Roisin, B.; Gacic, M.; Poulain, P.-M.; Artegiani, A., 2001. Physical Oceanography of the Adriatic Sea. Editore: Springer, pp. 1, 2, 48.
- Dulčić, J. & Cetinić, P., 1993. Estimate of spawning biomass of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the eastern part of Adriatic from 1989 to 1990 by means of egg surveys.
 Acta Ichthyologica et Piscatoria, Vol. XXIII, Fasc. 2, pp. 67-75.
- Dulčić, J. & Karljevic, M., 1996. Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (fishes)in the eastern Adriatic Sea. Vie Milieu, Vol. 46 (1), pp. 73-78.
- Dulčić, J., 1997. Growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), larvae in the North Adriatic Sea. Fisheries Research, Vol. 31, pp. 189-195.
- Ferrarese, S.; Cassardo, C.; Elmi, A.; Genovese, R.; Longhetto, A.; Manfrin, M.; Richiardone, R., 2008. Response of temperature and sea surface circulation to a Scirocco

wind event in the Adriatic basin: A model simulation. Journal of Marine Systems, Vol. 74, pp. 659-671.

- Ferri, R.; Basilone, G.; D'Elia, M.; Traina, A.; Saborido-Rey, F.; Mazzola, S., 2009.
 Validation of macroscopic maturiry stages according to microscopic histological examination for European anchovy. Marine Ecology, Vol. 30 (1), pp. 181, 187.
- Fonda Umani, S.; Milani, L.; Borme, D.; de Olazabal, A.; Parlato, S.; Precali, R.; Kraus, R.; Lučić, D.; Njire, J.; Totti, C.; Romagnoli, T.; Pompei, M.; Cagnini, M., 2005. Inter-annual variations in planktonic food webs in the northen Adriatic Sea. Science of the Total Environment, Vol. 353, pp. 218-231.
- Franco, P.; Socal, G.; Bianchi, F., 1982. Fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. Crociere 1978. Naturalista siciliano, Atti del 13° Congresso Nazionale della Società Italiana di Biologia Marina (S. I. B. M.) Cefalù (Palermo) 25-29 maggio 1982, Fascicolo 1°, pp. 29-38.
- Fuks, D.; Ivančić, I.; Najdek, M.; Lučić, D.; Njire, J.; Godrjian, J.; Malarić, D.; Šilović, T.; Paliaga, P.; Balžina, M.; Precali, R.; Orlić, S., 2012. Changes in the planktonic community structure related to trophy conditions: The case study of the northen Adriatic Sea. Journal of Marine Systems, Vol. 96-97, pp. 95-102.
- García, A. & Palomera, I., 1996. Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin. Scientia Marina, Vol. 60 (2), pp. 155-166.
- García, A.; Cortés, D.; Ramírez, T., 1998. Daily larval growth and RNA and DNA content of the NW Mediterranean anchovy *Engraulis encrasicolus* and their relations to the environment. Marine Ecology Progress Series, Vol. 166, pp. 237-245.
- Gordina, A. D.; Nikolskiy, V. N.; Niermann, U.; Bingel, F.; Subbotin, A. A., 1997. New data on the morphological differences of anchovy eggs (*Engraulis encrasicolus* L) in the Black Sea. Fisheries Research, Vol. 31, pp. 139-145.

- Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future?. Ecological Modelling, Vol. 115, pp. 129-148.
- Kambruska, L. & Fonda Umani, S., 2009. From seasonal to decadal inter-annual variability of mesozooplankton biomass in the Northen Adriatic Sea (Gulf of Trieste). Journal of Marine Systems, Vol. 78, pp. 490-504.
- Kršnić, F.; Bojanić, D.; Precali, R.; Kraus, R., 2007. Quantitative variability of the copepod assemblages in the northen Adriatic Sea from 1993 to 1997. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 74, pp. 528-538.
- La Mesa, M.; Donato, F.; Giannetti, G.; Arneri, E., 2009. Growth and mortality rates of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Adriatic Sea during the transitions from larval to juvenile stages. Fisheries Research, Vol. 96, pp. 275-280.
- Lisovenko, L. A. & Andrianov, D. P., 1996. Reproductive biology of anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov 1927) in the Black Sea. Scientia Marina, Vol. 60 (2), pp. 209-218.
- Macías, D.; Catalán, I. A.; Solé, J.; Morales-Nin, B.; Ruiz, J., 2011. Atmospheric-induced variability of hydrological and biochemical signatures in the NW Alboran Sea. Consequences for the spawning and nurcery habitats of European anchovy. Deep-Sea Research, Vol. 58, pp. 1175-1188.
- Mantziafou, A. & Lascaratos, A., 2008. Deep-water formation in the Adriatic Sea: Interannual simulations for the years 1979-1999. Deep-Sea Research I, Vol. 55, pp. 1403-1427.
- Millán, M., 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). Fisheries Research, Vol. 41, pp. 73-86.

- Monti, M.; Minocci, M.; Milani, L.; Fonda Umani, S., 2012. Seasonal and interannual dynamics of microzooplankton abundances in the Gulf of Trieste (Northen Adriartic Sea, Italy). Estuarine, Coastal and Shelf Science, doi:10.1016/j.ecss.2012.03.032.
- Moser, H. G. & Ahlstrom, E. H., 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS-36, pp. 37-41.
- Motos, L., 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). Scientia Marina, Vol. 60 (2), pp. 195-207.
- Mozetič, P.; Francé, J.; Kogovšek, T.; Talaber, I.; Malej, A., 2012. Plankton trends and community changes in a coastal area (northen Adriatic): Bottom-up vs top-down control in relation to environmental drivers. Estuarine, Coastal and Shelf Science, doi:10.1016/j.ecss.2012.02.009.
- Mullon, C.; Fréon, P.; Parada, C.; Van Der Lingen, C.; Hugget, J., 2003. From particles to individuals: modeling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. Fisheries Oceanography, Vol. 12 (4/5), pp. 396-406.
- North, E. W. & Houde, E. D., 2004. Distribution and transport of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs and larvae in Chesapeake Bay. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 60, pp. 409-429.
- Ospina-Álavarez, A.; Palomera, I.; Parada, C., 2012. Changes in egg buoyancy during development and its effects on the vertical distribution of anchovy eggs. Fisheries Research, Vol. 117-118, pp. 86-95 (a).
- Ospina-Alvarez, A.; Parada, C.; Palomera, I., 2012. Vertical migration effects on the dispersion and recruitment of European anchovy larvae: From spawning to nurcery areas. Ecological Modelling, Vol. 231, pp. 65-79 (b).

- Palomera, I., 1992. Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic featuers in the region. Marine Ecology Progress Series, Vol. 79, pp. 215-223.
- Palomera, I. & Pertierra, J. P., 1993. Anchovy biomass estimate by the daily egg production method in 1990 in western Mediterranean Sea. Scientia Marina, Vol. 57 (2-3), pp. 243-251.
- Palomera, I.; Olivar, M. P.; Salat, J.; Sabatés, A.; Coll, M.; García, A.; Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. Progress in Oceanography, Vol. 74, pp. 377-396.
- Palomera, I.; Recasens, L.; Libori, P.; Alvarez Calleja, I.; Molí, B.; Bahamon, N., 2008. Spawning stock biomassof the North Western Mediterranean anchovy in 2007. General Fisheries Commission for the Mediterranean Scientific Advisory Committee, Izmir 22-26 September.
- Panfili, M., 2012. Ecology of early life stages of small pelagic fishes *Engraulis encrasicolus* and *Sardina pilchardus* in the Adriatic Sea. Università Politecnica delle Marche. Tesi di dottorato, pp. 1-31.
- Plounevez, S.; Champalbert, G., 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). Oceanologica Acta, Vol. 23 (2), 175-192.
- Raab, K.; Nagelkerke, L.A.J; Boerée, C.; Rijnsdorp, A.D.; Temming, A.; Dickey-Collas, M., 2011. Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. Journal of Sea Research, Vol. 65, pp. 131-140.
- Ré, P., 1987. Ecology of the planktonic phase of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), within Mira Estuary (Portugal). Investigación Pesquera, Vol. 51 (4), pp. 581-598.

- Regner S., 1985. Biology of planktonic stages of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), in the Central Adriatic. Acta Adriatica, Vol. 26 (1), pp. 5-113.
- Regner, S., 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. Scientia Marina, Vol. 60, pp 167-177.
- Sabatés, A.; Olivar, M. P.; Salat, J.; Palomera, I.; Alemany, F., 2007. Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. Progress in Oceanography, Vol. 74, pp. 355-376.
- Sabatés, A.; Salat, J.; Pilar Olivar, M., 2001. Advection of continental water as an export mechanism for anchovy, *Engraulis encrasicolus*, larvae. Scientia Marina, Vol. 65 (1), pp. 77-87.
- Sabatés, A.; Zaragoza, N.; Grau, C.; Salat, J., 2008. Vertical distribution of early developmental stages in two coexisting clupeoid species, *Sardinella aurita* and *Engraulis encrasicolus*. Marine Ecology Progress Series, Vol. 364, pp. 169-180.
- Santojanni, A.; Arneri, E.; Barry, C.; Belardinelli, A.; Cingolani, N.; Giannetti, G.; Kirkwood, G., 2003. Trends of anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) biomass in the northen and central Adriatic Sea. Scientia Marina, Vol. 67 (3), pp. 327-340.
- Santojanni, A.; Arneri, E.; Bernardini, V.; Cingolani, N.; Di Marco, M.; Russo, A., 2006.
 Effects of environmental variables on recruitment of anchovy in the Adriatic Sea. Climate Research, Vol. 31, pp. 181-193.
- Schismenou, E.; Giannoulaki, M.; Valavanis, V. D.; Somarakis, S., 2008. Modelling and predicting potential spawning habitat of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and round sardinella (*Sardinella aurita*) based on satellite environmental information. Hydrobiologia, Vol. 61 (2), pp. 201-214.

- Sinovičić G., 1998. The population dinamycs of juvenile anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), under the Estuarine conditions ((Novigrad Sea Central Eastern Adriatic). CIHEAM IAMZ, pp. 273-282.
- Sinovičić G., 1999. Some ecological aspects of juvenile anchovy, *Engraulis encrslicolus* (L.), under estuarine conditions (Novigrad Sea Central Eastern Adriatic). Acta Adriatica, Vol. 40, pp. 99-107.
- Sinovičić, G., 2000. Anchovy, *Engraulis encrasicolus* (LINNAEUS, 1758): biology, population dynamics and fisheries case study. Acta Adriatica, Vol. 41 (1), pp. 3-53.
- Sinovičić G., 2003. The length-weight relationship of anchovy, *Engraulis encrslicolus* (L.), in the eastern Adriatic Sea. Acta Adriatica, Vol. 42 (2), pp. 183-191.
- Sinovičić G. & Zorica, B., 2006. Reproductive cycle and minimal length at sexuality maturity of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Zrmanja River estuary (Adriatic Sea, Croatia). Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 69, pp. 439-448.
- Takasuka, A.; Oozeki, Y.; Kubota, H.; Tsuruta, Y.; Funamoto, T., 2005. Temperature impacts for reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. Fisheries Research, Vol. 76, pp. 475-482.
- Taylor, J. C. & Rand, P. S., 2003. Spatial overlap and distribution of anchovies (*Anchoa* spp.) and copepods in shallow stratified estuary. Aquatic Living Resources, Vol. 16, pp. 191-196.
- Tudela, S. & Palomera, I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis* encrasicolus in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). Marine Ecology Progress Series, Vol. 160, pp. 121-134.
- Tudela, S.; Palomera, I., 1995. Die1 feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwest Mediterranean Sea during the spawning period. Marine Ecology Progress Series, Vol. 129, pp. 55-61.

- Wakelin, S. L. & Proctor, R., 2002. The impact of meteorology on modeling storm surges in the Adriatic Sea. Global and Planetary Changes, Vol. 34, pp. 97-119.
- Zavatarelli, M.; Raichich, F.; Bregant, D.; Russo, A.; Artegiani, A., 1998. Climatological biogeochemical characteristics of the Adriatic Sea. Journal of Marine Systems, Vol. 18, pp. 227-263.

Ringraziamenti

Desidero ringraziare di cuore la mia famiglia, il punto di riferimento principale nella mia vita, per tutto il sostegno e l'aiuto che mi hanno regalato e di cui continuano a farmi dono.

Rivolgo un ringraziamento speciale ad Anna, una persona costantemente al mio fianco che, offrendomi incondizionatamente tutta se stessa, riesce ad aiutarmi nei momenti più difficili e mi rende migliore ogni giorno di più.

Ringrazio il prof. Ceccherelli e il prof. Russo per la dedizione e la competenza con cui mi hanno guidato nella realizzazione di questo lavoro.

Ringrazio sentitamente sia la prof.ssa Colangelo e il dott. Bozzeda dell'Università di Bologna che il dott. Coluccelli e Francesca Ortenzio dell'Università Politecnica delle Marche per la disponibilità, la gentilezza, la competenza e la simpatia con le quali mi hanno aiutato.

Ringrazio inoltre l'ISMAR-CNR di Ancona e in particolare il dott. Santojanni per i dati di popolazione dell'alice nel Mare Adriatico, non dimenticando i preziosi consigli offerti dal dott. Gramolini, dalla dott.ssa Donato e dalla dott.ssa Panfili.

Infine desidero ringraziare tutti i miei compagni di Biologia Marina, con i quali ho avuto la possibilità di arricchirmi ulteriormente dal punto di vista umano e culturale.