

İhtiyoplanktonun dağılım dinamikleri ve stoka katılım hipotezleri

Distribution dynamics of ichthyoplankton and recruitment hypotheses

Sinan Mavruk*  • Dursun Avşar

Çukurova Üniversitesi, Su Ürünleri Fakültesi, 01330 Balcalı/Adana

* Corresponding author: smavruk@cu.edu.tr

Received date: 17.01.2017

Accepted date: 10.03.2017

How to cite this paper:

Mavruk, S. & Avşar, D. (2017). Distribution dynamics of ichthyoplankton and recruitment hypotheses. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 34(3): 355-361. doi:10.12714/egejfas.2017.34.3.16

Öz: Denizel kemikli balıkların çoğunda yumurta ve larval aşamalar planktonik özellik göstermektedir. Bu formlar aktif hareket kabiliyeti kazanıncaya dek balık planktonu anlamına gelen ihtiyoplankton kapsamında değerlendirilmektedir. Kemikli balıklar genellikle çok sayıda yumurta üretmekte; bu yumurtalardan önemli bir kısmı, açlık, predasyon, anormal sürüklenmeler ve saçılmalar gibi nedenlerle stoka katılım öncesinde ölmektedir. Bu süreçte, yaşam oranlarındaki küçük değişimler stoka katılımı önemli farklılıklar yaratabilmektedir. Diğer taraftan, maksimum sayıda yavruyu hayatta tutabilecek ideal habitatların varlığı alan ve zamansal açıdan değişkenlik sergilemekte; bu nedenle, yavruların ideal çevresel koşullarla buluşturulması kritik önem arz etmektedir. Balıklar, bu eşleştirmeyi sağlamak amacıyla çeşitli üreme stratejileri geliştirmişlerdir. Bu derleme çalışmasında, ihtiyoplanktonun alansal ve zamansal dağılımını etkileyen iç (yumurtlama stratejisi) ve dış (çevresel koşullar) faktörler teorik bir çerçevede ele alınmış, planktonik evrelerin stoka katılım başarısındaki rollerini vurgulayan hipotezlerle birlikte tartışılmıştır.

Anahtar kelimeler: Balık yumurtası, balık larvası, üreme stratejileri, ihtiyoplankton toplulukları

Abstract: Planktonic eggs and larvae of marine teleost fishes are considered as ichthyoplankton until they improve active locomotion. These fishes usually produce a large number of propagules however, the great majority of them die before recruitment due to the extrinsic conditions such as predation, starvation and aberrant drift. In this period, small variations in survival rates may cause important differences in recruitment success. On the other hand, the presence of the ideal habitats which can sustain maximal survival for propagules, can significantly change in space and time. Therefore, it is critically important that emergence of propagules should match with the appearance of ideal habitats. To ensure this match, fishes have advanced different spawning strategies. In this review, intrinsic (spawning strategies) and extrinsic (environmental factors) conditions affecting the spatio-temporal distribution of ichthyoplankton have been evaluated on a theoretical basis by discussing match-mismatch dynamics and recruitment hypotheses.

Keywords: Fish egg, fish larvae, spawning strategies, ichthyoplankton assemblage

GİRİŞ

Denizel kemikli balıkların önemli bir kısmı erken yaşam evrelerini pelajik ortamda geçirmektedir. Planktonik olan bu embryonik ve larval formlar meroplankton kapsamında ele alınmakta ve balık planktonu anlamına gelen ihtiyoplankton adını almaktadır. İhtiyoplanktonik faz, balığın aktif hareket kabiliyeti kazanması ya da demersal türlerde ergin popülasyonun yaşadığı habitatlara geçişle son bulmaktadır (Russell, 1976; Richards, 2006). Stoka katılım öncesi dönemi oluşturan bu süreçte kayıplar genellikle son derece yüksek düzeyde olup; ölüm oranlarındaki küçük değişimler stoka katılımı önemli farklılıklara neden olabilmektedir (Cushing, 1990). Dolayısıyla planktonik evredeki ekolojik ilişkilerinin çözülmesi, balık popülasyonlarındaki değişimlerin anlaşılmasında büyük önem arz etmektedir (Houde, 2009).

Uluslararası literatürde ihtiyoplanktonik evrelerin dinamikleri hakkında çok sayıda araştırma ve sentez bulunmaktadır. Moser vd. (1983)'ün gerçekleştirdiği araştırma,

bu çalışmalar arasında en önemlilerindedir. Bu çalışmada balıkların ontogenetikleri, erken gelişim evrelerindeki ekolojileri ve sistemantikleri oldukça ayrıntılı olarak verilmiştir. Blaxter (1988), deniz balıklarında yumurtlama davranışları, embryonik ve larval gelişim süreci ile bu süreçteki morfolojik ve ekolojik değişimleri ele almıştır. Sinclair (1997), Hjort (1914)'le değişen stoka katılım anlayışını tarihsel bir perspektifle incelemiştir. Fuiman ve Higgs (1997) balıklarda ontogeni, larval büyüme ve stoka katılım arasındaki bağlantıları ele almışlardır. Fuiman ve Werner (2002)'nin editörlüğünde yayınlanan kitapta denizel kemikli balıkların erken gelişim evreleri ve bu aşamadaki ekolojileri tüm yönleriyle incelenmiştir. Agostini ve Bakun (2002) ile Bakun (2006), balıklar için ideal yumurtlama habitatlarının şekillenmesini sağlayan fiziksel mekanizmalar üzerinde durmuşlardır. Govoni (2005), balıkların erken gelişim evrelerindeki ekolojik özellikleriyle ilgili detaylı bir kritik vermiştir. Winemiller (2005), balıklarda üç temel yaşam stratejisini incelemiş ve bu stratejileri izleyen balık türlerinin

temel özelliklerine değinmiştir. Houde (2008) ile Houde (2009) balıklarda stoka katılım ve planktonik evrelerdeki dinamiklerin stoka katılıma etkileri üzerinde durmuşlardır. Peck vd. (2012) ise balıkların erken gelişim evrelerinde çevresel koşullarla eşleşme dinamiklerini değerlendirerek, yaşam başarısını etkileyen iç ve dış koşulları irdelemişlerdir.

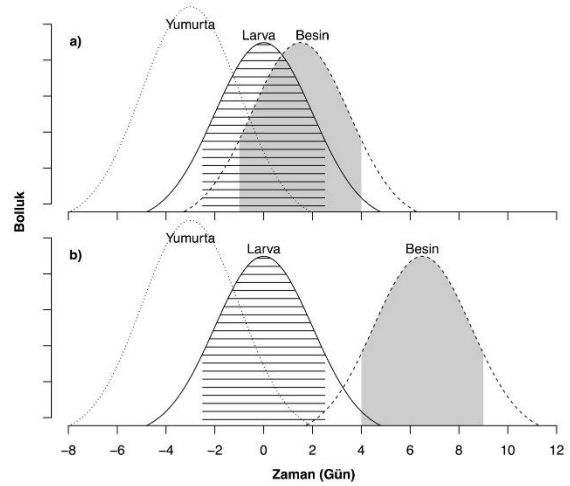
Türkiye’de ihtiyoplanktonun taksonomisi, bolluk ve dağılımını konu alan çalışmalar 1950’li yıllardan bu yana sürdürülmekte olup; bunlardan Çoker ve Mater (2006) İzmir Körfezi, Hoşsucu ve Taylan (2015) Ege Denizi, Ak-Örek ve Mavruk (2016) ise Akdeniz’in detaylı birer sentezini yapmışlardır. Avşar (2006)’nın “İhtiyoplanktona Giriş” ders notları, ihtiyoplankton ekolojisi üzerine giriş seviyesindeki bilgileri içermektedir. Sonrasında, Hoşsucu (2014) tarafından hazırlanan “Balık Yumurta ve Larvaları” adlı kitapta ekolojik faktörlerin balık yumurta ve larvaları üzerindeki etkisi detaylı bir şekilde ele alınmıştır. Bu derleme çalışmasında ise, ihtiyoplanktonun dağılım dinamikleri teorik bir çerçevede incelenmiş, balıklarda stoka katılım başarısını planktonik fazın ekolojisiyle ilişkilendiren hipotezler tartışılmıştır. Kavramlar verilirken mümkün olduğunca Türkçe kelimeler kullanılmaya çalışılmış, diğer taraftan özgün kaynaklara bağlı kalmak için İngilizce adları da parantez içinde sunulmuştur.

İhtiyoplanktonik faz ve stoka katılım başarısı

Geçtiğimiz yüzyılın başlarında, planktonik sürecin stoka katılım başarısı ve dolayısıyla da stok büyüklüğü üzerindeki etkileri anlaşılmağa başlamış; ihtiyoplankton araştırmaları balıkçılık biyolojisinin odak noktalarından biri haline gelmiştir (Hjort, 1914; Cushing, 1975; Cushing, 1990; Houde, 2008). Öncesinde balıkların av miktarlarındaki değişimlerin göçlerden kaynaklandığı yaygın bir düşünce iken (Sinclair, 1997); Hjort (1914), balık stoklarındaki dalgalanmaların asıl nedeninin stoka katılımdaki değişimler olduğunu ortaya koymuştur. Hjort (1914)’ün “kritik dönem” (critical period) hipotezine göre, kohortun stoka katılım başarısı büyük ölçüde ilk beslenme aşamasındaki larvanın uygun besinsel ortamlarla karşılaşmasına bağlıdır. Buna paralel olarak Cushing (1975)’in “tek süreç” (single process) hipotezi ise stoka katılım başarısının tüm erken gelişim evreleri boyunca büyüme ve ölüm oranlarına bağlı olduğunu ileri sürmüştür. Bu hipoteze göre, ihtiyoplanktonik dönem boyunca büyüme/ölüm (G/M) oranını artıran koşullar kohortun gücünü de tayin etmektedir (Cushing, 1990; Cowan ve Shaw, 2002).

Balık yumurta ve larvalarının bolluk ve dağılımındaki alansal ve zamansal değişimlere etki eden koşullar, iç ve dış faktörler olmak üzere iki grup altında değerlendirilebilir. Yumurtlayan stokun batın fekonditesi ile üreme alan ve zamanı en önemli iç faktörler arasında yer almaktadır. Diğer taraftan su hareketleri, su ortamının fiziko-kimyasal ve biyolojik koşulları da dış faktörler arasında kabul edilebilir (Peck vd., 2012). Yumurta ve larvaların gözlenen dağılımları, sözü edilen bu iç ve dış faktörler arasındaki evrimsel uyumun bir yansımasıdır. Bu uyum, Cushing (1975) ve (1990) tarafından tanımlanan eşleşme (match-mismatch) hipotezi ile açıklanmaktadır (Şekil

1). Cushing (1975)’e göre yüksek enlemlerde dağılışı gösteren balıklarda üreme dönemi, çoğunlukla ilkbahar ve sonbahardaki plankton artışlarıyla eşleşmekte; bu şekilde larvanın besin bulma olasılığı artmakta ve açlığa bağlı ölümler düşmektedir. Cushing (1990), bu yaklaşımı orta ve düşük enlemlerde yaşamlarını sürdüren balıklara uyarlayarak, mevsimsel plankton artışlarının yanı sıra, upwelling gibi besin artışı sağlayan diğer süreçlerin de önemli olduğunu vurgulamıştır. Bu ikinci yaklaşıma göre, balıkların üreme alan ve zamanları, yavruların hayatta kalma olasılığını maksimize edecek fiziksel ve biyolojik koşullarla eşleşmelidir (Houde, 2009). Dolayısıyla, balıkların üreme davranışları ile denizel ortamdaki taşıyım, konsantrasyon, tutulum, tabakalaşma ve karışım gibi fiziksel süreçler (Bakun, 2006) ve bunların yanı sıra besin organizmalarının süksesyonları gibi biyolojik süreçler arasında bir uyum söz konusudur. Bu uyumdaki küçük bozulmalar (mismatch), yavrular için hedeflenen habitat kalitesinin yakalanamaması anlamına gelmekte olup; popülasyonların stoka katılım başarısını direkt olarak olumsuz yönde etkilemektedir (Cushing, 1990; Myers, 2002). (Şekil 1).



Şekil 1. Yumurtlama ile ideal besinsel koşulların zamansal açıdan eşleşmesi (a) ve eşleşmemesi (b) durumlarını gösteren kavramsal modeller (Cushing (1990)’dan uyarlanmıştır)

Figure 1. The conceptual models showing phenological match (a) and mismatch (b) between spawning and ideal feeding conditions (Modified from Cushing (1990))

Bu durumda “Yumurtlama için ideal bir habitat nasıl olmalıdır?” sorusu gündeme gelmektedir. Bu soru Cushing (1975)’in “tek süreç” hipotezi ile bağlantılı olarak formüle edilebilir. Buna göre ideal bir habitatta larvaların büyüme oranı yüksek ve ölüm oranı düşük olmalıdır. Ontogenik sürecin erken dönemlerinde bireyin algı, tepki ve hareket kapasitesi oldukça düşüktür. Bu nedenle de yaşam riskleri ve dolayısıyla da ölüm oranları son derece yüksek olup; gelişimle ters orantılı bir eğilim sergilemektedir. Bu periyodun hızlı bir şekilde geçmesi, kohortun stoka katılım başarısında belirleyici faktörler arasında ön sıradadır (Houde, 2009). Bu olgu, “evre süresi” (stage

duration) hipotezi ile açıklanmaktadır. Cushing (1975)'in "tek süreç" hipotezinin doğal bir sonucu olarak, erken gelişim evrelerinde büyüme oranının artması neticesinde riskli aşamalar hızlı bir şekilde atlatılmakta ve bu yolla toplam mortalite düşürülmektedir (Cowan ve Shaw, 2002; Houde, 2008; Houde, 2009).

Bakun (2006) "predatör tuzağı" (predatör pit) hipotezinde, ideal habitat kavramını tanımlarken larval mortalitenin iki ana kaynağı olan "av" (prey) ve "avcı" (predator) kavramlarını kullanmıştır. Buna göre artan larval besin düzeyleri, belli bir eşiği geçtiğinde predatörlerin de yoğunlaşmasına neden olmaktadır. Eğer ortamın besin düzeyi predatör ilgisini çekecek kadar yüksek olup; bu predatörleri doyuracak kadar yüksek değil ise, plankton üzerindeki predasyon baskısı da aşırı derecede artmaktadır. Bu bağlamda, Bakun (2006)'nın önerdiği ideal habitatta besin düzeyleri larvanın büyümesi için yeterli olmakla birlikte, predatörleri cezp etmemeli; eğer cezp ediyor ise bunları doyuracak seviyede olmalıdır. Ayrıca ortamın birim zamandaki besin üretimi de ortamdaki mevcut ürünün (standing stock) korunmasını sağlamalıdır.

İhtiyoplanktonun dağılım dinamikleri

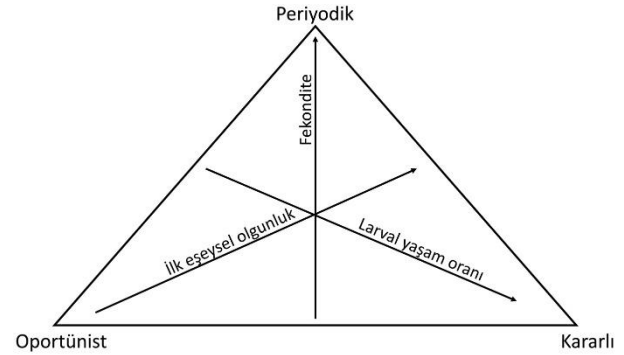
Balıkların üreme stratejilerinin etkisi

İhtiyoplanktonun dağılımından sorumlu birincil faktör, ebeveyn tarafından üreme alan ve zamanının ayarlanmasıdır (Somarakis vd., 2011). Larvaların beslenme, korunma ve olumsuz koşullardan kaçınma gibi konulardaki fonksiyonel yetersizlikleri nedeniyle (Werner, 2002), alan ve zaman tercihi kritik önem arz etmektedir (Miller, 2002). Bu bağlamda, maksimum sayıda larvanın ideal koşullara sahip ortamlara ulaştırılması ve bu ortamlarda tutulması gerekmektedir (Laprise ve Pepin, 1995; Agostini ve Bakun, 2002; Aceves-Medina vd., 2004). Bu amaca ulaşmak için geliştirilen taktikler; türler ve hatta popülasyonlar arasında önemli farklılıklar göstermektedir (Peck vd., 2012).

Balıkların seçim stratejileri, maksimum sayıda yavruyu gelecek nesillere aktarabilmek amacıyla evrilen taktiklerden oluşmakta olup (Wootton, 1984); üreme alan ve zamanı ile yoğunluğunun belirlenmesinde son derece önemlidir. Bu bağlamda bazı türler, üremelerini zamansal skalaya yaymak suretiyle, larvalarının olumlu koşullara denk gelme olasılıklarını arttırmaya çalışmaktadır (Peck vd., 2012). Bu grup, Winemiller ve Rose (1992)'nin üçlü sınıflandırmasında (W-R model; Şekil 2) "oportünist" stratejiye denk gelmektedir. İlk eşeyssel olgunluğa erken yaşlarda erişen oportünistler, düşük batın fekonditesini yüksek batın sayısı ile telafi etmekte ve bu şekilde üretilen yavru sayısını maksimize etmeye çalışmaktadırlar (Winemiller, 2005).

W-R modelinin bir diğer kategorisi olan periyodik stratejide ise üreme; besin, su hareketleri gibi larval yaşam oranlarını belirleyen faktörlerin uzun dönemler boyunca istikrar gösteren fenolojik döngüleri ile senkronize edilmeye çalışılmaktadır (Frank ve Leggett, 1983; Winemiller ve Rose, 1992). Cushing (1975)'in eşleşme hipotezinde belirtilen mevsimsel üreme

döngüleri, bu stratejinin en belirgin örneğini oluşturmaktadır. Periyodik balıklarda ilk eşeyssel olgunluk gecikmekte, buna karşın batın fekonditesi artırılarak, batın sayısı düşürülmektedir. Bu balıklarda üremenin uyarılmasında birçok çevresel koşulun etkisi gözlenmiş olsa da (Bye, 1984); sıcaklık ve yüksek enlemlerde fotoperiyot dominant faktörlerdir (Peck vd., 2012).



Şekil 2. Kemikli balıklarda yaşam stratejileri (Winemiller ve Rose (1992)'den uyarlanmıştır)

Figure 2. Life history strategies of Teleost fishes (Modified from Winemiller and Rose (1992))

Oportünist ve periyodiklerin en belirgin ortak özelliği, yavru başına yapılan yatırımın düşük olması nedeniyle, yavruların son derece kırılgan olmasıdır (Winemiller, 2005). W-R modelinin diğer kategorisi olan kararlı (equilibrium) stratejide ise yavru sayısı azaltılarak, ebeveyn gözetimi ile yavruların yaşam oranları artırılmaya çalışılmaktadır (Winemiller ve Rose, 1992). Bu grupta genellikle direkt gelişim gösteren yumurtalardan postlarvalar çıkmaktadır. Demersal yuvaların ebeveyn tarafından korunması, yumurtaların ağız ya da özel bir kese içerisinde kuluçkalandırılması gibi karmaşık üreme davranışları gözlenmektedir (Fuiman, 2002; Winemiller, 2005). Dağılım dinamikleri büyük ölçüde ebeveynin kontrolü altında şekillendiğinden, mortalite ve adveksiyon kayıpları minimize edilmektedir (Cowen ve Sponaugle, 1997; Werner, 2002).

Fiziksel ve kimyasal koşulların etkisi

Sıcaklık, orta ve yüksek enlemlerde dağılışı gösteren balıklarda, gerek direkt olarak üreme davranışını uyararak ve gerekse larval yaşam için önemli koşulları düzenleyerek üreme ekolojisinin merkezinde yer almaktadır (Houde, 2009; Peck vd., 2012). Bu nedenle birçok balık türü, üreme aktiviteleri için maksimum sayıda larvayı hayatta tutabileceği belirli bir sıcaklık aralığını tercih etmektedir (Pörtner ve Peck, 2010). Sıcaklığın mevsimsel döngülerindeki ufak sapmalar, prey ve predatör organizmaların süksesyonlarını etkileyebilmekte (Edwards ve Richardson, 2004), yumurtlama aktivitelerinin ideal çevresel koşullara denk getirilmesini riske atabilmektedir (Cushing, 1975).

Salinite, özellikle geçiş sularında ihtiyoplankton dağılımını direkt etkileyebilmektedir. Diğer taraftan, horizontal ve vertikal su hareketlerini düzenlemek suretiyle de planktonik yumurta ve

larvaların dağılımı üzerinde dolaylı olarak etkili olabilmektedir (Houde, 2009). Oksijen, Karadeniz gibi anoksik koşullara sahip bölgeler, upwelling sahaları ya da kentsel atık döküm sahaları gibi ötrofik alanlar dışında ihtiyoplankton dağılımını direkt belirleyici bir faktör olarak değerlendirilmemektedir (Bunn vd., 2000). pH değişimlerinin yumurta ve larvalar üzerindeki etkisi ise küresel ısınma ve asidifikasyon tartışmalarıyla birlikte yeniden gündeme gelmiştir (Pankhurst ve Munday, 2011). Henüz direkt olarak denizel ortamdaki ihtiyoplankton dağılımı üzerinde herhangi bir etkisi rapor edilmemiş olsa da, pH artışlarının *Clupea harengus* larvalarında büyüme ve kondisyonu olumsuz etkilediği ve organ hasarlarına yol açtığı, deneysel ortamda gösterilmiştir (Frommel vd., 2014). Diğer taraftan Westernhagen (1988)'e göre, deniz balıklarında gözlemlenen gelişim anomalilerine neden olabilecek pH değerleri ile ancak kirletilmiş alanlarda karşılaşılabilir.

Yeterli miktarda, uygun ebat ve kalitedeki besinin bulunurluğu, larval yaşam için son derece önemli olmakla birlikte yeterli değildir. Her ikisi de planktonik olan larva ile besin öğelerini aynı mikro habitatta bir araya getiren fiziksel süreçlere de gerek duyulmaktadır. Bu süreçleri ele alan hipotezler Peck vd. (2012) tarafından "birleştirici süreçler" (integrative processes) başlığı altında toplanmıştır. Lasker (1978) tarafından California upwelling sistemi için ileri sürülen "sakin deniz" (stable ocean) hipotezi bu başlığın en bilinenlerindedir. Buna göre, şiddetli upwelling, maksimum klorofil tabakası gibi larval besinin toplandığı tabakaların dağılmasına neden olmakta ve yaşam başarısını düşürmektedir. Mikro-türbülans, bir diğer önemli birleştirici süreçtir. Rothschild ve Osborn (1988)'in "planktonla temas" (plankton contact) hipotezine göre, rüzgarın suda oluşturduğu küçük ölçekli türbülanslar, larvaların besin öğeleriyle karşılaşma olasılığını artırmaktadır (Cowan ve Shaw, 2002).

Su kütlelerinin yatay hareketleri, jetler, girdap ve ediler gibi fiziksel oluşumlar, termo-halin ve/veya rüzgar akıntıları ihtiyoplanktonun yer değiştirmesini sağlayan yegane koşullardır. Su hareketlerinin dağılım üzerindeki etkisi tesadüfi olabileceği gibi, balığın üreme davranışlarının uyumsal bir bileşeni de olabilir. Örneğin, larvaların yumurtlama alanlarından uygun bakım alanlarına (nursery ground) ulaştırılması son derece önemlidir. Bu amaçla izlenen yollar çeşitlilik gösterebilmektedir. Bu bağlamda, yumurtlama etkinliği direkt olarak bakım alanlarında gerçekleşebileceği gibi, akıntıları kullanmak suretiyle yavruların bu alanlara sürüklenmesi de hedeflenebilmektedir (Miller, 2002; Werner, 2002). Kontranatant-denatant göç döngüsü, ya da göç üçgeni (migration triangle) olarak bilinen bu olgu; yumurtlayan stokun akıntının tersi istikamette göç etmesi (kontranatant), bırakılan yumurtaların ise akıntıyla larval yaşam sahalarına taşınması (denatant) aşamalarından oluşmaktadır (Miller, 2002). Balıklar arasında bu taktikle oldukça sık karşılaşmaktadır (Agostini ve Bakun, 2002; Cowan ve Shaw, 2002; Werner, 2002; Bakun, 2006).

Larvaların ideal habitatlara ulaştırılması, bu habitatlarda tutulması ve juvenillerin stoka katılım habitatlarından

uzaklaşmasının önlenmesi, Iles ve Sinclair (1982)'nin "stabil tutulum" (stable retention) ya da "üye-kayıp" (member-vagrant) hipotezi ile irdelenmiştir. Hjort (1914)'ün "olumsuz sürüklenme" (aberrant drift) savını detaylandıran bu hipotezde (Houde, 2009), larval tutulum alanları büyük önem arz etmektedir. Kalıcı frontlar ile orta ve büyük ölçekli girdap ve ediler, ihtiyoplanktonun toplanmasına ve belirli alanlarda tutulmasına yardımcı olan fiziksel yapılarıdır (Bakun, 2006). Bunun yanı sıra koy ya da körfez gibi coğrafi sınırlara sahip alanlar da larvaların saçılarak kaybolmasını ya da olumsuz koşulların hüküm sürdüğü alanlara sürüklenmesini önleyebilmektedir (Cushing, 1990). Larval tutulum alanları, balığın yaşam döngüsünde yumurtlamayla stoka katılım arasındaki sürecin taktiksel bir parçasıdır. Bu bağlamda, larval bakım sahalarına ulaşabilen ve buralarda kalabilen bireyler "üye" (member), bu alanın dışına sürüklenen bireyler ise "kayıp" (vagrant) olarak adlandırılmış (Iles ve Sinclair, 1982) olup; kayıplar büyük olasılıkla ölmektedir.

Bakun (1996), Bakun (1998) ile Agostini ve Bakun (2002)'nin "deniz üçlemeleri" (ocean triads) hipotezine göre, denizel ortamda ideal habitatların şekillenmesi üzerinde etkili üç fiziksel mekanizma bulunmaktadır. Birbiri ardına (i.) nutrient artışı (upwelling, vertikal karışımlar vs.), (ii.) konsantrasyon (frontlar vs.) ve (iii.) tutulumu (ediler vs.) sağlayan fiziksel süreçler, larvalar için ideal yaşam ortamlarının oluşmasında önemli rol oynamakta ve birçok Akdeniz türünde gözlenen larval dağılımları açıklayabilmektedir.

Larvalar, her ne kadar aktif hareket kabiliyetinden yoksun olsalar da (Blaxter, 1988), denatant göçün ve tutulumun tümüyle pasif unsurları da değildirler. Bu bağlamda larvalar, mekanoseptörleriyle akıntıları algılayıp, sudaki vertikal pozisyonlarını ayarlamak suretiyle (Falk-Petersen, 2005); rüzgar, med-cezir ve nehir akıntıları gibi su hareketlerini aktif bir şekilde kullanabilmektedir (Cowan ve Sponaugle, 1997; Miller, 2002). Bu olgu "seçici taşıma" (selective transport) olarak adlandırılmaktadır (Houde, 2009).

İhtiyoplankton toplulukları

Türler, sınırları ekolojik nişleri tarafından çizilen belirli habitatlarda dağılım gösterirler (Pörtner ve Peck, 2010). Bu bağlamda, çeşitli derecelerde benzer çevresel taleplere sahip olan ve ekolojik anlamda etkileşen farklı türlere ait bireylerden oluşan birlik; topluluk (assemblage) olarak adlandırılmaktadır (Miller, 2002). Bu tanım, genel ekolojinin komünite tanımına oldukça yakındır (Kocataş, 2003). Her iki terim, zaman zaman birbirini yerine kullanılsa da Miller (2002) ve Govoni (2005), meroplanktonik yapıdaki, yani zamansal açıdan süreklilik arz etmeyen ihtiyoplankton topluluklarının komünite kapsamında ele alınmayacağını bildirmişlerdir. Dolayısıyla, ihtiyoplankton toplulukları aynı yerden aynı zamanda örneklenen, farklı türlere ait planktonik yumurta ve larvaların bütünü oluşturmaktadır (Miller, 2002).

Frank ve Leggett (1983), farklı türlerin neden aynı ihtiyoplankton topluluğunda bulunduğunu sorguladıkları çalışmalarında iki hipotez geliştirmişlerdir. Bunlardan "ayırıcı

yaşam başarısı" (differential survival) hipotezine göre, farklı türlere ait erken gelişim evreleri pelajik ortamda tesadüfi olarak dağılmakta ve konsantrasyon alanlarına ya da ideal habitatlara (safe site) denk gelen bireyler hayatlarını sürdürerek, ihtiyoplankton topluluklarını oluşturmaktadır.

Diğer taraftan, "uyumsal ortaya çıkış" (adaptive emergence) hipotezi ise, farklı türlerin ihtiyoplankton topluluklarında bir arada bulunmalarını, üreme taktiklerindeki benzerliklerle ilişkilendirmektedir (Frank ve Leggett, 1983). Doyle vd. (1993)'ün "uyumsal müştereklik" (adaptive commonality) olarak adlandırdığı bu durum, farklı türlerin üreme taktiklerinin birlikte evrimleşmesi sonucunda oluşmuştur. Buna göre mevsimsel döngüler, predasyon ve akıntılar gibi çeşitli süreçlere birbiriyle analog uyumsal yanıtlar geliştiren türler ihtiyoplankton topluluklarında da bir arada yer almakta ve etkileşmektedir (Miller, 2002).

Balıkların üreme alan ve zaman tercihleri, ihtiyoplankton topluluklarının şekillenmesini açıklayan en önemli iki faktör olarak görülmektedir (Miller, 2002; Govoni, 2005). Topluluğun sürdürülmesi, yani ihtiyoplankterlerin bir arada kalabilmesi ise, her şeyden önce topluluğu oluşturan bireylerin hayatta kalmalarına bağlıdır. Bu bağlamda, mortaliteyi düşüren tüm çevresel koşullar topluluğun sürdürülmesinde de önemli rol oynamaktadır (Miller, 2002). Ayrıca; ediler ve frontlar gibi su ortamındaki partiküllerin bir arada tutulmasına ya da toplanmasına yardımcı olan su hareketleri de toplulukların sürdürülmesinde büyük önem arz etmektedir (Agostini ve Bakun, 2002; Miller, 2002). Topluluğun oluşması ve sürdürülmesini sağlayan faktörlerde gözlenen anomaliler ise, topluluğun dağılmasına yol açabilmektedir. Bu bağlamda şiddetli türbülanslı akım, adveksiyon kayıplarına yol açabilecek rüzgar gibi faktörlerden kaynaklanan düzensiz akıntılar, ağır predasyon baskısı ya da rekabet, toplulukların beklenmedik bir şekilde dağılmasına yol açabilmektedir. Zamansal skalada geçici özellik sergilediklerinden, tüm koşulların olumlu olması durumunda topluluğu oluşturan bireyler başarıyla stoka katılmakta ve sonuç olarak ihtiyoplankton topluluğu her koşulda dağılmaktadır (Miller, 2002).

SONUÇ

Stoka katılım öncesi süreçte balığın büyüme ve ölüm oranlarındaki küçük değişimler, stoka katılımında önemli dalgalanmalara yol açabilmektedir (Cushing, 1975). Bu nedenle planktonik safhada yumurta ve larvaların bolluk, dağılım, büyüme ve ölümlerini açıklamaya çalışan çok sayıda sav geliştirilmiştir. Farklı türler veya popülasyonlar için kanıtlanmış olan (Cushing, 1975, Iles ve Sinclair, 1982) bu savlar genellikle birbirinin alternatifi olmayıp, bir arada geçerliliğini sürdürmekte, birbirini destekleyip geliştirmekte ya da aynı olguların farklı yönlerini açıklamayı hedeflemektedir (Peck vd., 2012). Örneğin eşleşme hipotezi (Cushing, 1975), kritik periyot (Hjort, 1914) hipotezini temel alarak geliştirilmiş olup; her iki hipotez de yumurtlamanın ideal besinsel koşullarla eşleşmesi halinde stoka katılım başarısının artacağını ifade etmektedir. Tek süreç hipotezinde ise ideal koşulların cereyan

ettiği ortamlara denk gelen larvaların yüksek büyüme ve düşük ölüm oranlarına sahip olacağı öngörülmektedir (Cushing, 1975). Doğal olarak bu durumun tersi de geçerlidir. Evre süresi hipotezi ise hızlı büyüyen larvaların, riskli ontogenik evreleri hızlı geçeceği ve dolayısıyla da stoka katılımın daha düşük zayıfla atlatacağını ifade etmektedir (Cowan ve Shaw, 2002). Burada bir kısmına yer verilen bu hipotezler, trofodinamik koşulları incelemekte ve benzer olgulara işaret etmektedir. İhtiyoplanktonun alansal dağılımında etkili fiziksel koşulları açıklayan hipotezler de benzer bir yaklaşımla değerlendirilir. Bu hipotezler larvaları besinle bir araya getiren ve/veya stoka katılım alanlarından uzağa sürüklenmesini engelleyen fiziksel süreçler üzerine odaklanmaktadır (Houde, 2009). Bu nedenle de Peck vd. (2012) tarafından "birleştirici süreçler" (integrative processes) başlığı altında toplanmışlardır.

Tüm canlılarda olduğu gibi balıklarda da esas hedef maksimum sayıda yavruyu gelecek nesillere aktarmaktır. Bu amaçla izlenen yollar son derece çeşitli olabilmekte (Winemiller, 2005); bu bağlamda, oportünist gruplarda yavruların ideal habitatlarla eşleşme olasılığını arttırmak için üreme faaliyeti zamana yayılırken, periyodik gruplarda mevsimsel döngüler gibi uzun dönemler boyunca istikrar gösteren çevresel koşullarla eşleşme hedeflenmektedir. Kararlı stratejide ise ideal habitat ebeveyn tarafından oluşturulmaktadır (Winemiller, 2005). Yüksek enlemlerde mevsimsel döngüler son derece belirgin olduğundan periyodik strateji, plankton pikleri ile yumurtlama arasındaki uyumun yakalanmasında önemli bir avantaj getirebilmektedir. Diğer taraftan mevsimsel döngülerin zayıf olduğu düşük enlemlerde oportünist strateji, tesadüfi olarak belirip kaybolan ideal habitatlara daha çok larva ulaştırılmasını sağlayabilmektedir (Bye, 1984, Govoni, 2005). Ancak orta enlemlerde her üç gruba ait türler bir arada yer alabilmektedir (Mavruk, 2015). Dolayısıyla orta enlemler için bu stratejiler, üstünlükleri yada zayıflıklarından ziyade aynı hedefe ulaşmak amacıyla ortaya konan farklı evrimsel yaklaşımlar olarak değerlendirilmiştir.

İhtiyoplankton toplulukları, erken gelişim sürecinin herhangi bir evresinde benzer dağılım özellikleri sergileyen türlerin oluşturduğu birliklerdir. Bu türler benzer ya da farklı yaşam stratejilerini benimsemiş olabilmektedir (Miller, 2002). Oportünist bir türe ait larvalar tesadüf eseri, periyodik türe ait larvalar ise, alan ve zamanı adaptasyon sonucunda belirlenmiş bir yumurtlama aktivitesi neticesinde ideal habitatta bulunuyor olabilir. Ancak ortak ihtiyaçları yüksek büyüme ve düşük ölüm oranlarını yakalayabilmektir.

Tür toplulukları, stabil yapılar değil, ekosistemdeki doğal ve antropojenik etkilere hızla yanıt veren dinamik birliklerdir (Legendre ve Gauthier, 2014). Topluluğu oluşturan unsurlar arasındaki kuvvetli etkileşimler nedeniyle, habitattaki değişimler sadece tek bir türün değil topluluğun tüm bileşenlerinin demografik yapısını etkilemektedir (Miller, 2002). Bu bağlamda, ihtiyoplankton topluluklarını tanımlamak ve çevresel koşullarla ilişkilerini çözümlemek; erken gelişim evrelerinde etkileşen türlerin belirlenmesi ve bunların niş paylaşımları ile kaynak kullanımları hakkında son derece

önemli bilgiler sunmaktadır (Doyle vd., 1993). Bu bilgiler, türlerin stoka katılım başarısında gözlenen değişimleri anlamının son derece önemli bir adımını teşkil etmektedir (Miller, 2002).

Popülasyonların sürdürülebilirliği her şeyden önce stoka katılım başarısı ile bağlantılıdır (Houde, 2009). Bu nedenle, iklimsel değişimlerin ya da balıkçılık, deniz kirliliği gibi antropojenik faktörlerin balık popülasyonları üzerindeki

etkilerinin anlaşılabilmesi, ancak stoka katılım başarısını etkileyen faktörlerin anlaşılmasıyla mümkündür (Peck vd., 2012). Bu uzun vadeli bir hedef olup; balıkların ihtiyoplanktonik evrelerdeki dağılımları, büyüme ve ölümleri üzerinde etkili olan çevresel koşulların etraflıca kavranması, bu hedefe ulaşmada ilk adımı teşkil etmektedir (Houde, 2008). Son derece karmaşık süreçleri içeren stoka katılım öncesi dinamiklerin yeterince anlaşılabilmesi halinde, stoka katılım düzeylerinin önceden tahmin edilmesi dahi mümkün olabilecektir (Houde, 2009).

KAYNAKÇA

- Aceves-Medina, G., Jimenez-Rosenberg, S. P. A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodriguez, R., Saldierna-Martinez, R. J., & Smith, P. E. (2004). Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*, 65(3):832-847. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00490.x
- Agostini, V. N., & Bakun, A. (2002). "Ocean triads" in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, 11(3):129-142. doi: 10.1046/j.1365-2419.2002.00201.x
- Ak Örek, Y., & Mavruk, S. (2016). Ichthyoplankton of the Mediterranean Sea. In: Turan, C., Salihoglu, B., Ozbek Ozgur, E., Ozturk, B. (Ed.), *The Turkish Part of the Mediterranean Sea. Marine Biodiversity, Fisheries, Conservation and Governance* (pp 226-247). Turkish Marine Research Foundation, Istanbul.
- Avşar, D. (2006). *İhtiyoplanktona Giriş*. Çukurova Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Ders Kitabı, No: 14.
- Bakun, A. (1996). *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- Bakun, A. (1998). Ocean triads and radical inter-decadal stock variability: bane and boon for fishery management science. In: T.J. Pitcher, P.J.B. Hart and D. Pauly (Ed.), *Reinventing Fisheries Management*, (pp. 331-358). London: Chapman & Hall.
- Bakun, A. (2006). Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response. In: Olivar, M., Govoni, J.J. (Ed.). *Recent Advances in the Study of Fish Eggs and Larvae*, (pp 105-122). Scientia Marina, Barcelona.
- Blaxter, J. (1988). Pattern and variety in development. In: Hoar, W. S., Randall, D. J. (Ed.). *Fish physiology, the physiology of developing fish* (pp 1-48) Academic Press, INC. California.
- Bunn, N., Fox, C., & Webb, T. (2000). *A Literature Review of Studies on Fish Egg Mortality: Implications for the Estimation of Spawning Stock Biomass by the Annual Egg Production Method*. Technical Report Cefas Lowestoft. Sheffield.
- Bye, V. J. (1984). The role of environmental factors in timing of reproductive cycles. In: Potts, G. W., Wootton, R. J. (Ed.). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, (pp 187-205) Academic Press, INC. London.
- Cowan, J. H., & Shaw, R. F. (2002). Recruitment. In: Fuiman, L. A., Werner, R. G. (Ed.). *Fishery Science, The Unique Contributions of Early Life Stages*, (pp 88-111). Blackwell Science.
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (1997). Relationships between early life history traits and recruitment among coral reef fishes. In: Chambers, R. C., Trippel, E. A. (Ed.). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, (pp 423-449) Chapman & Hall. London.
- Cushing, D. H. (1975). *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge. Cambridge University Press.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations - an update of the match mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26:249-293. doi: 10.1016/S0065-2881(08)60202-3
- Çoker, T., & Mater, S. (2006). İzmir Körfezi İhtiyoplanktonu (1974-2005) Türleri. *Ege University Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 23(3-4): 463-472.
- Doyle, M. J., Morse, W. W., & Kendall, A. W. (1993). A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the northeast pacific and northwest atlantic oceans. *Bulletin of Marine Science*, 53(2):588-644.
- Edwards, M. E., & Richardson, J. (2004). Impact of climate change on marine pleagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430: 881-884.
- Falk-Petersen, I. B. (2005). Comparative organ differentiation during early life stages of marine fish. *Fish and Shellfish Immunology*, 19(5):397-412. doi: 10.1016/j.fsi.2005.03.006
- Frank, K. T., & Leggett, W. C. (1983). Multispecies larval fish associations - accident or adaptation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(6):754-762. doi: 10.1139/f83-098
- Frommel, A., Maneja, R., Lowe, D., Pascoe, C. K., Geffen, A. J., Folkvord, A., Piatkowski, U., & Clemmesen, C. (2014). Organ damage in Atlantic herring larvae as a result of ocean acidification. *Ecological Applications*, 24(5): 1131-1143. doi: 10.1890/13-02971
- Fuiman, L. A., & Higgs, D. M. (1997). Ontogeny, growth and the recruitment process. In: Chambers, R. C., Trippel, E. A. (Ed.). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, (pp 225-249). Chapman & Hall, London.
- Fuiman, L. A. (2002). Special considerations of fish eggs and larvae. In: Fuiman, L. A., Werner, R. G. (Ed.). *Fishery Science, The Unique Contributions of Early Life Stages* (pp 1-32). Blackwell Science.
- Fuiman, L. A. & Werner, R.G. (2002). *The Unique Contributions of Early Life Stages*. Blackwell Science.
- Govoni, J. J. (2005). Fisheries oceanography and the ecology of early life histories of fishes: a perspective over fifty years. *Scientia Marina*, 69:125-137.
- Hjort, J. (1914). *Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe Viewed in The Light of Biological Research*. Rapports et Proces Verbaux des Reunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer.
- Hoşsucu, B. (2014). *Balık Yumurta ve Larvaları*. Ege Üniversitesi Yayınları. Su Ürünleri Fakültesi Yayın No: 83.
- Hoşsucu, B., & Taylan, B. (2015). Ichthyoplankton of the Aegean Sea. In T. Katagan, A. Tokaç, S. Besiktepe, & B. Ozturk (Eds.), *The Aegean Sea. Marine Biodiversity, Fisheries, Conservation and Governance* (pp. 343-342). Istanbul: Turkish Marine Research Foundation.
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41:53-70. doi: 10.2960/J.v41.m634
- Houde, E. D. (2009). Recruitment variability. In: Jakobsen, T., Fogarty, M. J., Megrey, B. A., Moksness, E. (Ed.). *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, (pp 91-171). Wiley-BlackWell. West Sussex, UK.
- Iles, T. D., & Sinclair, M. (1982). Atlantic Herring - stock discreteness and abundance. *Science*, 215(4533):627-633.
- Kocataş, A. (2003). *Ekoloji, Çevre Biyolojisi*. İzmir. Ege Üniversitesi Basımevi.
- Laprise, R., & Pepin, P. (1995). Factors influencing the spatiotemporal occurrence of fish eggs and larvae in a Northern, physically dynamic coastal environment. *Marine Ecology Progress Series*, 122(1-3):73-92.

- Lasker, R. (1978). The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: Identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapports et Proces-Verbaux Des Reunions. Conseil International Pour l'Exploration de La Mer*. 173: 212–230.
- Legendre, P., & Gauthier, O. (2014). Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*. 281: 1-9. doi: [10.1098/rspb.2013.2728](https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2728)
- Mavruk, S. (2015). *İskenderun Körfezi İhtiyoplanktonunun Zamansal ve Alansal Değişimi*. Çukurova Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi. 292s.
- Miller, T. J. (2002). Assemblages, Communities, and Species Interactions. In: Fuiman, L. A., Werner, R. G. (Ed.). *Fishery Science, The Unique Contributions of Early Life Stages*, (pp 183-205) Blackwell Science.
- Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W., & Richardson, S. L. (1983). *Ontogenetics and Systematics of Fishes*. Based on An International Symposium Dedicated to the Memory of Elbert Halvor Ahlstrom. American Society of Ichthyologists and Herpetologists.
- Myers, R. A. (2002). Recruitment: Understanding density-dependence in fish populations. In: Hart, P. J. B. (Ed.). *Handbook of Fish Biology And Fisheries*, (pp 123-148). Blackwell Science. Oxford.
- Pankhurst, N. W., & Munday, P. L. (2011). Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Marine and Freshwater Research*. 62(9), 1015–1026. doi:[10.1071/MF10269](https://doi.org/10.1071/MF10269)
- Peck, M. A., Huebert, K. B., & Llopiz, J. K. (2012). Intrinsic and extrinsic factors driving match-mismatch dynamics during the early life history of marine fishes. *Advances in Ecological Research, Global Change in Multispecies Systems*. 47:177-302. doi [10.1016/B978-0-12-398315-2.00003-X](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398315-2.00003-X)
- Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*. 77(8):1745-1779. doi: [10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x)
- Richards, W. J. (2006). *Early Stages of Atlantic Fishes: an Identification Guide for the Western Central North Atlantic*. USA. CRC Taylor & Francis Group.
- Rothschild, B. J., & Osborn, T. R. (1988). Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research*, 10(3): 465–474. <http://doi.org/10.1093/plankt/10.3.465>
- Russell, F. S. (1976). *The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes*. London. Academic Press.
- Sinclair, M. (1997). Prologue. Recruitment in fish populations: the paradigm shift generated by ICES Committee A. In: Chambers, R. C., Trippel, E. A. (Ed.). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, (pp 1-27) Chapman & Hall. London.
- Somarakis, S., Isari, S., & Machias, A. (2011). Larval fish assemblages in coastal waters of central Greece: reflections of topographic and oceanographic heterogeneity. *Scientia Marina*. 75(3):605-618. doi: [10.3989/scimar.2011.75n3605](https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3605)
- Werner, R. G. (2002). Habitat Requirements. In: Fuiman, L. A., Werner, R. G. (Ed.). *Fishery Science, The Unique Contributions of Early Life Stages*, (pp 161-182). Blackwell Science.
- Westernhagen, H. V. (1988). Sublethal effects of pollutants on fish eggs and larvae. In: Hoar, W. S., Randall, D. J. (Ed.). *Fish Physiology, The Physiology of Developing Fish*, (pp 253-346). Academic Press, INC. California.
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North-American fishes - implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49(10):2196-2218
- Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 62(4):872-885. doi: [10.1139/f05-040](https://doi.org/10.1139/f05-040)
- Wootton, R. J. (1984). Introduction: Strategies and Tactics in Fish Reproduction. In: Potts, G. W., Wootton, R. J. (Ed.). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, (pp 1-12) Academic Press. London.