

Πληθυσμιακή δυναμική του *Octopus vulgaris*

Στέλιος Κατσανεβάκης, Γιώργος Βερροϊόπουλος

Τομέας Ζωολογίας – Θαλάσσιας Βιολογίας, Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Αθηνών,
Πανεπιστημιούπολη, 157 84 Αθήνα. e-mail: stelios@katsanevakis.com

ABSTRACT

Stelios Katsanevakis, George Verriopoulos: Seasonal population dynamics of the common octopus (*Octopus vulgaris*).

The population density of *Octopus vulgaris* was estimated by visual census with scuba diving in coastal areas in Greece (eastern Mediterranean). A time-variant, stage-classified, matrix population model was developed to interpret the seasonal variation of octopus densities in four size groups and to estimate several life cycle parameters. A main peak of benthic settlement was observed during summer and a secondary one during late autumn. Two spawning peaks were determined, a main one during late winter – spring and a secondary one during late summer – early autumn. More than 50% of the just-settled individuals will eventually die after 3 months. The mortality rate decreased as individuals grew larger, reached a minimum approximately 6 months after settlement and then increased again probably because of terminal spawning. The life-span of the common octopus was estimated to be between 12 and 15 months.

Keywords: *Octopus vulgaris*, abundance, growth, matrix population model, mortality, settlement, spawning

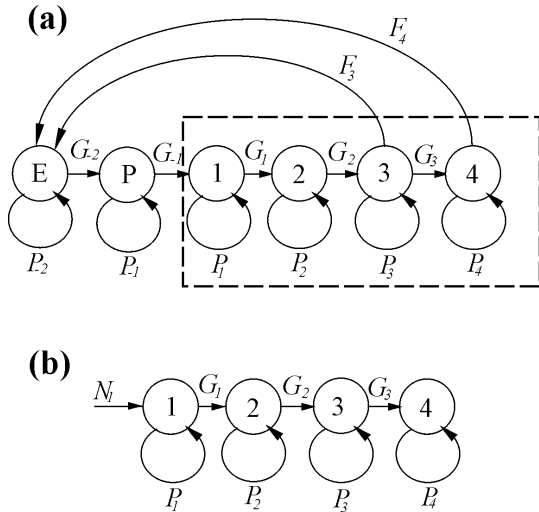
ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η παγκόσμια ετήσια παραγωγή του *O. vulgaris* αυξήθηκε από 3.7 χιλιάδες τόνους το 1950 σε πάνω από 100 χιλιάδες τόνους στα μέσα της δεκαετίας του '70 και από τότε έχει μειωθεί σταδιακά σε περίπου 50 χιλιάδες τόνους το 2001 (FAO 2003). Η καλή γνώση του βιολογικού του κύκλου και της μεταβλητότητας των ζωτικών ρυθμών του είδους είναι απαραίτητη για την αειφορική διαχείριση των αποθεμάτων. Τα δημογραφικά μοντέλα είναι ουσιώδη εργαλεία προς αυτή την κατεύθυνση. Στην παρούσα μελέτη, έγινε καταγραφή των μηνιαίων μεταβολών της πληθυσμιακής πυκνότητας του *O. vulgaris*, με οπτική παρατήρηση. Με βάση τις μετρήσεις του πεδίου, αναπτύχθηκε ένα χρονικώς μεταβλητό, δομημένο σε κλάσεις μεγέθους, πληθυσμιακό μοντέλο πινάκων (Caswell 2001) για την ερμηνεία της χρονικής μεταβολής του δομημένου πληθυσμού του *O. vulgaris*. Χρησιμοποιώντας το μοντέλο, έγινε εκτίμηση διαφόρων παραμέτρων του βιολογικού κύκλου του κοινού χταποδιού.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Η πυκνότητα του πληθυσμού του *O. vulgaris* μετρήθηκε σε 7 παράκτιες περιοχές στο Σαρωνικό και στο Μεσσηνιακό Κόλπο (σε συνολικά 14 θέσεις μέτρησης) με μαλακό υπόστρωμα, με οπτική παρατήρηση κατά τη διάρκεια αυτόνομων καταδύσεων. Οι μετρήσεις διεξάγονταν σε μηνιαία βάση, από τον Ιούλιο 2001 έως και το Σεπτέμβριο 2003. Τα χταπόδια κατηγοριοποιήθηκαν ανάλογα με το μέγεθός τους σε 4 κλάσεις: κλάση 1 (<50 g), κλάση 2 [50-200 g], κλάση 3 [200-500 g], κλάση 4 (>500 g). Για κάθε κλάση και για κάθε μήνα, υπολογίστηκε η μέση τιμή των μετρούμενων πυκνοτήτων στις 14 θέσεις μέτρησης και λήφθηκε ως η πυκνότητα της κλάσης για το συγκεκριμένο μήνα.

Το πλήρες γράφημα του βιολογικού κύκλου του χταποδιού με κατηγοριοποίηση μεγέθους δίνεται στην Εικ. 1α. Κατά τη διάρκεια ενός προβολικού χρονικού διαστήματος, ένα άτομο που βρίσκεται στο στάδιο k μπορεί να επιβιώσει και να μεταπηδήσει στο στάδιο $k+1$ με πιθανότητα G_k , ή μπορεί να επιβιώσει αλλά να παραμείνει στο στάδιο k με πιθανότητα P_k . Τα χταπόδια αναπαράγονται με συντελεστή γονιμότητας F_k , παράγοντας νέα άτομα του αρχικού σταδίου (αυγά). Οι πυκνότητες των αυγών και των πλαγκτονικών ατόμων δεν μετρήθηκαν σε αυτή τη μελέτη και ούτε υπάρχουν τέτοιου είδους εκτιμήσεις στη διεθνή βιβλιογραφία. Γι αυτό



Εικ. 1: (α) Το πλήρες γράφημα του βιολογικού κύκλου του *O. vulgaris*. Το στάδιο Ε αναφέρεται στα αυγά και το στάδιο Ρ αναφέρεται στην πλαγκτονική φάση. Τα στάδια 1-4 αντιστοιχούν στις κλάσεις μεγέθους 1-4. (β) Το τροποποιημένο γράφημα του βιολογικού κύκλου του *O. vulgaris*.

Fig. 1: (a) Complete stage-classified life cycle graph of *O. vulgaris*. (b) Modified stage-classified life cycle graph of *O. vulgaris*. E stands for eggs and P for paralarva stage. Stages 1-4 correspond to size classes 1-4.

μέθοδος τετραγωνικού προγραμματισμού του Wood (Wood 1997; Caswell 2001). Ουσιαστικά, η μέθοδος του Wood εφαρμόστηκε σε χρονοσειρές 8 διανυσμάτων πληθυσμιακής πυκνότητας $\mathbf{n}_i(t)=[n_{i1}(t) \ n_{i2}(t) \ n_{i3}(t) \ n_{i4}(t)]^T$, όπου $n_{ik}(t)$ είναι η πληθυσμιακή πυκνότητα του σταδίου k τη χρονική περίοδο t του διαστήματος Δt_i , $t=1, \dots, 8$ και ο δείκτης 'T' δηλώνει το ανάστροφο διάνυσμα του διανύσματος $\mathbf{n}_i(t)$.

Από το τροποποιημένο γράφημα του βιολογικού κύκλου (Εικ. 1b) προκύπτει ότι

$$\mathbf{n}_i(t+1) = \mathbf{K}_i(t) \cdot \mathbf{p}_i$$

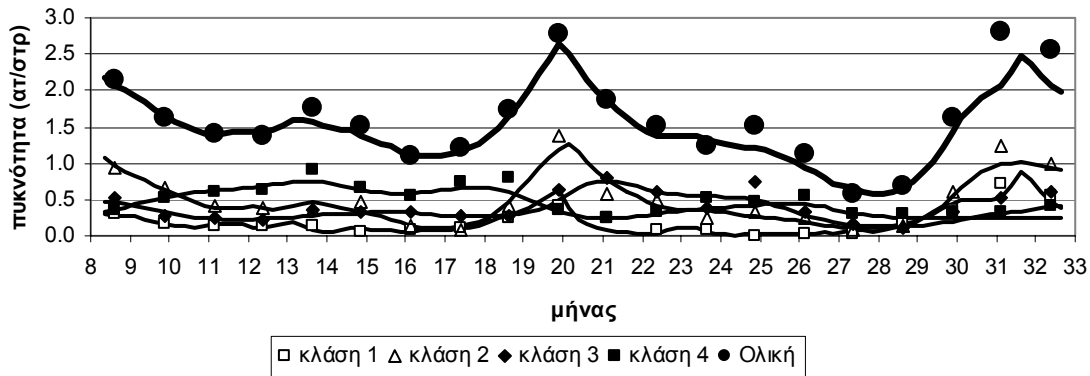
όπου $\mathbf{p}_i = (P_{i1} \ G_{i1} \ P_{i2} \ G_{i2} \ P_{i3} \ G_{i3} \ P_{i4} \ N_{i1})^T$ και

$$\mathbf{K}_i(t) = \begin{bmatrix} n_{i1}(t) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & n_{i1}(t) & n_{i2}(t) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_{i2}(t) & n_{i3}(t) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_{i3}(t) & n_{i4}(t) & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Ορίζοντας $\mathbf{z}_i = (\mathbf{n}_i(2) \ \mathbf{n}_i(3) \ \dots \ \mathbf{n}_i(8))^T$ και $\mathbf{M}_i = (\mathbf{K}_i(1) \ \mathbf{K}_i(2) \ \dots \ \mathbf{K}_i(7))^T$ μπορούμε για κάθε διάστημα Δt_i να γράψουμε την εξίσωση $\mathbf{z}_i = \mathbf{M}_i \cdot \mathbf{p}_i$. Το διάνυσμα \mathbf{z}_i και ο πίνακας \mathbf{M}_i είναι παρατηρούμενες ποσότητες. Για να εκτιμηθούν οι παράμετροι του διανύσματος \mathbf{p}_i , επιδιώκουμε την ελαχιστοποίηση του αθροίσματος των τετραγώνων των διαφορών μεταξύ των στοιχείων του διανύσματος \mathbf{z}_i και του διανύσματος $\mathbf{M}_i \mathbf{p}_i$. Επιδιώκουμε λοιπόν την ελαχιστοποίηση του: $\|\mathbf{z}_i - \mathbf{M}_i \mathbf{p}_i\|^2 = \mathbf{z}_i^T \mathbf{z}_i - \mathbf{z}_i^T \mathbf{M}_i \mathbf{p}_i - \mathbf{p}_i^T \mathbf{M}_i^T \mathbf{z}_i + \mathbf{p}_i^T \mathbf{M}_i^T \mathbf{M}_i \mathbf{p}_i$. Ο πρώτος όρος του αθροίσματος είναι ανεξάρτητος του \mathbf{p}_i και μπορούμε να τον αγνοήσουμε και ο δεύτερος και ο τρίτος όρος είναι ταυτόσημοι. Οπότε το πρόβλημα εκτίμησης του διανύσματος \mathbf{p}_i απλοποιείται στην ελαχιστοποίηση της παράστασης $(\mathbf{p}_i^T \mathbf{M}_i^T \mathbf{M}_i \mathbf{p}_i) - 2\mathbf{z}_i^T \mathbf{M}_i \mathbf{p}_i$, με τους περιορισμούς $P_k, G_k, N_1 \geq 0, P_k + G_k \leq 1$ και $P_4 \leq 1$.

το λόγο το στάδιο του αυγού και το πλαγκτονικό στάδιο εξαιρέθηκαν από την ανάλυση, όπως επίσης και οι συντελεστές γονιμότητας F_k . Για να εξουδετερωθεί η επίδραση της αφαίρεσης αυτών των σταδίων στη δυναμική του μοντέλου, εισήχθη η παράμετρος N_1 στο γράφημα του βιολογικού κύκλου, η οποία παριστάνει την πυκνότητα των ατόμων που εισέρχονται στην κλάση 1 κατά τη διάρκεια ενός προβολικού χρονικού διαστήματος. Με αυτόν τον τρόπο δημιουργήθηκε ένα τροποποιημένο διάγραμμα του βιολογικού κύκλου του χταποδιού (Εικ. 1b) με το οποίο συνεχίστηκε η ανάλυση, που περιορίστηκε στην εποχιακή δυναμική του κοινού χταποδιού.

Για να υπολογιστεί το χρονικά-μεταβλητό μοντέλο, μεταξύ δύο διαδοχικών μηνιαίων τιμών πληθυσμιακής πυκνότητας έγινε γραμμική παρεμβολή άλλων τριών τιμών. Δημιουργήθηκαν έτσι 4 νέες χρονοσειρές S_k (μια για κάθε κλάση) με προβολικά διαστήματα $\frac{1}{4}$ του μήνα. Ορίστηκαν χρονικά διαστήματα Δt_i , τέτοια ώστε να περιλαμβάνουν 8 διαδοχικές τιμές πυκνότητας και άρα 7 προβολικά διαστήματα (άρα $\Delta t_i = \frac{7}{4}$ μήνες). Στα διαστήματα Δt_i εφαρμόστηκε διαδοχικά η



Εικ. 2: Σύγκριση του πληθυσμιακού μοντέλου πινάκων (καμπύλες) με τις παρατηρούμενες τιμές (σημεία). Η κλίμακα του χρόνου ξεκινά από το 8 που αντιστοιχεί στην 1^η Αυγούστου 2001 έως το 33 που αντιστοιχεί στην 1^η Σεπτεμβρίου 2003.

Fig. 2: Model predictions vs observed densities.

Το πρόβλημα αυτό λύνεται με το λογισμικό MATLAB, χρησιμοποιώντας την ενσωματωμένη ρουτίνα 'qr'. Η λύση \mathbf{p}_i που προκύπτει θεωρείται ότι ισχύει στο κεντρικό σημείο του χρονικού διαστήματος Δt_i . Λύνοντας το πρόβλημα τετραγωνικού προγραμματισμού διαδοχικά για όλα τα Δt_i , προέκυψε η χρονοσειρά του διανύσματος \mathbf{p} . Η χρονοσειρά των διανύσματος \mathbf{p} ομαλοποιήθηκε με χρήση ενός φίλτρου κινητού μέσου όρου δεκατριών σημείων (Brockwell and Davis, 2002), έτσι ώστε να αναδειχτούν τα βασικά πρότυπα και να εξουδετερωθεί ο «θόρυβος».

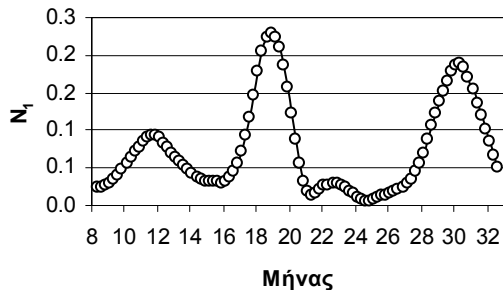
Η πιθανότητα θανάτου στο στάδιο k , κατά τη διάρκεια ενός προβολικού διαστήματος τη χρονική στιγμή i , δίνεται από τη σχέση $m_{ik} = 1 - \sum_n t_{nk}^i$, όπου (t_{nk}^i) είναι τα στοιχεία του

πίνακα μετάβασης, που ορίζεται ως (Caswell 2001):

$$\mathbf{T}_i = \begin{bmatrix} P_{i1} & 0 & 0 & 0 \\ G_{i1} & P_{i2} & 0 & 0 \\ 0 & G_{i2} & P_{i3} & 0 \\ 0 & 0 & G_{i3} & P_{i4} \end{bmatrix}$$

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΚΑΙ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

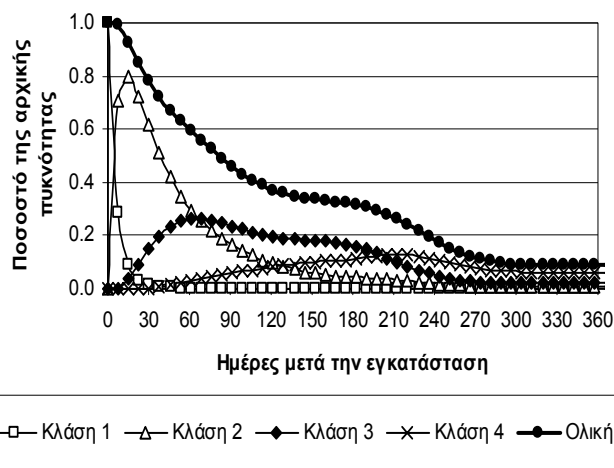
Με αρχικό διάνυσμα πληθυσμιακής πυκνότητας $\mathbf{n}_1 = [0.312 \ 1.062 \ 0.472 \ 0.326]$ (όπως μετρήθηκε στο πεδίο στο κεντρικό σημείο του διαστήματος Δt_1) και διαδοχικές προβολές, χρησιμοποιώντας το πληθυσμιακό μοντέλο πινάκων που αναπτύχθηκε, υπολογίστηκε η χρονοσειρά των πυκνοτήτων των κλάσεων και έγινε σύγκριση με την αντίστοιχη παρατηρούμενη στο πεδίο (Εικ. 2). Παρά την έντονη ομαλοποίηση των παραμέτρων P_i και G_i με το φίλτρο κινητού μέσου όρου δεκατριών σημείων, το μοντέλο προσεγγίζει πολύ καλά τα παρατηρούμενα δεδομένα κατά το πρώτο έτος ($R^2=0.95$) και σχετικά καλά σε όλο το χρονικό εύρος των παρατηρούμενων δεδομένων ($R^2=0.77$).



Εικ. 3: Παράμετρος βενθικής εγκατάστασης N_1
Fig. 3: Benthic settlement parameter N_1

Η παράμετρος N_1 εκφράζει την πυκνότητα των νεαρών χταποδιών που μόλις έχουν εισέλθει στην κλάση 1, άρα αποτελεί μια καλή προσέγγιση της βενθικής εγκατάστασης μετά από την πλαγκτονική φάση (Εικ. 3). Μια κύρια κορυφή στη βενθική εγκατάσταση παρατηρείται κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και μια δευτερεύουσα κατά τα τέλη φθινοπώρου. Η δευτερεύουσα κορυφή ήταν πιο εμφανής το 2001 από ότι το 2002. Επιπλέον, η θνησιμότητα της κλάσης 4 παρουσίασε

ημιετήσια περιοδικότητα με δύο κορυφές, μία στα τέλη του χειμώνα – αρχές άνοιξης και μία στα τέλη του καλοκαιριού – αρχές φθινοπώρου, που πιθανότατα συνδέονται με την ωτοκία και την εκκόλαψη. Οι δύο κορυφές βενθικής εγκατάστασης και οι δύο κορυφές της θνησιμότητας που προηγούνται, υποδεικνύουν ότι στην ανατολική Μεσόγειο υπάρχουν δύο βασικές περιόδους ωτοκίας κατά τη διάρκεια του έτους. Σε ανάλογο συμπέρασμα έχουν καταλήξει οι Sánchez and Obarti (1993) στις Ισπανικές Μεσογειακές ακτές. Λαμβάνοντας υπόψη τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης και της πλαγκτονικής φάσης σε σχέση με την περίοδο ωτοκίας συμπεραίνουμε ότι για την καλοκαιρινή κορυφή της βενθικής



Εικ. 4: Η τύχη των ατόμων που εγκαταστάθηκαν κατά την κύρια περίοδο βενθικής εγκατάστασης
Fig. 4: The fate of individuals settled during the main settlement peak period.

εγκατάστασης αντιστοιχεί κορύφωση της ωτοκίας στα τέλη χειμώνα – άνοιξη, ενώ για την φθινοπωρινή κορυφή έχουμε κορύφωση της ωτοκίας την περίοδο Αυγούστου-Σεπτεμβρίου.

Για να εκτιμηθεί η τύχη ενός χταποδιού, που εγκαταστάθηκε είτε κατά την κύρια είτε κατά τη δευτερεύουσα περίοδο εγκατάστασης, ένα αρχικό διάνυσμα πληθυσμιακής πυκνότητας $\mathbf{n}_i = [1 \ 0 \ 0 \ 0]^T$ πολλαπλασιάστηκε από αριστερά διαδοχικά με τους πίνακες μετάβασης $\mathbf{T}_i, \mathbf{T}_{i+1}, \mathbf{T}_{i+2}, \dots$. Μετά από κάθε πολλαπλασιασμό το καινούργιο διάνυσμα πληθυσμιακής πυκνότητας εξέφραζε την νέα σύνθεση του πληθυσμού μετά από ένα προβολικό διάστημα. Η τύχη ενός στιγμιαίου επεισοδίου βενθικής εγκατάστασης κατά την κύρια περίοδο δίνεται στην Εικ. 4. Περνάνε 15 ημέρες από την κορυφή της πυκνότητας της κλάσης 1 έως την κορυφή της πυκνότητας της κλάσης 2, 61 ημέρες για την κορυφή της κλάσης 3 και 213 ημέρες για την κορυφή της κλάσης 4. Περισσότερα από το 50% των ατόμων που εισήλθαν στην κλάση 1 θα έχουν πεθάνει μετά από 3 μήνες. Όπως φαίνεται από την κλίση της καμπύλης της ολικής πυκνότητας (Εικ. 4), ο ρυθμός θνησιμότητας μειώνεται όσο τα χταπόδια μεγαλώνουν σε μέγεθος φτάνοντας σε μια ελάχιστη τιμή 5 με 6 μήνες μετά τη βενθική εγκατάσταση, ενώ ακολούθως αυξάνει και πάλι, καθώς κλείνει ο βιολογικός κύκλος του ζώου. Σύμφωνα με τα παραπάνω και δεχόμενοι ότι τα άτομα που έχουν αποθέσει τα αυγά τους θα επιβιώσουν για περίπου 2-3 μήνες επιπλέον, δηλαδή περίπου μέχρι να εκκολαφθούν τα νεαρά χταπόδια, η αναμενόμενη διάρκεια ζωής του *O. vulgaris* είναι μεταξύ 12 και 15 μηνών. Η Mangold (1983) εκτιμά ότι η διάρκεια ζωής του *O. vulgaris* κυμαίνεται από 12 έως 24 μήνες.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Brockwell P.J. & R.A. Davis, 2002. *Introduction to time series and forecasting*. New York: Springer-Verlag, 434p.
- Caswell, H., 2001. *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation*. Sunderland, USA: Sinauer Associates, 722p.
- FAO (2003) Fisheries Global Information System (FIGIS). World Wide Web electronic database (<http://www.fao.org/fi/figis/index.jsp>).
- Mangold K., 1983. *Octopus vulgaris*. In: Boyle P.R., editor. *Cephalopod Life Cycles, Volume I: Species Accounts*. New York: Academic Press, pp. 335-364.
- Sánchez P. & R. Obarti, 1993. The biology of *Octopus vulgaris* caught with clay pots on the Spanish Mediterranean Coast. In: Okutani T., R.K. O'Dor & T. Kubodera, editors. *Recent Advances in Fisheries Biology*. Tokyo: Tokai University Press, pp. 477-487.
- Wood, S.N., 1997. Inverse problems and structured-population dynamics. In: Tuljapurkar S. & H. Caswell, editors. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. New York: Chapman and Hall, pp 555-586.