

## Ενεργειακό ισοζύγιο στο κοινό χταπόδι *Octopus vulgaris*

Δήμητρα Πέτζα, Στέλιος Κατσανεβάκης & Γιώργος Βερροϊόπουλος

Τομέας Ζωολογίας-Θαλάσσιας Βιολογίας, Τμήμα Βιολογίας, ΕΚΠΑ

Πανεπιστημιούπολη, Αθήνα 157 84

E-mail: gverriop@biol.uoa.gr/skatsan@biol.uoa.gr

### ABSTRACT

**Dimitra Petza, Stelios Katsanevakis & George Verriopoulos: Energy balance in the common octopus, *Octopus vulgaris*.**

A complete energy balance equation was calculated for the common octopus *Octopus vulgaris* at 20°C. Energy used in growth, respiration and excretion of inorganic nitrogenous products and faecal waste was estimated, along with the total consumption of energy through food, for six specimens of *O. vulgaris*. It was found that 59% of the energy consumed is needed for respiration. Smaller amounts of energy are invested in somatic and gonadal growth (27%) or discarded through faeces (14%). The amount of energy utilized in inorganic nitrogenous waste excretion was less than 0.01% of the total energy losses. The mean assimilation efficiency was 87%.

**Keywords:** assimilation efficiency, energy balance, energy budget, *Octopus vulgaris*.

### ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Μελέτες σχετικά με το ενεργειακό ισοζύγιο στα Κεφαλόποδα είναι σπάνιες. Η πλήρης εξίσωση του ενεργειακού ισοζυγίου έχει προσδιοριστεί μόνο για δύο τροπικά είδη χταποδιών, τα *Octopus cyanea* και *Octopus maya* (Van Heukelem 1976) και για το χταπόδι της Ανταρκτικής *Pareledone charcoti* (Daly & Peck 2000). Συνδυάζοντας βιβλιογραφικά δεδομένα οι O'Dor & Wells (1987) κατασκεύασαν ένα τμήμα του ενεργειακού ισοζυγίου του *O. vulgaris* (Cuvier 1797), κοινό χταπόδι (common octopus), ενώ οι Wells & Clarke (1996) σε μία εκτενή μελέτη σχετικά με το μεταβολισμό στα Κεφαλόποδα, προσέγγισαν θεωρητικά το ενεργειακό ισοζύγιο του ίδιου είδους.

Στην παρούσα εργασία εκτιμήθηκε το ενεργειακό ισοζύγιο για το *O. vulgaris*, μετρώντας πειραματικά όλες τις επιμέρους συνιστώσες.

### ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Η εξίσωση του ενεργειακού ισοζυγίου, που χρησιμοποιήθηκε και αντιπροσωπεύει τη ροή της ενέργειας στο χταπόδι (Wells & Clarke 1996), είναι:  $C = P + G + S + N + F$ , όπου  $C$  το συνολικό ενεργειακό περιεχόμενο της τροφής που καταναλώθηκε,  $P$  και  $G$  τα ενεργειακά ισοδύναμα αύξησης της σωματικής μάζας και των γονάδων αντίστοιχα,  $S$  η ενέργεια που απαιτείται για την αναπνοή,  $N$  η ενέργεια που χάνεται με τη μορφή αζωτούχων και άλλων συστατικών, που εκκρίνονται με τα ούρα και  $F$  η ενέργεια που δεν αφομοιώνεται και αποβάλλεται με τα κόπρανα.

Έξι πειραματόζωα *O. vulgaris*, συλλέχθηκαν με ελεύθερη και αυτόνομη κατάδυση από το Σαρωνικό Κόλπο τον Οκτώβριο του 2003. Μετά τη συλλογή τους, τα ζώα μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο και τοποθετήθηκαν ξεχωριστά σε ενυδρεία όγκου 110 l, συνδεδεμένα με κλειστό κύκλωμα θαλασσινού νερού, συνολικού όγκου 2.000 l, το οποίο περιγράφεται από τον Κατσανεβάκη (2004). Τα πειραματόζωα, πριν από τη διεξαγωγή των πειραμάτων, εγκλιματίστηκαν στα ενυδρεία μέτρησης για ένα μήνα.

Κατά τη διεξαγωγή των πειραμάτων, η θερμοκρασία διατηρήθηκε στους 20±0.5 °C, η αλατότητα στους 38.5±0.2 psu και το pH κυμάνθηκε από 7.8 έως 8.1. Εφαρμόστηκε φωτοπερίοδος 12h φως - 12h σκοτάδι, με περίοδο φωτός από 7:00 έως 19:00.

Το ενεργειακό ισοζύγιο υπολογίστηκε για κάθε χταπόδι χωριστά, κατά τη διάρκεια διαστημάτων 10 ημερών. Τα υπό πειραματισμό ζώα ζυγίστηκαν πριν και μετά τη λήξη του

διαστήματος αυτού, χωρίς να αναισθητοποιηθούν. Ιδιαίτερη προσοχή δόθηκε ώστε οι χειρισμοί κατά τη ζύγιση να είναι σύντομοι, προκειμένου να μην καταπονούνται τα ζώα. Τα χταπόδια ταΐζονταν έως κορεσμού μία φορά την ημέρα (στις 13:00) με κατεψυγμένο γάυρο *Encraulis encrasicolus*. Μια ώρα αργότερα τα υπολείμματα της τροφής συλλέγονταν, απομακρύνονταν από τα ενυδρεία, ζυγίζονταν και καταγραφόταν η ποσότητα της τροφής που καταναλωνόταν καθημερινά από κάθε χταπόδι. Τα κόπρανα κάθε χταποδιού συλλέγονταν καθημερινά από τις απορροές των ενυδρείων με νάιλον δίχτυ με άνοιγμα ματιού 500 μm που είχε προσαρμοστεί κατάλληλα σε αυτές. Από τον πυθμένα και τις πλευρές του ενυδρείου τα κόπρανα συλλέγονταν με τη μέθοδο του σιφωνισμού.

Για κάθε ένα από τα πειραματόζωα μετρήθηκε ο ρυθμός κατανάλωσης οξυγόνου ( $R$  σε  $\text{mg h}^{-1}$ ) και ο ρυθμός απέκκρισης αμμωνίας ( $U$  σε  $\text{mg h}^{-1}$ ) κατά τη διάρκεια τριών εικοσιτετράωρων πειραμάτων μέσα στο χρονικό διάστημα των 10 ημερών. Μετρήσεις σε ίδια ενυδρεία με την ίδια διαδικασία αλλά χωρίς πειραματόζωα, έδειξαν ότι η συγκέντρωση του οξυγόνου και της αμμωνίας δεν επηρεάστηκε σημαντικά από βακτηριακή δραστηριότητα ή λόγω ανταλλαγής αερίων με την ατμόσφαιρα.

Σε κάθε εικοσιτετράωρο πείραμα, πραγματοποιήθηκαν 16 μετρήσεις 1h των  $R$  και  $U$ , μεταξύ των οποίων μεσολαβούσαν διαστήματα ηρεμίας 0.5h. Κατά τη διάρκεια κάθε διαστήματος μέτρησης το ενυδρείο του υπό πειραματισμού χταποδιού απομονώνονταν από το κλειστό κύκλωμα και επανασυνδέονταν κατά το διάστημα ηρεμίας. Στα διαστήματα 1h γινόταν 5 μετρήσεις (κάθε 15min) της συγκέντρωσης του διαλυμένου οξυγόνου σε δείγματα νερού των 500ml με τη χρήση πολαρογραφικού ηλεκτροδίου τύπου WTW Cellox 325. Μετά τη μέτρηση το δείγμα νερού επιστρέφονταν αδιατάραχτο με φυσική ροή στο ενυδρείο. Το  $R$  αντιστοιχεί στο ρυθμό μείωσης της συγκέντρωσης του περιεχομένου οξυγόνου στη δεξαμενή μέτρησης και για κάθε ωριαίο διάστημα μέτρησης εκτιμήθηκε από την κλίση της ευθείας των ελαχίστων τετραγώνων που προσαρμόστηκε στη χρονοσειρά των μετρήσεων συγκέντρωσης οξυγόνου.

Επιπλέον, 3 δείγματα νερού των 50ml λαμβάνονταν κατά την έναρξη και το τέλος κάθε διαστήματος 1h. Τα δείγματα αυτά καταψύχονταν απευθείας και μετά το πέρας του διαστήματος των 10 ημερών μετρήθηκε η συγκέντρωση της αμμωνίας με την αναλυτική μέθοδο των Liddicoat *et al.* (1975) και υπολογίστηκε η μέση τιμή κάθε τριπλέτας. Το  $U$  υπολογίστηκε από τη διαφορά της αρχικής από την τελική συγκέντρωση της αμμωνίας, πολλαπλασιάζοντας με τον όγκο του ενυδρείου και διαιρώντας με το χρονικό διάστημα 1h. Επειδή το χταπόδι είναι αμμωνοτελικός οργανισμός (η αμμωνία είναι το τελικό προϊόν του μεταβολισμού των πρωτεϊνών), η παράμετρος  $N$  προσεγγίζεται ικανοποιητικά από το ενεργειακό περιεχόμενο της αμμωνίας που εκκρίνει.

Η συνολική κατανάλωση οξυγόνου και απέκκριση αμμωνίας κατά τη διάρκεια του δεκαήμερου προέκυψε με αριθμητική ολοκλήρωση (με τη μέθοδο του τραπεζίου) των καμπυλών των ρυθμών κατανάλωσης οξυγόνου και απέκκρισης αμμωνίας αντίστοιχα ως συναρτήσεις του χρόνου. Λεπτομέρειες σχετικά με τις ημερήσιες διακυμάνσεις των ρυθμών κατανάλωσης οξυγόνου και απέκκρισης αμμωνίας δίνονται από τους Πέτζα *et al* (2005).

Το ενεργειακό περιεχόμενο των χταποδιών, της σάρκας του γάυρου και των κοπράνων κάθε χταποδιού μετρήθηκε με τη χρήση θερμιδομέτρου τύπου IKA-Calorimetersystem C 4000 A. Η ανάλυση του θερμιδικού περιεχομένου πραγματοποιήθηκε αφού πρώτα τα δείγματα υπέστησαν λυοφίληση. Το ποσοστό υγρασίας της σάρκας των χταποδιών και του γάυρου προσδιορίστηκε με ζύγιση δειγμάτων πριν και μετά την εφαρμογή λυοφίλησης και στη συνέχεια υπολογίστηκαν οι συντελεστές μετατροπής υγρού βάρους σε ξηρό.

Εκτιμήθηκε ο ημερήσιος ρυθμός αύξησης για κάθε πειραματόζωο υπό τη μορφή του Ειδικού Ρυθμού Αύξησης (Specific Growth Rate, SGR), που δίνεται από τη σχέση:  $\text{SGR} = (\ln W_f - \ln W_i) * 100 / t$ , όπου  $W_f$  το τελικό βάρος σώματος σε g,  $W_i$  το αρχικό βάρος σώματος σε g και  $t$  ο χρόνος σε ημέρες. Επιπλέον υπολογίστηκε η Αποδοτικότητα Αφομοίωσης (Assimilation Efficiency, AE) για κάθε πειραματόζωο ξεχωριστά, η οποία εκφράζεται από τη σχέση:  $\text{AE} (\%) = (C - F) * 100 / C$ .

## ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΚΑΙ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Στον Πίνακα I δίνονται οι μέσοι ρυθμοί κατανάλωσης τροφής (σε g ημέρα<sup>-1</sup>), αύξησης της σωματικής μάζας (με τη μορφή του Ειδικού Ρυθμού Αύξησης, SGR), παραγωγής κοπράνων (σε mg ξ.β. ημέρα<sup>-1</sup>), κατανάλωσης οξυγόνου (σε mg h<sup>-1</sup>) και απέκκρισης αμμωνίας (σε μmole h<sup>-1</sup>) για κάθε ένα από τα έξι πειραματόζωα για το χρονικό διάστημα των 10 ημερών.

Πίνακας I. Πειραματικά δεδομένα για κάθε ένα από τα 6 πειραματόζωα *Octopus vulgaris*. Οι τιμές αναφέρονται συνολικά στο χρονικό διάστημα 10 ημερών.

Table I. Experimental data for each of the six specimens of *Octopus vulgaris*. Values correspond to the whole 10 days interval.

ΑΡΧΙΚΟ ΝΩΠΟ ΒΑΡΟΣ ΣΩΜΑΤΟΣ (g)	ΖΩΟ 1	ΖΩΟ 2	ΖΩΟ 3	ΖΩΟ 4	ΖΩΟ 5	ΖΩΟ 6
Ξηρό βάρος τροφής που καταναλώθηκε (g)	4,45	19,62	23,87	9,79	8,32	14,18
Ξηρό βάρος αύξησης σώματος (g)	1,87	5,55	4,62	2,50	2,44	4,47
Ξηρό βάρος κοπράνων (g)	0,68	2,98	5,86	2,74	1,80	2,25
Ρυθμός κατανάλωσης τροφής (g ημέρα <sup>-1</sup> )	0,45	1,96	2,38	0,98	0,83	1,42
Ειδικός Ρυθμός Αύξησης, SGR (%)	0,95	0,52	0,53	0,43	0,45	0,64
Ρυθμός κατανάλωσης οξυγόνου (mg h <sup>-1</sup> )	13,03	67,09	69,63	36,67	31,74	66,71
Ρυθμός απέκκρισης αμμωνίας (μmole h <sup>-1</sup> )	104,39	451,42	901,96	223,18	221,94	420,37
Ρυθμός παραγωγής κοπράνων (mg ημέρα <sup>-1</sup> ξηρού βάρους)	67,50	298,00	585,76	274,34	180,00	225,00
Αποδοτικότητα Αφομοίωσης, ΑΕ(%)	90,68	90,51	83,50	80,88	84,96	88,83

Τα αποτελέσματα, που αναφέρονται στον Πίνακα II και αφορούν τις παραμέτρους C, S, N, F, P+G, χρησιμοποιήθηκαν στην κατασκευή του ενεργειακού ισοζυγίου για κάθε ένα από τα πειραματόζωα ξεχωριστά, με τη χρήση συντελεστών μετατροπής που αναλύονται παρακάτω. Οι τιμές στον Πίνακα II αναφέρονται σε όλο το χρονικό διάστημα των 10 ημερών.

Η είσοδος ενέργειας στον οργανισμό των ζώων μέσω της τροφής που καταναλώθηκε υπολογίστηκε από τη σχέση  $C=0,2268*20019 J g^{-1}$  (νωπό βάρος καταναλισκόμενης τροφής σε g), όπου 0,2268 ο συντελεστής μετατροπής νωπού σε ξηρό βάρος τροφής και 20019 J g<sup>-1</sup> ο συντελεστής που προέκυψε από τη θερμοδομετρία σάρκας γαύρου. Το ενεργειακό κόστος της αναπνοής υπολογίστηκε από τη σχέση  $S=13,436 J mg^{-1}$  (ποσότητα καταναλισκόμενου οξυγόνου σε mg), όπου 13,436 J mg<sup>-1</sup> συντελεστής που υπολογίστηκε με βάση την περιεκτικότητα της τροφής σε πρωτεΐνες, υδατάνθρακες και λίπη (Silva & Chamul 2000). Για τον υπολογισμό της ενέργειας που χάθηκε μέσω της απέκκρισης αζωτούχων προϊόντων εφαρμόστηκε η σχέση  $N=288,278 J mole^{-1}$  (ποσότητα αμμωνίας που εκκρίθηκε σε mole), όπου ο συντελεστής 288,278 J mole<sup>-1</sup> δίνεται από τους Brafield & Soloman (1972). Η ενέργεια που χάθηκε με τη μορφή κοπράνων υπολογίστηκε από τη σχέση  $F=\Sigma_k$  (ξηρό βάρος κοπράνων σε g), όπου  $\Sigma_k$  οι συντελεστές μετατροπής των κοπράνων σε ενέργεια, που υπολογίστηκαν με βάση τα αποτελέσματα θερμοδομέτρησης των κοπράνων των 6 ζώων και βρέθηκαν ίσοι με: 12282 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 1, 12504 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 2, 13459 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 3, 13654 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 4, 13919 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 5 και 14089 J g<sup>-1</sup> για το ζώο 6. Τέλος για τον προσδιορισμό της ενέργειας που καταναλώθηκε για την αύξηση της μάζας του σώματος και των γονάδων κάθε ζώου, χρησιμοποιήθηκε η σχέση  $P+G=0,1624*17522 J g^{-1}$  (νωπό βάρος αύξησης μάζας σώματος σε g), όπου 0,1624 ο συντελεστής μετατροπής νωπού βάρους του ζώου σε ξηρό και 17522 J g<sup>-1</sup> ο συντελεστής, που προέκυψε από τη θερμοδομέτρηση της σάρκας των χταποδιών.

Στην Εικ. 1 περιγράφεται σχηματικά το ενεργειακό ισοζύγιο για κάθε πειραματόζωο ξεχωριστά. Οι συνιστώσες είναι εκφρασμένες σε ποσοστά επί τοις εκατό της συνολικής ενέργειας που καταναλώσε κάθε ζώο στη διάρκεια των 10 ημερών. Υπολογίζοντας τις μέσες τιμές των συνιστωσών του ενεργειακού ισοζυγίου, προκύπτει ότι 59% της συνολικής ενέργειας που καταναλώνει το *O. vulgaris* απαιτείται για την αναπνοή. Μικρότερο ποσοστό, ίσο με 27% της συνολικής ενέργειας που καταναλώνει, χρησιμοποιείται στην αύξηση της σωματικής μάζας και των γονάδων, ενώ ποσό ενέργειας που αντιστοιχεί στο 14% της συνολικής ενέργειας που

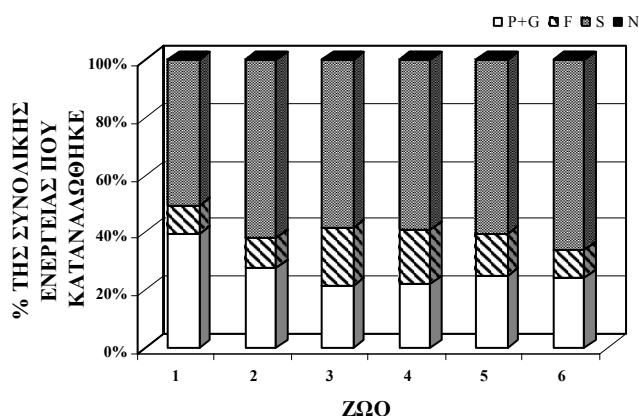
Πίνακας II. Συνιστώσες της εξίσωσης του ενεργειακού ισοζυγίου για έξι άτομα του κοινού χταποδιού *Octopus vulgaris*. Οι τιμές αναφέρονται συνολικά στο χρονικό διάστημα 10 ημερών.

Table II. Components of the energy balance equation for the six specimens of common octopus *Octopus vulgaris*. Values correspond to the whole 10 days interval.

	ΖΩΟ 1	ΖΩΟ 2	ΖΩΟ 3	ΖΩΟ 4	ΖΩΟ 5	ΖΩΟ 6
Ενέργεια τροφής ή C (J)	88990	392737	477868	195914	166629	283769
Ενέργεια αύξησης μάζας ή P+G (J)	32834	97224	80989	43778	42684	78253
Ενέργεια κοπράνων ή F (J)	8290	37262	78837	37457	25054	31700
Ενέργεια αναπνοής ή S (J)	42028	216352	224544	118251	102335	215126
Ενέργεια αμμωνίας ή N (J)	7	31	62	15	15	29
(P+G+F+S+N)/C	<b>0,934</b>	<b>0,893</b>	<b>0,804</b>	<b>1,018</b>	<b>1,021</b>	<b>1,146</b>

καταναλώνεται, αποβάλλεται από τον οργανισμό μέσω των κοπράνων. Τέλος το ποσοστό της ενέργειας που χάνεται μέσω της απέκκρισης αζωτούχων ενώσεων βρέθηκε σχεδόν μηδενικό (<0,01% του συνολικού ποσού απωλειών ενέργειας) και συνεπώς το λάθος, που προκύπτει από τη μέτρηση μόνο της αμμωνίας και όχι του συνόλου των αζωτούχων ενώσεων που αποβάλλουν τα χταπόδια, είναι αμελητέο (Hoeger *et al.* 1987). Ο λόγος (P+G+F+S+N)/C δε διαφέρει σημαντικά από τη μονάδα (t-test,  $p=0.56$ ) επιβεβαιώνοντας την ορθότητα της ακολουθούμενης μεθοδολογίας.

Οι τιμές της Αποδοτικότητας Αφομοίωσης της τροφής (Assimilation Efficiency, AC %), που υπολογίστηκαν για κάθε πειραματόζωο και σημειώνονται στον Πίνακα I, βρέθηκαν λίγο μικρότερες από εκείνες που υπολόγισαν οι Daly & Peck (2000) για χταπόδια του είδους *P. charcoti*, που ταΐζονταν με μύδια (*Mytilus edulis*).



Εικ.1. Συνιστώσες του ενεργειακού ισοζυγίου για έξι άτομα του κοινού χταποδιού *Octopus vulgaris*, εκφρασμένες ως επί τοις εκατό ποσοστά (%) της συνολικής ενέργειας που καταναλώνεται.

Fig.1. Components of the energy budget for 6 specimens of the common octopus *Octopus vulgaris*, expressed as a percentage (%) of the total energy consumed.

## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Bragield A.E. & D.J. Soloman, 1972. Oxycalorific coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 43A: 837-841.
- Daly H.I. & L.S. Peck, 2000. Energy balance and cold adaptation in the octopus *Pareledone charcoti*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245: 197-214.
- Hoeger U., T.P. Mommsen, R.K. O'Dor & D. Webber, 1987. Oxygen uptake and nitrogen excretion in two cephalopods, octopus and squid. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 47(3): 137-152.
- Κατσανεβάκης Σ., 2004. Οικολογία του *Octopus vulgaris*. Διδακτορική Διατριβή, Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα, 100 p.
- Liddicoat M.I., S. Tibbits & E.I. Butler, 1975. The determination of ammonia in seawater. *Limnology and Oceanography*, 20: 131-132.
- O'Dor R.K. & M.J. Wells, 1987. Energy and nutrient flow. In: Boyle P.R., editor. *Cephalopod Life Cycles*, Vol. II Comparative Reviews. Academic Press, London. pp. 109-133.
- Πέτζα Δ., Σ. Κατσανεβάκης & Γ. Βερροϊόπουλος, 2005. Ημερήσια διακύμανση των ρυθμών κατανάλωσης οξυγόνου και απέκκρισης αμμωνίας στο κοινό χταπόδι. 12<sup>ο</sup> Πανελλήνιο Συνέδριο Ιχθυολόγων, Δράμα (παρούσα έκδοση).
- Silva J.L. & R.S. Chamul, 2000. Composition of marine and freshwater finfish and shellfish species. In: Martin R.E., E. Paine Carter, G.J. Flick & L.M. Davis, editors. *Marine and freshwater products handbook*. Technomic Publishing. pp. 31-45.
- Van Heukelem W.F., 1976. *Growth, bioenergetics and life-span of Octopus cyanea and Octopus maya*. PhD dissertation, University of Hawaii, 224 pp.
- Wells M.J. & A. Clarke, 1996. Energetics, the cost of living and reproducing for an individual cephalopod. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 351: 1083-1104.