

Uniwersytet Jagielloński — Kraków
Filia Uniwersytetu Warszawskiego — Białystok

Ćwiczenia z EKOLOGII

Podręcznik dla studentów
BIOLOGII OGÓLNEJ I BIOLOGII ŚRODOWISKOWEJ

Redaktorzy:

Andrzej Górecki
Jan Kozłowski
Marek Gębczyński

Kraków—Białystok, 1987

Na końcu doświadczenia przedstawiamy wynik graficznie na dwa sposoby: (1) liczebność obu populacji jako funkcja czasu oraz (2) zmiana położenia układu na płaszczyźnie fazowej (wyrysowujemy punkty, w których znajdował się układ, oraz strzałki łączące kolejne punkty: strzałki te symbolizują przejście układu z jednego stanu do drugiego). Należy przy tym zwrócić uwagę na następujące zagadnienia: (1) Jaki był wynik symulacji? (koegzystencja, wyginął jeden gatunek, wyginęły oba) (2) Czy wystąpiły oscylacje?

Jeśli tak, to:

(i) Jakiego typu? (gasnące, rosnące, stałe), (ii) Jaki był okres oscylacji? (iii) Jaka była amplituda oscylacji? (iv) Jak duże było przesunięcie w czasie faz oscylacji między drapieżnikiem a ofarą?

(3) Jakie upraszczające założenia wynikają z ustalonych reguł symulacji? (4) Czy symulowany proces był deterministyczny czy stochastyczny (tj. uwzględniający możliwość losowych odchyśleń)?

Symulacja systemów jest powszechnie stosowaną metodą w bardzo wielu dziedzinach nauki i techniki. Jest ona również często używana w badaniach ekologicznych. Symulację przeprowadza się jednak z reguły nie za pomocą układów fizycznych, jak w opisanym ćwiczeniu, lecz za pomocą maszyn cyfrowych. Umożliwia to badanie nawet bardzo skomplikowanych systemów.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Holling C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1–23.
2. MacArthur R., Connell J., 1971: *Ekologia populacji*. PWRiL, Warszawa.

3. Ekologia fizjologiczna

3.1. KALORYMETRIA EKOLOGICZNA

Andrzej GÓRECKI

Kalorymetr jest od dawna pospolitym narzędziem w pracowni fizyka, chemika, a także dietetyka i paszoznawcy. Kalorymetry znalazły także zastosowanie w wielu pracowniach przyrodniczych, w tym i ekologicznych.

Określenie wartości kalorycznej naturalnych materiałów roślinnych i zwierzęcych pozwala przede wszystkim na wyrażenie biomasy w wartościach energetycznych. Produkcję pierwotną i wtórną najlepiej przedstawiać także w tych jednostkach. Przepływ energii przez populacje i różne poziomy troficzne ekosystemów można zbilansować wyłącznie w jednostkach energetycznych. Budżety i bilanse pokarmowe i energetyczne dla różnych zgrupowań ekologicznych można zamknąć, posługując się właśnie jednostkami energii — dżul czy kaloria stały się więc bardzo powszechną i unifikacyjną jednostką, która lepiej niż liczebność lub biomasa pozwala prześledzić i przedstawić „gospodarkę natury”.

Z energetycznego punktu widzenia użycie kalorii — jednostki ciepła — jest niezwykle wygodne, ponieważ wszystkie formy energii w swojej ostatecznej formie przechodzą w ciepło. W międzynarodowym systemie jednostek SI (System International), który został przyjęty przez większość krajów, kaloria jest zastąpiona przez dżule (J) — dawniej jednostki energii mechanicznej. Zależność między kalorią a dżulem jest następująca:

$$\begin{aligned} 1 \text{ cal} &= 4,187 \text{ J} \\ 1 \text{ J} &= 0,2388 \text{ cal} \end{aligned}$$

U, I, S, I

Jednakże kaloria prawdopodobnie jeszcze długo będzie w codziennym użyciu przez dietetyków, kucharzy, a także ekologów, zanim do powszechnego użycia zostanie przyjęty dżul.

Istnieją tabele, w których zestawiono wartości odżywcze wielu materiałów roślinnych i zwierzęcych (np. Szczygieł i inni, 1972; Piekarska, Łoś-Kuczera, 1983). Możliwość użycia takich tabel w ekologii jest jednak ograniczona, ponieważ z reguły dotyczą one produktów spożywczych ważnych dla człowieka i podstawowych pasz zwierząt domowych. Tylko wyjątkowo można w nich znaleźć dane o naturalnych materiałach ekologicznych.

Dietetycy, żywieniowcy i zootechnicy interesują się przede wszystkim wartością odżywczą różnych pokarmów, a nie ich całkowitą wartością energetyczną. Dlatego wartość energetyczną wyliczają z zasadniczego składu pokarmów czy pasz, a nie pomiarów kalorymetrycznych. Ilość węglowodanów, tłuszczów i białek zawartych w danym produkcie mnoży się przez ich ekwiwalenty przyswajalne, które zależą od rodzaju konsumenta. Współczynniki Atwatera, powszechnie stosowane w dietetyce człowieka, wynoszą 16,75 kJ/g (4 kcal/g) dla białek i węglowodanów oraz 39,68 kJ/g (9 kcal/g) dla tłuszczów zarówno pochodzenia roślinnego jak i zwierzęcego. Współczynniki te, stosowane dla zwierząt domowych, są odmienne: np; dla kur używa się odpowiednio wartości: 14,65 kJ/g (3,5 kcal/g) dla białek, 14,23 kJ/g (3,4 kcal/g) dla węglowodanów i 32,23 kJ/g (7,7 kcal/g) dla tłuszczów.

We wszystkich badaniach ekologicznych musi się jednak używać bezwzględnej całkowitej wartości energetycznej materiałów. W piśmiennictwie ekologicznym można znaleźć sporo danych dla różnych materiałów roślinnych i zwierzęcych. Niektóre wartości przedstawiono w Tabeli 3.1.1. Wartość energetyczna zielonych części roślin niezależnie

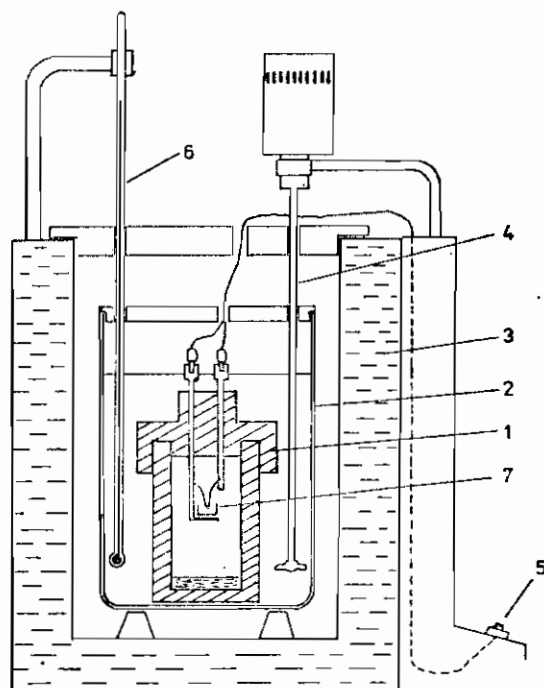
Tabela 3.1.1
Wartości kaloryczne wybranych materiałów biologicznych.

Materiały roślinne ¹	Sucha masa		Biomasa	
	kJ/g	cal/g	kJ/g	kcal/g
<i>Fagus silvatica</i> — nasiona	27,16	6487	—	—
<i>Quercus robur</i> — nasiona	18,52	4423	—	—
<i>Acer platanoides</i> — nasiona	21,18	5060	—	—
Porosty — plecha (średnio)	17,56	4194	—	—
Mchy (średnio)	18,24	4357	—	—
Części nadziemne roślin runa (wartości średnie)	16,63	3972	—	—
Części nadziemne traw (wartości średnie)	16,72	3994	—	—
Korzenie roślin runa (wartości średnie)	13,82	3302	—	—
Materiały zwierzęce ²				
Bezkręgowce				
<i>Tenebrio molitor</i>	26,43	6314 ⁴	—	—
<i>Myrmica</i> sp.	26,43	6303	8,04	1,92
<i>Tribolium castaneum</i>	25,12	6000	—	—
<i>Arachnidea</i> (średnio)	24,37	5820	—	—
Plazy				
<i>Bufo bufo</i>	20,95	5003 ³	5,23	1,25
<i>Rana arvalis</i>	19,38	4628 ³	4,86	1,16
Ptaki				
<i>Parula americana</i> — otluszczone przed migracją	32,16	7680	—	—
<i>Parula americana</i> — po migracji	25,43	6075	—	—
<i>Hylocichla mustellina</i> — otluszczone przed migracją	32,34	7725	—	—
<i>Hylocichla mustellina</i> — po migracji	25,08	5990	—	—
<i>Passer domesticus</i>	23,08	5512	7,99	1,91
<i>Perdix perdix</i>	21,99	5253 ³	7,95	1,90
Jaja gniazdowników — ze skorupą	8,30	1980	4,40	1,05
Jaja zagniazdowników — ze skorupą	16,90	4040	7,10	1,70
Ssaki				
<i>Sorex minutus</i>	21,03	5025 ³	6,82	1,63
<i>Sorex araneus</i>	19,07	4555 ³	6,28	1,50
<i>Apodemus flavicollis</i>	20,94	5002 ³	5,86	1,40
<i>Apodemus agrarius</i>	21,68 ³	5179 ³	6,87	1,64
<i>Clethrionomys glareolus</i>	20,66	4934 ³	6,07	1,45
<i>Microtus arvalis</i>	20,33	4856 ³	6,15	1,47
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	19,47	4650	5,86	1,40
<i>Oryzomys palustris</i>	24,45	5840	7,95	1,90
<i>Sigmodon hispidus</i>	22,42	5355	—	—
<i>Lepus europaeus</i>	31,40	7500	7,83	1,87
<i>Capreolus capreolus</i>	25,39	6065	9,04	2,16

¹ Zestawiono wg: Golley, 1961; Grodziński i Sawicka-Kapusta, 1970; ² Zestawiono wg: Górecki 1975; ³ średnia roczna; ⁴ cal/g suchej masy bez popiołu.

od ich rodzaju wynosi więc średnio około 17 kJ/g (4 kcal/g). Najwyższą wartość posiadają niektóre nasiona, dzięki bardzo dużej zawartości wysokokalorycznego tłuszczu.

Materiały zwierzęce wykazują o wiele większą zmienność, a ich wartość energetyczna jest zwykle wyższa niż roślinnych. Najwyższe wartości zaobserwowano u ptaków przygotowujących się do długiej migracji. Wartość kaloryczna ciała takich bardzo otłuszczonych ptaków przekracza 31,82 kJ/g (7,6 kcal/g). Podczas migracji odłożone zapasy energetyczne są zużywane i średnia wartość kaloryczna ciała spada do około 25,12 kJ/g (6 kcal/g suchej masy).

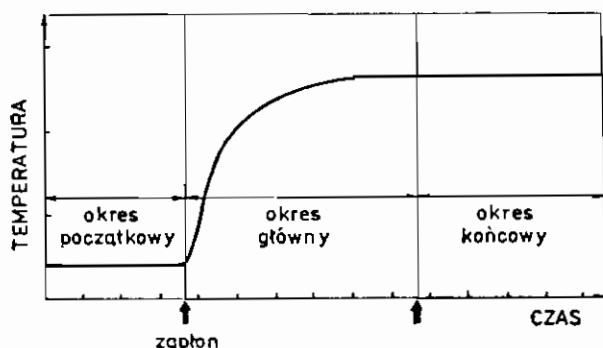


Ryc. 3.1.1. Kalorymetr systemu Berthelota: 1 — bomba kalorymetryczna; 2 — naczynie kalorymetryczne; 3 — termostat wodny; 4 — mieszadło; 5 — urządzenie zapłonowe; 6 — termometr; 7 — tygiel ze spalaną próbką.

Przygotowanie próbek tak roślinnych, jak i zwierzęcych do oznaczeń wartości energetycznej polega na ich wysuszeniu, a następnie zmieleniu. Takie przygotowanie odbiega nieco od normalnej procedury, którą można znaleźć w podręcznikach technologii chemicznej i nastręcza szereg dodatkowych trudności.

Zwierzęta i rośliny można suszyć w suszarkach w podwyższonej temperaturze, przy czym proces ten znacznie przyspiesza się przez ob-

niżenie ciśnienia w suszarkach próżniowych. Dodatkową zaletą suszarek próżniowych jest fakt, że proces suszenia można przeprowadzać w niższej temperaturze. Punkt pary przekracza się w zwykłej suszarce w temperaturze 102–105°C, podczas gdy w suszarce próżniowej osiąga się go już w temperaturze 70–80°C. Metoda liofilizacji w temperaturze poniżej zera całkowicie eliminuje możliwość rozkładu tłuszczów (w pewnym stopniu dotyczy to także białek), jednak jest o wiele bardziej skomplikowana technicznie. Możliwie szybkie wysuszenie ciała zwierzęcia jest ważne ze względu na postępujący rozkład tłuszczów, co zmienia ich wartość energetyczną. Całkowicie suchą próbkę, której masa dalej się już nie zmienia, miele się. Najprostsze, dające dość homogenny materiał, są młynki z wirującymi łopatkami, które nie ucierają suchej tkanki, lecz rozbijają ją na pył. Rozbity materiał zwykle homogenizuje się dodatkowo w moździerzu porcelanowym i dopiero potem dzieli na próbki o ciężarach około 0,5 do 1,5 g w przypadku spalania w zwykłym kalorymetrze. Stosowanie mikrobomby kalorymetrycznej pozwala spa-



Ryc. 3.1.2. Przebieg temperatury procesu spalania próbki w bombie kalorymetrycznej.

lać o wiele mniejsze próbki — od 10 do 50 mg (patrz dalej). Próbki zwykle prasuje się przed spalaniem w tak zwanych pastylarkach; dotyczy to szczególnie materiałów bardzo sypkich i o małej zawartości tłuszczu.

Oznaczenia wartości energetycznej próbki dokonuje się w różnego typu kalorymetrach. Najpopularniejsze są kalorymetry systemu Berthelota (ryc. 3.1.1); jego główne części to: (1) bomba kalorymetryczna, (2) naczynie kalorymetryczne z pokrywką, (3) termostat wodny z mieszadłem i termometrem, (4) mieszadło elektryczne, (5) urządzenie zapłonowe, (6) termometr rtęciowy 15–25°C z dokładnością odczytów 0,002°C.

Spalania próbek dokonuje się w samej bombie kalorymetrycznej, która jest grubościennym naczyniem stalowym wytrzymałym na wysokie ciśnienie. W bombie umieszcza się dokładnie zważony badany ma-

teriał w tygielku ze stali kwasoodpornej, na dno bomby daje się kilka ml wody w celu rozpuszczenia powstałych w wyniku spalania gazów. Drucik zapłonowy łączy próbkę z izolowanymi elektrodami. Korpus bomby zamyka się szczelnie głowicą z dwoma zaworami — wlotowym i wylotowym. Następnie bombę napełnia się tlenem pod ciśnieniem od 15 do 30 atm. (w zależności od wielkości i rodzaju próby). Tak przygotowaną bombę wstawia się do naczynia kalorymetrycznego, które powinno zawierać stałą ilość wody o temperaturze nieco niższej (od 0,5 do 1,5°C) od temperatury w płaszczu wodnym. Pomiar rozpoczyna się po wyrównaniu temperatur, to jest po około 10—15 minutach. Po ustaleniu się temperatury włącza się zapłon. Temperatura wzrasta gwałtownie, potem wolniej i po 15—20 minutach ustala się na wyższym poziomie, po czym zaczyna powoli opadać. Taki przebieg temperatury podczas spalania tkanek zwierzęcych ilustruje rycina 3.1.2. Cały pomiar trwa około 30 minut.

W procesie pomiaru kaloryczności każdej próbki można, jak widać wyróżnić trzy okresy: (1) okres początkowy aż do ustalenia się temperatury, (2) okres główny to znaczy wzrostu temperatury, (3) okres końcowy, gdy temperatura utrzymuje się na górnym poziomie i ewentualnie nieco opada (ze względu na promieniowanie) (ryc. 3.1.2).

Wyniki pomiarów określa się według wzoru wyprowadzonego z równania bilansu cieplnego:

$$W_g = \frac{W_w(t_n + C - t_o) - \Sigma b}{G} \quad (1)$$

gdzie: W_g — wartość cieplna próbki,

W_w — wartość wodna kalorymetru,

G — ciężar próbki w g,

t_n — ostatnia temperatura okresu głównego,

t_o — pierwsza temperatura okresu głównego,

C — poprawka na promieniowanie,

Σb — suma poprawek (opisana dalej).

Wartość wodną (W_w) trzeba określić empirycznie dla każdego kalorymetru. W tym celu spala się substancję o dokładnie znanym cieple spalania, na przykład chemicznie czysty kwas benzoesowy — 26,48 kJ/g (6324 cal/g) lub beta-naftol — 34,51 kJ/g (8244.5 cal/g). Oznaczanie wartości wodnej sprawdza się okresowo, gdyż może ona ulec pewnym zmianom. Poprawkę (C) na promieniowanie oblicza się ze wzoru Regnaulta-Pfaundlera:

$$C = n\Delta p + \frac{\Delta k - \Delta p}{t_k - t_p} \left(\frac{n-1}{\Sigma t} + \frac{t_o + t_n}{2} - nt_p \right)$$

gdzie: Δk — średni spadek temperatury na każdy odczyt okresu końcowego,

n — ilość odczytów w czasie okresu głównego,

Δp — średni wzrost temperatury na każdy odczyt okresu początkowego,
 t_p — średnia temperatura okresu początkowego,
 Σ — suma temperatur okresu głównego bez temperatury pierwszej i ostatniej,
 t_k — średnia temperatura okresu końcowego,

Czasem stosuje się również obliczenie poprawki (C) według formuły Langbeina — znacznie prostszej, jednak dającej nieco zawyżone wartości,

$$C = n \cdot t_k + \frac{\Delta p + \Delta k}{2}$$

Symbole jak w poprzednim wzorze.

Suma poprawek (Σb) obejmuje poprawkę na ciepło spalania druczika zapłonowego oraz na ciepło tworzenia kwasów (bn). Ciepło tworzenia się kwasów powstających w wyniku rozpuszczania się tlenków azotu i siarki znajdującej się w bombie przelicza się zazwyczaj na ciepło tworzenia HNO_3 . Powstałe kwasy miareczkuje się używając 0,1 n NaOH wobec oranżu metylowego. Przeliczeń dokonuje się według równania: $bn = a \times 1,43$, gdzie a — ilość mililitrów zużytego NaOH. Poprawka na ciepło tworzenia się kwasów zależy od rodzaju spalanej tkanki; zwykle jest znacznie wyższe przy tkankach zwierzęcych niż roślinnych.

Do oceny wartości energetycznej bardzo małych prób (poniżej 100 mg) stosuje się tzw. mikrobomby kalorymetryczne. Konstrukcja samej bomby jest zbliżona od opisanej powyżej zwykłej bomby kalorymetrycznej. Inna jest tylko sama zasada pomiaru (ryc. 3.1.3.) (Prus, 1975).

Spalany materiał (w formie pastylki) umieszcza się na platynowym druczku o średnicy 0,1 mm połączonym z izolowanymi elektrodami. Poprzez zawór zwrotny napełnia się bombę tlenem do około 30 atm. Napełnioną bombę umieszcza się na podstawie w którą jest wbudowany cały system termopar połączonych z rejestratorem. Bombę łączy się z urządzeniem zapłonowym (ryc. 3.1.3). Całość przykrywa się płaszczem izolacyjnym, aby odizolować urządzenie od zewnętrznych warunków termicznych. Sam przebieg spalania próby przebiega podobnie jak w normalnej bombie kalorymetrycznej.

Mikrobombę stosuje się zwykle w wypadkach, gdy próby do spalania są bardzo małe, lub gdy nie można zebrać większej ilości materiału do oznaczeń. Tak jest na przykład w wypadku jaj owadów lub bardzo małych nasion.

Wartości energetyczne podaje się w J/g (cal/g) suchej masy lub J/g (cal/g) biomasy. Często stosuje się oznaczanie wartości energetycznej suchej masy wolnej od popiołu, w tym celu po spalaniu musi się zwa-

żyć tygielek wraz z pozostałym popiołem i obliczenia wykonać po odjęciu od ciężaru próbki ilości powstałego w wyniku spalania popiołu. Czasem próbkę spala się dodatkowo w piecu, a wartość energetyczną wolną od popiołu oblicza się uwzględniając uzyskany w taki sposób procent popiołu.

Przykład obliczeń:

Spalamy próbkę tkanek nornicy *Clethrionomys glareolus*

Wartość wodna kalorymetru (Ww) = 3.036,7 cal

Ciężar próbki z tygłem z drucikiem zapłonowym

— 5,900 g

Ciężar tygla

— 4,357 g

Ciężar drucika zapłonowego

— 0,006 g

Ciężar próbki

— 1,537 g

Ciężar tygla z popiołem

— 4,585 g

Ciężar popiołu

— 0,229 g

Ciężar próbki bez popiołu

— 1,308 g

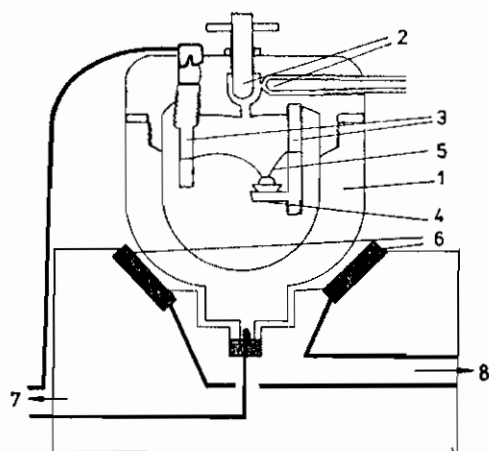
Procent popiołu

— 14,87%

t_0 — 17,67°C

t_n — 20,04°C

Δt — 2,37°C



Ryc. 3.1.3. Mikrobomba kalorymetryczna Phillipsona: 1 — naczynie stalowe; 2 — zawór główny (wlotowy); 3 — elektrody; 4 — tygielek na próbkę; 5 — drucik zapłonowy; 6 — termopary; 7 — do urządzenia zapłonowego; 8 — do urządzenia rejestrującego.

Suma poprawek na promieniowanie jest równa 0, gdyż t_n przez 10 kolejnych odczytów (co 1 minutę) nie zmieniała się. Uzyskane w procesie spalania ciepło wynosiło: $Ww \times (\Delta t + C) = 7.196,98$ cal. Do miareczkowania zużyto 15,3 ml 0,1 n NaOH, co jest równoważne 22,95 cal. Poprawka na spalanie drucika wynosi $(0,006 \times 1.600 \text{ cal}) = 2$ cal. Zatem suma poprawek $\Sigma b = 24,95$ cal, a ciepło uzyskane w wyniku spalania samej próby jest równe: $Ww(\Delta t + C) - \Sigma b = 7.172,03$ cal. Wartość kalo-

ryczna próbki (W_g) wynosi 7.172,03 cal/1,537 g = 4.666,2 cal/g. Wartość kaloryczna próbki bez popiołu (W_{gAF}): wynosi natomiast 7.172,03/1,308 g = 5.483,2 cal/g.

PROPONOWANE ĆWICZENIA

1. Oznaczyć wartość kaloryczną nasion leszczyny (*Corylus avellana*) oraz nasion dębu (*Quercus* sp.) bez okryw nasiennych, porównać wyniki i uzasadnić różnice.

2. Oznaczyć wartość energetyczną larw mącznika młynarka (*Tenebrio molitor*), obliczyć ile biomasy tych larw należy podać myszy leśnej, której zapotrzebowanie pokarmowe wynosi około 20 kcal/dobę.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Gajewski Z., 1967: Międzynarodowy układ jednostek miar. WNT, Warszawa.
2. Golley F.B., 1961: Energy values of ecological materials. *Ecology* 42: 581—584.
3. Górecki A., 1965: Kalorymetr w badaniach ekologicznych. *Ekol. pol. B.*, 11: 145—158.
4. Górecki A., 1975: Calorimetry in ecological studies. W: *Methods for ecological bioenergetics*. Red.: W. Grodziński, R.Z. Klekowski, A. Duncan. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
5. Grodziński W., Sawicka-Kapusta K., 1970: Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos*, 21: 52—58.
6. Kleiber M., 1967: *Ogień życia. Zarys bioenergetyki zwierząt*. PWRiL, Warszawa.
7. Piekarska J., Łoś-Kuczera M., 1983: Skład i wartość odżywcza produktów spożywczych. PZWL, Warszawa.
8. Prus T., 1975: Measurement of calorific value using Phillipson Microbomb calorimeter. W: *Methods for ecological bioenergetics*. Red.: W. Grodziński, R.Z. Klekowski, A. Duncan. Blackwell Sci. Publ. Oxford, London.
9. Szczygieł A., Klimczak Z., Piekarska J., Muszkatowa B., 1972: Tabele składu i wartości odżywczych produktów spożywczych. PZWL, Warszawa.

3.2. ZALEŻNOŚCI POKARMOWE ZWIERZĄT STAŁOCIEPLNYCH

Andrzej DROŹDŹ, Roman TERTIL

Spośród rozmaitych zależności, którymi zwierzęta są powiązane ze środowiskiem biotycznym i abiotycznym, bezwzględnie pierwsze miejsce zajmują zależności pokarmowe. Łańcuchy zjadanych i zjadających, zwane łańcuchami troficznymi, występują w każdym ekosystemie: wzajemnie łącząc się między sobą i przeplatając tworzą one skomplikowaną strukturę zwaną siecią troficzną. Zbadanie wszystkich powiązań w