

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

3. Ustalenie szeregu preferencyjnego roślin runa leśnego zjadanych przez gryzonie.

Doświadczenie przeprowadza się na zwierzętach umieszczonych pojedynczo w klatkach laboratoryjnych, zawierających przedział gniazdowy i obszerną część wybiegową, w której umieszcza się 3—5 pęczków roślin runa. Każdy z nich zawiera rośliny jednego tylko gatunku. Pokarmy podaje się w różnych kombinacjach, za każdym razem określając stopień wyjedzenia w skali umownej, zwykle pięciostopniowej, odpowiadającej procentowi wyjedzenia:

0 — pokarmy niejedzone (nietknięte), 1 — wyjedzone w 10—30%, 2 — wyjedzone w 30—60%, 3 — wyjedzone w 60—90%, 4 — wyjedzone całkowicie (pozostają tylko ślady pokarmu).

Zestawiając ze sobą w dalszych doświadczeniach pokarmy dobrze zjadane lub tylko słabo wyjadane, można określić w miarę dokładnie szeregi preferencyjne.

Prócz testowanych pokarmów w klatce powinna znajdować się woda oraz dodatkowo pokarm niechętnie zjadany (rolę tę spełnia np. granulowana pasza standardowa), który jest rezerwą na wypadek, gdyby wszystkie rośliny w zestawie nie były wcale zjadane przez gryzonie.

Można także przeprowadzić analogiczne doświadczenie ze zjadaniem różnych rodzajów nasion. Przeprowadzenie doświadczeń z zielonymi częściami roślin oraz nasionami w cyklu rocznym pozwala na prześledzenie sezonowych zmian w szeregach preferencyjnych. Wyniki doświadczeń nad wybiórczością pokarmową nie mogą być szeroko uogólniane. Lokalne populacje tego samego gatunku żyjące w różnych środowiskach wykazują także różnice w preferencjach. Dlatego też opisane doświadczenia muszą być uzupełniane innymi obserwacjami, zwłaszcza analizą żołądków i jak już wspomniano, dopiero wtedy prowadzą do całościowej oceny stosunków pokarmowych.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Blaxter K.L., 1966: Przemiany energetyczne u przeżuwaczy. PWRiL, Warszawa.
2. Drożdż A., 1968: Badania strawności i asymilacji pokarmów u gryzoni. Ekol. pol. B, 14: 147—159.
3. Ewy Z., 1969: Zarys fizjologii zwierząt. PWN, Warszawa.
4. Gordon M.S., 1977: Fizjologia zwierząt. PWRiL, Warszawa.
5. Naumov N.P., 1961: Ekologia zwierząt. PWRiL, Warszawa.

3.3. BUDŻETY ENERGETYCZNE: METABOLIZM ZWIERZĄT

January WEINER

3.3.1. Składowe budżetów energetycznych

Poznanie budżetów energetycznych organizmów ma dwojakie znaczenie we wszelkich badaniach ekologicznych. Po pierwsze, energia należy do najważniejszych zasobów, których zdobycie decyduje o szan-

sach przeżycia i wydania potomstwa, a zatem odgrywa znaczną rolę zarówno w przebiegu procesów ewolucyjnych (powstawanie adaptacji) jak i ekologicznych (dynamika populacji). Po wtóre, indywidualne budżety energetyczne składają się na strumień energii przepływającej wzdłuż sieci troficznych poprzez ekosystem. Znajomość budżetów energetycznych pozwala zatem wnioskować zarówno o przepływie energii i materii, jak i o niektórych procesach regulacyjnych w ekosystemach.

Budżet energetyczny jest to suma wydatków energetycznych na wszystkie czynności życiowe. Pokrycie tego budżetu zależy od zdobycia odpowiedniej ilości energii chemicznej zawartej w pokarmie. Losy energii skonsumowanej opisano w rozdziale 3.2 (ryc. 3.2.2). Część skonsumowanej energii opuszcza organizm w postaci niestrawionych resztek (kału, F) i metabolitów (mocz, U). Znaczna część energii zasymilowanej (A), po wykonaniu rozmaitych prac w organizmie, rozprasza się w postaci ciepła. Ponieważ uwalnianie energii cieplnej w organizmach żywych odbywa się w drodze biologicznego spalania, a tlen dostarczany jest w procesie oddychania, tempo uwalniania energii w postaci ciepła nazwano respiracją (R). W procesach reprodukcji i wzrostu energia zawarta w skonsumowanym pokarmie przechodzi do tkanek ciała potomków i organizmów rosnących. Tę część bilansu energetycznego nazywamy produkcją (P). Z uwagi na I prawo termodynamiki suma $R+F+U+P$ musi być dokładnie równa C . Wszystkie przemiany fizykochemiczne w organizmach żywych określa się także najogólniej jako metabolizm. Ponieważ procesy te przebiegają w tempie proporcjonalnym do tempa przemian energetycznych, często pod pojęciem „metabolizm” lub „tempo metabolizmu” kryje się tempo przemian energetycznych w ustroju.

Budżet energetyczny, czy też metabolizm zwierzęcia, można wyrażać jako tempo przepływu energii. W sensie fizycznym, metabolizm ma identyczny wymiar jak moc. Znajdują tu więc zastosowanie jednostki mocy w układzie SI (wat; $1\text{ W}=1\text{ J/sec}$). W praktyce ekologicznej dogodną jednostką czasu jest doba, dlatego najczęściej spotykaną jednostką dla strumienia energii jest kJ/dobę (dawniej — kcal/dobę).

Budżet energetyczny osobnika można przedstawić jako sumę rozproszonego ciepła R i energii wbudowanej w tkanki (P). Kierując się innymi przesłankami, budżet energetyczny można podzielić na koszty utrzymania się przy życiu („energia bytowa”) i na koszty wzrostu oraz reprodukcji. Obie te składowe mogą zawierać zarówno produkcję jak i respirację. Ze względów praktycznych wygodnie jest wyróżnić więcej składowych, nadających się lepiej do pomiarów i bardziej szczegółowej dyskusji. Zajmijmy się pokrótce najważniejszymi z nich.

1. Metabolizm podstawowy (metabolizm bazalny, albo standardowy, SMR, BMR). W myśl najprostszej definicji jest to najmniejsza ilość energii konieczna do utrzymania organizmu przy życiu. Jest to również najbardziej stała, niezmienna frakcja budżetu energetycznego.

Tylko u ssaków i ptaków możliwe jest ustalenie standardowych warunków pomiaru tego parametru, dzięki czemu stanowi on jeden z podstawowych wskaźników w fizjologii porównawczej. Bardzo często na podstawie BMR szacuje się całkowite budżety energetyczne.

BMR u kręgowców stałocieplnych stanowi od 1/4 do 1/3 całkowitego budżetu energetycznego. Mimo, iż metabolizm podstawowy jest z definicji uwolniony od wpływu wielu czynników (aktywność, temperatura, itd.), wykazuje jednak znaczną zmienność sezonową, podlega również wahaniom dobowym. Zazwyczaj BMR jest wyższy w porze, kiedy przypada okres naturalnej aktywności (u zwierząt dziennych — w dzień, u nocnych — w nocy). Wahania sezonowe, jak się wydaje, również odzwierciedlają zmiany intensywności całkowitego metabolizmu. Drobne ssaki i ptaki, w zimie obciążone wysokimi kosztami termoregulacji, w tym też okresie mają wyższy metabolizm bazalny. U dużych ssaków BMR jest wyższy latem niż zimą, podobnie jak ich całkowity budżet energetyczny.

Metabolizm bazalny wykazuje ciekawą zależność od ciężaru ciała. Duże zwierzęta zużywają oczywiście więcej energii niż małe. Jednak po przeliczeniu metabolizmu na jednostkę masy ciała (np. na gram) okazuje się, że tempo metabolizmu małych zwierząt jest znacznie wyższe niż dużych. Liczne dane empiryczne o BMR rozmaitych ssaków doprowadziły jeszcze w latach 30-tych tego stulecia do wyprowadzenia empirycznego równania (tzw. równanie Kleibera):

$$BMR = 293 \times W^{0.75} \quad (1)$$

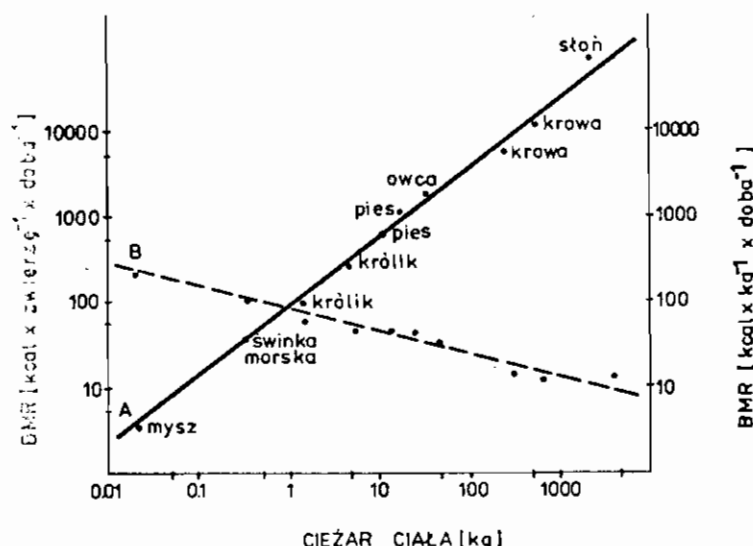
gdzie W — ciężar ciała, kg; BMR — metabolizm bazalny, kJ zwierzę/dobę. Równanie to ma już dziś znacznie historyczne, ale nadal często używa się go do przybliżonego szacowania metabolizmu ssaków na podstawie ciężaru ciała. Powszechnie przyjmuje się też, że metabolizm zwierząt można wyrazić jako potęgową funkcję ciężaru ciała, o ułamkowym wykładniku, zbliżonym do wartości 3/4. Mimo wieloletnich sporów, brak zadowalającej interpretacji biologicznej tego fenomenu. Być może, pewną rolę odgrywają tu czynniki ograniczające tempo metabolizmu, związane z powierzchnią ciała lub poszczególnych narządów. Uzasadnia się to geometryczną zależnością powierzchni (S) każdej bryły od jej objętości (=masy W): $S = a \times W^{2/3}$.

Funkcja potęgowa, w biologii nazywana często funkcją allometryczną, jest oczywiście krzywoliniowa, ale ma tę dogodną właściwość, iż przedstawiona na skali zlogarytmowanej (albo po obustronnym zlogarytmowaniu równania) przekształca się w linię prostą (ryc. 3.3.1).

Nowsze badania, obejmujące dużą liczbę gatunków dzikich ssaków i ptaków, wykazały, iż parametry takich funkcji różnią się w poszczególnych grupach taksonomicznych, wewnątrz tych grup również wystę-

pują różnice metabolizmu bazalnego skorelowane z trybem życia i rodzajem pokarmu. W tabeli 3.3.1 zestawiono szereg równań pozwalających na szacowanie metabolizmu bazalnego ssaków i ptaków z danej grupy systematycznej na podstawie ciężaru ciała.

2. Koszty przetwarzania i trawienia spożytego pokarmu. Tradycyjnie frakcja ta nosi nazwę SDA od angielskiego skrótu „specyficzne dynamiczne działanie pokarmu”. Rozdrobnienie (mechaniczne, a następnie chemiczne) składników pożywienia wymaga wykonania pracy, a więc zużycia energii w ilości zależnej od rodzaju substratu. Najwyższe straty (sięgające 30% BMR) następują przy trawieniu białek, podczas gdy wzrost metabolizmu po spożyciu samych tłuszczów



Ryc. 3.3.1. Zależność metabolizmu podstawowego (BMR) ssaków od ich ciężaru ciała. Linia ciągła (A) — na całe zwierzę, linia przerywana (B) — w przeliczeniu na 1 kg masy ciała.

i węglowodanów nie przekracza 3—5%. Tylko u roślinożernych przeżuwaczy, u których straty ciepne następują na wszystkich etapach przetwarzania pokarmu przez bakterie, pierwotniaki symbiotyczne i wreszcie enzymy samego przeżuwacza straty ciepne związane z trawieniem sięgają 30% BMR.

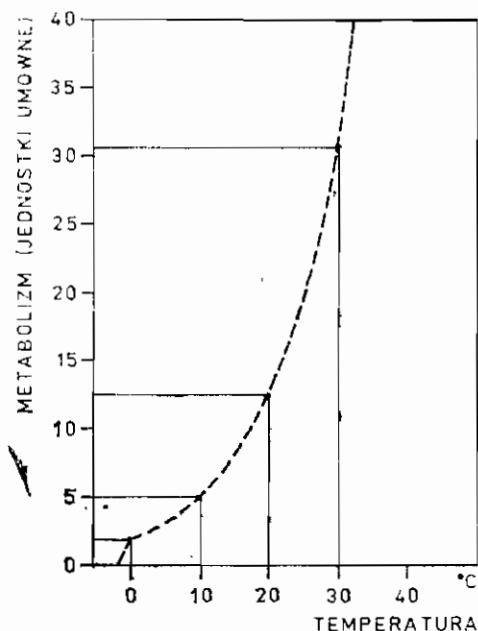
3. Aktywność ruchowa. Zdobywając pokarm, chroniąc się przed wrogami, bawiąc się, poszukując partnera seksualnego — zwierzęta aktywnie poruszają się, co oczywiście wymaga znacznych nakładów energetycznych. Poszczególne sposoby lokomocji (chód, bieg, skakanie, lot, pływanie, pełzanie, itd.) mają różną wydajność energetyczną. Nakład energetyczny jest zwykle wprost proporcjonalny do szybkości porusza-

Tabela 3.3.1.

Parametry równań zależności metabolizmu (BMR, kJ/zwierzę na dobę) oraz współczynnika przewodności cieplnej c (kJ/zwierzę $\times$ dobę $\times$ °C) od ciężaru ciała (W , g) $BMR=a W^b$, $c=aW^b$

	BMR	c
Współczynniki równań		
Ssaki		
Gryzonie	2,99 W ^{0,68}	0,43 W ^{0,58}
Owadożerne	11,26 W ^{0,88}	0,41 W ^{0,64}
Kopytne	0,96 W ^{0,88}	0,59 W ^{0,56}
Drapieżne	3,39 W ^{0,78}	1,00 W ^{0,54}
Ptaki		
Wróblowate	3,73 W ^{0,88}	0,33 W ^{0,64}
Niewróblowate	2,18 W ^{0,78}	0,73 W ^{0,56}

Dane według: Kendeigh, Dolnik i Gawriłow, 1977 oraz Kendeigh i Weiner w przyg.



Ryc. 3.3.2. Zależność metabolizmu zwierząt zmiennocieplnych od temperatury otoczenia.

nia się. Ssaki w szybkim biegu podwyższają swój metabolizm 3—5 krotnie w stosunku do BMR; ptaki w locie — aż 10—15 razy, ale poruszają się bardzo szybko, toteż koszt pokonywania określonej odległości jest u nich najniższy. Większość energii zużytej na pracę mięśni wydziela się w postaci ciepła.

4. Wpływ temperatury na metabolizm i koszty termoregulacji. Wszystkie procesy chemiczne składające się na

ogólny metabolizm podlegają regule Arrheniusa, która orzeka, iż szybkość reakcji wzrasta wykładniczo ze wzrostem temperatury. U organizmów ze wzrostem temp. o 10° metabolizm ulega 2.5—3 krotnemu przyspieszeniu (współ. Q_{10}). Zasada ta obowiązuje zarówno u organizmów stało- jak i zmiennocieplnych. U tych ostatnich temperatura ciała zmienia się w szerokim zakresie, w sposób mniej lub bardziej równoległy do zmian temperatury otoczenia. W rezultacie tempo metabolizmu zwierząt zmiennocieplnych rośnie wykładniczo ze wzrostem temperatury otoczenia (ryc. 3.3.2). Oczywiście, ze względu na fizykochemiczne właściwości tkank, fizjologicznie aktywne zwierzęta zmiennocieplne mogą tolerować temperatury w zakresie od nieco poniżej 0°C (temperatura krzepnięcia płynów ustrojowych) do około 45°C (temperatura denaturacji białek). Nieliczne wyjątki w świecie zwierząt, które dzięki bardzo szczególnym adaptacjom są w stanie aktywnie funkcjonować w wyższych i niższych temperaturach, tutaj pominiemy. Wykładnicza zależność metabolizmu zwierząt zmiennocieplnych od temperatury pozwala na stosunkowo łatwą standaryzację danych uzyskanych w różnych warunkach. Na przykład, metabolizm różnych glebowych bezkręgowców w temperaturze 15°C (J/dobę) wyraża się wzorem:

$$M_{15} = 48.301 W^{0.818} \quad (2)$$

gdzie W — ciężar ciała w g (co odpowiada $11.536 W^{0.818}$ cal/dobę), wg Ryszkowskiego, 1975.

Przyjmując, iż Q_{10} dla bezkręgowców wynosi ok. 2, metabolizm w dowolnej temperaturze można obliczyć następująco:

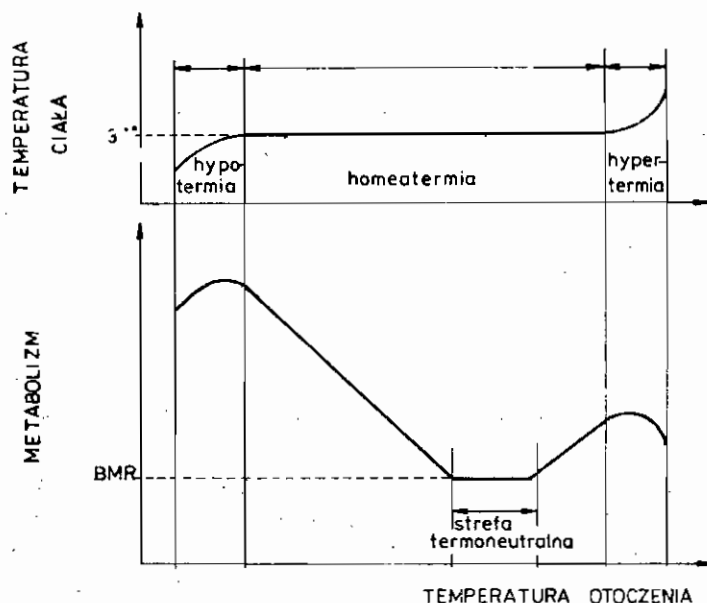
$$M_t = M_{15}(t-5)/10$$

Tempo metabolizmu decyduje o ruchliwości, szybkości reagowania na bodźce, szybkości syntez wewnątrzustrojowych. A zatem u zwierząt zmiennocieplnych zarówno sukces rozrodczy jak i skuteczność ochrony przed drapieżnikami zależą od temperatury otoczenia, zmieniającej się w cyklu rocznym, dobowym lub zgoła przypadkowo. Nic więc dziwnego, że dobór naturalny preferuje adaptacje prowadzące do uniezależnienia tempa metabolizmu od temperatury otoczenia. U zwierząt zmiennocieplnych a także ptaków i ssaków, można obserwować szereg przystosowań termoregulacyjnych o charakterze behawioralnym, np. aktywne wyszukiwanie miejsc cieplejszych, nasłonecznionych — lub odwrotnie, ocienionych i chłodnych — w zależności od aktualnej temperatury otoczenia. U wielu gatunków zarówno bezkręgowców jak i kręgowców zmiennocieplnych występują także odpowiednie adaptacje morfo-fizjologiczne. Są to np. izolacyjne powłoki ciała, umożliwiające zatrzymywanie ciepła uwalniającego się przy aktywności ruchowej (kutner pokrywający ciała

motyli, niektórych błonkoskrzydłych, itd.). Innym przykładem jest zwiększona aktywność mięśni, której nie towarzyszy wykonywanie pracy mechanicznej, a tylko wzrost produkcji ciepła (dreszcze u owadów przygotowujących się do lotu, czy u pytona ogrzewającego jaja). Udoskonalenie tych mechanizmów izolacji termicznej, zwiększenie produkcji ciepła w celu podwyższenia temperatury ciała, a przede wszystkim wykształcenie bardzo precyzyjnych systemów regulacyjnych, doprowadziło do zupełnego uniezależnienia się zwierząt stałocieplnych od temperatury otoczenia. Kosztem zdobycia nowych nisz ekologicznych stało się jednak dramatyczne zwiększenie sumarycznych wydatków energetycznych. Stałocieplność powstała niezależnie u ssaków i ptaków. U obecnie żyjących przedstawicieli tych gromad konwergencje fizjologiczne są jednak tak głębokie, że ich metabolizm i termoregulację można omawiać łącznie.

Utrzymanie stałej temperatury ciała, około $37\text{--}38^{\circ}\text{C}$ u ssaków i $40\text{--}41^{\circ}$ u ptaków, przy temperaturach otoczenia wahających się od -30 do $+30^{\circ}\text{C}$, wymaga bardzo precyzyjnej regulacji tempa produkcji i oddawania ciepła do otoczenia. Ciepło może opuszczać ciało w drodze promieniowania, kondukcji, konwekcji, a także na skutek parowania wody z powierzchni ciała. Każdy z tych procesów rządzi się swoimi prawami i zależy zarówno od wielu czynników środowiskowych, jak i od właściwości izolacyjnych pokryw ciała. W wielkim uproszczeniu można jednak przyjąć, iż całkowite tempo oddawania ciepła jest proporcjonalne do różnicy temperatur między wnętrzem ciała, a otoczeniem, przy czym współczynnik proporcjonalności odzwierciedla właściwości izolacyjne powłok ciała. Te ostatnie mogą być regulowane przez zwierzę w dość szerokim zakresie. Izolacyjność może być zwiększana lub zmniejszana poprzez odpowiednie ustawianie sierści lub piór, zmianę pozycji, zasłanianie lub odsłanianie tych części powierzchni ciała, które są słabiej izolowane, itd. Kiedy zwierzęciu grozi przegrzanie przy wysokiej temperaturze otoczenia uruchamiane są dodatkowo mechanizmy przyspieszonego parowania wody (dyszenie, pocenie się, i in.). Istnieje zatem pewien zakres temperatur otoczenia, w którym stała temperatura ciała może być utrzymana bez wzmożenia produkcji ciepła, a jedynie poprzez manipulowanie izolacyjnością. Ten zakres nosi nazwę strefy termoneutralnej (ryc. 3.3.3) i może rozciągać się na przestrzeni od kilku do kilkudziesięciu stopni Celsjusza. Szerokość strefy termoneutralnej i jej położenia na osi temperatur są wyrazem przystosowania zwierzęcia do warunków klimatycznych. Możliwości regulacji izolacyjności powłok ciała są jednak ograniczone. Dla każdego zwierzęcia istnieje pewna maksymalna izolacyjność, zależna od wielkości ciała, struktury upierzenia lub sierści, a także tłuszczowej warstwy podskórnej i samej skóry. Jeśli nawet przy maksymalnej izolacyjności powłok zwierzęciu zagraża ujemny bilans cieplny, wówczas jedynym sposobem utrzymania stałej temperatury ciała jest wzmożenie produkcji ciepła (metabolizmu). Temperatura otocze-

nia, w której następuje uruchomienie termoregulacji metabolicznej (dolne ograniczenie strefy termoneutralnej) nosi nazwę temperatury krytycznej. Liczne dane doświadczalne zgodnie wskazują, iż wzrost metabolizmu ssaków i ptaków poniżej strefy termoneutralnej jest liniową funkcją temperatury otoczenia (ryc. 3.3.3). Maksymalne tempo metabolizmu u ssaków i ptaków w spoczynku może przekroczyć 4–6 krotnie metabolizm podstawowy, przy dalszym spadku temperatury otoczenia zwierzę nie może więc uniknąć ujemnego bilansu cieplnego, obniżenia tempera-



Ryc. 3.3.3. Krzywa termoregulacji zwierząt stałocieplnych.

tury ciała i w konsekwencji — śmierci z zimna. W zakresie od temperatury krytycznej dolnej do temperatury letalnej metabolizm zwierzęcia stałocieplnego opisuje równanie liniowe:

$$M(t) = c(t_b - t_a) \quad (3)$$

gdzie t_b — temperatura ciała, t_a — temperatura otoczenia, c — współczynnik całkowitej przewodności cieplnej. Równanie to bywa przedstawiane w różnych przekształceniach. Dane doświadczalne o licznych gatunkach zwierząt wskazują, iż niezależnie od modyfikacji klimatycznych i innych adaptacji, współczynnik c jest również allometrycznie skorelowany z ciężarem ciała zwierzęcia, ale wykładnik funkcji potęgowej $c = aW^b$ wynosi około 1/2 (Tab. 3.3.1).

Wzrost temperatury otoczenia powyżej strefy termoneutralnej także prowadzi do paradoksalnego wzrostu metabolizmu, gdyż zwierzę uru-

chamia szereg kosztownych energetycznie mechanizmów aktywnego chłodzenia. Także i tu możliwości fizjologiczne są ograniczone i krytyczna temperatura otoczenia, przy której następuje śmierć z przegrzania, nie jest o wiele wyższa niż górna granica strefy termoneutralnej (ryc. 3.3.3). W warunkach klimatycznych, do których zwierzę jest ewolucyjnie zaadaptowane i sezonowo zaaklimatyzowane, bardzo rzadko dochodzi do wykroczenia poza zakres wydajnej termoregulacji. Krzywa przedstawiona na ryc. 3.3.3 dotyczy sytuacji laboratoryjnej, kiedy najniższy poziom metabolizmu w strefie termoneutralnej odpowiada BMR. W warunkach naturalnych, kiedy budżet energetyczny obciążony jest dodatkowymi wydatkami, produkcja ciepła uwalnianego przy innych procesach może częściowo kompensować wydatki termoregulacyjne. Na przykład SDA w niskich temperaturach otoczenia jest w całości wykorzystywane dla tych potrzeb.

W warunkach naturalnych zwierzęta mogą regulować wydatki energetyczne na termoregulację samym sposobem zachowania się. Termoregulacja behawioralna jest bardzo trudna do ilościowego badania i opisu. Są przekonujące dowody na to, iż dzikie ssaki są w stanie utrzymać swoje wydatki termoregulacyjne poniżej poziomu $2 \times \text{BMR}$, mimo iż dane laboratoryjne ekstrapolowane do niskich temperatur otoczenia wskazywałyby na potrzebę co najmniej 6-krotnego wzrostu metabolizmu.

5. Koszty wzrostu i reprodukcji. Od urodzenia do osiągnięcia dojrzałości zwierzęta zwiększają masę swojego ciała nieraz o kilka rzędów wielkości. Oznacza to, iż znaczna frakcja skonsumowanego pokarmu wraz z zawartą w nim energią zostaje wbudowana do tkanek rosnącego ciała. Proces przetwarzania składników pokarmowych na tkanki wymaga znacznej pracy, a więc dodatkowej energii, która zostanie rozproszona w postaci ciepła. Obie te składowe: energia wbudowana (produkcja) i rozproszona (respiracja) składają się na energetyczne koszty wzrostu. Podobny mechanizm fizjologiczny ma inkorporacja energii w tkanki w procesach odkładania rezerw energetycznych i reprodukcji (jaja, płody). W okresie reprodukcji budżet energetyczny obciążony jest jeszcze specyficznymi elementami, takimi jak aktywność w okresie rui, opieka nad potomstwem, obrona terytorium, inkubacja jaj, czy laktacja u ssaków. Koszty wzrostu i reprodukcji stanowią zazwyczaj bardzo dużą frakcję osobniczych i populacyjnych budżetów energetycznych. W warunkach naturalnych zwykle nieliczne osobniki żyją długo po osiągnięciu definitywnych rozmiarów ciała, a więc osobniki rosnące stanowią znaczną część każdej populacji. Wydatek energetyczny na produkcję zależy od tempa przyrostu biomasy oraz od składu chemicznego depozytowanych tkanek. Przy dużej zawartości tłuszczu, ekwiwalent energetyczny suchej masy tkanki może sięgać 25 kJ/g (tj. około 6 kcal/g), podczas gdy tkanka, głównie białkowa, może mieć wartość energetyczną

około 16.5 kJ/g (tj. ok. 4 kcal/g). W przeliczeniu na biomasę (uwodnioną masę ciała) stanowi to równowartość 4 do 10 kJ/g (por. rozdz. 3.1). W procesie wzrostu osobniczego wartość ta zmienia się dość regularnie. Zazwyczaj we wczesnych stadiach następuje akumulacja białka, a organizm jest silnie uwodniony, podczas gdy w późniejszych fazach następuje wzrost zawartości tłuszczu i zmniejszenie zawartości wody, a więc wzrost kaloryczności biomasy.

Koszt depozycji różnych tkanek zależy od ilości pracy chemicznej, jaką musi wykonać organizm celem przetworzenia substratów pokarmowych na tkanki. Oczywiście, największych nakładów wymaga przebudowa białek. Koszt depozycji 1 g białka wynosi przeciętnie ok. 24 kJ, podczas gdy odłożenie 1 g tłuszczu kosztuje zaledwie 15 kJ. Biorąc pod uwagę zawartość energii w masie białek i tłuszczów, można obliczyć iż białko deponowane jest z wydajnością około 50%, a tłuszcz aż około 75%. Tak więc, przyrost ciężaru ciała o 1 g biomasy wymaga zasymilowania dodatkowo 10 do 20 kJ (2 do 4 kcal) energii.

Koszty rozrodu są zazwyczaj znacznie wyższe u samic niż u samców. U ssaków samica obciążona jest kosztami ciąży, a następnie laktacji. W okresie ciąży, a zwłaszcza w początkowym jej okresie przyrost metabolizmu jest nieznaczny. Natomiast laktacja stanowi ogromne obciążenie budżetu energetycznego. W szczytowym okresie laktacji budżet energetyczny samicy osiąga swój górny pułap (3–5 razy wyższa asymilacja niż w okresie spoczynkowym), a samica popada w ujemny bilans energetyczny nie będąc w stanie konsumować i trawić pokarmu w wystarczająco szybkim tempie.

Również u ptaków samica przeważnie bierze na siebie większość kosztów rozrodu. Składane przez nią jaja mają znaczną wartość energetyczną (por. rozdz. 3.4), podczas gdy ich łączna masa nieraz przekracza ciężar samicy. U wielu gatunków samica jest również odpowiedzialna za wysiadywanie jaj, oraz późniejszą opiekę nad potomstwem (dodatkowo aktywność przy karmieniu młodych u gniazdowników).

Znacznie trudniej ocenić wydatki energetyczne samców w okresie rozrodu. Składają się na nie przede wszystkim koszty dodatkowej aktywności związane z zalotami, obroną terytorium, u niektórych ssaków (dapiężne) i ptaków (większość gatunków) także opieka nad potomstwem i przynoszenie pokarmu do gniazda.

3.3.2. Pomiary metabolizmu zwierząt

Dobór naturalny, przejawiający się w zróżnicowanej rozrodzności i przeżywalności osobników, oddziałuje na cały budżet energetyczny, a nie na poszczególne jego składowe. Nacisk wywierany przez populacje zwierząt na ich naturalne zasoby można mierzyć sumą zapotrzebowania pokarmowego (a więc sumą budżetów energetycznych) osobników. Nic

więc dziwnego, że przedmiotem zainteresowania bioenergetyki ekologicznej są przede wszystkim całkowite budżety energetyczne zwierząt w warunkach naturalnych.

Z drugiej strony, bezpośredni pomiar całkowitego zapotrzebowania energetycznego w terenie jest bardzo trudny i udaje się go przeprowadzić w zupełnie wyjątkowych przypadkach. Metoda stosowana najczęściej polega na określaniu wydatków energetycznych na poszczególne czynności życiowe w kontrolowanych warunkach laboratoryjnych, a następnie dopiero zestawia się całkowite budżety energetyczne w oparciu o dane terenowe o biologii, budżecie czasu aktywności i innych szczegółach życia poszczególnych gatunków (por. rozdz. 3.4). Podstawę do takich oszacowań stanowią więc pomiary tempa metabolizmu. Przy określaniu składowych produkcyjnych budżetu energetycznego (wzrost, reprodukcja) konieczne jest też wykorzystanie metod ubojowo-kalorymetrycznych (por. rozdz. 3.1) i żywieniowych (por. rozdz. 3.2).

Standardowe pomiary metabolizmu

W laboratoryjnych pomiarach metabolizmu można określić poszczególne składowe budżetów energetycznych. Ważne jest, aby zawsze przy tym precyzyjnie definiować warunki pomiaru. W celach porównawczych często stosuje się standardowe kryteria pomiarowe.

Najniższy poziom przemian energetycznych, jaki występuje u zwierząt głodzonych, nieaktywnych ruchowo i w temperaturze otoczenia odpowiadającej strefie termoneutralnej zdefiniowano jako przemianę podstawową, czyli metabolizm bazalny (BMR). Miara ta dotyczy tylko kregowców stałocieplnych. W praktyce, warunki takie trudne są do uzyskania, zwłaszcza u zwierząt dzikich (najtrudniej spełnić warunek nieaktywności ruchowej głodnych zwierząt). Z tego powodu najniższe tempo metabolizmu mierzonego u aktywnych fizjologicznie zwierząt definiuje się mniej precyzyjnie, ale bardziej praktycznie jako metabolizm standardowy (SMR).

Jeżeli podczas pomiaru zachowany jest warunek braku aktywności ruchowej, a pozostałe warunki są zmienne (np. uwzględniany jest koszt termoregulacji lub wpływ pokarmu), wówczas mierzy się tzw. metabolizm spoczynkowy (RMR). Wyeliminowanie wpływu SDA osiąga się poprzez odpowiednio długotrwałe głodzenie zwierzęcia przed pomiarem. Poziom przemian energetycznych uzyskiwany u głodzonych przeżuwaaczy (które jednak z powodu ich osobliwej fizjologii trawienia nigdy nie osiągają stanu postabsorpcyjnego, wymaganego przez definicję BMR), określany bywa jako metabolizm głodowy (FMR).

U niektórych zwierząt, zwłaszcza małych, można stworzyć warunki pomiarowe uwzględniające naraz kilka elementów budżetu energetycz-

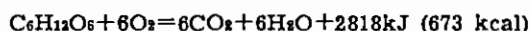
nego. Na przykład pomiar metabolizmu drobnych gryzoni w okresie kilku dób, w dużej klatce wyposażonej w gniazdo, pokarm, wodę oraz umożliwiającą spontaniczną aktywność ruchową, przy zachowaniu naturalnego rytmu oświetlenia i temperatury, może z pewnym przybliżeniem reprezentować koszty energetyczne życia w warunkach naturalnych. Pomiaru takie definiowane są jako tzw. średni metabolizm dobowy (ADMR) i znajdują dość szerokie zastosowanie w ekologii. Oczywiście, sposób ten nie nadaje się zupełnie do oceny naturalnych budżetów energetycznych zwierząt bardzo aktywnych ruchowo (ptaki) czy też o dużych rozmiarach ciała.

Metody pomiaru szybkości metabolizmu

Wychodząc z założenia, że metabolizm energii sprowadza się do przemiany energii chemicznej w energię cieplną, rozpraszaną przez ciało zwierzęcia do otoczenia, tempo metabolizmu można mierzyć bezpośrednio jako ilość ciepła rozproszonego przez ciało zwierzęcia w określonym czasie, posługując się odpowiednio przystosowanym kalorymetrem. Taką metodą posłużył się już w XVIII wieku Lavoisier; podobną lecz unowocześnioną technikę stosuje się do dziś. Precyzja takich pomiarów okupiona jest jednak ogromną komplikacją aparatury.

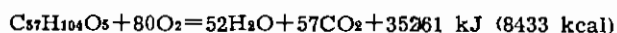
Większe znaczenie praktyczne posiadają metody pośrednie, polegające na pomiarze przemiany gazowej. Ilości pochłoniętego przez zwierzę tlenu i wydzielonego dwutlenku węgla w jednostce czasu są proporcjonalne do szybkości przemian energetycznych. Dla każdego ze składników pokarmowych (węglowodany, tłuszcze, białka) można określić stechiometryczne proporcje substratów (składnik pokarmu, tlen) i produktów utleniania (dwutlenek węgla, woda oraz mocznik albo kwas moczowy przy przemianie białek). Na tej podstawie można także określić charakterystyczną dla każdego substratu ilość energii uwalniającej się w procesie spalania. Dzięki temu, na podstawie zmierzonej ilości skonsumowanego tlenu, wyprodukowanego dwutlenku węgla oraz wiedząc jaki substrat mógł ulegać katabolizmowi, można określić tempo rozpraszania ciepła (metabolizm energii).

Weźmy jako przykład metabolizm glukozy:



Spalaniu 1 mola glukozy w 6 molach tlenu towarzyszy wydzielanie 2818 kJ ciepła. Łatwo obliczyć, że na 1 liter biorącego udział w reakcji tlenu wydziela się 21 kJ (czyli 21 J albo 5 cal na 1 cm³ tlenu). Stosunek objętości wydzielonego CO₂ do ilości pochłoniętego tlenu wynosi w tej reakcji 1 : 1. Taki molowy lub objętościowy stosunek CO₂/O₂ nosi nazwę współczynnika (ilorazu) oddechowego, w skrócie (RQ respiratory quotient).

Sumaryczną reakcję katabolizmu jednego z tłuszczów (oleiny) możemy przedstawić następująco:



Spalenie 1 gramocząsteczki substratu w 80 molach tlenu jest źródłem około 35000 kJ energii cieplnej. A zatem równoważnik energetyczny tlenu wynosi tym razem $19.7 \text{ J/cm}^3 O_2$, a RQ — 0.71.

Analogiczne rozumowanie można również przeprowadzić dla białek, jednakże zarówno skład cząsteczek jak i przebieg metabolizmu tych związków jest bardziej skomplikowany. Produktami reakcji, obok CO_2 i wody, są również kwas moczowy i mocznik. Dla różnych białek RQ osiąga przeciętnie 0.83, a równoważnik energetyczny tlenu około $20.1 \text{ J/cm}^3 O_2$.

Tabela 3.3.2.

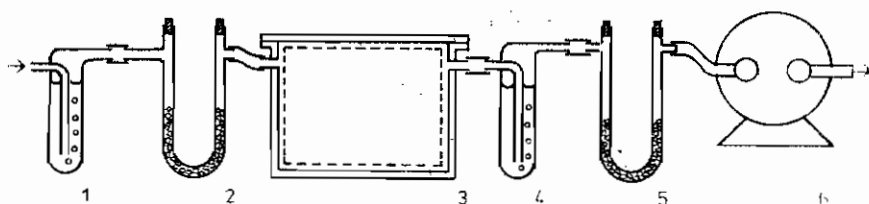
Równoważniki energetyczne tlenu (J/cm^3 i $\text{cal/cm}^3 O_2$) przy różnych wartościach RQ.

RQ	$\text{J/cm}^3 O_2$	$\text{cal/cm}^3 O_2$
0,68	19,47	4,65
0,70	19,59	4,68
0,72	19,68	4,70
0,74	19,80	4,73
0,76	19,89	4,75
0,78	20,01	4,78
0,80	20,10	4,80
0,82	20,18	4,82
0,84	20,31	4,85
0,86	20,39	4,87
0,88	20,52	4,90
0,90	20,59	4,92
0,92	20,72	4,95
0,94	20,81	4,97
0,96	20,93	5,00
0,98	21,02	5,02
1,00	21,14	5,05

Jak więc widać, znając objętości skonsumowanego przez zwierzę tlenu i wydalonego CO_2 można dociec, jakie substraty brały udział w przemianach energetycznych, a na tej podstawie dość dokładnie dobrać właściwy równoważnik energetyczny zużytego tlenu. Wartości RQ dla różnych substratów (także mieszanych) ujęto w tabelę wraz z odpowiadającymi im równoważnikami energetycznymi tlenu (Tab. 3.3.2). Oczywiście, ekwiwalenty te można łatwo przeliczyć tak, aby tempo przemian energetycznych można było ocenić na podstawie zmierzonej ilości wyprodukowanego CO_2 ; rachunek ten pozostawiamy dociekliwości czytelników.

Jeżeli zastosowana technika pomiarowa pozwala tylko na określenie objętości jednego z gazów oddechowych, wówczas oczywiście nie ma

leżnie od wielkości badanego zwierzęcia, w taki sposób aby zawartość tlenu i dwutlenku węgla w powietrzu nie zmieniała się bardziej niż o 1—2%. Próbkę powietrza poprzez osuszacz (5) i dodatkowy przepływomierz (4), dociera do analizatorów zawartości tlenu (7) i dwutlenku węgla (8). Równocześnie przez drugi osuszacz (6) i oba analizatory przepływa próbka powietrza kontrolnego, które nie przechodziło przez komorę. Dzięki temu wynik pomiaru dotyczy jedynie różnicy zawartości tlenu i dwutlenku węgla w powietrzu, spowodowanej obecnością w komorze (1) zwierzęcia doświadczalnego. Poprzez układ elektroniczny (11) wyniki pomiaru zapisywane są w sposób ciągły na dwukanałowym rejestratorze (12). Przepływ powietrza przez komorę i obieg powietrza w respirometrze wymuszone są pompami ssącymi (9) i (10). Kran (3) pozwala na okresowe przepuszczanie identycznego powietrza kontrolnego przez oba kanały analizatorów, dzięki czemu można dokonać zerownia przyrządu. Wynik pomiaru można odczytać w % wzrostu zawartości CO_2 i % deficytu tlenu. Dla określenia ilości skonsumowanego tlenu należy pomnożyć procentowy deficyt przez szybkość przepływu powietrza przez komorę.

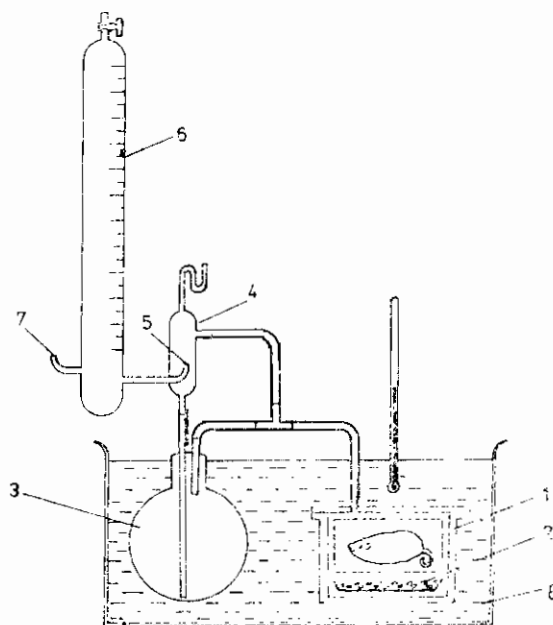


Ryc. 3.3.5. Respirometr Haldane'a 1, 2, 4, 5, — zespoły płuczek; 3 — komora na zwierzę; 6 — pompa.

Jak zawsze w pomiarach gazometrycznych, wyniki należy skorygować, sprowadzając je do warunków normalnych (ciśnienie 1013,25 hP = 760 mm Hg, temperatura 0°C). Trzeba też uwzględnić poprawki przyrządowe rotametrów.

Najprostszą wersją respirometru przepływowego jest tzw. respirometr Haldane'a (ryc. 3.3.5). Układ ten składa się z komory, w której przebywa zwierzę, oraz dwóch zestawów płuczek wypełnionych odpowiednimi substancjami, usuwającymi z powietrza parę wodną i dwutlenek węgla. Pochłaniaczami tymi może być np. stężony kwas siarkowy i wodorotlenek potasu, albo specjalne preparaty porowate, o bardzo silnych, specyficznych zdolnościach absorbcyjnych. Pompa (6) wymusza obieg powietrza przez pierwszy zestaw pochłaniaczy (1,2), komorę ze zwierzęciem (3) i drugi zestaw pochłaniaczy (4,5). Miarę tempa metabolizmu stanowi wzrost masy pochłaniacza CO_2 zainstalowanego u wylotu z komory. Wzrost masy eksykatora daje dodatkowo możliwość określenia strat wody z masy ciała zwierzęcia w czasie pomiaru.

W respirometrach układu zamkniętego, zwierzę znajduje się w całkowicie hermetycznej komorze, zaopatrzonej w pochłaniacz dwutlenku węgla (np. KOH). Na skutek zużycia tlenu i pochłonięcie wydalonego przez zwierzę dwutlenku węgla, następuje spadek ciśnienia powietrza w komorze. Można mierzyć ten spadek ciśnienia lub też ilość tlenu, jaką należy dodać do komory aby wyrównać ciśnienie. Istnieje duża różnorodność rozwiązań technicznych takich układów. Jednym z nich jest respirometr Kałabuchowa-Skwortsova (ryc. 3.3.6). W respirometrze tym zwierzę umieszcza się w szczelnej komórce (1), zawierającej pojemnik z granulowanym KOH (2). Komora połączo-

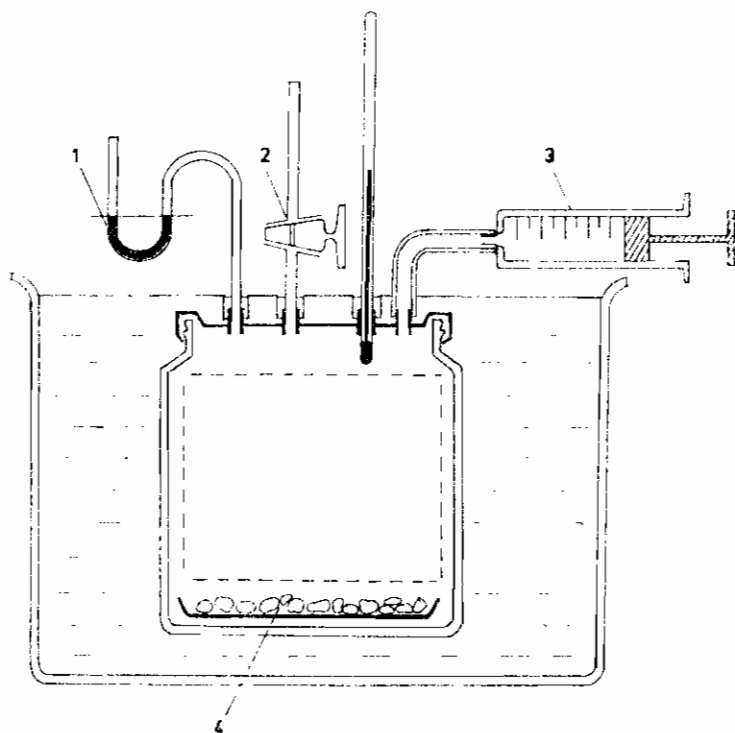


Ryc. 3.3.6. Schemat respirometru Kałabuchowa-Skwortsova: 1 — komora ze zwierzęciem, 2 — pojemnik z KOH, 3 — pojemnik z tlenem; 4 — zawór manometryczny; 5 — ujęście biurety; 6 — biureta; 7 — wlot powietrza do biurety.

na jest ze zbiornikiem tlenu (3) oraz zaworem manometrycznym (4). W zaworze znajduje się ujęście biurety wypełnionej wodą (6). Drugie ujęście biurety jest otwarte (7). W miarę spadku ciśnienia w układzie komory z pojemnikiem tlenu, do pojemnika, poprzez ujęście (5) i zawór (4) wpływa woda z biurety (6). Na miejsce wody do biurety (6) przez otwór (7) wchodzi powietrze. Jego objętość odpowiada dokładnie objętości zużytego przez zwierzę tlenu. Dla zachowania standardowych warunków doświadczenia zarówno komora ze zwierzęciem jak i pojemnik z tlenem muszą znajdować się w tej samej temperaturze, co zapewnia łaźnia wodna (8). Wynik pomiaru odczytany po określonym czasie na

skali biurety należy skorygować do warunków standardowych ciśnienia i temperatury, korzystając z odpowiednich tabel. Respirometr Kałabuchowa odznacza się dużą prostotą, dzięki czemu może być używany do precyzyjnych pomiarów metabolizmu bazalnego i spoczynkowego oraz termoregulacji małych zwierząt nawet w warunkach polowych. Znane są również zautomatyzowane wersje respirometrów zamkniętych, w których automat utrzymujący stałe ciśnienie w komorze dawkuje porcje tlenu, zliczane przez cały okres pomiaru (respirometr Morrisona).

Konstrukcja respirometrów zamkniętych może być bardzo prosta. W układzie przedstawionym na ryc. 3.3.7 zwierzę umieszczone jest w



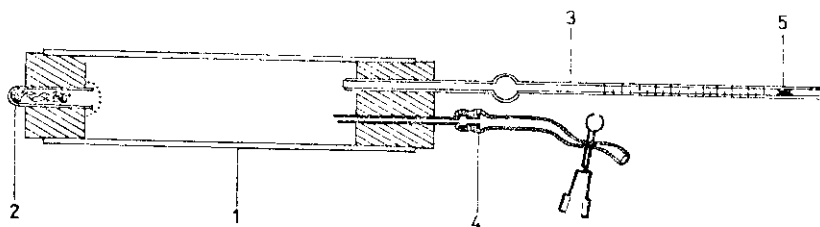
Ryc. 3.3.7. Prosty respirometr układu zamkniętego: 1 — manometr wodny; 2 — kran przelotowy; 3 — kalibrowana strzykawka; 4 — pochłaniacz CO_2 .

szczelnym słoju, na dnie którego znajduje się pojemnik z KOH (4). Po zamknięciu zaworu (2), spadek ciśnienia w komorze spowodowany zużyciem tlenu przez zwierzę i pochłonięcie CO_2 przez KOH uwidacznia się na manometrze wodnym (1). Ciśnienie można wyrównywać przez podawanie odpowiedniej ilości powietrza do komory z wyskalowanej strzykawki (3). Taki pomiar może trwać nie więcej jak kilka minut, ale za to łatwo go powtarzać wielokrotnie. Pomiedzy poszczególnymi pomiarami należy przedmuchać komorę przy otwartym zaworze (2), w przeciwnym razie nastąpi spadek ciśnienia parcjalnego tlenu w powietrzu,

którym oddycha badane zwierzę. Innym bardzo prostym respirometrem używanym do pomiarów u małych bezkręgowców jest układ przedstawiony na ryc. 3.3.8. Składa się on z naczynia szklanego zamkniętego korkiem, przez który przechodzi szklana mikropipeta. W naczyniu znajduje się pojemnik z pochłaniaczem CO_2 (bibuła nasączona roztworem KOH). Po umieszczeniu zwierzęcia (np. owada lub pająka) w komorze cały przyrząd umieszcza się w łaźni wodnej tak, aby wylot mikropipety był zanurzony. Po odczekaniu czasu potrzebnego na wyrównanie się temperatur strzykawką połączoną z naczyniem wydmuchuje się wodę z mikropipety. Szybkość z jaką woda wpływa do mikropipety stanowi miarę szybkości konsumpcji tlenu.

Pośrednie metody określania metabolizmu w warunkach naturalnych

Stosowanie wyników laboratoryjnych badań metabolizmu do oceny zapotrzebowania energetycznego zwierząt w terenie budzi niekiedy duże wątpliwości. Dotyczy to zwłaszcza zwierząt bardzo aktywnych ruchowo

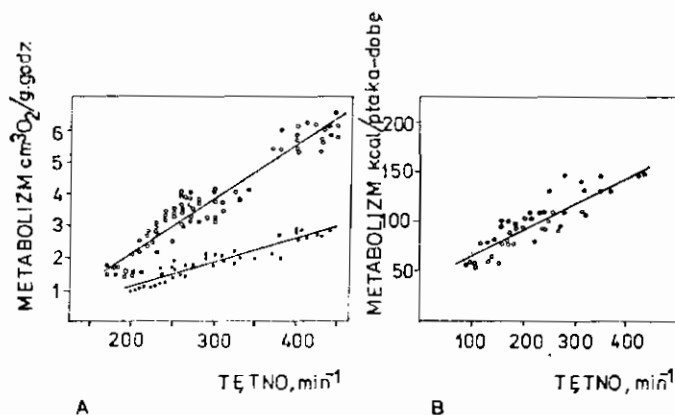


Ryc. 3.3.8. Respirometr do pomiaru metabolizmu drobnych bezkręgowców: 1 — rurka szklana — komora na zwierzę; 2 — pochłaniacz CO_2 ; 3 — kalibrowana biureta; 4 — zawór wlotowy do połączenia strzykawki; 5 — woda wpływająca do biurety.

(np. ptaki) lub zwierząt dużych (kopytne, drapieżniki, itd.), dla których klatka metaboliczna stanowi skrajnie zmienione środowisko. Dlatego też czynione są próby weryfikowania budżetów energetycznych poprzez pośrednie oceny tempa metabolizmu u osobników przebywających na wolności. Opracowano kilka metod pomiarowych pozwalających na taką ocenę: dwie z nich nabrały większego znaczenia. Są to: izotopowa metoda „podwójnie znakowanej wody” oraz techniki radiotelemetryczne.

Metoda podwójnie znakowanej wody (zwana też czasem metodą ciężkiej wody) opiera się na założeniu, iż z całkowitej puli tlenu i wodoru zawartych w płynach ustrojowych, w procesie przemiany materii pierwszy z nich (tlen) jest wydalany w cząsteczkach wody oraz w cząsteczkach wydychanego dwutlenku węgla, zaś drugi (wodór) wydalany jest tylko w postaci wody. Inne procesy pomijamy ze względu na ich stosunkowo wolne tempo. Mierzac zatem szybkość wy-

miany atomów tlenu i wodoru w organizmie można określić całkowitą ilość wyprodukowanego CO_2 , a następnie — stosując odpowiednią dla warunków wartość RQ — można obliczyć tempo metabolizmu energetycznego. Tempo wymiany tlenu i wodoru określa się poprzez pomiar spadku stężenia wprowadzonych uprzednio do organizmu stabilnych izotopów: deuteru i tlenu ^{18}O w cząsteczkach „podwójnie ciężkiej wody”: D_2^{18}O . W okresie między pobraniem niewielkich próbek krwi do analizy zwierzę może przebywać w terenie zachowując się w sposób całkowicie naturalny. Suma jego wydatków energetycznych zostaje niejako „zapamiętana” poprzez spadek stężenia obu pierwiastków znakowanych. Technika tą udało się zmierzyć tempo metabolizmu podczas lotu u ptaków, a także zweryfikować dobowe budżety energetyczne drobnych ptaków, gryzoni a nawet kangurów. Praktyczne zastosowania



Ryc. 3.3.9. Zależność tempa metabolizmu od szybkości tętna: A — u susła *Spermophilus beldingi* wg Morhardt i Morhardt, 1959; B — u kaczki *Anas discors* wg Owena, 1969.

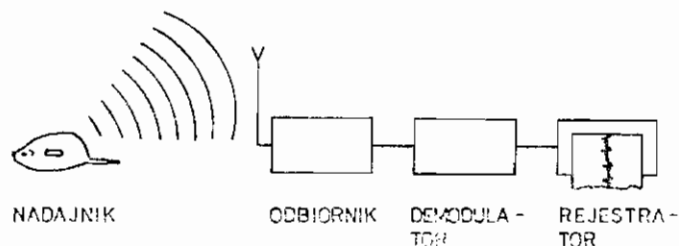
tej techniki są ograniczone ze względu na ogromne koszty: zarówno cena izotopów jak i aparatura do pomiaru ich stężeń są dostępne tylko nielicznym ośrodkom na świecie. Z tych samych powodów metoda ta nie jest stosowana u dużych zwierząt, potrzebna ilość izotopów rośnie bowiem wykładniczo ze wzrostem ciężaru ciała.

Mniej dokładne, ale za to dostępne są metody zdalnych pomiarów niektórych parametrów fizjologicznych; szybkości tętna, oddechu, temperatury ciała — drogą radiową, u zwierząt przebywających na wolności. Metody te wykorzystują fakt, że wymienione wskaźniki fizjologiczne są ściśle skorelowane z tempem przemiany energetycznej w organizmie. Dla szybkości tętna i oddechu zależność ta jest oczywista. Mówi o tym tzw. prawo Ficka: objętość pobranego tlenu jest równa iloczynowi szybkości tętna, objętości skurczowej i różnicy wysycenia

tlenem krwi tętniczej i żylniej. Ponieważ w przeciętnych warunkach różnica w wysyceniu tlenem krwi tętniczej i żylniej i objętość skurczowa zmieniają się tylko w niewielkim stopniu, korelacja między tempem konsumpcji tlenu a szybkością tętna jest bardzo silna. Analogiczną zależność można przedstawić dla szybkości oddechów.

Dla obu wymienionych wielkości: częstości tętna i oddechu, można eksperymentalnie wyznaczyć w warunkach laboratoryjnych funkcję, opisującą ich zależność od tempa zużycia tlenu przez zwierzę (ryc. 3.3.9). Funkcje takie, opisane równaniami regresji, mogą służyć do określenia tempa metabolizmu na podstawie samych tylko pomiarów tętna lub częstości oddechów. Metody radiotelemetryczne pozwalają na pomiar tych czynników u zwierząt przebywających na swobodzie lub w warunkach pół-naturalnych (duże wybiegi, zagrody, itd.).

Pomiar temperatury ciała ma największe znaczenie u zwierząt zmienocieplnych i przy określaniu metabolicznych kosztów termoregulacji (w pomiarach tych jest bardzo ważne, czy zwierzęta utrzymują stałą temperaturę ciała) oraz w badaniach metabolizmu u zwierząt hibernujących. Do tego celu również nadają się techniki radiotelemetryczne. Dzięki nim można przeprowadzić pomiar temperatury wnętrza ciała bez zakłócania naturalnego zachowania się zwierząt.

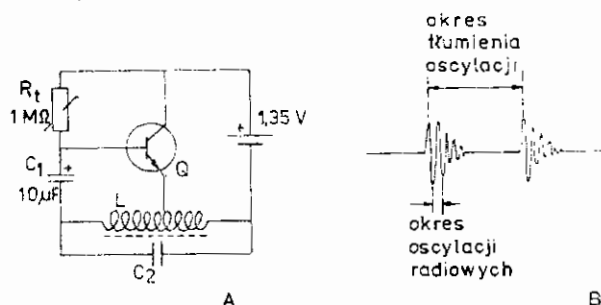


Ryc. 3.3.10. Schemat blokowy układu biotelemetrycznego

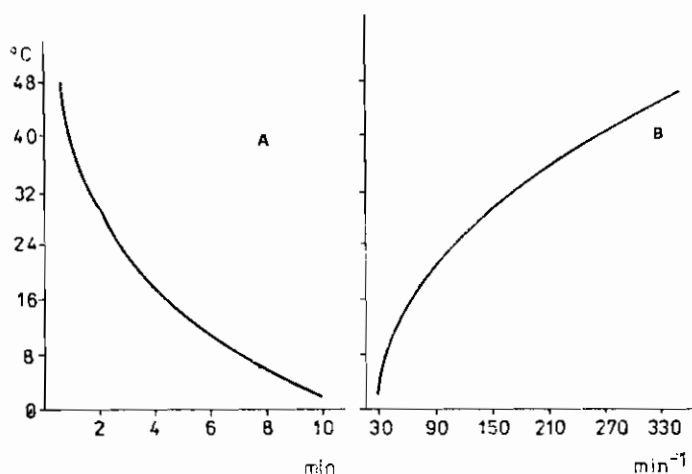
Technika pomiarów radiotelemetrycznych polega na zaopatrywaniu badanych zwierząt w miniaturowe nadajniki radiowe (często implantowane chirurgicznie pod skórę lub do wnętrza jamy ciała) które emitują modulowane sygnały, możliwe do odbioru nawet w dość dużej odległości, od kilku metrów do kilku kilometrów. Sygnały te mogą nieść informację o każdym z opisanych wyżej parametrów. Aparatura odbiorcza pozwala na ciągłą lub wyrywkową rejestrację tych informacji. (ryc. 3.3.10). Współczesna technika radioelektroniczna umożliwia wykonanie bardzo zminiaturyzowanych radiotransmiterów. Na przykład transmiter EKG, działający nieprzerwanie przez kilka miesięcy i nadający sygnały czytane w promieniu kilkuset metrów waży zaledwie kilka gramów.

Zasadę konstrukcji i posługiwania się urządzeniami radiotelemetrycznymi możemy rozpatrzeć na przykładzie układu najprostszego — do po-

miaru temperatury ciała w niewielkim zasięgu. Schemat elektryczny układu nadajnika (transmitera) przedstawia ryc. 3.3.11A. Tranzystor Q pracuje tu w układzie generatora samodławnego którego oscylacje są periodycznie tłumione na skutek periodycznego rozładowywania się kondensatora C_1 poprzez termistor (opornik czuły na temperaturę) R_t . Okres tłumienia drgań zależy od temperatury, w jakiej znajduje się termistor R_t . Układ rezonansowy LC_2 decyduje o częstotliwości nośnej, na jakiej emitowane są sygnały radiowe. Przebieg oscylacji ilustruje ryc.



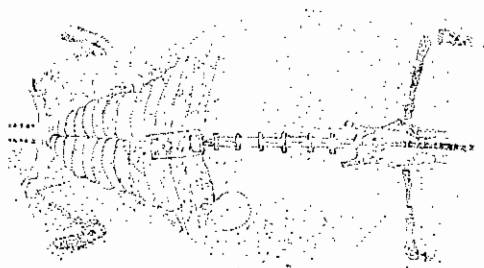
Ryc. 3.3.11. A — schemat elektryczny układu transmitera temperatury, B — przebieg oscylacji.



Ryc. 3.3.12. Przykładowe krzywe kalibracji transmitera temperatury; A — czas trwania 300 impulsów; B — liczba impulsów na minutę.

3.3.11B. Na schemacie podano przykładowe wartości elementów, przy których częstotliwość fali nośnej wynosi 400—600 kHz (sygnały można odbierać każdym odbiornikiem z zakresem fal średnich, w odległości nie przekraczającej 1—2 m), a częstotliwość tłumienia drgań wynosi około 0.3—5 Hz (tj. 20—300 impulsów na minutę). Taka częstotliwość odbieranych impulsów pozwala na ich zliczenie przy pomocy zwykłego

stopera. Przed wszyciem transmittera (zamkniętego w hermetycznej obudowie ze szkła lub żywicy) do wnętrza ciała badanego zwierzęcia, należy dokonać kalibracji, tj. wykreślić krzywą zależności częstości emitowanych impulsów od temperatury (ryc. 3.3.12). Po umieszczeniu transmittera chirurgicznie we wnętrzu ciała np. chomika (ryc. 3.3.13) będzie można odczytywać jego temperaturę z dokładnością do 0.1°C przez kilka miesięcy.



Ryc. 3.3.13. Chomik *Cricetus cricetus* z implantowanym transmitterem temperatury — rysunek wg rentgenogramu.

Zastosowanie radiotelemetrii w ekologii nie ogranicza się do pomiarów wielkości fizjologicznych. Coraz powszechniej używane są transmitery o dużym zasięgu (kilka kilometrów), nadające sygnał niemodulowany, ale pozwalający na dokładne śledzenie zachowania zwierząt (aktywność, przemieszczanie się), w terenie, w całkowicie naturalnych warunkach. Takie informacje mogą być również wykorzystywane przy wyliczaniu budżetów energetycznych.

PROPONOWANE ĆWICZENIA

1. Wpływ temperatury na metabolizm kręgowców stało- i zmiennocieplnych

Pomiar można przeprowadzić w dowolnym respirometrze z komorą o objętości około 1 l (np. według ryc. 3.3.6 i 3.3.7). W komorze należy umieścić uprzednio zważonego, małego gryzonia (mysz laboratoryjną, chomika, nornika, nornicę, itd). Pomiar przeprowadza się w łaźni wodnej w kilku temperaturach, np. 0°C (woda z lodem), ok. 12°C (bieżąca woda z sieci wodociągowej), ok. 20°C (odstana woda w temperaturze pokojowej) i ok. 30°C (można tę temperaturę utrzymać przy pomocy termostatu akwariowego). Należy notować kilkuminutowe pomiary konsumpcji tlenu u zwierząt nieaktywnych ruchowo.

Analogiczną serię należy przeprowadzić używając żaby, zamiast ssaka. Opracowanie wyników: obliczyć tempo metabolizmu w jednostkach objętości tlenu skorygowanych do warunków standardowych dla każdej temperatury; przeliczyć wyniki na 1 g masy ciała i na jednostki energetyczne. Porównać jednostkowy metabolizm ssaka i płaza w różnych temperaturach. Wykreślić krzywe zależności tempa metabolizmu ssaka i płaza od temperatury otoczenia. Jeżeli czas pozwoli na powtórzenie pomiarów u kilku osobników w każdej temperaturze, można obliczyć współczynnik ogólnej przewodności cieplnej powłok ciała ssaka,

jako współczynnik nachylenia regresji metabolizmu od temperatury. Współczynnik przyrostu metabolizmu ze wzrostem temperatury u płaza, tzw. czynnik Q można obliczyć według wzoru:

$$Q_{10} = (M_1/M_2)^{10/t_1 - t_2} \quad (4)$$

gdzie: Q_{10} — iloraz wzrostu metabolizmu przy podwyższeniu temperatury o 10°C , M_1 — metabolizm zmierzony w temperaturze t_1 ; M_2 — metabolizm zmierzony w temperaturze t_2 . Można także przedstawić zależność metabolizmu płaza od temperatury w postaci funkcji wykładniczej metodą regresji liniowej w transformacji logarytmicznej.

2. Pomiar RQ u ssaków — efekt działania pokarmu

Pomiar RQ można przeprowadzić tylko przy użyciu dwukanałowego respirometru przepływowego (np. Spirolyt Beckman, Hartmann and Braun Applied Electrochemistry, itd.). Jako zwierzęcia doświadczalne można użyć dowolnego małego ssaka (mysz, szczur, chomik, nornik, itd.). Przed pomiarem zwierzęta powinny być głodzone przez kilka godzin (okres głodzenia zależy od wielkości ciała; dla myszy wystarczy 3 godziny, dla królika — kilkanaście godzin). Po kilkunastominutowym pomiarze metabolizmu zwierzęcia głodnego, należy podać do komory atrakcyjny pokarm roślinny i obserwować na bieżąco zmiany tempa metabolizmu i RQ przez kilkadziesiąt minut. Opracowanie wyników: wyliczyć tempo metabolizmu zwierząt głodnych i sytych, używając odpowiednich ekwiwalentów energetycznych tlenu, odczytanych z tablic na podstawie zmierzonego RQ. Uwzględnić poprawkę temperaturową i barometryczną.

3. Wpływ wielkości ciała na metabolizm bezkręgowców

Pomiar można przeprowadzić na larwach owadów, np. różnowiekowych larwach mączników (*Tenebrio molitor*), albo porównując metabolizm dużych larw mączników z małymi larwami *Tribolium* sp. Do pomiarów można zastosować respirometr zamknięty według ryc. 3.3.8, lub dowolny inny respirometr dla małych bezkręgowców. W pierwszej serii pomiarowej należy zmierzyć konsumpcję tlenu jednej lub kilku dużych larw mącznika, w następnych seriach — metabolizm policzonych i zważonych grup małych larw, w liczbie stanowiącej masę podobną do masy uprzednio badanych dużych larw. Każdy pomiar trzeba powtórzyć kilkakrotnie. Larwy trzeba ważyć na dokładnej wadze laboratoryjnej, temperaturę pomiaru należy ustalić na około $20-25^\circ\text{C}$ (ten sam układ doświadczalny może być wykorzystany do określenia wpływu temperatury na metabolizm bezkręgowców). Opracowanie wyników: rezultaty skorygować do warunków normalnych i przeliczyć na 1 osobnika oraz na jednostkę masy ciała. Jeżeli ilość powtórzeń u owadów różnej wielkości jest wystarczająca, można wykreślić krzywą zależności metabolizmu od wielkości ciała i wyliczyć równanie regresji liniowej w transformacji logarytmicznej.

4. Radiotelemetryczny pomiar temperatury

Radiotransmitter wykonany według schematu na ryc. 3.3.11, wykalibrować posługując się ultratermostatem i dokładnym termometrem rtęciowym. Przed zajęciami należy przygotować zwierzęta, implantując transmitters do jamy ciała. Można przeprowadzić pomiar temperatury ciała zwierząt stałocieplnych (małych ssaków)

lub zmiennocieplnych (np. płazów) w różnych temperaturach otoczenia. U zab można zaobserwować aktywną termoregulację behawioralną, dając zabom na wybiegu gradient temperatur otoczenia, i notując jaką temperaturę ciała żaby starając się utrzymać.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Blaxter K.L., 1966: Przemiany energetyczne u przeżuwaczy. PWRiL, Warszawa.
2. Grodziński W., Klekowski R.Z., Duncan A., 1975: Methods for ecological bioenergetics. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London.
3. Hoar W.S., 1972: Ogólna i porównawcza fizjologia zwierząt. PWN, Warszawa.
4. Kendeigh M.S., Dolnik V.R., Gavrilov V.M., 1977: Avian energetics. W zbiorze: Granivorous birds in community. Red. Kendeigh M.S., Pinowski J., Cambr. Univ. Press, Cambridge, London.
5. Marshall P.T., Hughes G.M., 1968: Fizjologia kręgowców. PWN, Warszawa.
6. Morhardt J.E., Morhardt S.S., 1969: Field measurements of mammalian metabolic rates using radiotelemetry of heart rates. Ann. Zool. 9: 1093.
7. Schmidt-Nielsen K., 1979: Animal physiology. Cambr. Univ. Press. Cambridge, London.
8. Weiner J., Górecki A., 1975: Zastosowanie radiotelemetrii do pomiarów temperatury ciała zwierząt. Wiad. ekol., 21: 233—242.

3.4. BUDŻETY ENERGETYCZNE: ZAPOTRZEBOWANIE POKARMOWE OSOBNIKÓW I POPULACJI

January WEINER

W poprzednim rozdziale przedstawiono elementy składowe budżetów energetycznych i sposoby ich określania metodami laboratoryjnymi. Obecnie zajmujemy się określaniem całkowitych budżetów na podstawie danych terenowych i laboratoryjnych, tak w stosunku do pojedynczych osobników jak i całych populacji lub zespołów konsumentów.

W zależności od potrzeb, od możliwości technicznych zdobywania i przetwarzania danych, ocenę budżetów energetycznych można przeprowadzić z różnym stopniem drobiazgowości i precyzji. Przy ocenie udziału jakiejś grupy konsumentów w przepływie energii lub materii w ekosystemie wystarczy ocena polegająca na pomnożeniu średniej liczebności zwierząt przez ich średni metabolizm dobowy, kiedy indziej konieczne jest skorzystanie z setek danych terenowych i laboratoryjnych i skonstruowanie komputerowego modelu budżetu energetycznego. W wielu przypadkach wystarczające są ogólne liczby i empiryczne funkcje zaczerpnięte z literatury, w innych — trzeba sięgać do konkretnych danych terenowych dotyczących określonej sytuacji. Zapoznamy się teraz z kilkoma sposobami oceny całkowitych budżetów energetycznych i zapotrzebowania pokarmowego osobników oraz populacji zwierząt.