

Janusz Uchmański  
Instytut Ekologii PAN  
Dziekanów Leśny  
05-092 Łomianki

## Modele matematyczne w ekologicznej bioenergetyce osobnika

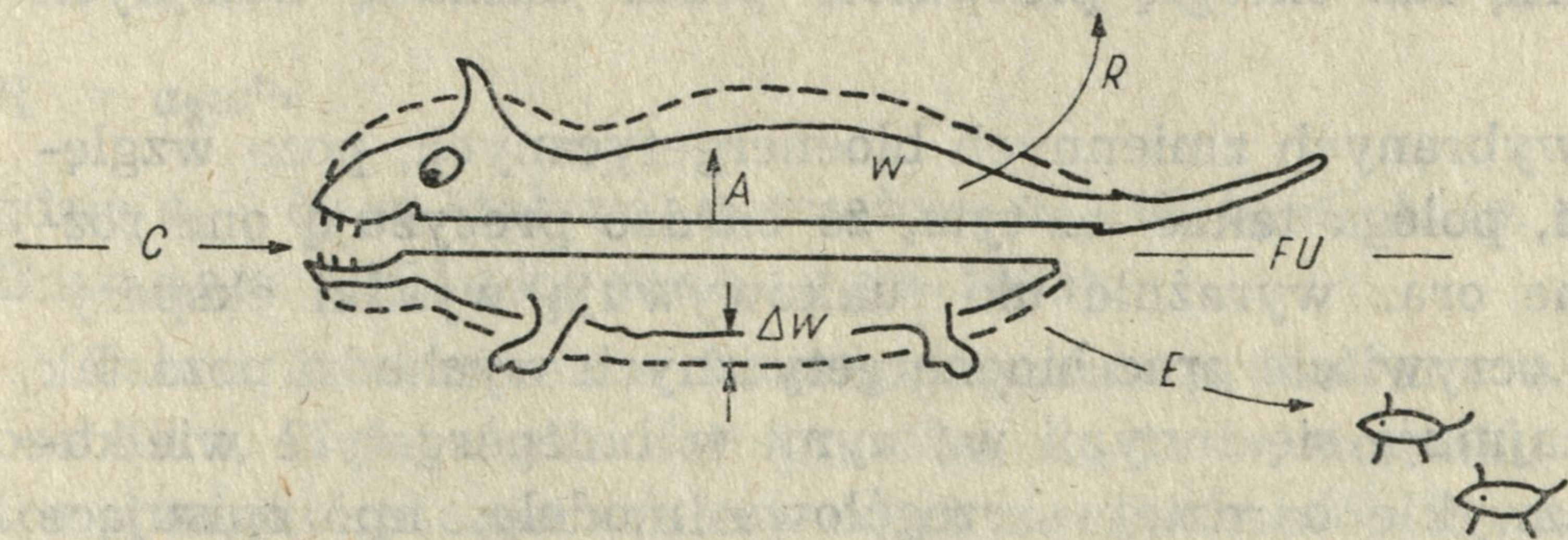
### Mathematical models in ecological bioenergetics of an individual

I tak przy jedzeniu człowiek dowiadyduje się o wartości drugiego człowieka (Romain Rolland — „Colas Breugnon”)

#### 1. Wstęp

Bioenergetyka ekologiczna wcale nie jest nieciekawa ani mało ekologiczna. Rzeczywiście, w natłoku badań nad dużymi układami ekologicznymi bioenergetyka, której głównym obiektem jest pojedynczy organizm lub ich niewielka grupa, jakby na pewien okres straciła na znaczeniu. Przyszedł jednak czas na podsumowanie tych wielkich programów. W reakcji na nie zaczęło zdobywać sobie coraz większą popularność podejście redukcjonistyczne. Jest to moim zdaniem nowa szansa dla bioenergetyki. W dotychczasowym rozwoju bioenergetyki, przynajmniej tej jej części, która korzysta z modeli matematycznych, widać wyraźnie tendencje do wychodzenia naprzeciw podstawowym problemom ekologii. Pokazaniu tej drogi tak, jak ją sobie wyobraża autor, służyć ma ta praca.

Długoletnia tradycja, jak również racje biologiczne ukształtowały pewien zbiór zmiennych, którymi operują bioenergetycy (Klekowski 1970, Duncan i Klekowski 1975, Klekowski i Duncan 1975). Wyobrażają oni sobie organizm zwierzęcy w sposób przedstawiony na rysunku 1. Ilość materii lub energii, która wchodzi w jednostce



**Rys. 1.** Tak bioenergetycy ekologowie wyobrażają sobie organizm zwierzęcy  
C — konsumpcja, A — asymilacja, R — respiracja, E — produkcja potomstwa,  
w — ciężar,  $\Delta w$  — zmiana ciężaru, FU — nie strawione resztki i mocz

How bioenergetics-ecologists imagine the animal organism

C — consumption, A — assimilation, R — respiration, E — production of offspring,  
w — weight,  $\Delta w$  — change of weight, FU — indigested remains and urine

czasu do przewodu pokarmowego nazywa się konsumpcją i oznacza literą  $C$ . Tylko pewien procent skonsumowanej materii i energii ulega przyswojeniu — tę część konsumpcji nazywamy asymilacją  $A$ . Dokładniej asymilacją nazywa się ilość materii lub energii, która w jednostce czasu przeszła przez ścianki jelita, pomniejszoną o ilość materii lub energii  $U$  wydalonej w jednostce czasu z moczem, gdyż z pewnego rodzaju niekonsekwencją z punktu widzenia fizjologii ilość  $F$  materii lub energii zawartą w nie strawionych resztkach pokarmu traktuje się najczęściej łącznie z  $U$ . W ten sposób bez popełniania błędu asymilacja może być rozłożona na produkcję  $P$  i respirację  $R$ . Ta ostatnia zmienna informuje o ilości materii lub energii zużywanej w jednostce czasu przez organizm na spełnienie funkcji życiowych. Produkcję generalnie rzecz biorąc można rozdzielić na produkcję związaną ze zmianą  $\Delta w$  własnego ciężaru w jednostce czasu i produkcją potomstwa  $E$  także w jednostce czasu.

Zauważmy, że pomiędzy tymi zmiennymi bioenergetycznymi zachowana jest pewna sekwencja. Ogólnie rzecz biorąc wyrazić ją można kolejnością równań, za pomocą których zmienne te są powiązane ze sobą.

$$C = A + F + U$$

$$A = P + R$$

$$P = \Delta w + E$$

(1.1)

Równania te stanowią wyraz faktu, że także w tym przypadku obowiązuje zasada zachowania materii i energii.

Jednak równania (1.1) stają się nieprawdziwe, jeśli użyte w nich zmienne odnosić się będą do tej samej chwili. Przecież na przykład to, co jest asymilowane, nie pochodzi z tej części materii lub energii, która jest aktualnie konsumowana. Trzeba uwzględnić przechodzenie pokarmu przez przewód pokarmowy oraz czas trwania procesów trawienia. Maszyna fizjologiczna, jaką stanowi organizm, potrzebuje czasu, żeby podaną przy wejściu materię lub energię przepuścić przez kaskadę kolejnych przemian.

Znaczenie tak wybranych zmiennych bioenergetycznych, poza względami biologicznymi, polega także na tym, że bardzo precyzują one rozważania teoretyczne oraz wyraźnie ukierunkowują wysiłki eksperymentatorów. Wiele oczywiście prac bioenergetycznych wychodzi poza tak ustalony kanon i zajmuje się innymi ważnymi w bioenergetyce wielkościami. Czynią to zwykle bardziej szczegółowe modele, np. opisujące zmiany w czasie stopnia wypełnienia jelita i wiele innych wielkości.

Znacznie rzadziej bierze się w rozważaniach bioenergetycznych pod uwagę tak zwane kumulatywne wartości zmiennych bioenergetycznych. Są to wartości wymienionych wyżej zmiennych  $C$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $R$ ,  $F$ ,  $U$ ,  $E$  wysumowane po wszystkich jednostkach czasu zawartych w przedziale od pewnego momentu początkowego aż do chwili bieżącej.

## 2. Pojedynczy osobnik w stałych warunkach

### 2.1 Najprostsze zależności

Podstawowym układem badanym i opisywanym przez bioenergetyków ekologicznych zwierząt jest pojedynczy osobnik w środowisku stałym w czasie i jednorodnym w przestrzeni. Najczęściej nie buduje się jednak teorii, ustala jedynie zależności między poszczególnymi zmiennymi bioenergetycznymi. Szczególną rolę, do końca nie zupełnie wiadomo dlaczego, spełnia w tych rozważaniach ciężar  $w$ , który różni się charakterem od wymienionych w poprzednim rozdziale zmiennych. Te ostatnie są chwilowymi szybkościami przebiegu odpowiednich procesów, natomiast ciężar jest wielkością kumulatywną, którą można przedstawić jako sumę przyrostów ciężaru  $\Delta w$  w kolejnych chwilach.

$$w = \Sigma \Delta w \quad (2.1)$$

Zauważono, że konsumpcję osobnika w środowisku stałym w czasie i jednorodnym w przestrzeni można powiązać z jego ciężarem. Większy osobnik danego gatunku ma najczęściej większą konsumpcję. Najogólniej tę zależność można przedstawić w postaci funkcji potęgowej.

$$C = a_1 w^{b_1} \quad (2.2)$$

gdzie  $a_1$  i  $b_1$  są stałymi, przy czym przeważnie  $b_1 \leq 1$ . W szczególnym przypadku, gdy  $b_1 = 1$ , zależność (2.2) zawiera w sobie także często używaną dla konsumpcji liniową relację od ciężaru. Wyjątkowo dobrze związek (2.2) został przeanalizowany dla skorupiaków (Suščenija i Chmeleva 1967, Suščenija 1975), ale jest prawdziwy także dla wielu innych grup systematycznych.

Podobnie rzecz się ma z respiracją. W takich samych warunkach respirację organizmu najlepiej opisuje zależność potęgowa

$$R = a_2 w^{b_2} \quad (2.3)$$

gdzie  $a_2$  i  $b_2$  są stałymi, najczęściej  $2/3 \leq b_2 \leq 1$ . (p. przegląd w pracy Duncan i Klekowskiego 1975).

Także inne zmienne bioenergetyczne próbowano wiązać z ciężarem osobnika. W szczególności sprawdza się to w stosunku do produkcji potomstwa, które często zależy od ciężaru w sposób liniowy lub potęgowy.

Zależności powyższe pozostają ustalone w obrębie gatunku, tzn. parametry równań typu (2.2) i (2.3) charakteryzują pojedynczy gatunek, a właściwie stadium rozwojowe tego gatunku. Pozwalają one policzyć wartość zmiennej bioenergetycznej dla osobnika rosnącego, czyli takiego, którego ciężar się zmienia oraz dla osobników w tym samym wieku, ale różniących się ciężarami.

Te najprostsze zależności próbowano tłumaczyć na wiele różnych sposobów. Na przykład: ponieważ parametr  $b_2$  w zależności respiracji od ciężaru przyjmuje bardzo często wartość zbliżoną do  $2/3$ , a ciężar osobnika jest proporcjonalny do jego objętości, to wielkość  $w^{b_2}$  będzie w pierwszym przybliżeniu proporcjonalna do powierzchni ciała osobnika, której część bierze przecież udział w procesie respiracji. Oczywiście jest to prawda pod warunkiem, że osobnik ma kształt kuli. Później próbowano wiązać postać równania (2.3) z oszacowaniem liczby mitochondriów za pomocą potęgowej funkcji ciężaru (Smith 1956, Zotin 1975). Ostatnio na powszechność stosowania zależności potęgowych w biologii zwrócili uwagę także Apple i Korostyshevskiy (1980). Autorzy ci wykazali, że potęgowych zależności można oczekiwać pomiędzy takimi parami zmiennych, z których każda podlega zmianom pod wpływem wspólnego czynnika.

Ważną rolę w rozważaniach bioenergetycznych grają wszelkiego rodzaju parametry wydajności konwersji materii lub energii. Wartości tych parametrów uzyskuje się przyrównując do siebie zmienne bioenergetyczne pochodzące z różnych etapów przepływu materii lub energii przez organizm. I tak współczynnik  $U^{-1}$  wydajności asymilacji definiowany jest równaniem

$$U^{-1} = \frac{A}{C} \quad (2.4)$$

i mówi o tym, jaka część konsumowanej materii lub energii ulega asymilacji. Z kolei współczynniki wydajności produkcji brutto

$$K_1 = \frac{P}{C} \quad (2.5)$$

oraz wydajności produkcji netto

$$K_2 = \frac{P}{A} \quad (2.6)$$

informują o tym, jaka część konsumowanej czy asymilowanej materii lub energii kierowana jest na przyrost własnego ciała i produkcję potomstwa. Przedmiotem badań są zmiany tych wskaźników wydajności, np. z wiekiem organizmu.

Na koniec prezentacji najprostszych zależności bioenergetycznych trzeba zrobić jedno istotne wyjaśnienie. Wartości konsumpcji, respiracji, ciężaru osobnika i innych zmiennych bioenergetycznych uzyskuje się najczęściej w eksperymentach, w których hodowana jest grupa osobników, a wynik — wartością uśrednioną po badanych organizmach. Co naprawdę dzieje się w takiej grupie, nie wiemy. Ten uśredniony rezultat przypisujemy pojedynczemu osobnikowi. Czy słusznie? Błąd takiego po-

stępowania trudny jest do oszacowania. Do zagadnienia tego powrócimy jeszcze w rozdziale 5, gdy będziemy się starali opowiedzieć o zjawiskach, o których zapominamy postępując w powyższy sposób.

## 2.2 Podział produkcji

Produkcja może być skierowana na przyrost własnego ciała lub na produkcję potomstwa. Pierwszy człon alternatywy związany jest z przeżyciem organizmu rodzicielskiego, drugi z liczbą i przeżyciem potomków. Dobór naturalny „preferuje” te osobniki, które są w stanie przekazać największą ilość materiału genetycznego następnym pokoleniom. Pojawia się więc nietrywialne pytanie: jaki podział produkcji — ile materii lub energii kierowanej na przyrost ciała, a ile na produkcję potomstwa — stanowi w konkretnej sytuacji ekologicznej optymalne z punktu widzenia doboru naturalnego rozwiązanie. W niektórych bowiem okolicznościach „opłaca się” trochę poczekać z reprodukcją, podrosnąć, być większym, silniejszym i dopiero wtedy wydać więcej potomstwa i lepiej się nim opiekować. Z drugiej strony zwlekanie z reprodukcją może doprowadzić do tego, że inne osobniki wydadzą potomstwo i zawładną zasobami niezbędnymi do reprodukcji.

Ogólne rozwiązanie tego problemu jest trudne, tak jak złożone i różnorodne są sytuacje ekologiczne. Jednak dzięki modelom matematycznym w pewnych szczególnych przypadkach odpowiedź na to pytanie znamy. Zagadnieniami tymi zajmowali się Cohen (1971), Insarov (1975), Mirmirani i Oster (1978), Oster i Wilson (1978) oraz Vincent i Pulliam (1980). W większości tych prac zakłada się jednak, że produkcja jest proporcjonalna do ciężaru ciała osobnika oraz dodatkowo, że śmiertelność w czasie rozwoju osobników nie występuje.

Najbardziej ogólną sytuację rozważali Ziółko i Kozłowski (1983). Autorzy ci założyli, że ilość asymilowanej materii lub energii jest potęgową funkcją ciężaru

$$A = a w^{b_1} \quad (2.7)$$

co można uzyskać z równania (2.2) przy założeniu, że współczynnik wydajności asymilacji jest stały oraz  $a = a_1 U^{-1}$ . Straty energetyczne związane z życiem opisane zostały równaniem (2.3). Wtedy produkcję wyrazić można przez

$$P = a w^{b_1} - a_2 w^{b_2} \quad (2.8)$$

Jeśli przyjmiemy, że funkcja  $\gamma = \gamma(t)$  mówi, jaka część materii lub ener-

gii w chwili  $t$  kierowana jest na produkcję potomstwa, to wzrost organizmu będzie opisywany równaniem

$$\frac{dw}{dt} = (1 - \gamma(t)) (a w^{b_1} - a_2 w^{b_2}) \quad (2.9)$$

w którym zrezygnowaliśmy z różnicowej formy  $\Delta w$  oznaczania zmiany ciężaru w jednostce czasu na rzecz formy różniczkowej  $\frac{dw}{dt}$ , co zupełnie nie zmienia sensu rozważań.

Założmy, że osobnik zagrożony jest ciągle szansą śmierci, a prawdopodobieństwo przeżycia do wieku  $t$  jest proporcjonalne do  $e^{-at}$ . Wtedy można przyjąć, iż dostosowanie osobnika opisane jest przez funkcję  $Q$ .

$$Q = \int_0^T \gamma(t) (a w^{b_1} - a_2 w^{b_2}) e^{-at} dt \quad (2.10)$$

gdzie  $T$  jest maksymalną długością życia. Wartość  $Q$  jest równa sumie ilości materii lub energii kierowanej przez całe życie w kolejnych jednostkach czasu na produkcję potomstwa. Przy tym każdy składnik sumy obciążony jest wagą szybko malejącą z czasem, co jest odbiciem faktu, iż w przypadku ciągłego zagrożenia śmiertelnością odkładanie reprodukcji jest bardzo ryzykowną grą.

Problem polega na znalezieniu takiej funkcji  $\gamma(t)$ , która maksymalizuje  $Q$ . Jest to jedno z zagadnień matematycznej teorii procesów optymalnych. Okazuje się, że jest takie rozwiązanie, ale wtedy funkcja  $\gamma(t)$  przyjmuje w odcinkach czasu wartość 0 lub 1, tzn. że optymalną strategią rozdziału produkcji jest kierowanie w kolejnych odcinkach czasu całej materii i energii wyłącznie na przyrost ciężaru lub wyłącznie na produkcję potomstwa. Daje to w efekcie rozdzielone w czasie okresy wzrostu i okresy reprodukcji. Autorzy wyciągnęli także wnioski co do momentów, w których powinno następować przełączanie produkcji.

Podkreślmy jeszcze raz fakt, że ten i podobne modele dotyczą szczególnych sytuacji. Opisują organizmy żyjące w stałym środowisku, a faktycznie środowisko to w żaden sposób nie limituje wzrostu i reprodukcji. Aczkolwiek do tego, aby mówić o szansie przeżycia osobnika, trzeba założyć, że mamy do dyspozycji pewną grupę osobników, to faktycznie osobnik w tych modelach zupełnie nie odczuwa obecności innych organizmów. W istocie rzeczy są to opisy optymalnych podziałów produkcji w sytuacji pojedynczego organizmu w stałym środowisku.

### 2.3. Równania wzrostu

Według jakich reguł zmienia się ciężar organizmu w okresach pomiędzy aktami reprodukcji? Na pytanie to starają się odpowiedzieć tzw. równania wzrostu.

Najchętniej używane, nie tylko zresztą w bioenergetyce, ale wcale nie najlepiej wyjaśniające przebieg procesu wzrostu, jest równanie wzrostu eksponencjalnego. Podstawowym założeniem kryjącym się za tym równaniem jest to, że przyrost ciężaru osobnika w jednostce czasu (używać teraz będziemy różniczkowego symbolu  $\frac{dw}{dt}$  zamiast różnicowego

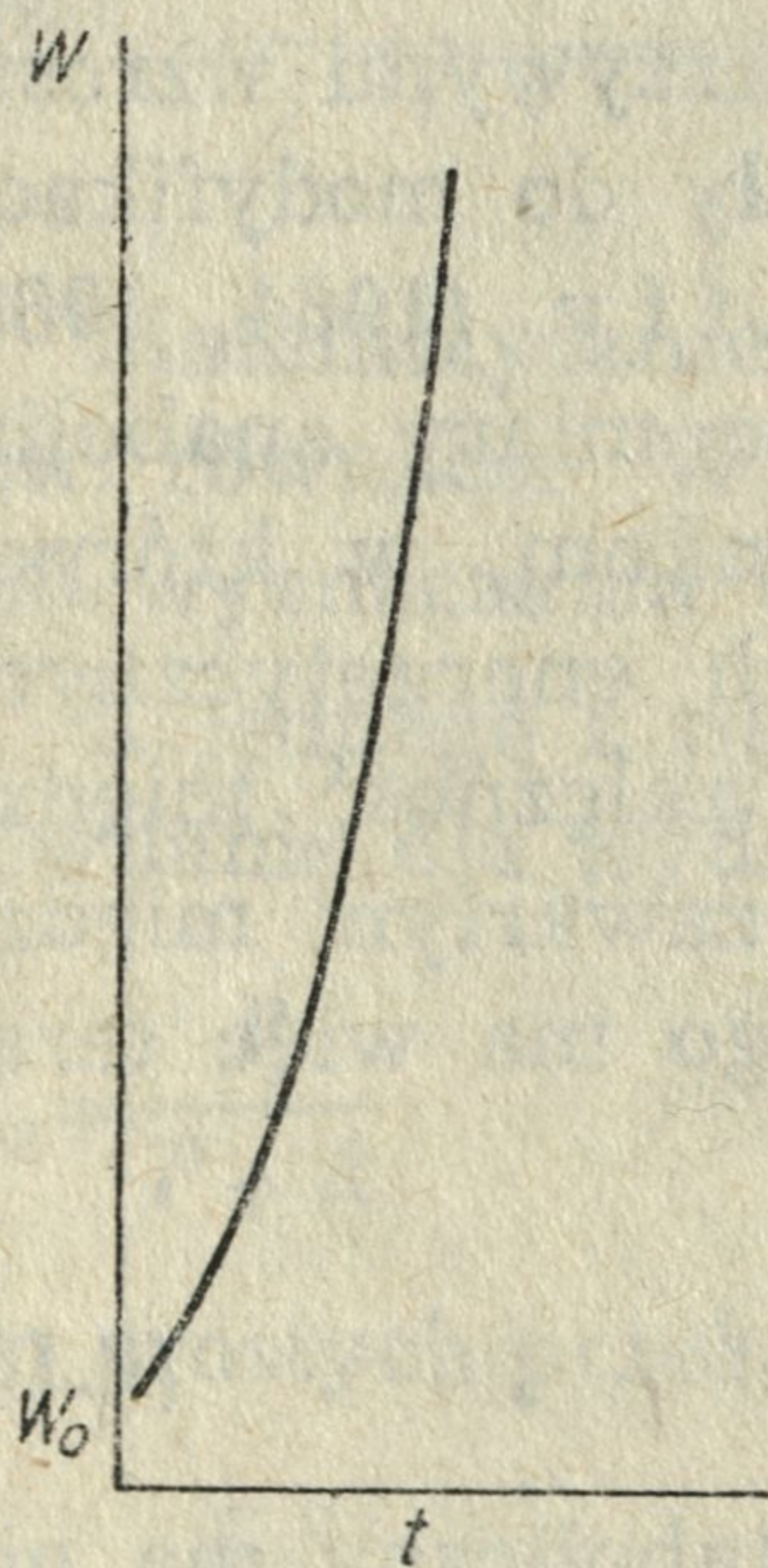
$\Delta w$ ) jest proporcjonalny do ciężaru już osiągniętego. Równanie wzrostu eksponencjalnego można wobec tego napisać w postaci

$$\frac{dw}{dt} = k w \quad (2.11)$$

Równanie (2.11) opisuje nieograniczony wzrost ciężaru ze stałym tempem  $k$  przyrostu na jednostkę ciężaru. Rozwiązaniem równania (2.11) jest funkcja

$$w(t) = w(t_0) e^{k(t-t_0)} \quad (2.12)$$

gdzie  $t_0$  jest chwilą początkową, a  $w(t_0)$  — ciężarem początkowym w chwili  $t_0$  (rys. 2).



Rys. 2. Krzywa wzrostu eksponencjalnego

$t$  — czas,  $w$  — ciężar

Exponential growth curve

$t$  — time,  $w$  — weight

Bardzo wielu autorów próbowało uzmiennić  $k$ , przedstawiając je jako funkcję ciężaru lub wieku organizmu:  $k = \eta (w - w)$  (używane przez Brody'ego do opisu wzrostu w okresie dojrzałości płciowej zwierząt),  $k = \delta (x - w) w$  (tzw. równanie logistyczne),  $k = \mu e^{-\phi t}$  (równanie Gompertza),  $k = v/t$  (równanie Schmalhausena) oraz  $k = \rho (t_m - t)$  (równanie Zotina). Szczegóły tych i innych równań wzrostu znajdują się w pracy Majkowskiego i Uchmańskiego (1980).

Twórcą jednego z pierwszych bardziej złożonych równań wzrostu był Pütter (1920). Prace nad tym równaniem prowadzone były później

przez Bertalanffy'ego i jest ono tradycyjnie łączone z jego nazwiskiem. Pierwotna postać równania była następująca

$$\frac{dw}{dt} = F_1(w, t) - F_2(w, t) \quad (2.13)$$

$F_1(w, t)$  oznacza szybkość anabolizmu, czyli syntezy materiałów budulcowych, która zależy od ciężaru i czasu (wieku organizmu), zaś  $F_2(w, t)$  opisuje szybkość katabolizmu, inaczej mówiąc degradacji materiałów budulcowych.

Pütter zakładał, że szybkość anabolizmu jest wprost proporcjonalna do konsumpcji, a ta z kolei do powierzchni przewodu pokarmowego. Zakładał także izometryczny wzrost organizmu. Wszystko to pozwoliło przyjąć, że szybkość anabolizmu jest proporcjonalna do  $w^{2/3}$ . O szybkości katabolizmu założono natomiast, że jest proporcjonalna do ciężaru. Dało to ostatecznie następujące równanie wzrostu

$$\frac{dw}{dt} = H w^{2/3} - K w \quad (2.14)$$

gdzie  $H$  i  $K$  są stałymi.

Rozbieżność między danymi eksperymentalnymi a krzywymi wzrostu uzyskanymi na podstawie równania (2.14) doprowadziły do modyfikacji i nowej interpretacji równania wzrostu. Bertalanffy (1964, 1965) zaproponował użycie metabolizmu spoczynkowego jako miary anabolizmu, ponieważ ten ostatni najlepiej odpowiada warunkom, w których proces wzrostu prawie wyłącznie decyduje o stratach energetycznych organizmu. Bertalanffy założył, że istnieje potęgowa zależność między respiracją a ciężarem ciała osobnika z wykładnikiem zawartym między  $2/3$  a  $1$ . Anaboliczny człon w równaniu Bertalanffy'ego ma więc teraz postać

$$F_1(w, t) = H w^m \quad (2.15)$$

gdzie  $H$  i  $m$  są stałymi oraz  $2/3 \leq m \leq 1$ . Człon kataboliczny ma niezmienioną formę

$$F_2(w, t) = K w \quad (2.16)$$

Daje to następujące równanie wzrostu zwane równaniem Bertalanffy'ego

$$\frac{dw}{dt} = H w^m - K w \quad (2.17)$$

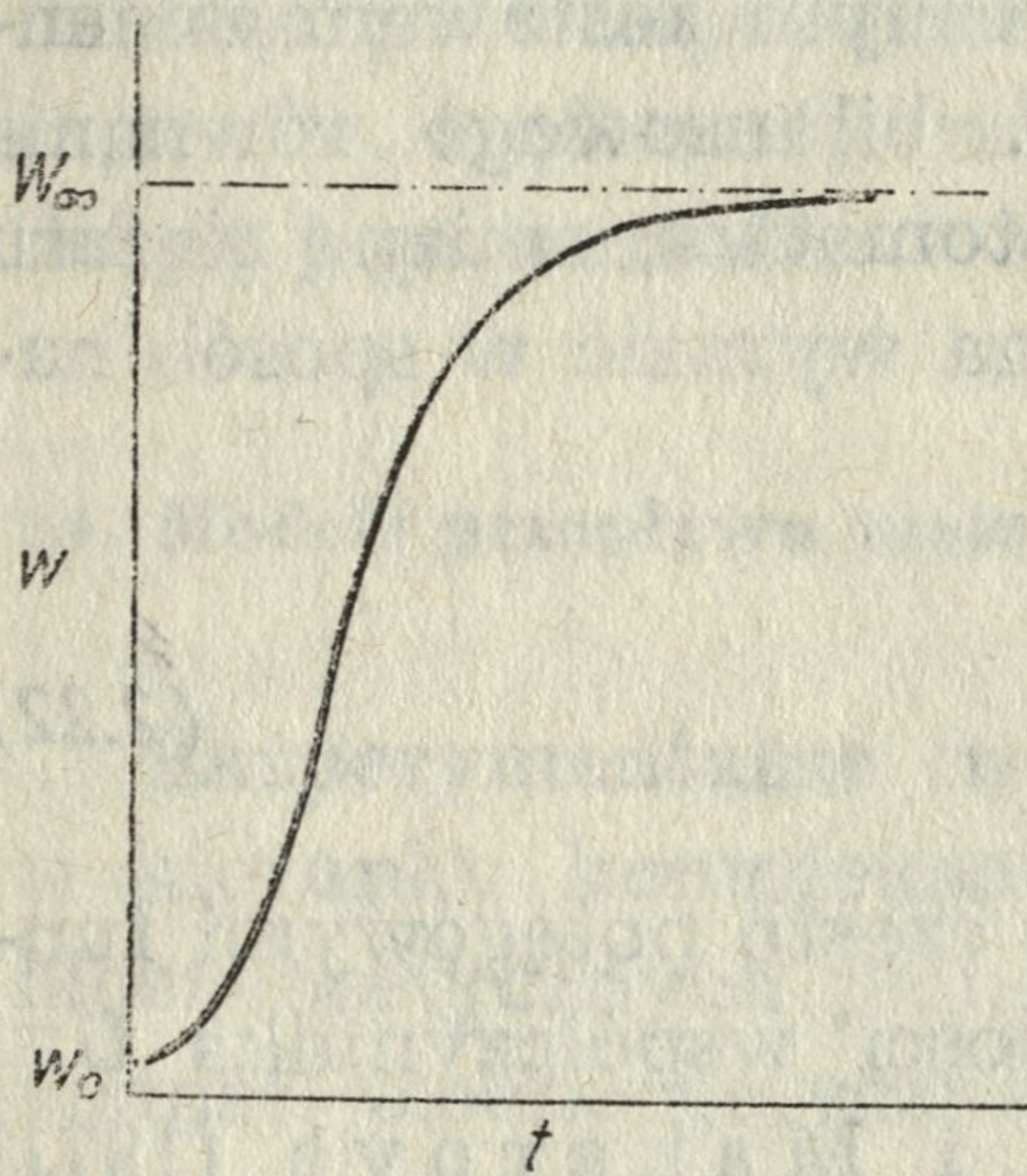
Zauważmy jeszcze, że w obu równaniach (2.17) i (2.14) w stosunku do postaci pierwotnej (2.13) zrezygnowano z zależności od czasu w członie anabolicznym i katabolicznym.



Rozwiązanie równania Bertalanffy'ego oraz równania (2.14) z  $m = 2/3$  ma postać

$$w(t) = w_{\infty} \left( 1 - \left( 1 - \left( \frac{w_0}{w_{\infty}} \right)^{1-m} \right) e^{-(1-m)K(t-t_0)} \right)^{\frac{1}{1-m}} \quad (2.18)$$

gdzie  $w_{\infty} = (H/K)^{1/(1-m)}$ , natomiast  $w_0$  jest ciężarem początkowym w początkowej chwili  $t_0$ . Krzywa wzrostu opisana przez równanie (2.18) jest ograniczona i S-kształtna,  $w_{\infty}$  jest ciężarem końcowym, do którego zmierza  $w$ , gdy  $t$  dąży do nieskończoności (rys. 3).



**Rys. 3.** Krzywa wzrostu opisanego równaniem Bertalanffy'ego

$t$  — czas,  $w$  — ciężar. Pokazano zmianę ciężaru od ciężaru początkowego  $w_0$  do ciężaru końcowego  $w_{\infty}$

Growth curve described by Bertalanffy equation

$t$  — time,  $w$  — weight. Change from initial weight  $w_0$  to final weight  $w_{\infty}$

Matematycznie taką samą postać jak równanie Bertalanffy'ego ma tzw. równanie Winberga (1966). Jednak jego interpretacja oraz sposób wyznaczania występujących w nim parametrów są odmienne.

Z jednego z równań (1.1) i równania (2.6) można uzyskać następujące równanie dla wydajności produkcji netto (p. rozdz. 2.1)

$$K_2 = \frac{P}{P+R} \quad (2.19)$$

Po prostych przekształceniach dostajemy

$$P = \frac{K_2}{1-K_2} R \quad (2.20)$$

Zakładamy dalej, że w okresach pomiędzy aktami reprodukcji cała produkcja kierowana jest na przyrost ciężaru oraz że respiracja jest tak jak w równaniu (2.3) potęgową funkcją ciężaru. Prowadzi to do równania

$$\frac{dw}{dt} = a_2 \frac{K_2}{1-K_2} w^{b_2} \quad (2.21)$$

Zgodnie z rozważaniami Winberga należy w ogólnym przypadku założyć, że  $K_2$  jest funkcją wielkości osobnika i maleje ze wzrostem jego ciężaru. Równanie (2.21) opisuje więc ograniczoną krzywą wzrostu.

Dysponując równaniem (2.21) Winberg przyrównał je do równania Bertalanffy'ego o postaci (2.17) i uzyskał stąd wyrażenia opisujące wartości parametrów  $H$  i  $K$  z tego ostatniego równania jako funkcje  $K_2$ , ciężaru początkowego oraz ciężaru końcowego. Różnice w podejściu Bertalanffy'ego i Winberga są ogromne. Pierwszy traktował swoje równanie jako matematyczny model procesu wzrostu. Winberg w istocie uznał równanie Bertalanffy'ego za wzór empiryczny dobrze przybliżający eksperymentalne krzywe wzrostu i starał się parametry tego równania wyrazić poprzez wielkości dobrze zdefiniowane i łatwo mierzalne.

Nawrotem do koncepcji Bertalanffy'ego, a jednocześnie ukłonem w kierunku tendencji do posługiwania się klasycznym zestawem zmiennych bioenergetycznych była konstrukcja tzw. bilansowego równania wzrostu. W okresach, kiedy nie ma produkcji potomstwa, zmianę ciężaru osobnika, zgodnie z jednym z równań (1.1), można wyrazić w sposób następujący

$$\frac{dw}{dt} = A - R \quad (2.22)$$

Jak już wiemy, respiracja i asymilacja są bardzo często potęgowymi funkcjami ciężaru, ta ostatnia pod warunkiem stałości współczynnika  $U^{-1}$  wydajności asymilacji. Wykorzystali to Z a i k a i M a k a r o v a (1971) oraz Z a i k a (1975) i napisali równanie (2.22) w postaci nazwanej bilansowym równaniem wzrostu

$$\frac{dw}{dt} = a w^{b_1} - a_2 w^{b_2} \quad (2.23)$$

gdzie oznaczenia przyjęto takie, jak w opisie równań (2.7) i (2.3). Równanie powyższe, jeśli chodzi o jego matematyczną postać, stanowi uogólnioną postać równania Bertalanffy'ego (staje się nim, gdy  $b_2 = 1$ ) i podobnie jak ono opisuje wzrost ograniczony o S-kształtnej krzywej wzrostu. Ciężar końcowy dany jest równaniem

$$w_\infty = \left( \frac{a}{a_2} \right)^{1/(b_2 - b_1)} \quad (2.24)$$

Do tego miejsca omawialiśmy deterministyczne równania wzrostu, tzn. opisujące wzrost, który jest ściśle wyznaczany warunkami początkowymi. Dodatkowo modele te dotyczyły wzrostu przebiegającego w czasie w sposób ciągły i zawierały w sobie opis ciągłego procesu konsumpcji i asymilacji. Inne możliwości, które mają równie dużo uzasadnień biologicznych, aczkolwiek gorzej układają się we wcześniej omawianym schemacie wyróżniania zmiennych bioenergetycznych, stanowią stochastyczne modele wzrostu. Sposoby konstrukcji stochastycznych modeli wzrostu są właściwie podobne. Przedstawimy je w duchu pracy P a r k s a (1973)

i de Jong (1976), ze znacznymi jednak uproszczeniami dla jasności obrazu.

Niech środowisko zawiera pokarm występujący w postaci cząstek. Zjedzenie takiej cząstki powoduje przyrost ciężaru osobnika o pewną liczbę jednostek. Istotą konstrukcji modelu stochastycznego jest podanie przepisu na prawdopodobieństwo opisujące szansę złapania cząstki pokarmu i tym samym zwiększenia ciężaru. Istnieje wiele sposobów postępowania. Można np. założyć, że prawdopodobieństwo złapania cząstki pokarmu zależy od liczby cząstek już złapanych, czyli od ciężaru osobnika. W modelach stochastycznych bada się rozkłady ciężarów, inaczej mówiąc prawdopodobieństwo uzyskania w określonym czasie różnych ciężarów, stąd otrzymać można średni ciężar lub najbardziej prawdopodobną jego wartość.

#### 2.4. Modele przepływu materii lub energii przez organizm

Eksperymentalne badania bioenergetyczne bardzo często zmiierają w kierunku kompleksowego zbierania danych o wszystkich zmiennych bioenergetycznych jednocześnie w czasie rozwoju osobnika. Sporządza się bilanse bioenergetyczne. Ich matematycznymi odpowiednikami są modele przepływu energii przez organizm (Uchmański 1980, 1982). Tradycyjny bilans bioenergetyczny to zestaw liczb, z których każda reprezentuje wartości zmiennych bioenergetycznych w poszczególnych jednostkach czasu, w których śledzi się rozwój osobniczy. Model zaś przepływu energii lub materii przez organizm to próba przedstawienia tych liczb i związków między nimi w postaci równań matematycznych. Każde z nich powinno opisywać zmiany w czasie wartości poszczególnych zmiennych bioenergetycznych. Jest tam więc odpowiednie równanie dla konsumpcji, asymilacji itd., a równanie wzrostu może stanowić tylko jedno z równań układu.

Model taki zapewnia dużą elastyczność opisu, bowiem pozwala zawrzeć w tym schemacie opisy przepływu materii lub energii przez organizmy o różnej biologii. Nie są to jednak równania ogólne. Dotyczą sytuacji charakterystycznej dla wybranego gatunku, stadium rozwojowego, płci i sytuacji ekologicznej.

Podjęcie to nie ma jednak wielu niedostatków charakterystycznych dla omawianych wcześniej równań wzrostu. Pozwala opisywać zmiany ciężarów osobnika nie tylko pomiędzy okresami reprodukcji bądź do momentu osiągnięcia dojrzałości płciowej, ale także w trakcie trwania rozmnażania; umożliwia odtwarzanie wielu osobliwości krzywych wzrostu, jak na przykład bardzo częsty spadek ciężaru pod koniec życia osobnika, oraz nie przyznaje aktualnemu ciężarowi decydującego wpływu na szybkość zmian ciężaru ciała tak, jak czynią to klasyczne równania wzrostu.

Model taki po raz pierwszy został skonstruowany dla przepływu energii przez organizm skorupiaka *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) przez Klekowskiego, Majkowskiego i Ivanovą (1980), później dla wrotka *Brachionus rubens* Ehrb. (Majkowski, Pilarska i Klekowski 1980) oraz rozkruszka *Rhizoglyphus echinopus* (F. et R.) (Klekowski i Uchmański 1980a). W przypadku dorosłego stadium tego ostatniego organizmu model przepływu energii stanowi następujący układ równań

$$\begin{aligned} E &= g(t) w \\ C &= s E + p \\ R &= a_2 w^{b_2} \\ A &= U^{-1}(t) C \\ P &= A - R \\ \Delta w &= P - E \end{aligned} \tag{2.25}$$

gdzie  $s$ ,  $p$ ,  $a_2$ ,  $b_2$  są stałymi, natomiast  $g(t)$  oraz współczynnik wydajności asymilacji  $U^{-1}(t)$  pewnymi funkcjami czasu (wieku organizmu). Rozwiązując taki układ równań, najczęściej numerycznie za pomocą komputera, uzyskujemy obraz zmian w czasie wartości wszystkich zmiennych bioenergetycznych.

Ta, a nie inna postać równań układu (2.25) wynika z analizy danych eksperymentalnych i odnosi się tylko do opisywanego organizmu. Nie jest to jednak jedyny sposób opisanie przepływu energii przez organizm rozkruszka, gdyż równania układu (2.25) nie są wyrazem żadnego ogólnego prawa biologicznego, lecz naszych wyobrażeń popartych statystyczną analizą danych eksperymentalnych. Stwarza to pewien margines dowolności. Układ innych równań może równie dobrze pasować do tego samego bilansu bioenergetycznego.

Jaki jest cel budowania modeli przepływu materii i energii przez organizm? Jakich nowych informacji dostarczają, których nie jesteśmy w stanie uzyskać z samych danych eksperymentalnych stanowiących podstawę konstrukcji tych modeli? Jednym z narzędzi badania takich układów równań jest tzw. analiza czułości. Zmieniając parametry modelu możemy obserwować, jak takie zmiany wpływają na przepływ energii przez organizm. Okazało się (Klekowski i Majkowski 1980, Klekowski i Uchmański 1980b, Majkowski i Bramall 1980, Majkowski, Pilarska i Klekowski 1980), że modele przepływu energii są znacznie bardziej czułe na zmiany parametrów opisujących wpływ energii do organizmu niż jej wypływ. Oznacza to, że wbrew dotychczasowym tradycjom badań eksperymentalnych w bioenergetyce należy dużo więcej uwagi poświęcić zwiększeniu dokładności pomiaru konsumpcji i asymilacji osobników niż, jak się to do tej pory robiło, badaniom respiracji.

### 3. Pojedynczy osobnik w środowisku zmiennym w czasie

#### 3.1. Wpływ warunków pokarmowych na konsumpcję i asymilację przez organizm

Zwiększenie ilości dostępnego pokarmu powoduje wzrost konsumpcji organizmu. Jest to fakt oczywisty. Jednakże ilość materii lub energii dostarczanej organizmowi, jego asymilacji, nie rośnie nieograniczenie z polepszaniem warunków pokarmowych. Organizm ma ograniczone możliwości „przerobienia” dostarczonej materii i energii. Powyżej pewnej ilości pokarmu w środowisku asymilacja już nie wzrasta, organizm pracuje „na maksymalnych obrotach”. W tym zakresie warunków pokarmowych obserwować można wręcz spadek asymilacji. Suščenija i Chmeleva (1967) oraz Suščenija (1975) zauważyli, że zmiany warunków pokarmowych powodują ograniczony wzrost konsumpcji. Po początkowym szybkim przyroście dalsze polepszanie warunków pokarmowych nie daje już przyrostów konsumpcji, jej wartość ustala się na pewnym poziomie. Najczęściej jest tak, że w potęgowej zależności (2.2) konsumpcji od ciężaru zmianom podlega tylko parametr  $a_1$ , natomiast wykładnik zależności pozostaje stały.

Zmiany ilości asymilacji materii lub energii następujące po zmianach warunków pokarmowych są, najogólniej rzecz ujmując, wynikiem wpływu tych ostatnich na konsumpcję, czyli proces napełniania przewodu pokarmowego, jak również na wydajność procesu asymilacji, czyli przechodzenia pokarmu przez ścianki przewodu pokarmowego. Oba te procesy były modelowane przy użyciu metod matematycznych.

Podstawowym modelem opisującym zależność między konsumpcją a warunkami pokarmowymi jest równanie zaproponowane przez Ivleva (1955) pierwotnie dla ryb, a potem używane przez wielu autorów dla szeregu innych gatunków i sytuacji. Centralne miejsce w tych rozważaniach zajmuje maksymalna możliwa konsumpcja  $C_m$  organizmu, czyli konsumpcja występująca w optymalnych warunkach pokarmowych. Ivlev założył, że tempo zmian konsumpcji (wyrażone przez pochodną  $dC/dV$ , gdzie  $V$  oznacza ilość dostępnego pokarmu) wywołane zmianami warunków pokarmowych jest tym większe, im rzeczywista konsumpcja jest mniejsza od maksymalnej i opisał to liniowym równaniem

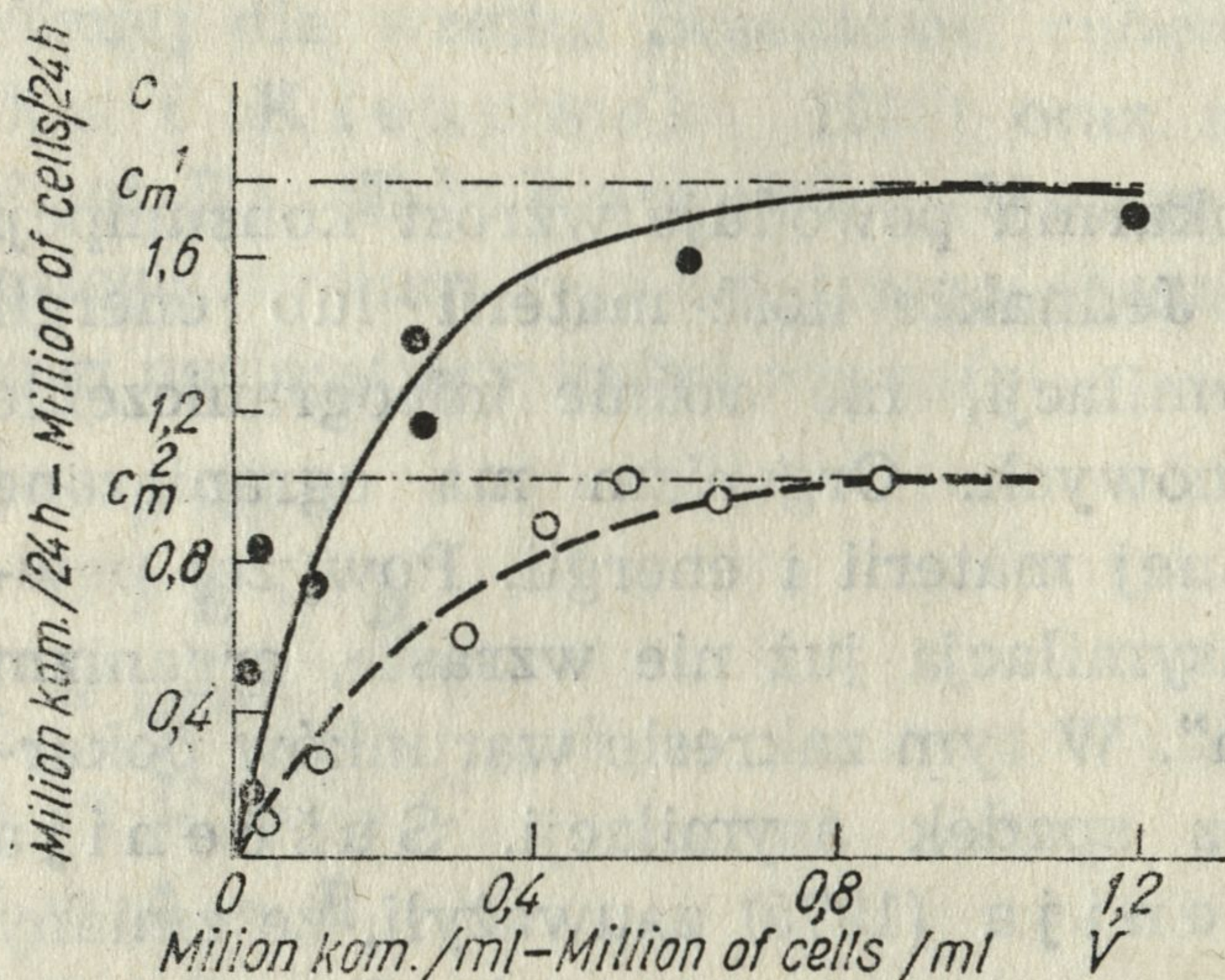
$$\frac{dC}{dV} = \xi (C_m - C) \quad (3.1)$$

gdzie  $\xi$  jest stałą. Rozwiązując to równanie względem  $C$ , przy wykorzystaniu założenia, że gdy  $V = 0$  to także  $C = 0$ , uzyskujemy zależność konsumpcji organizmu od ilości  $V$  dostępnego pokarmu

$$C(V) = C_m (1 - e^{-\xi V}) \quad (3.2)$$

Kształt krzywej (3.2) przedstawiono na rysunku 4. Odpowiada on wy-

obrażeniom biologicznym — poprawa warunków pokarmowych powoduje asymptotyczny wzrost konsumpcji do wartości maksymalnej.



**Rys. 4.** Wzór Ivleva (3.2) dopasowany do punktów eksperymentalnych obrazujących zależność konsumpcji  $C$  od koncentracji pokarmu  $V$  dla *Simocephalus vetulus* (linia ciągła) i *Bosmina longirostris* (linia przerywana) (wg Suščenija 1975)

Obie zależności różnią się zarówno konsumpcją maksymalną  $C_m$  jak i wartością parametru  $\xi$

Ivlev's equation (3.2) matching the experimental points illustrating the relation of consumption  $C$  and food concentration  $V$  for *Simocephalus vetulus* (solid line) and *Bosmina longirostris* (broken line) (after Suščenija 1975)

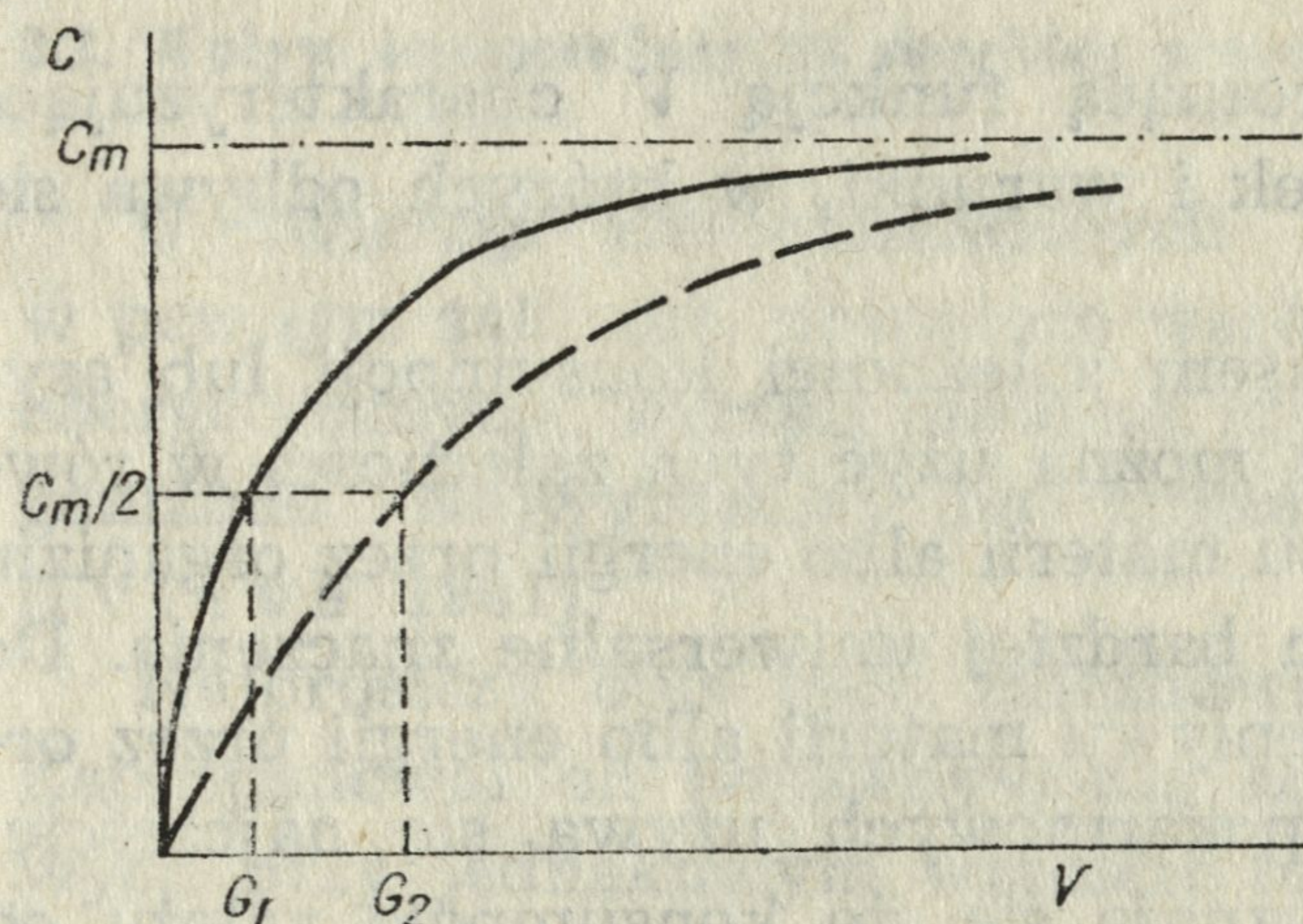
Both relationships differ both in maximal consumption  $C_m$  and in the value of the parameter  $\xi$

Model Ivleva jest bardzo prosty, by nie rzec zbyt uproszczony. Pominięto w nim całą złożoną fizjologię, a także ekologię procesu odżywiania. Na dobrą sprawę nie proponuje on żadnego biologicznego mechanizmu oddziaływania warunków pokarmowych na konsumpcję organizmu, ani nie opisuje żadnego konkretnego sposobu zdobywania pokarmu. Zakłada tylko, że konsumpcja osobnika zmienia się szybciej, jeśli warunki pokarmowe są gorsze. Model Ivleva zawiera także pewne osobliwości matematyczne, które z biologicznego punktu widzenia mogą być nieuzasadnione. Mianowicie potrzeby pokarmowe osobnika w modelu Ivleva, jeśli można tak powiedzieć, nie są praktycznie nigdy zaspokajane, gdyż maksymalna konsumpcja osiągnięta jest tylko wtedy, kiedy  $V = \infty$ .

Inne próby prostego opisu zależności konsumpcji od ilości dostępnego pokarmu sprowadzają się do użycia wzoru Michaelisa-Mentena, znanego z modeli matematycznych kinetyki chemicznej reakcji enzymatycznych (Michaelis i Menten 1913, p. także omówienie u Romanovskiego, Stepanovej i Černavskiego 1975 lub Murrya 1977). Jeżeli odpowiednie oznaczenia chemiczne zastąpimy przez konsumpcję  $C$  i ilość dostępnego pokarmu  $V$ , to dostaniemy

$$C(V) = C_m \frac{V}{G + V} \quad (3.3)$$

gdzie  $C_m$  jest maksymalną konsumpcją przy  $V = \infty$ , a  $G$  stałą. Kształt zależności (3.3) obrazuje rysunek 5. Ekologiczna interpretacja tego ostatniego równania jest chyba jeszcze trudniejsza niż modelu Ivleva. Należy je traktować jako pewien wzór empiryczny.



**Rys. 5.** Zależność konsumpcji  $C$  od ilości dostępnego pokarmu według wzoru Michaelisa-Mentena (3.3)

Pokazano, że stała  $G$  ma interpretację takiej ilości pokarmu, przy której konsumpcja osiąga połowę swojej wartości maksymalnej  $C_m$ . Obie krzywe różnią się wartościami stałej  $G$

Relationship between consumption  $C$  and the amount of food available after Michaelis-Menten's (3.3) curve

Constant  $G$  is decoded at an amount of food when the consumption attains half of its maximal value  $C_m$ . Both curves differ as to the values of constant  $G$

Równania (3.2) i (3.3) w sposób aż zadziwiająco dobry pasują do różnych danych eksperymentalnych. Powodem tej dużej elastyczności jest po pierwsze prostota równań, a po drugie obecność w każdym z nich aż dwóch parametrów, które można dobrać.

Znacznie uboższa jest literatura dotycząca modeli zmian wydajności asymilacji z warunkami pokarmowymi. Suščenija (1975) podaje dla filtratorów następującą, ustaloną empirycznie, potęgową zależność pomiędzy współczynnikiem wydajności asymilacji  $U^{-1}$  a ilością dostępnego pokarmu

$$U^{-1}(V) = a_3 V^{-b_3} \quad (3.4)$$

gdzie  $a_3$  i  $b_3$  są stałymi, przy czym  $b_3 > 0$ . Ponieważ wykładnik potęgi w zależności (3.4) jest ujemny, to współczynnik wydajności asymilacji maleje ze wzrostem ilości dostępnego pokarmu.

Natomiast Ursin (1967) w swoim modelu wzrostu ryb użył zależności bez matematycznej osobliwości, którą odznacza się wzór (3.4). Ten ostatni bowiem ekstrapolowany poza zakres punktów eksperymentalnych, do których został dopasowany, charakteryzuje się tym, że  $U^{-1} \rightarrow \infty$  dla  $V \rightarrow 0$ , co jest nonsensem, ponieważ z definicji (2.4) wynika, że  $U^{-1} \leq 1$ .

Ursin przyjął, że współczynnik wydajności asymilacji maleje od wartości zbliżonych do jedności, w bardzo złych warunkach pokarmowych ( $V \approx \approx 0$ ) do pewnej wartości minimalnej (w szczególności do zera) w obecności nadmiaru pokarmu ( $V = \infty$ ) zgodnie z równaniem

$$U^{-1}(V) = 1 - e^{-a_4/f(V)} \quad (3.5)$$

gdzie  $a_4$  jest stałą, zaś  $f(V)$  ściśle rosnącą funkcją  $V$  charakteryzującą w swojej konkretnej postaci gatunek i warunki, w których odbywa się proces asymilacji.

Dysponując matematycznym opisem zależności konsumpcji lub asymilacji od warunków pokarmowych można użyć tych zależności w równaniu wzrostu lub modelu przepływu materii albo energii przez organizm i w ten sposób nadać tym ostatnim bardziej uniwersalne znaczenie. Do konstrukcji modeli wzrostu lub przepływu materii albo energii przez organizm w zmiennych warunkach pokarmowych używa się najczęściej dwóch schematów. W pierwszym uznaje się, że konsumpcja zależy od ilości pokarmu zgodnie z modelem Ivleva lub Michaelisa-Mentena, a wydajność asymilacji jest stała. W drugim schemacie przyjmuje się, że konsumpcja rośnie z polepszaniem warunków pokarmowych (w sposób nieograniczony, np. liniowo, jak we wcześniej cytowanym modelu Ursina wzrostu ryb, albo w sposób ograniczony, jak w modelu przepływu energii przez organizm wrotka *Brachionus rubens* — Majkowski, Pilarska i Klekowski 1980), natomiast wydajność asymilacji spada np. zgodnie z równaniem (3.4) lub (3.5). Oba te podejścia prowadzą oczywiście do podobnych rezultatów. Asymilacja organizmu, czyli iloczyn jego konsumpcji i współczynnika wydajności asymilacji pozostają rosnącą, ale ograniczoną funkcją ilości dostępnego pokarmu w środowisku.

W momencie jednak użycia zależności od warunków pokarmowych pojawia się poważny problem. Dopóki model matematyczny budowany jest na podstawie eksperymentów, w których zmieniano rzeczywiście tylko jeden rodzaj pokarmu, najczęściej wszystko jest w porządku i sytuację można opisać powyższymi zależnościami. Jeśli jednak dieta składa się z wielu składników, których wzajemny udział zmienia się w różny sposób lub gdy zdobywanie pokarmu fizjologicznie połączone jest z pobieraniem innego ważnego elementu, np. tlenu w przypadku niektórych filtratorów, to sytuacja bardzo się komplikuje i trzeba uczciwie powiedzieć, że nie mamy modeli matematycznych tych przypadków, modeli, które byłyby równie powszechnie akceptowane, jak wcześniej omawiane w tym rozdziale zależności.

Zarysowuje się teraz różnica między opisem organizmu w kategorii przepływu energii i kategorii krążenia materii. Ten pierwszy sprowadza wszystko do operowania wspólną walutą — energią — i w zasadzie umożliwia stosowanie znanych modeli matematycznych. Drugi natomiast przez różnorodność składu tego, co nazywamy materią, odmienne sposo-



by oddziaływania, wzajemne powiązania między sposobami zdobywania i osobno przyswajania tych składników stwarza ogromne trudności w systematycznym, matematycznym opisie zależności pokarmowych na poziomie osobnika.

### 3.2. Wpływ temperatury na przebieg procesów bioenergetycznych

U zwierząt zmiennocieplnych wzrost temperatury, przynajmniej w pewnym zakresie, powoduje wzrost szybkości przebiegu procesów bioenergetycznych, wzrasta bowiem szybkość reakcji biochemicznych w organizmie. Najwyraźniej na zmiany temperatury reaguje respiracja (Ivleva 1981).

Najprostszy opis tych zależności przedstawił Van't Hoff (1898). Zaproponował on porównywanie szybkości przebiegu procesów życiowych przy jednakowym wzroście temperatur. Niech  $R(T_1)$  i  $R(T_2)$  oznaczają respirację w temperaturach  $T_1$  i  $T_2$ , wtedy tzw. równanie Van't Hoffa ma postać

$$R(T_2) = Q_{T_2-T_1} R(T_1) \quad (3.6)$$

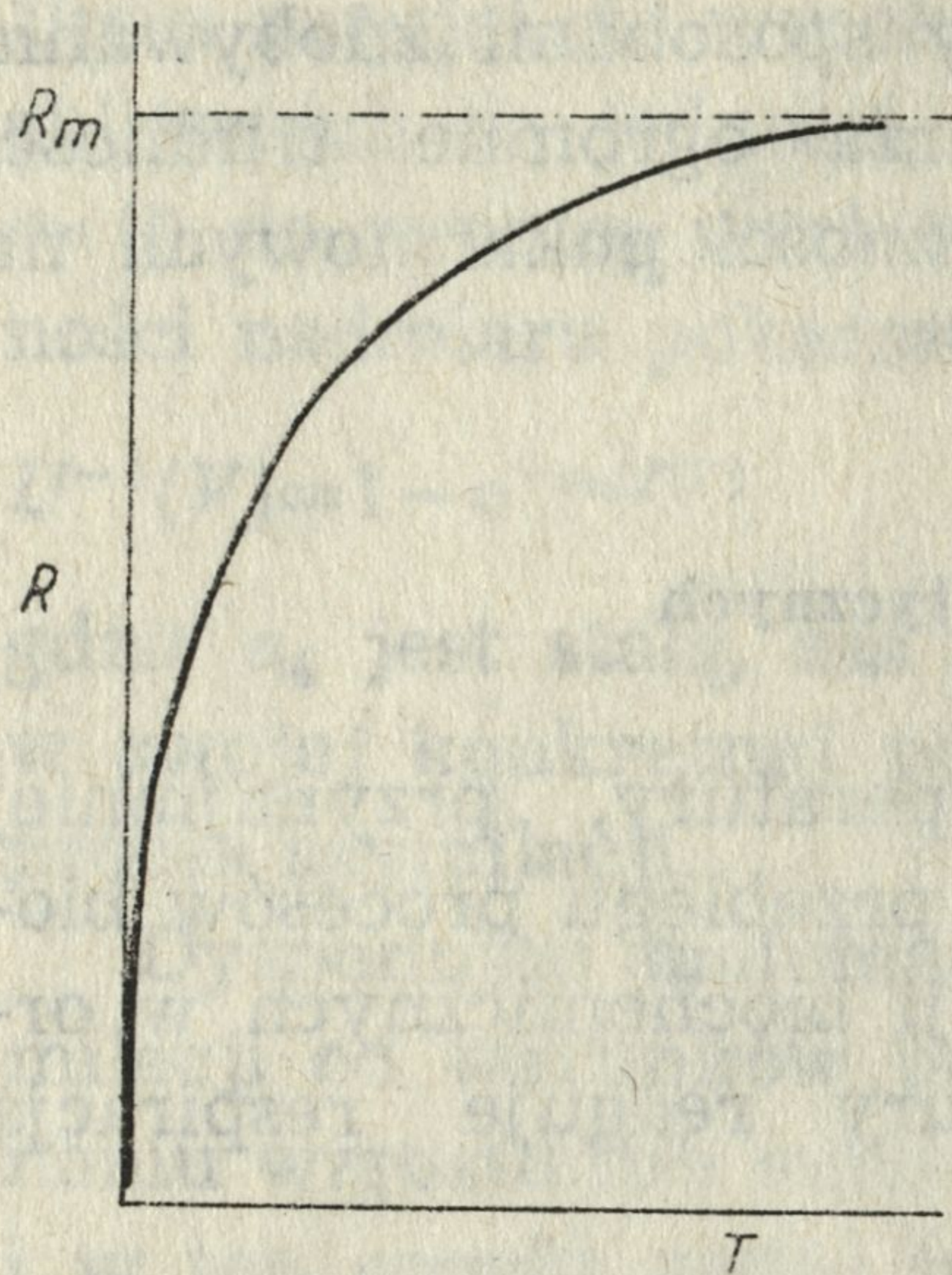
gdzie stała  $Q_{T_2-T_1}$  informuje, ile razy wzrosła szybkość respiracji przy wzroście temperatury od  $T_1$  do  $T_2$ . Van't Hoff ustalił, że w szerokim zakresie temperatur przyrost temperatury o  $10^\circ$  zwiększa szybkość procesów, w tym także procesów życiowych, najczęściej dwu lub trzykrotnie ( $2 \leq Q_{10} \leq 3$ ) i ta wartość współczynnika  $Q_{T_2-T_1}$  stanowi podstawę najprostszyc przewidywań skutków wywołanych zmianami temperatur.

W bioenergetyce stosuje się także inną zależność od temperatury, pierwotnie sformułowaną przez Arrheniusa (1889, 1915) dla opisu szybkości przebiegu reakcji chemicznych. W myśl tej zależności respirację  $R(T)$  w temperaturze bezwzględnej  $T$  wyrazić można równaniem

$$R(T) = R_m e^{-a/T} \quad (3.7)$$

gdzie  $R_m$  i  $a$  są pewnymi stałymi charakteryzującymi gatunek, stadium rozwojowe itp. (rys. 6).

Wzór Van't Hoffa jest tak prostą, liniową zależnością, że praktycznie zawsze można go stosować dla odpowiednio małego przedziału temperatur. Jest to równanie różnicowe, które pozwala wyznaczyć szybkość przebiegu procesu w zwiększonej temperaturze ze znajomości tej szybkości w niższej temperaturze. Natomiast równanie Arrheniusa wiąże bezpośrednio szybkość procesu z temperaturą. Oczywiście odpowiednie przekształcenia pozwalają znaleźć przejście między jednym i drugim równaniem. Ponadto równanie Arrheniusa nosi w sobie o wiele więcej założeń: respiracja jest zerowa w temperaturze zera absolutnego, a maksymalna przy  $T = \infty$ . Są to osobliwości matematyczne trudne do za-



Rys. 6. Zależność Arrheniusa między respiracją ( $R$ ) a temperaturą ( $T$ )

$R_m$  — maksymalna respiracja

Arrhenius' relationship of respiration ( $R$ ) and temperature ( $T$ )

$R_m$  — maximal respiration

akceptowania i ograniczające zakres temperatur, w których równanie Arrheniusa może być stosowane. Bardzo często po początkowym wzroście szybkości procesów życiowych, dalsze zwiększanie temperatury powoduje osiągnięcie maksimum, a potem spadek tej szybkości. Taką zależność dobrze aproksymuje wzór

$$R(T) = R_m e^{-\beta(T-T_m)^2} \quad (3.8)$$

gdzie  $R_m$  i  $\beta$  są stałymi, zaś  $T_m$  temperaturą, w której respiracja przyjmuje wartość maksymalną.

Przykłady wielu innych empirycznych wzorów opisujących zależność respiracji od temperatury dla zwierząt zmiennocieplnych można znaleźć we wcześniej cytowanej książce Ivleva (1981). Wszystkie one, łącznie z omówionymi w tym rozdziale, mają charakter zależności empirycznych, ich parametry można wyznaczyć jedynie poprzez dopasowywanie wzorów do wartości doświadczalnych.

Zwierzę stałocieplne nie podlega tak bezpośredniemu wpływowi temperatury. Szybkość przebiegu procesów życiowych zmienia się nie dlatego, że wpływa na nie bezpośrednio temperatura, która wewnątrz organizmu w szerokim zakresie temperatur zewnętrznych jest stała, ale dlatego, że pojawia się nowy składnik bilansu bioenergetycznego — energia potrzebna do utrzymania stałocieplności, czyli zużywana na pokrycie strat cieplnych organizmu.

Jeśli w bardzo uproszczony sposób założymy, że ciało zwierzęcia ma powierzchnię  $S$ , otoczone jest warstwą izolującą o grubości  $L$  i utrzymuje wewnątrz temperaturę  $T_b$  przy temperaturze środowiska  $T_e$ , to jego straty ciepłne  $\Delta Q$  mogą być wyrażone równaniem Fouriera (Kleiber 1968)

$$\Delta Q = \lambda \frac{S}{L} (T_e - T_b) \quad (3.9)$$

gdzie  $\lambda$  jest przewodnością cieplną warstwy izolującej. Z równania tego,

będącego matematycznym zapisem jednego z praw fizyki wynika, że straty ciepłe organizmu proporcjonalne do różnicy temperatur między środowiskiem a wnętrzem ciała są tym mniejsze, im mniejsza jest powierzchnia ciała, przewodność warstwy izolującej, spadają także ze wzrostem grubości tej ostatniej.

Aby wyrównać straty ciepłe i utrzymać stałą temperaturę ciała, organizm musi produkować w postaci ciepła ilość energii równą  $\Delta Q$ . Wzrost temperatury środowiska powoduje początkowo liniowy spadek tej produkcji ciepła zgodnie z równaniem (3.9). Ponieważ często przyjmuje się, że powierzchnia ciała jest powiązana zależnością potęgową z objętością, czyli ciężarem osobnika, więc także nachylenie prostej (3.9) bywa funkcją ciężaru. Jednak w momencie osiągnięcia tzw. temperatury krytycznej, ciepło produkowane przy okazji metabolizmu podstawowego równa się stratom cieplnym organizmu. Zwiększanie temperatury środowiska w tym zakresie temperatur powoduje więc konieczność uruchomienia fizjologicznych mechanizmów odprowadzania nadmiaru ciepła. Gdy jednak i to nie wystarcza, przy dalszym wzroście temperatury środowiska zwierzę zaczyna zachowywać się jak organizm zmiennocieplny i najczęściej ginie.

#### 4. Pojedynczy osobnik w środowisku zmiennym w przestrzeni

Zdobycie pokarmu jest koniecznym warunkiem życia. Modele zależności konsumpcji i asymilacji od warunków pokarmowych, o jakich była mowa w rozdziale 3.1, konstruowano na podstawie eksperymentów laboratoryjnych, w których albo jeden rodzaj pokarmu dostępny był w przestrzeni w sposób jednorodny, albo nie zwracano uwagi na przestrzenne rozmieszczenie pokarmu. Tymczasem w warunkach naturalnych osobnik stoi prawie zawsze przed problemem znalezienia pokarmu i wyborem jego rodzaju. Najczęściej bowiem jest tak, że w „jadłospisie” może się znaleźć nie jeden rodzaj pokarmu, a jeszcze rzadziej pokarm jest rozmieszczony w sposób łatwo dostępny i jednorodny w przestrzeni. Jednym słowem trzeba go szukać decydując się na pewien jego rodzaj i sposób poszukiwania. Zagadnieniami tymi w bardzo szerokim zakresie zajmuje się tzw. teoria optymalnych strategii żerowania (Pyke, Pulliam i Charnov 1977, Krebs 1978).

Podstawowym założeniem tej teorii, do końca chyba nigdy nie sprawdzonym, jest zdanie: zachowania związane ze zdobywaniem pokarmu są dziedziczne. Z założenia tego od razu wynika, że ponieważ dobór naturalny „faworyzuje” te osobniki, które przekazują największą ilość materiału genetycznego do następnych pokoleń, to w populacji obserwować będziemy zmiany średniego zachowania związanego ze zdobywaniem po-

karmu w kierunku takiego, które w zakresie możliwych zachowań zapewnia maksymalne dostosowanie.

Struktura zagadnień teorii optymalnych strategii żerowania jest taka, że zawsze coś jest maksymalizowane lub minimalizowane. Powszechnie przyjmuje się, że „walutą”, która obowiązuje w tej teorii, jest energia. Natomiast maksymalizacji pod wpływem doboru naturalnego podlega ilość netto energii przyswojonej przez organizm w pewnym okresie (Schoener 1971), czyli w języku, który obowiązuje w tej pracy, maksymalizowana jest asymilacja  $A$ .

Dwa sposoby realizacji optymalnej strategii żerowania można wyróżnić od razu, sposoby, które — jak się wydaje — leżą na dwóch przeciwległych krańcach całego spektrum możliwych postępowań. Jeśli osobnik ma stałe zapotrzebowanie energetyczne i niepotrzebne są mu dodatkowe ilości energii, natomiast potrzebny jest czas na wypełnienie rozmaitych innych niż odżywianie funkcji życiowych, to będzie on maksymalizował swoje dostosowanie, jeśli tę stałą porcję energii zdobędzie w maksymalnie krótkim czasie. Z drugiej strony, jeżeli osobnik może przeznaczyć na zdobywanie pokarmu tylko pewną określoną, stałą ilość czasu, to optymalna strategia pokarmowa w tym przypadku polegać będzie na maksymalizacji ilości energii uzyskanej w tym okresie. W rzeczywistości z uwagi na liczne dodatkowe ograniczenia, takie jak obecność drapieżników, agresywne zachowanie innych osobników tego samego gatunku, wymagania pokarmowe itd. osobnik najczęściej hołduje jakiejś strategii pośredniej.

Ważnym zagadnieniem jest wybór odpowiedniej skali czasu, w której ramach asymilacja powinna ulegać maksymalizacji. Ponieważ dostosowanie osobnika mierzy się w skali całego jego życia, to także ta skala czasowa powinna być brana pod uwagę przy poszukiwaniu optymalnej strategii żerowania. Jeśli jednak strategia żerowania stosowana w pewnej chwili nie wpływa na wybór strategii w innych chwilach, to można stosować mniejszą skalę czasu. Wiele jest jednak sytuacji, kiedy niezależność strategii żerowania w dwóch chwilach nie jest spełniona. Tak jest wtedy, gdy proces zdobywania pokarmu zmienia w jakiś sposób środowisko lub gdy np. wybór przez ptaka miejsca do gniazdowania zmusza go do żerowania w pobliżu gniazda.

Konieczność sformułowania teorii optymalnych strategii żerowania swoje najgłębsze uzasadnienie znajduje w tym, że środowisko jest niejednorodne. Niejednorodność ta może się przejawiać w obecności wielu rodzajów pokarmu i wtedy osobnik stoi przed problemem wyboru jednego z nich lub konstrukcji diety mieszanej z paru dostępnych rodzajów pokarmu. Innym przejawem niejednorodności może być wyspowe rozmieszczenie pokarmu w środowisku. Problem wtedy polega na tym, którą wyspę należy wybrać, jak długo można na niej przebywać i w jakiej kolejności odwiedzać następne wyspy, aby zyski energetyczne netto zo-

stały zmaksymalizowane w odpowiednim okresie. Problemy te rozstrzyga się m. in. za pomocą obserwacji i eksperymentów, jednak największą rolę w tych rozważaniach odgrywają modele matematyczne.

Jedno podstawowe założenie jest obecne we wszystkich modelach optymalnych strategii żerowania. Mianowicie rozpatruje się sytuację, gdy optymalną decyzję co do zachowania w celu zdobycia pokarmu podejmuje pojedynczy osobnik. Inne osobniki tego samego gatunku nie wpływają na jego decyzje. Nie ma ich w modelach, są natomiast uwzględniane osobniki innych gatunków, najchętniej nie zapomina się o obecności drapieżników, które stwarzając zagrożenia dla osobnika mogą zmieniać jego strategię żerowania. Nieodparcie nasuwa się w tym miejscu pewne porównanie. Otóż teoria optymalnych strategii żerowania rozstrzyga problemy, przed jakimi stoi pojedynczy „ptaszek” uczeplony skały nad rozpościerającą się u stóp góry doliną. Stara się, oglądając teren, zdecydować na pewien rodzaj pokarmu, miejsce i sposób żerowania. Wie przy tym, że ze swymi problemami jest sam, że nikt ze współbraci go nie ubiegnie i nie wyje mu pokarmu, chociaż cały czas pamięta, że w każdej chwili może paść ofiarą drapieżnika. To, że w tym miejscu pojawia się „ptaszek”, a nie inne zwierzę, ma swoje symboliczne znaczenie. Większość bowiem teoretycznych dociekań nad optymalnymi strategiami żerowania weryfikowane jest z obserwacjami ornitologicznymi.

Rozważmy pierwsze zagadnienie z listy tych, którymi zajmuje się teoria optymalnych strategii żerowania. Niech osobnik ma do dyspozycji wiele rodzajów pokarmu, lecz wszystkie one występują w takich ilościach, że poszczególny rodzaj pokarmu nie może zaspokoić całkowitego zapotrzebowania organizmu. Osobnik stoi wtedy przed problemem uzupełnienia diety różnymi rodzajami pokarmu, jednakże w taki sposób, aby zmaksymalizować swoje energetyczne zyski netto. Trzy elementy brane są pod uwagę w matematycznych modelach optymalnej diety: wartość energetyczna pokarmu, czas potrzebny na jego poszukiwanie i zdobycie oraz czas potrzebny do strawienia zdobytego pokarmu.

Każdy rodzaj pokarmu oceniany jest przez stosunek jego wartości energetycznej do całkowitego czasu potrzebnego na jego poszukiwanie, zdobycie i strawienie. Osobnik maksymalizuje swoje zyski energetyczne, jeśli żywi się pokarmem stojącym najwyżej w tej hierarchii, a po wyczerpaniu jednego rodzaju przechodzi do pokarmów zajmujących kolejno coraz niższe pozycje. Konstrukcja optymalnej diety ulega zakończeniu wtedy, gdy dodanie nowego rodzaju pokarmu już nie zwiększa zysków energetycznych netto. Te ostatnie oceniane są oczywiście jako stosunek całkowitej energii uzyskanej ze wszystkich rodzajów pokarmu obecnych w diecie do całkowitego czasu ich poszukiwania, zdobycia i strawienia (C h a r n o v 1976a).

Z takiego sposobu konstruowania diety wynika, że to, czy dany rodzaj pokarmu zostanie zjedzony, czy też nie, zależy nie od jego absolutnej

ilości i dostępności w środowisku, lecz od ilości i dostępności pokarmów wyższych rangą. Oznacza to, że organizmy rozważane przez teorię optymalnych strategii żerowania nigdy nie mogą specjalizować się w kierunku użycia mniej preferowanych rodzajów pokarmu, niezależnie od ich obfitości i dostępności w środowisku. Z kolei jeśli ilość lub dostępność pewnego rodzaju pokarmu obecnego w diecie wzrasta, to maleje w diecie udział mniej preferowanych rodzajów pokarmu. I na koniec każdy rodzaj pokarmu albo jest całkowicie włączany do diety aż do jego wyczerpania, albo całkowicie eliminowany. Czyli osobnik nie może wykazywać częściowych preferencji. Teoria optymalnych strategii żerowania w powyższym wydaniu nie opisuje więc także sytuacji, gdy na przykład ilość i dostępność pokarmu zmienia się w środowisku w sposób losowy.

Jeśli pokarm jest rozmieszczony w środowisku w sposób wyspowy, to wybór odpowiedniej wyspy do żerowania jest formalnie identyczny z zagadnieniem konstruowania optymalnej diety pod warunkiem, że osobnik z góry zna warunki pokarmowe na każdej z wysp. Optymalną strategią jest wtedy spędzanie czasu przede wszystkim na wyspie z najlepszymi warunkami pokarmowymi, a po wyczerpaniu tam pokarmu przechodzenie kolejno na wyspy z coraz gorszymi warunkami pokarmowymi. W rzeczywistości jednak, jak wykazały badania sikory prowadzone m. in. przez Smitha i Dawkinsa (1971), osobniki znające teren bardzo dobrze spędzają rzeczywiście przeważającą część czasu na najlepszej wyspie, jednakże od czasu do czasu przeglądają pozostałe wyspy, co można traktować jako dostosowanie do losowych zmian środowiska.

Jeśli jednak osobnik nie wie z góry, jakie warunki pokarmowe panują na wyspach, powstaje problem, kiedy powinien opuścić wyspę, na której aktualnie się znajduje i zająć się eksploatacją następnej. Jest bowiem sprawą oczywistą, że jeżeli osobnik spędza coraz dłuższy czas na jednej wyspie, to maleje wtedy szansa na zdobycie nowych porcji pokarmu i w pewnej chwili może się okazać, iż nie realizuje on już optymalnej strategii żerowania. Teoria przewiduje w tym przypadku, że zwierzę powinno opuścić wyspę, gdy szybkość pobierania pokarmu spadnie poniżej średniej wartości dla całego środowiska (Charnov 1976b). W tym miejscu powstaje oczywiście kolejny problem z wyjaśnianiem sposobu zdobywania przez zwierzę informacji o powyższej granicy opłacalności.

Są jednak także inne hipotezy co do określania momentu opuszczenia przez zwierzę eksploatowanej wyspy. Nie muszą one prowadzić do wyników zgodnych z teorią optymalnych strategii żerowania.

I tak Gibb (1958, 1960) sformułował hipotezę o tzw. polowaniu zgodnie z oczekiwaniami — zwierzę uczy się oczekiwać określonej ilości pokarmu z każdej wyspy i opuszcza ją, gdy tę ilość już uzyskało. Później Krebs, Ryan i Charnov (1974) zmodyfikowali hipotezę Gibba i starali się udowodnić, że zwierzę posiada informację o pewnym maksy-

malnym czasie, jaki może upłynąć pomiędzy uzyskaniem dwóch kolejnych porcji pokarmu. Jeśli upłynął czas dłuższy, a osobnik w dalszym ciągu nie trafił na pokarm, powinien opuścić tę wyspę, na której aktualnie przebywa i szukać szczęścia na innej. Autorzy ci starali się wykazać, że istnieje ścisły związek między ich hipotezą a tym, co proponuje teoria optymalnych strategii żerowania. Ich zdaniem maksymalny czas pomiędzy dwoma kolejnymi porcjami pokarmu jest odwrotnie proporcjonalny do granicy opłacalności postulowanej przez tę ostatnią teorię.

Jeśli osobnik uznał już, że dłużej „nie opłaca się” mu pozostawać na wyspie, to powstaje pytanie, dokąd powinien udać się dalej i jaki powinien być optymalny sposób poruszania się w heterogenicznym środowisku?

Entomolodzy obserwujący poszukiwanie ofiar występujących w sposób skupiskowy przez organizmy pasożytnicze lub drapieżne wiedzą, że te ostatnie starają się meandrować w środowisku aż do momentu, gdy napotkają ofiarę, dalszych poszukują ze zwiększoną intensywnością w pobliżu już znalezionych. Cody (1971, 1974) twierdzi, że gdy osobnik porusza się i poszukuje pokarmu całkowicie „na ślepo”, czyli bez użycia zmysłów wzroku, węchu itd., to optymalną strategię żerowania realizować będzie wtedy, gdy jego droga przecina się ze sobą jak najmniej razy. Hipoteza ta była testowana w modelach symulacyjnych, w których środowisko przedstawiono jako płaską sieć, a pokarm rozmieszczony był w jej węzłach. Zakładano, że osobnik porusza się od węzła do węzła zgodnie z pewnymi ustalonymi prawdopodobieństwami ruchu wzdłuż czterech możliwych kierunków. Stwierdzono, że rezultaty symulacji zależą w sposób istotny od wielkości rozpatrywanej sieci i od założenia co do tego, jak zachowa się osobnik, jeśli napotka krawędź sieci. To oraz fakt, iż w przyrodzie rzadko obserwuje się poszukiwanie pokarmu bez pomocy zmysłów są prawdopodobnie przyczynami rozbieżności między wynikami symulacji a znanymi sposobami poruszania się i szukania pokarmu w warunkach naturalnych.

## 5. Osobnik wśród innych osobników

W jaki sposób postępuje eksperymentator, jeśli chce zmierzyć konsumpcję zwierzęcia? Jeżeli jest to zwierzę małe, umieszcza razem tyle osobników, żeby efekt ich żerowania był zauważalny i zjedzoną w jakimś okresie ilość pokarmu dzieli przez liczbę osobników. Jeśli zwierzę jest większe, obserwuje konsumpcję pojedynczego osobnika. Można oczywiście argumentować, że wszystko zależy od celu badania. Oba jednak sposoby, jeżeli chodzi o istotne wnioski ekologiczne, prowadzą praktycznie do nikąd. Pierwsza metoda określa konsumpcję średniego, czyli

nie istniejącego, osobnika, druga natomiast wyznacza ją w nie istniejących najczęściej w przyrodzie warunkach.

Osobniki żyją w kontaktach z innymi osobnikami, w grupach, czasem z konieczności, czasami dlatego że się to im opłaca (Bertram 1978). Takie warunki życia z definicji oznaczają, że osobniki oddziałują na siebie. To najogólniej rzecz biorąc zmienia wartości zmiennych bioenergetycznych oraz większości pozostałych interesujących nas charakterystyk organizmów.

Wróćmy do przykładu z kręgu zagadnień poruszanych w rozdziale 4. Jeśli pojedynczy osobnik żyje w środowisku, którego zasoby mają zdolność do odnawiania się, to optymalnym sposobem postępowania, takim z myślą o długookresowych zyskach energetycznych organizmu, nie będzie eksploatowanie zasobów do końca, lecz pozostawianie za każdym razem pewnej ich ilości, aby także w przyszłości zapewnić sobie pokarm. Jednakże jeśli w tym samym środowisku żyją inne nie spokrewnione osobniki, taki sposób postępowania przestaje prawdopodobnie być optymalną strategią, nie opłaca się bowiem zostawienie pokarmu innym.

Obecność innych osobników zmieniać będzie nie tylko tak złożoną właściwość osobnika, jaką jest jego optymalna strategia żerowania. Zmianom podlegać będą także wartości zmiennych bioenergetycznych. Konsumpcja, asymilacja, respiracja itd. osobnika oddziałującego z innymi będą różnić się od tych samych zmiennych dla osobnika izolowanego. Różnice te mogą mieć generalnie rzecz biorąc dwie składowe. Jedną jest systematyczna zmiana, której podlegają wszystkie osobniki rozważanej grupy. Ilustracją może być wzrost konsumpcji wszystkich osobników, które polują w stadzie lub zmniejszenie wydatków na termoregulację wszystkich piskląt ogrzewających się wzajemnie w gnieździe. Druga natomiast składowa jest rezultatem procesu, który różnicuje osobniki między sobą. Nie ma bowiem powodu, aby przypuszczać, że upolowana zdobycz jest równomiernie dzielona pomiędzy osobnikami w stadzie. Także to pisklą, które w gromadce grzejących się ciał zajmuje miejsce centralne, traci znacznie mniej ciepła niż jego sąsiedzi siedzący na zewnątrz.

Zdeklarowani holiści nadają skutkom obecności innych osobników znaczenie metafizyczne. Są to ich zdaniem dowody pojawiania się nowych poziomów organizacji. Taka retoryka niczego oczywiście nie wyjaśnia, wprowadza natomiast całą masę nie sprawdzonych założeń. Skoro ekologia ma być nauką przyrodniczą, powinna takie efekty tłumaczyć za pomocą empirycznie weryfikowalnych modeli i teorii. Musimy dążyć do wyjaśnienia różnic w wartościach zmiennych bioenergetycznych osobników oddziałujących między sobą i przewidywać skutki takiego zróżnicowania. Uważam, że wszystko to da się wytłumaczyć właściwościami pojedynczych organizmów, jeśli tylko uda się rozpatrywać i opisywać je w odpowiednich warunkach uwzględniając obecność innych osobników oraz grę ich sprzecznych najczęściej interesów.



Fakt, że zmienne charakteryzujące bioenergetykę osobników różnią się między sobą, wynika generalnie z dwóch źródeł. Jednym jest zmienność genetyczna. Efekty te nie są na ogół przedmiotem zainteresowania bioenergetyków. Powinni oni jednak zdawać sobie sprawę z zakresu i kierunków zmienności wrodzonej dlatego, aby można było odróżnić ją od zmienności pochodzącej z drugiego źródła — nabytej w trakcie życia. Ta ostatnia jest rezultatem ograniczeń w czasie i przestrzeni, jakim podlegają osobniki. Jeśli bowiem zasoby występują w ograniczonej ilości, to nie są one dzielone równomiernie lub według potrzeb (Łomnicki 1978, 1980a, 1980b). Raczej ktoś dostanie więcej, a inny mniej. I nie są to zjawiska chaotyczne. Nawet jeśli występują tam elementy losowości, to całość podlega pewnym prawidłowościom, które można opisywać i wyjaśniać zgodnie z regułami nauk przyrodniczych, szukając przyczyn w oddziaływaniach między osobnikami.

Nie ma co ukrywać, tych aspektów bioenergetyki do tej pory nie rozpatrywano. Praktycznie nie ma prac eksperymentalnych dotyczących zróżnicowania bilansów bioenergetycznych w grupach osobników. Nie ma też właściwie rozważań teoretycznych ani modeli matematycznych dotyczących tych zagadnień. Także nie wśród bioenergetyków powstała potrzeba zastanowienia się nad tymi problemami. To raczej ci, którzy zajmują się teorią populacji, poczuli, że używane dotychczas przez nich modele nie odpowiadają rzeczywistości i zapragnęli dowiedzieć się, co naprawdę dzieje się między osobnikami.

Załóżmy, że obserwujemy kohortę osobników w określonych warunkach pokarmowych. Jeśli uda się nam zmierzyć lub przewidzieć ilość pokarmu, którą pobrał każdy z osobników i uchwycić pewne prawidłowości związane z podziałem pokarmu, czyli innymi słowy wyznaczyć konsumpcję każdego osobnika i określić, jak różni się od konsumpcji innych osobników w kohorcie, to jednocześnie wiele, chociaż nie wszystko, będziemy wiedzieli o dalszych losach poszczególnych osobników. Można przewidywać, które osobniki przeżyją, a które nie, które wydadzą potomstwo, a które nie rozmnożą się, a stąd już bardzo prosta droga do opisu dynamiki liczebności populacji.

Jednakże praktyczne rozwiązanie tych problemów nie jest oczywiście łatwe. Sądzę, że obecny stan metod eksperymentalnych bioenergetyki ekologicznej (przynajmniej takiej, która tradycyjnie zajmuje się małymi organizmami) nie pozwala na bezpośrednie mierzenie konsumpcji pojedynczych osobników w grupie. Bardzo pomocne mogą okazać się w tym miejscu metody modelowania matematycznego. Można bowiem odtwarzać strukturę konsumpcji w jednowiekowych populacjach poprzez analizę struktury ciężarów organizmów, które w okresach, kiedy nie ma produkcji potomstwa, są miarą skumulowanych zysków energetycznych netto osobników. Przejście od struktury ciężarów do struktury konsumpcji możliwe jest przy zastosowaniu matematycznego modelu wzro-

stu, jednak takiego, który będzie uwzględniać wpływ oddziaływań międzyosobniczych.

Duża liczba dopuszczalnych sytuacji, w jakich można rozważać grupę osobników, stwarza oczywiście ogromne trudności, kiedy próbujemy znaleźć porządek wśród tych zagadnień i faktów. Zauważmy jednak, że obracamy się w świecie generalnych zjawisk i właściwości, które można przypisać ogromnej klasie organizmów. Wszystkie bowiem rozmnażają się, prawie wszystkie rosną i potrzebują do tego energii. Sądzę więc, że w ramach ogólnych klasyfikacji sposobów życia można będzie konstruować bioenergetyczne modele podziału zasobów, różnicowania konsumpcji i wynikających z tego różnic we wzroście, produkcji potomstwa i dalszych losach osobników.

Wszystko to moim zdaniem bardzo ekologizuje bioenergetykę. Podejmując przecież zagadnienia związane ze zróżnicowaniem zmiennych bioenergetycznych w obrębie grupy organizmów, bioenergetyka wkracza z bardzo znaczącym głosem na te obszary, które do tej pory zarezerwowane były dla klasycznych działów ekologii. W ujęciu przedstawionym w tym rozdziale bioenergetyka może bowiem mieć decydujące znaczenie dla zrozumienia, czym jest konkurencja wewnątrzgatunkowa i jakie pociąga skutki, a to, jak już wcześniej mówiliśmy, w bardzo prosty sposób prowadzi do zagadnień związanych z dynamiką liczebności najpierw kohorty, a potem populacji. Tylko parę innych pojęć jest równie ekologicznych jak te dwa.

## 6. Zakończenie

Tradycyjnie bioenergetyka ekologiczna zajmuje się organizmem zwierzęcym. Praktycznie wszystko, o czym była mowa w tej pracy dotyczyło tego właśnie obiektu. Część pojęć i zagadnień bioenergetyki zwierząt można po chwili zastanowienia przenieść na teren bioenergetyki roślin. Inne wymagają uwzględnienia tego, co właściwe roślinom. Tak jest w przypadku równań wzrostu, które na ogół źle oddają wzrost roślin (Żelawski 1981, Żelawski i Sztencel 1981). W postaci, w jakiej przedstawiono te równania w rozdziale 2.3 nie ujmują one faktu dla roślin istotnego — istnienia części pod- i nadziemnej oraz konieczności rozdziału pomiędzy nie energii. Ponadto bardzo często duży procent ciężaru rośliny stanowią części nie biorące bezpośrednio udziału w produkcji. Z drugiej strony większość skąpych danych dotyczących struktury ciężarów w populacjach oraz skutków oddziaływań międzyosobniczych na zmienne bioenergetyczne pochodzi od botaników.

Prace nad zagadnieniami, które tu zostały omówione, prowadzone były najczęściej w różnych miejscach i w różnym czasie. Na przykład do tradycji bioenergetyki uprawianej w Instytucie Ekologii PAN należy

przede wszystkim badanie zależności zmiennych bioenergetycznych od ciężaru, warunków pokarmowych i temperatury oraz zestawianie bilansów energetycznych dla osobników w trakcie rozwoju. Prace te doczekały się opracowań metodycznych i podsumowań (Grodziński, Klekowski i Duncan 1975, Klekowski i Fischer 1975). Z kolei rozważania nad optymalnymi strategiami żerowania nigdy nie były prowadzone pod szyldem bioenergetyki.

Jednakże zestawienie tych tematów zostało zrobione z całą świadomością i myślę, że jest uzasadnione. Po pierwsze zagadnienia poruszane w tej pracy wiele mają wspólnego. Chociażby możliwość sprowadzenia ich do rozważań nad wspólną „walutą”, jaką jest energia i fakt, że za podstawowy obiekt badań uważają osobnika. Znacznie ważniejsze jednak jest, jak sądzę, to że wzajemnie się uzupełniają i układają w pewien logiczny ciąg. Przeglądając literaturę trudno nie dostrzec tego, że zagadnienia, którym można przyczepić szyld szeroko rozumianej bioenergetyki układają się tak, jak to przedstawiono w tej pracy: od rozważań nad pojedynczym osobnikiem w stałych warunkach, następnie w warunkach zmiennych w czasie i przestrzeni, aż do zainteresowania grupą osobników w środowiskach o stopniowej złożoności i zmienności.

Fakt, że taki ciąg można ułożyć, pokazuje tradycje, rozwój i bogactwo bioenergetyki, to, że jest nie zakończony, stwarza przed nią perspektywy. Dodatkową sprzyjającą okolicznością jest zapotrzebowanie ze strony osób zajmujących się teorią populacji na taki bioenergetyczny model organizmu, który umożliwiłby konstrukcję nieklasycznego modelu dynamiki populacji. Sądzę, że otwiera to ogromne pole działania przed ekologiczną bioenergetyką organizmu.

Zdaję sobie sprawę, że prawdopodobnie wiele zagadnień, które należą do obszaru zainteresowań bioenergetyki i którymi można uzupełniać przedstawiony ciąg problemów, nie zostało w tej pracy poruszone. Winna jest temu niewiedza autora.

## Piśmiennictwo

- Apple M. S., Korostyshevskiy M. A. 1980 — Why many biological parameters are connected by power dependance — *J. theor. Biol.* 85: 569—574.
- Arrhenius S. 1889 — Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren — *Z. phys. Chem.* 4: 226—226.
- Arrhenius S. 1915 — Quantitative laws in biological chemistry — Bell, London, ss. 164.
- Bertalanffy L., von 1964 — Basic concepts in quantitative biology of metabolism — *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 9: 5—34.
- Bertalanffy L., von 1965 — On the von Bertalanffy growth curve — *Growth*, 30: 123—124.

- Bertram B. C. R. 1978 — Living in groups: predator and prey (W: Behavioural ecology. An evolutionary approach. Red. J. R. Krebs, N. B. Davies) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 64—96.
- Charnov E. L. 1976a — Optimal foraging: attack strategy of a mantid — *Am. Nat.* 110: 141—151.
- Charnov E. L. 1976b — Optimal foraging: the marginal value theorem — *Theor. Popul. Biol.* 9: 129—136.
- Cody M. L. 1971 — Finch flocks in the Mohave Desert — *Theor. Popul. Biol.* 2: 142—158.
- Cody M. L. 1974 — Optimization in ecology — *Science*, 183: 1156—1164.
- Cohen D. 1971 — Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources — *J. theor. Biol.* 33: 299—307.
- Duncan A., Klekowski R. Z. 1975 — Parameters of energy budget (W: Methods for ecological bioenergetics. Red. W. Grodziński, R. Z. Klekowski, A. Duncan) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 97—147.
- Gibb J. A. 1958 — Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana* (Heyl.) — *J. anim. Ecol.* 27: 257—296.
- Gibb J. A. 1960 — Population of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations — *Ibis*, 102: 163—208.
- Grodziński W., Klekowski R. Z., Duncan A. (Red.) 1975 — Methods for ecological bioenergetics — IBP Handbook No. 24, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, ss. 367.
- Insarov G. J. 1975 — Ceredovanie rosta i rozmnoženija v ontogeneze (W: Energetičeskie aspekty rosta i rozmnoženija vodnych bezpozvonočnych) — AN BSSR, Minsk, 23—31.
- Ivlev V. S. 1955 — Eksperimental'naja ekologija pitaniya ryb — Pisčepromizdat, Moskva, ss. 250.
- Ivleva I. V. 1981 — Temperatura sredy i skorost' energetičeskogo obmena u vodnych životnych — Naukova Dumka, Kiev, ss. 231.
- Jong G., de 1976 — A model of competition for food. I. Frequency dependent viabilities — *Am. Nat.* 110: 1013—1027.
- Kleiber M. 1968 — Ogień życia — PWRiL, Warszawa, ss. 457.
- Klekowski R. Z. 1970 — Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17: 55—80.
- Klekowski R. Z., Duncan A. 1975 — Physiological approach to ecological energetics (W: Methods for ecological bioenergetics. Red. W. Grodziński, R. Z. Klekowski, A. Duncan) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 15—64.
- Klekowski R. Z., Fischer Z. 1975 — Review of studies on ecological bioenergetics of aquatic animals — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22: 345—373.
- Klekowski R. Z., Majkowski J. 1980 — Sensitivity of the model of energy flow through a femal *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) to changes in the parameters of energy budget — *Pol. ecol. Stud.* 6: 55—59.
- Klekowski R. Z., Majkowski J., Ivanova M. B. 1980 — Simulation model of energy flow through the crustacean *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) during its individual development — *Pol. ecol. Stud.* 6: 41—54.
- Klekowski R. Z., Uchmański J. 1980a — Simulation model of energy flow through a *Rhizoglyphus echinopus* (F. et R.) individual during its development — *Pol. ecol. Stud.* 6: 61—80.
- Klekowski R. Z., Uchmański J. 1980b — Sensitivity analysis of energy flow model by Monte-Carlo method — *Pol. ecol. Stud.* 6: 81—90.

- Krebs J. R. 1978 — Optimal foraging: decision rules for predators (W: Behavioural ecology. An evolutionary approach. Red. J. R. Krebs, N. B. Davies) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 23—63.
- Krebs J. R., Ryan J., Charnov E. L. 1974 — Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees — *Anim. Behav.* 22: 953—964.
- Łomnicki A. 1978 — Individual differences between animals and natural regulation of their number — *J. anim. Ecol.* 47: 461—475.
- Łomnicki A. 1980a — Regulation of population density due to individual differences and patchy environment — *Oikos*, 35: 185—193.
- Łomnicki A. 1980b — Zróźnicowanie osobników a regulacja zagęszczenia populacji — *Wiad. ekol.* 26: 361—390.
- Majkowski J., Bramall L. 1980 — Sensitivity analysis of bioenergetic growth model of animals to changes in the energy balance parameters — *J. theor. Biol.* 85: 643—655.
- Majkowski J., Pilarska J., Klekowski R. Z. 1980 — Simulation of energy flow through the amictic female rotifer *Brachionus rubens* Ehrbg. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 97—110.
- Majkowski J., Uchmański J. 1980 — Theoretical foundations of individual growth equations in animals — *Pol. ecol. Stud.* 6: 7—31.
- Michaelis N., Menten M. I. 1913 — Die Kinetik der Invertinwirkung — *Biochem. Z.* 49: 333—369.
- Mirmirani M., Oster G. 1978 — Competition, kin selection, and evolutionary stable strategy — *Theor. Popul. Biol.* 13: 304—339.
- Murray J. D. 1977 — Lectures on nonlinear-differential-equation models in biology — Clarendon Press, Oxford, ss. 397.
- Oster G. I., Wilson E. O. 1978 — Caste and ecology in the social insects — Princeton Univ. Press, Princeton, ss. 352.
- Parks J. R. 1973 — A stochastic model of animal growth — *J. theor. Biol.* 42: 505—518.
- Pütter A. 1920 — Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten — *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 180: 298—340.
- Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. 1977 — Optimal foraging: a selective review of theory and tests — *Q. Rev. Biol.* 52: 137—154.
- Romanovskij J. M., Stepanova N. V., Černavskij D. S. 1975 — Matematičeskoe modelirovanie v biofizike — Nauka, Moskva, ss. 343.
- Schoener T. 1971 — Theory of feeding strategies — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 369—404.
- Smith R. E. 1956 — Qualitative relation between liver mitochondria metabolism and total body weight in mammals — *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 62: 403—422.
- Smith J. N. M., Dawkins R. 1971 — The hunting behaviour of individual Great Tits in relation to spatial variations in their food density — *Anim. Behav.* 19: 695—706.
- Suščenija L. M. 1975 — Količestvennyje zakonomernosti pitanija rakoobraznych — Nauka i Technika, Minsk, ss. 206.
- Suščenija L. M., Chmeleva N. N. 1967 — Potreblenie pišči kak funkcija vesa tela u rakoobraznych — *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 176: 1428—1431.
- Uchmański J. 1980 — General form of mathematical model for energy flow through an animal organism — *Pol. ecol. Stud.* 6: 33—39.
- Uchmański J. 1982 — Simulation model of energy flow through an animal organism: general form and applications — *Ecol. Modelling*, 17: 83—90.
- Ursin E. 1967 — A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality — *J. Fish. Res. Bd Canada*, 24: 2355—2453.

- Van't Hoff J. H. 1898 — Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie — Braunschweig: Vieweg, ss. 136.
- Vincent T. L., Pulliam H. R. 1980 — Evolution of life history strategies for an asexual annual plant model — *Theor. Popul. Biol.* 17: 215—231.
- Winberg G. G. 1966 — Skorost' rosta i intensivnost' obmena u životnych — *Usp. sovrem. Biol.* 61: 274—293.
- Zaika V. E. 1975 — Balansovoe uravnenie rosta (W: Količestvennye aspekty rosta organizmov. Red. A. I. Zotin) — Nauka, Moskva, 25—33.
- Zaika V. E., Makarova N. P. 1971 — Biologičeskij smysl parametrov vchodjaščich v uravnenie rosta Bertalanfi — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 199: 242—244.
- Ziółko M., Kozłowski J. 1983 — Evolution of body size: an optimization model — *Math. Biosci.* 64: 127—143.
- Zotín A. I. 1975 — Čto operedelaet zavisimost' meždu dychaniem i vesom u životnych (W: Énergetičeskie aspekty rosta i razmnoženija vodnych bespozvonočnych) — AN BSSR, Minsk, 163—167.
- Żelawski W. 1981 — Modelling of the dry matter accumulation in plants by means of asymptotic (logistic) and exponential functions (W: Understanding and predicting tree growth. Red. S. Linder) — *Stud. for. Suec.* 160: 31—38.
- Żelawski W., Sztencel I. 1981 — Relative growth rate and its ontogenetic drift in growth analysis of plants — *Acta Physiol. Plant.* 3: 85—94.

## Summary

Ecological bioenergetics of an organism, apart from experimental methods, has been using for a long time the mathematical methods. The latter are the result of theoretical achievements in this field. This shows the logical sequence of problems of the bioenergetics of an organism in the broad sense. Let's begin with the simplest system under consideration, i.e., a single individual in a environment constant in time and uniform in space. This covers the basic relationships among bioenergetic variables such as consumption, assimilation, production, respiration etc., but the relationship most frequently looked for is that with the weight of an organism, and then problems connected with the division of production into somatic and generative production, growth models in the form of various growth equations and complex descriptions of energy budget of an individual during its growth by means of so-called models of energy flow through an organism. Also the effect of changes in time of the environment on the bioenergetics of a single individual are being analysed. Most frequently made are models of the relationship between the amount of food and its availability in the environment and the consumption and assimilation of an isolated individual or an average one from a certain group, also a mathematical expression describing the changes in bioenergetic variables caused by changes in temperature is being looked for.

The next step takes into consideration the single individual in a spatial heterogeneous variable environment. These are problems of the theory of the optimal foraging strategy. Logically, this sequence of problems should be followed by a description of bioenergetics of an individual under similar situations, but taking into consideration the influence of other individuals. Practically, up to now, this problem has not been an object of bioenergetical studies. However, this last group of problems offers a great chance for ecological approach, the possibility of participating fully in the most significant ecological problems. Thanks to this bioenergetics may provide grounds for the construction of non-classical models of population dynamics.