

January Weiner

Zakład Ekologii Ekosystemów
Instytutu Biologii Środowiskowej
Uniwersytetu Jagiellońskiego
ul. Karasia 6
30-060 Kraków

Przemiany bioenergetyczne u ekologów

Ecologists' energetic
transformations

1. Wstęp

Wszyscy polscy ekolodzy wiedzą co to jest bioenergetyka. W latach 60. i na początku lat 70., kiedy najszybciej rozwijała się polska ekologia, na całym świecie dominowała bioenergetyczna problematyka Międzynarodowego Programu Biologicznego. Od tego czasu wiele się zmieniło, pozostało jednak przekonanie, że energia jest „walutą wymienialną”: jeżeli ekologia jest ekonomią przyrody, to bioenergetyka zajmowałaby się jej finansami. W każdym razie, bioenergetyka pozwala na ilościowy opis dynamiki większości procesów odbywających się zarówno na poziomie osobniczym jak i populacyjnym czy ekosystemowym. Znaczenie bioenergetyki dla ekologii jest więc trwałe, ale aktywne zainteresowanie badaczy tą tematyką zmienia się z czasem. Po okresie fascynacji w latach 60. i 70. bioenergetyka zeszła na dalszy plan, teraz znowu powraca na łamy czasopism ekologicznych, chociaż rzadko manifestuje swoją obecność w tytułach prac.

Obraz dzisiejszy i perspektywy na przyszłość można łatwiej zrozumieć śledząc dotychczasowe zmiany w sposobie pojmowania bioenergetyki przez ekologów. Autor niniejszego opracowania najpilniej śledził rozwój badań nad ssakami i ptakami. Bez roślin i bezkręgowców obraz bioenergetyki ekologicznej dawniej, dziś i w przyszłości będzie zapewne zniekształcony, ale może za to narysowany pewniejszą kreską. Żywię też głębokie przekonanie, iż ogólne problemy metodologiczne, które zamierzam tutaj poruszyć, nie są bynajmniej ograniczone do jakiejś wybranej grupy organizmów.

2. Korzenie

Brak danych na potwierdzenie tezy, że „już Arystoteles...”(itd.), ale istotę bioenergetyki uchwycił niewątpliwie Lavoisier, wkładając świnę morską do kalorymetru (Lavoisier i LaPlace 1780, cyt. wg Kleibera 1968). Od tego czasu aż do lat ostatnich postęp koncepcyjny w bioenergetyce nie był wielki. W latach 30. i 40. naszego wieku wyraźnie wzrosło zainteresowanie bioenergetyką ze strony nauk rolniczych. W latach 60. sposób myślenia bioenergetyków rolniczych z wielkim sukcesem przeszczepiono do ekologii. Bestsellerem została osobliwa, pełna anegdot i dygresji książka: zootechniczna, „Ogień życia” Maxa Kleibera (Kleiber 1968). Nastąpił okres wielkiej intensyfikacji

wszechstronnych badań bioenergetycznych w ekologii, zarówno w odniesieniu do roślin, zwierząt, jak i całych ponadosobniczo traktowanych ekosystemów.

W czasach Międzynarodowego Programu Biologicznego (1967—1974) wyprodukowano ogromną liczbę publikacji zajmujących się metabolizmem, kalorycznością, przepływem energii przez populacje i ekosystemy. Badania były prowadzone w kontekście pewnych założeń teoretycznych, powiedzielibyśmy nawet że w ramach pewnego paradygmatu (sensu K u h n 1968), co nie znaczy, że wszyscy aktywni uczestnicy MPB jasno zdawali sobie z tego sprawę. W każdym razie Międzynarodowy Program Biologiczny miał dość jasno sformułowane założenia teoretyczne (P e t r u s e w i c z i M a c F a d y e n 1970, P h i l l i p s o n 1975), czym różnił się korzystnie od innych międzynarodowych imprez tego rodzaju, zadowolających się ogólnikowymi sloganami.

Kontekst teoretyczny MPB stanowiła termodynamika (M o r o w i t z 1968): pamiętano o prawie zachowania energii i o koniecznym wzroście entropii. Organizmy i ekosystemy nauczono się traktować jako otwarte układy termodynamiczne. Zauważono, że straty cieplne w procesach metabolicznych są o wiele większe niż wynikałoby z samego II prawa termodynamiki. Szukano więc czynników ograniczających wydajność konwersji energii w obrębie organizmu jak też reguł rządzących wydajnością produkcji biomasy w ekosystemach (S l o b o d k i n 1960, K o z l o v s k y 1968). Rozczarowanie, które później nastąpiło było zapewne wynikiem zbyt wygórowanych oczekiwań. („Mieliśmy nakarmić ludzkość, a skończyło się na badaniu respiracji pajaków”, wzdychano, zanim dla wszystkich stało się jasne, że zapewnienie ludzkości przyzwoitego bytu jest domeną polityki, a nie termodynamiki. Co ciekawe, nauka poszła w las. Dziś znowu ekolodzy garną się do wyręczania polityków i władców ekonomii w działaniach na rzecz ratowania środowiska). Przepływowy schemat ekosystemu, wypracowany w okresie MPB (R e i c h l e i in. 1975), oddaje nadal usługi zarówno w pracach badawczych jak i aplikacyjnych nt. obiegu materii (pierwiastków odżywczych i zanieczyszczeń przemysłowych) w ekosystemach.

Jednym ze sposobów badania takich problemów, zwłaszcza w ekosystemach lądowych, jest rekonstruowanie sieci troficznej i ocenianie przepływu energii, wyliczonego na podstawie osobniczych budżetów energetycznych (W e i n e r i G r o d z i ń s k i 1984). Dane, nagromadzone w okresie MPB i później, wystarczają aż nadto, aby budżety energetyczne osobników można było szacować dokładniej niż da się zmierzyć parametry demograficzne populacji bądź zrekonstruować poprawnie sieć troficzną ekosystemu (C o u s i n s 1987). Rozwijanie metod czy pogłębianie eksperymentalnych badań bioenergetycznych specjalnie dla tych celów wydaje się więc być zajęciem jałowym. Jeżeli prace tego rodzaju nadal są wykonywane, to chyba jedynie dlatego, że ów ogromny dorobek Międzynarodowego Programu Biologicznego i jego epigonów został tymczasem zapomniany.

Inną grupę zagadnień, która stanowiła jakby alternatywny program badań ekologicznych w latach 60. (ci, którzy pamiętają tamte czasy wiedzą, iż była to opcja wyraźnie konkurencyjna), stanowiła kwestia stabilności populacji i ekosystemów. Problematyka ta oparta była na pewnych teoretycznych rozważaniach, w których wysuwano przypuszczenie, iż o stabilności ekosystemów decyduje złożoność sieci troficznej, różnorodność dróg, którymi może przepływać rozdrobniony strumień energii (M a c A r t h u r 1955). Hipotezą podstawową było hasło „Diversity makes stability”, wywodzące się w prostej linii od pewnych koncepcji cybernetycznych (S h a n n o n i W e a v e r 1963). W braku materiałów empirycznych, które pozwalałyby na badanie problemu zachodzenia nisz, konkurencji czy podziału zasobów w kategoriach energetycznych, „tymczasowo” zajęto się samą różnorodnością gatunkową, biorąc pod uwagę liczebności populacji, ewentualnie ich biomasy. Na później odłożono dokładniejsze zajęcie się przepływami energii poprzez poszczególne strumyki w ekosystemie.

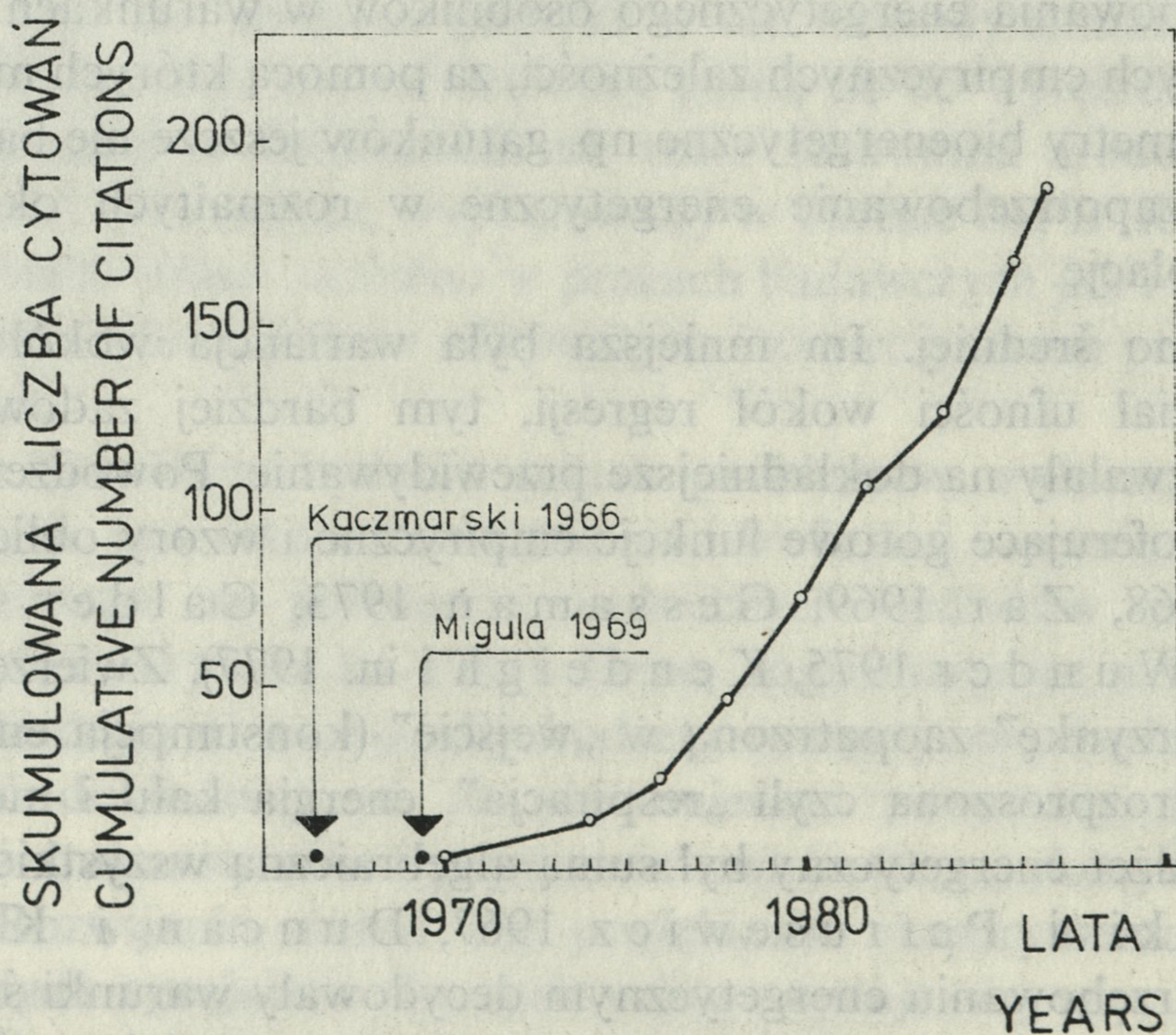
Skutki takiego postępowania i dalsze losy owych koncepcji badawczych nie są przedmiotem tego opracowania. W każdym razie, kiedy wreszcie można było przedstawić strukturę niektórych zespołów w kategoriach różnorodności przepływu energii (np. G ł o w a c i ń s k i i W e i n e r 1977, 1980, 1983), okazało się, że problematyka ta cieszy się nikłym zainteresowaniem.

Zgodnie z postulatami obu powyżej wspomnianych podejść (badania wydajności produkcji lub stabilności ekosystemów), ambicją badaczy dostarczających danych empirycznych było możliwie dokładne oszacowanie przeciętnego zapotrzebowania energetycznego osobników w warunkach naturalnych. Szukano prostych empirycznych zależności, za pomocą których można by było szacować parametry bioenergetyczne np. gatunków jeszcze nie badanych, albo przewidywać zapotrzebowanie energetyczne w rozmaitych okolicznościach przez ekstrapolację.

Poszukiwano średniej. Im mniejsza była wariancja wokół średniej, im węższy przedział ufności wokół regresji, tym bardziej zadowolające były wyniki, bo pozwalały na dokładniejsze przewidywanie. Powodzeniem cieszyły się publikacje oferujące gotowe funkcje empiryczne i wzory obliczeniowe (np. K l e i b e r 1968, Z a r 1969, G e s s a m a ń 1973, C a l d e r 1974, G r o d z i ń s k i i W u n d e r 1975, K e n d e i g h i in. 1977). Zwierzę traktowano jak „czarną skrzynkę” zaopatrzoną w „wejście” (konsumpcja energii) i „wyjścia” (energia rozproszona czyli „respiracja”, energia kału i moczu, energia produkcji). Budżet energetyczny był sumą algebraiczną wszystkich elementów (R y s z k o w s k i i P e t r u s e w i c z 1967, D u n c a n i K l e k o w s k i 1975). O zapotrzebowaniu energetycznym decydowały warunki środowiskowe (np. temperatura), „koszty rozrodu” były sumą wydatków energetycznych ponoszonych przez wyidealizowanego przeciętnego osobnika na wydanie przeciętnej, przypisanej mu liczby potomstwa. Taki wzorzec sprawdzał się doskonale w przyjętych założeniach badawczych, ale jego konsekwentne

przestrzeganie spowodowało, że w chwili obecnej znaczna część wyników bioenergetycznych opublikowanych w okresie MPB jest bezużyteczna dla współczesnych ekologów, nawet dla tych, którzy zdecydowanie interesują się bioenergetyką.

Dorobek bioenergetyczny MPB poddany został bardzo ostrej selekcji. Zdecydowana większość ekologicznych prac opublikowanych w latach 60. i na początku 70. znikła z indeksów cytowań, z drugiej strony jednak wybrane publikacje przeżywają swój renesans, a nawet więcej niż renesans, gdyż cieszą się popularnością jakiej nie zaznały w okresie MPB. Dam jeden przykład z naszego podwórka. Ponad dwadzieścia lat temu, w ówczesnym Zakładzie Genetyki i Ewolucjonizmu UJ, pod kierunkiem dra W. Grodzińskiego, dwaj studenci biologii wykonali prace nt. bioenergetyki ciąży i laktacji u dzikich gryzoni (K a c z m a r s k i 1966, M i g u l a 1969). Wyniki takich badań były potrzebne aby obliczyć poprawki do oszacowań przepływu energii przez populację gryzoni. Poznano już wcześniej dość dobrze inne składowe budżetów energetycznych: metabolizm spoczynkowy, koszty termoregulacji, kaloryczność kału i moczu itd., brakowało tylko kosztów rozrodu (na poziomie populacyjnym wynosiły one zaledwie kilka procent przepływu energii, a więc uwzględnianie ich było zabiegiem kosmetycznym). Obie prace zacytowano w tym kontekście parę razy w latach 60., po czym zapadły one w otchłań niepamięci. Dopiero kilka lat później odnaleziono je po raz wtóry i od tego czasu cieszą się rosnącym zainteresowaniem, stały się prawdziwymi klasykami (rys. 1).



Rys. 1. Przyrost liczby cytowań prac K a c z m a r s k i e g o (1966) i M i g u l i (1969) o bioenergetyce ciąży i laktacji dzikich gryzoni (dane na podstawie Science Citation Index)
The increase of citations of papers by K a c z m a r s k i (1966) and M i g u l a (1969) on the bioenergetics of pregnancy and lactation in wild rodents (data from the Science Citation Index)

Zjawisko to jest dość charakterystyczne i wynika ze zmiany sposobu myślenia w ekologii, a w konsekwencji ze zmiany w sposobie posługiwania się bioenergetyką. Można wskazać trzy przyczyny, które się na to złożyły. Są to: 1) postęp techniczny w badaniach doświadczalnych, 2) nagromadzenie informacji w ilości przekraczającej próg, powyżej którego możliwe są nowego typu uogólnienia, oraz 3) zmiany w sposobie myślenia ekologów w ogóle, wynikające z konsekwentnego zastosowania neodarwinizmu w ekologii. Omówimy po kolei te trzy grupy zagadnień, zaczynając od najbardziej spektakularnych, a kończąc na najistotniejszych.

3. Postęp techniczny

3.1. Wprowadzenie

Szybki rozwój technik badawczych w naukach przyrodniczych nie ominął i bioenergetyki ekologicznej. Miało to wpływ nie tylko na podniesienie standardów wykonywanych badań, ale przyczyniło się w znacznym stopniu do zmian w samym podejściu badawczym. Postęp polegał przede wszystkim na szerokim rozpowszechnieniu się metod znanych w zasadzie już od dość dawna, ale rzadko stosowanych z powodu ich złożoności i wysokich kosztów. Bodaj najważniejsze było pokonanie trudności w określaniu wydatków energetycznych zwierząt w warunkach naturalnych lub prawie naturalnych.

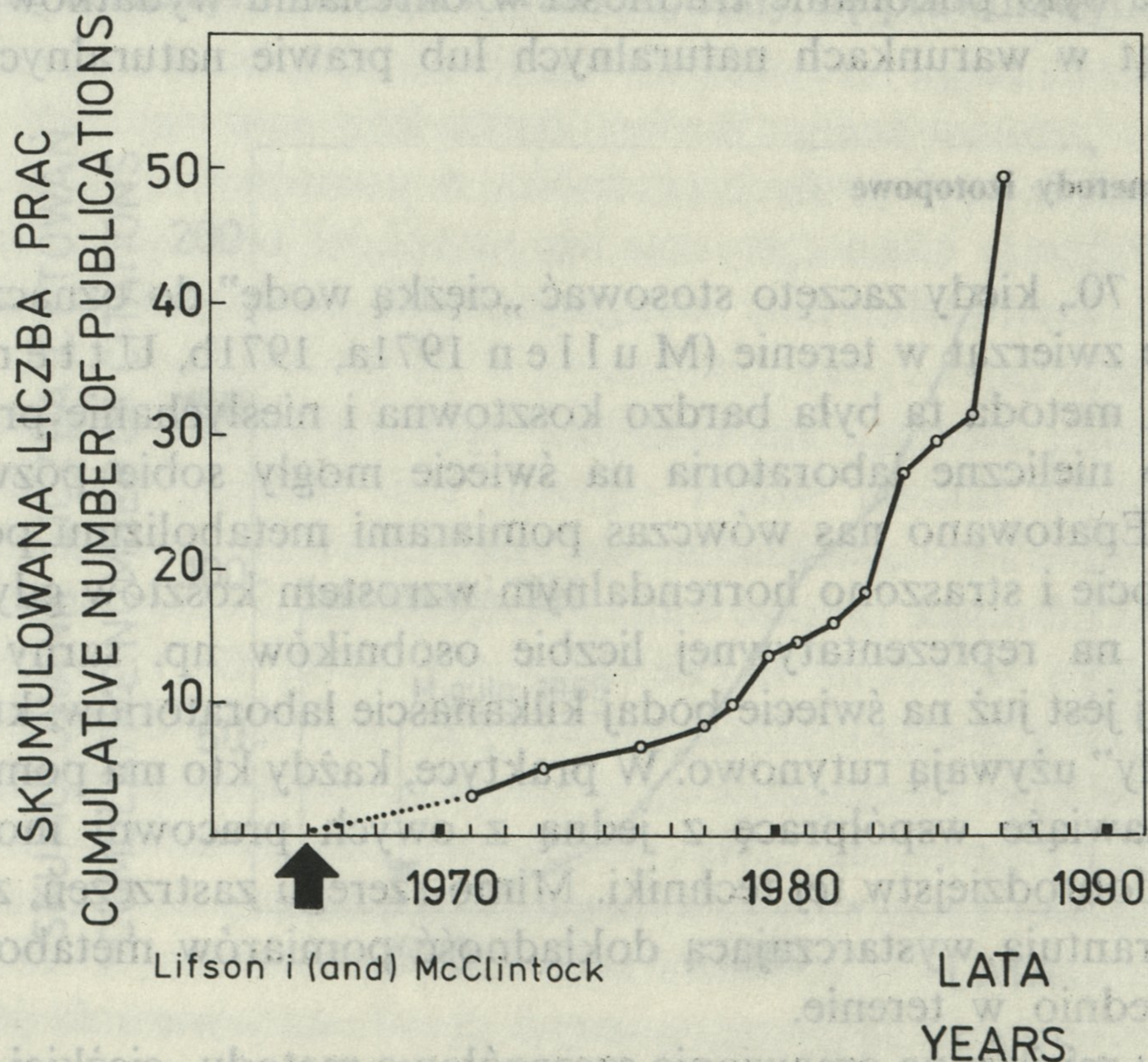
3.2. Terenowe metody izotopowe

W latach 70., kiedy zaczęto stosować „ciężką wodę” do oznaczania tempa metabolizmu zwierząt w terenie (M u l l e n 1971a, 1971b, U t t e r i L e F e b v r e 1973), metoda ta była bardzo kosztowna i niesłychanie pracochłonna, tak że tylko nieliczne laboratoria na świecie mogły sobie pozwolić na jej stosowanie. Epatowano nas wówczas pomiarami metabolizmu pojedynczych jaskółek w locie i straszono horrendalnym wzrostem kosztów gdyby badania prowadzono na reprezentatywnej liczbie osobników np. sarny (M u l l e n 1973). Dzisiaj jest już na świecie bodaj kilkanaście laboratoriów, które metody „ciężkiej wody” używają rutynowo. W praktyce, każdy kto ma pomysł, kilkaset dolarów i nawiąże współpracę z jedną z owych pracowni może do woli korzystać z dobrodziejstw tej techniki. Mimo szeregu zastrzeżeń, założenia tej metody gwarantują wystarczającą dokładność pomiarów metabolizmu zwierząt bezpośrednio w terenie.

Nie ma tu miejsca na omawianie szczegółowo metody „ciężkiej wody” w jej klasycznym wydaniu (L i f s o n i M c C l i n t o c k 1966, M u l l e n 1973), ani jej najnowszych modyfikacji (W o o d i n. 1975, N a g y 1980, 1983). W praktyce technika ta wymaga wstrzyknięcia do krwiobiegu badanego zwierzęcia

niewielkiej ilości płynu fizjologicznego zawierającego cząstki wody znakowane stabilnym izotopem tlenu (^{18}O) i stabilnym (^2H — deuter) lub promieniotwórczym (^3H — tryt) izotopem wodoru. Następnie dwukrotnie pobiera się próbkę krwi: na początku i na końcu okresu badań. Przez ten czas zwierzę może przebywać na wolności i zachowywać się zupełnie naturalnie. Ze spadku zawartości znakowanych cząstek oblicza się tempo rotacji tlenu i wodoru, a stąd oblicza się poszukiwane tempo metabolizmu. Trudności polegały na wysokiej cenie „ciężkiego” tlenu i na uciążliwych procedurach pomiarowych: metoda klasyczna wymagała stosowania spektrometru masowego, do którego próbki przygotowywano pracowicie w drodze selektywnej mikrodestylacji próżniowej (Mullen 1973).

Obecnie metodę klasyczną tak ulepszono, że można stosować mniejszą ilość drogich izotopów, a procedury analityczne są znacznie mniej pracochłonne (Wood i in. 1975, Nagy 1983, Grenot i Buscarlet 1988). W rezultacie lawinowo wzrasta liczba prac posługujących się klasyczną lub zmodyfikowaną metodą „ciężkiej wody” do określania zapotrzebowania energetycznego zwierząt w terenie (rys. 2). Dane są już dostępne dla kilkudziesięciu gatunków ssaków, w tym tak wielkich jak kangury, tyłuż ptaków, nawet dla bezkręgowców (por. Nagy 1987). Mamy też informację, iż dziesiątki takich prac są obecnie „na warsztatach”. Oprócz USA, metodę „ciężkiej wody” stosuje się we Francji, Wielkiej Brytanii, Holandii, RFN. O ile mi wiadomo, tylko



Rys. 2. Przyrost liczby prac donoszących o budżetach energetycznych zwierząt w terenie, zmierzonych metodą podwójnie znakowanej wody ($^3\text{H}_2^{18}\text{O}$) (dane wg Nagy 1987)
Increasing number of papers reporting on field energy budgets of animals as measured by the doubly labelled water ($^3\text{H}_2^{18}\text{O}$) (data from Nagy 1987)

jedna grupa badaczy z Polski uzyskała dostęp do tej metody (J. Taylor, M. Konarzewski — informacja ustna, Gabrielsen i in. w druku).

Trzeba przyznać, iż o ile w początkowym okresie zmierzenie budżetu energetycznego u jednego lub kilku osobników w terenie było wystarczającą sensacją (Mullen 1971a, 1971b, Utter i LeFebvre 1973, i in.), o tyle ostatnio metoda „ciężkiej wody” stosowana jest jako rutynowy sposób rozwiązywania interesująco postawionych konkretnych problemów ekologicznych, w pomysłowo zaprojektowanych i przeprowadzonych na dużym materiale eksperymentach (wymienię tutaj dla przykładu eleganckie prace Westerterpa i Bryanta 1984, Rejera i Westerterpa 1985 oraz Gabrielsena i in. w druku).

W latach 60. i 70. wiele eksperymentowano ze stosowaniem promieniotwórczych izotopów do terenowych badań metabolizmu, licząc na istnienie silnej korelacji tempa wydalania tych pierwiastków z ogólnym metabolizmem zwierzęcia (Chew 1971, Sawby 1973). Nadzieje, które kiedyś wiązano z promieniotwórczym cezem ^{134}Cs i ^{137}Cs , cynkiem ^{65}Zn i innymi mikroelementami okazały się jednak płonne (nie mówiąc już o ryzyku związanym z wprowadzaniem do środowiska izotopów o długim okresie półrozpadu i emitujących „twarde” promieniowanie).

Nadal stosowana i wielce obiecująca jest natomiast metoda izotopowa wykorzystująca promieniotwórczy sód ^{22}Na (Buscarlet 1974, Green 1978, Grenot i Buscarlet 1988). Metoda ta oparta jest na podobnym schemacie doświadczalnym co metoda „ciężkiej wody”. Sód występuje w naturalnych pokarmach zwierząt lądowych, zwłaszcza roślinożernych, w dość stałym (przewidywalnym) stężeniu. Ustalona jest również zawartość tego pierwiastka w ciele. Ponieważ jedynym źródłem sodu jest pokarm, wobec tego tempo rotacji sodu w puli pierwiastków ciała jest miarą ilości skonsumowanego pokarmu. Wystarczy zatem wstrzyknąć zwierzęciu dawkę znakowanego sodu, a następnie mierzyć co pewien czas zawartość tego izotopu w ciele zwierzęcia (można to robić przenośnym licznikiem bezpośrednio w terenie). Po szczegóły oraz po argumenty odpierające szereg możliwych do postawienia zastrzeżeń odsyłam czytelnika do literatury (Buscarlet i Grenot 1985, Grenot i Buscarlet 1988).

3.3. Radiotelemetria

W swoim czasie wiele obiecywano sobie po radiotelemetrii, w nadziei, że zdalny pomiar parametrów fizjologicznych, takich jak temperatura ciała, tętno (EKG) czy szybkość oddechów pozwoli na oszacowanie tempa wydatkowania energii przez zwierzę w warunkach naturalnych (Johnson i Gessaman 1973). Mimo postępu elektroniki, dzięki któremu znacznie zmniejszono rozmiary nadajników biotelemetrycznych a przy tym zwiększono ich niezawodność, zasięg, czas nieprzerwanego działania i inne ważne cechy, znaczenie tej

techniki ogranicza się do wspomagania innych metod (G e s s a m a n 1980). Przyczyna leży w dużej labilności charakteryzującej nadające się do mierzenia w ten sposób zmienne fizjologiczne.

Przy obecnej technice, do pomiaru telemetrycznego nadaje się tylko szybkość tętna. Ponieważ w różnych sytuacjach fizjologicznych parametr ten zależy od wielu czynników, nie tylko od tempa metabolizmu, nawet „wykalibrowanie” metody poprzez eksperymentalne znalezienie korelacji pomiędzy szybkością tętna i metabolizmem nie gwarantuje powodzenia (K a u t z 1981). Nie jest wykluczone, że dalszy rozwój techniki pozwoli w przyszłości na poszerzenie tej metody o równoczesny, zdalny pomiar wielu zmiennych fizjologicznych, co może zasadniczo poprawić jej wiarygodność.

Radiotelemetrię stosuje się natomiast rutynowo i z powodzeniem do pomiaru głębokiej temperatury ciała zwierząt przy rozmaitych badaniach bioenergetycznych. Obecnie wiele firm na świecie oferuje szeroką gamę profesjonalnie wykonanych transponderów fizjologicznych (w cenie od kilkudziesięciu do kilkuset dolarów za sztukę). Znikły z list cytowań artykuły i książki o konstruowaniu transponderów własnym przemysłem, co kiedyś było zwykłą praktyką (M a c k a y 1970, W e i n e r i G ó r e c k i 1975).

3.4. Postęp w metodach laboratoryjnych

Również metodyka pomiarów laboratoryjnych jest obecnie znacznie bardziej wyrafinowana. Podstawowy do niedawna aparat: paramagnetyczny analizator tlenu (np. Beckman lub — u nas — Spirolyt produkowany w NRD) zastąpiły niezawodne, stabilne, wygodne w obsłudze, a przede wszystkim o rząd wielkości dokładniejsze przyrządy zbudowane na podstawie zupełnie innych zasad fizykochemicznych (czujniki elektrochemiczne: ceramiczne ogniwa cyrkonowe, mikroogniwa paliwowe i znacznie ulepszone czujniki polarograficzne). Większa czułość pozwala na stosowanie szybszych przepływów powietrza, co zmniejsza bezwładność czasową układu i umożliwia używanie większych komór pomiarowych. Natomiast gwarantowana stabilność uwalnia od potrzeby permanentnej „ręcznej” obsługi i kalibracji, dzięki czemu możliwe są automatyczne pomiary długotrwałe.

Rozpowszechnienie komputerów rejestrujących i sterujących aparaturą w laboratoriach umożliwia wykonywanie eksperymentów dawniej nieosiągalnych. Możliwe są więc np. wielodobowe pomiary metabolizmu, temperatury ciała, aktywności u wielu osobników równocześnie, przy czym można zaprojektować dynamiczne zmiany warunków doświadczenia, symulujące np. naturalne wahania temperatury, oświetlenia, dostępności pokarmu itp. (W e i n e r 1987a, 1987b). Można też projektować długotrwałe eksperymenty interakcyjne, w których warunki doświadczenia zmieniają się w zależności od bieżącego zachowania się badanych organizmów (H a n s k i 1985, P e r r i g o i B r o n s o n 1985). Stosuje się niezwykle sprawne i wydajne komory

klimatyczne, mogące np. zapewnić szybkie zmiany temperatury w zakresie od -60 do $+40^{\circ}\text{C}$. Brak takich wydajnych urządzeń chłodniczych można — kosztem trudności pomiarowych — zrekompensować użyciem atmosfery helowo-tlenowej (K o t e j a 1986). Wszystkie te ulepszenia, stwarzające możliwości symulowania mniej lub bardziej naturalnych sytuacji w eksperymencie, mają szczególne znaczenie dla ekologów, których nigdy nie satysfakcjonowały warunki laboratoryjne.

3.5. Wnioskowanie wspomagane komputerowo

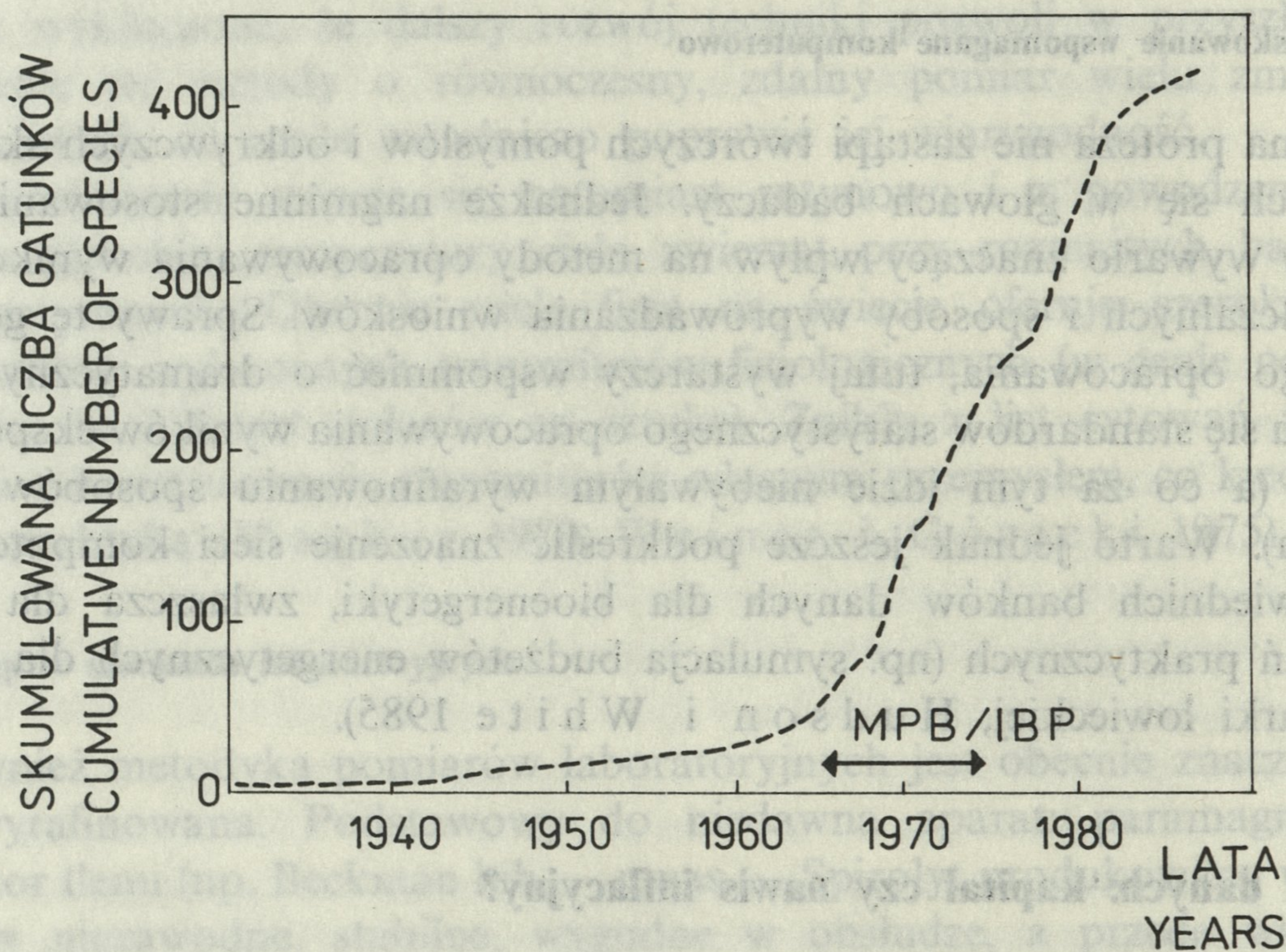
Żadna proteza nie zastąpi twórczych pomysłów i odkrywczych skojarzeń, rodzących się w głowach badaczy. Jednakże nagminne stosowanie komputerów wywarło znaczący wpływ na metody opracowywania wyników prac doświadczalnych i sposoby wyprowadzania wniosków. Sprawy te godne są osobnego opracowania, tutaj wystarczy wspomnieć o dramatycznym podniesieniu się standardów statystycznego opracowywania wyników eksperymentalnych (a co za tym idzie niebywałym wyrafinowaniu sposobów wnioskowania). Warto jednak jeszcze podkreślić znaczenie sieci komputerowych i odpowiednich banków danych dla bioenergetyki, zwłaszcza dla jej zastosowań praktycznych (np. symulacja budżetów energetycznych dla potrzeb gospodarki łowieckiej, H u d s o n i W h i t e 1985).

4. Bank danych: kapitał czy nawis inflacyjny?

To, że postęp techniczny nas omija, bardzo nas niepokoi. Archaiczny warsztat nie tylko upośledza nasze badania, ale może też wkrótce utrudnić publikowanie w renomowanych czasopismach, jeżeli nasze prace empiryczne nie osiągną wymaganego standardu. Myślę jednak, że to jeszcze nie jest najgroźniejsze. Znacznie gorzej byłoby, gdybyśmy przeoczyli zmiany w sposobie myślenia. Znaczny postęp, jaki się tutaj dokonuje nie zależy od nowinek technicznych, ale od umiejętnego korzystania z zasobów informacji zgromadzonych w bibliotekach i komputerowych bankach danych.

Międzynarodowy Program Biologiczny zakończył się 15 lat temu, zapał do badań bioenergetyczno-ekosystemowych minął, ale dane eksperymentalne zbierano nadal. Wkładano ssaki i ptaki do respirometrów i kalorymetrów albo przy okazji szerszych badań nad gatunkami uważanymi za „ważne” z jakichś powodów, albo dobierając gatunki jak znaczki pocztowe: kompletując serie i poszukując malowniczych „egzotów”. Niektórych danych ilościowych, przydatnych dla bioenergetyki ekologicznej, nagromadziły się niesłychane ilości. Na przykład, obecnie dysponujemy danymi o metabolizmie standardowym ok. 400 gatunków ssaków (10% wszystkich żyjących gatunków, rys. 3). Oczywiście, nie jest to wybór reprezentatywny: znacznie chętniej do respirometru wkłada się

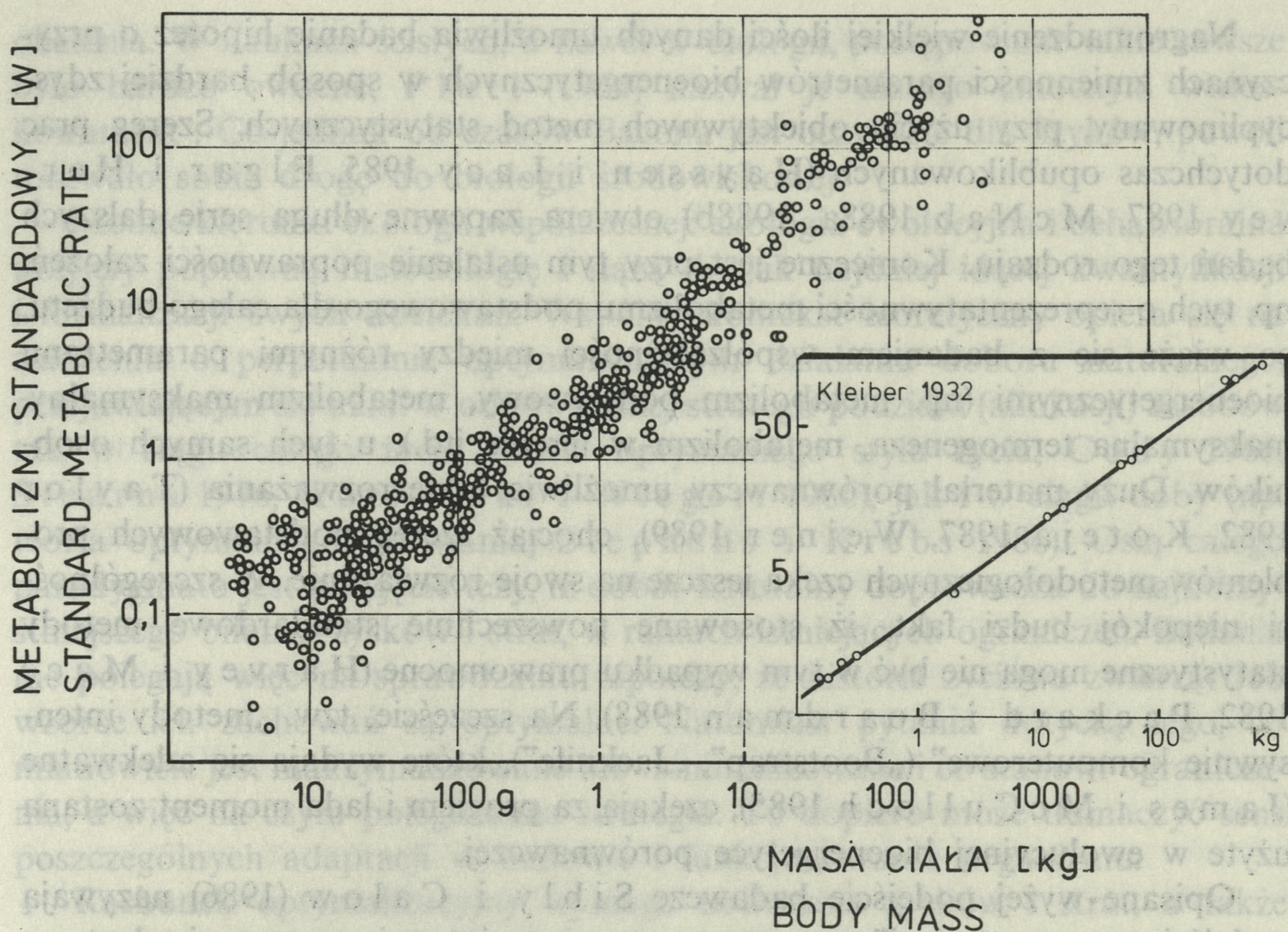
jakiegoś egzotycznego lemura, niż pospolitego gryzonia czy drapieżnika. Jednak różnorodność taksonomiczna w tym zbiorze i tak jest ogromna. To samo dotyczy ptaków. Mniej intensywnie zbierano dane o ekwiwalentach kalorycznych tkanek, o strawności pokarmu, o kosztach energetycznych różnych czynności itp., ale i takich danych jest sporo. Zmierzono, o czym już była mowa, znaczną liczbę budżetów energetycznych różnych zwierząt w warunkach naturalnych.



Rys. 3. Skumulowana liczba danych o metabolizmach podstawowych (standardowych) dzikich gatunków ssaków (dane wg Elgar i Harvey 1987, McNab 1988, Weiner — nie opublikowane). MPB — okres Międzynarodowego Programu Biologicznego
 Accumulation of data on the basal (standard) metabolic rates of wild mammals (data from Elgar and Harvey 1987, McNab 1988, Weiner — unpubl.). IBP — the period of the International Biological Programme

Zapewne, wiele standardowych badań bioenergetycznych przeprowadzono bezmyślnie, wskutek inercji: „bo tak się robi”, bo nie zauważono, iż wygasł paradygmat MPB, bo ktoś wymyślił sposób, jak zmierzyć coś, co zmierzyć trudno. Pochopny byłby jednak sąd, iż owe dane tworzą jedynie „nawis inflacyjny”. Przeciwnie, umieszczone w odpowiednim banku, dane te stanowią kapitał wielkiej wartości. Materiały te wykorzystywano rozmaicie. Starym zwyczajem, liczone coraz to nowe średnie i regresje. Ich predykcyjna moc jednak nie wzrastała. W miarę przybywania danych dopasowanie było coraz gorsze, a wariancja okazywała się coraz większa (rys. 4). Nie pomagało przy tym zwykle porządkowanie materiału według kryteriów taksonomicznych.

To co dla jednych jest przeszkodą, dla innych okazuje się źródłem inspiracji. Brian K. McNab był pierwszym, który postawił problem adaptacyj-



Rys. 4. Metabolizm standardowy dzikich ssaków o różnej masie ciała (skala podwójnie logarytmiczna). Zauważ ogromną wariację. Dla porównania dane i wykres słynnego równania regresji Kleibera z 1932 r. (wg Kleibera 1968)

Standard metabolic rates in mammals of various body masses (double-logarithmic scale). Note considerable variation. The data and the famous regression line of Kleiber 1932 (from Kleiber 1968), are shown for comparison purpose

nego objaśniania międzygatunkowej zmienności parametrów energetycznych. Początkowo korzystał on z własnych danych empirycznych o nietoperzach, szczerbakach, ssakach mrówkożernych i innych dziwnych grupach (McNab 1969, 1978, 1980, 1984, 1986a, 1986b), potem rozszerzył bazę danych o obfite materiały z literatury (McNab 1988a, 1988b). Przywiązanie tego autora do metabolizmu standardowego (podstawowego) jako miary budżetu energetycznego zwierząt, przekonanie, iż pierwszą przyczyną zmienności są obyczaje pokarmowe, a wreszcie pewna dezynwoltura w sposobach argumentacji, przysporzyły McNabowi wielu krytyków (Haysen 1984, Padley 1985, Elgar i Harvey 1987). Aliści, jak się wydaje McNab trafił w sedno. Hipoteza, iż budżet energetyczny jest dostrzegany przez dobór naturalny, wskutek czego parametry tego budżetu muszą korelować ze składowymi ogólnego dostosowania (McNab 1980) wydaje się być oparta na trafnych przesłankach, nawet jeżeli argumentacja McNaba nie wszystkim trafia do przekonania.

Nagromadzenie wielkiej ilości danych umożliwia badanie hipotez o przyczynach zmienności parametrów bioenergetycznych w sposób bardziej zdyscyplinowany, przy użyciu obiektywnych metod statystycznych. Szereg prac dotychczas opublikowanych (Hayssen i Lacy 1985, Elgar i Harvey 1987, McNab 1988a, 1988b) otwiera zapewne długą serię dalszych badań tego rodzaju. Konieczne jest przy tym ustalenie poprawności założeń, np. tych o reprezentatywności metabolizmu podstawowego dla całego budżetu, co wiąże się z badaniem współzależności między różnymi parametrami bioenergetycznymi (np. metabolizm podstawowy, metabolizm maksymalny, maksymalna termogeneza, metabolizm w terenie itd.), u tych samych osobników. Duży materiał porównawczy umożliwia takie rozważania (Taylor 1982, Koteja 1987, Weiner 1989), chociaż szereg podstawowych problemów metodologicznych czeka jeszcze na swoje rozwiązanie. W szczególności niepokój budzi fakt, iż stosowane powszechnie standardowe metody statystyczne mogą nie być w tym wypadku prawomocne (Harvey i Mace 1982, Packard i Boardman 1988). Na szczęście, tzw. „metody intensywnie komputerowe” („Bootstrap”, „Jackknife”), które wydają się adekwatne (James i McCulloch 1985), czekają za progiem i lada moment zostaną użyte w ewolucyjnej bioenergetyce porównawczej.

Opisane wyżej podejście badawcze Sibly i Calow (1986) nazywają podejściem „a posteriori”: oto mamy pewne zmienne i staramy się dostrzec charakterystyczne wzorce ich rozkładów, aby następnie przypisać im interpretację biologiczną (co jest przeważnie jednoznaczne z wyjaśnieniem ich adaptacyjnego znaczenia). Jest to sytuacja metodologicznie ryzykowna. Grozi bowiem popadnięciem w błędne koło „wszechadaptacjonizmu”, kiedy to znalezienie adaptacyjnego wytłumaczenia każdej cechy zależy tylko od fantazji badacza (Gould i Lewontin 1979). Takiej taktyce badawczej przeciwstawia się podejście „a priori”, metodologicznie poprawniejsze (Sibly i Calow 1986). Dla ekologii w ogóle, a dla bioenergetyki ekologicznej w szczególności, oznacza to zdyscyplinowany powrót do interpretacji ewolucyjnych (neodarwinowskich). Właśnie takie próby konsekwentnej interpretacji wyników obserwacji ekologicznych i etologicznych w kategoriach teorii doboru naturalnego stały się głównym motorem zmian oblicza tych nauk w ciągu ostatniej dekady. Bioenergetyka jest zarówno przedmiotem jak i instrumentem tych przemian.

5. Bioenergetyka, mocne wnioskowanie i neodarwinizm

Podejście a priori, postulowane obecnie w ekologii fizjologicznej (Sibly i Calow 1986), polega po prostu na stawianiu klarownych, falsyfikowalnych hipotez alternatywnych jeszcze przed przystąpieniem do badań empirycznych. Stawiane problemy muszą się albo mieścić w ramach aktualnie obowiązującej szerszej teorii, albo — jeżeli nie są z nią zgodne — muszą *explicite* dążyć do jej

obalenia. W naukach ścisłych, a nawet w biologii, postępowanie takie zawsze było bardzo owocne, Platt (1964) nazwał je dlatego „mocnym wnioskowaniem”. Co jednak od czasów Bacona jest oczywiste dla fizyków, powoli torowało sobie drogę do biologii środowiskowej.

Modne kierunki ekologii współczesnej: ekologia ewolucyjna i behawioralna przyjęły poprawną metodologię i dążą do jak najdalej idącej kwantyfikacji i formalizacji swych dociekań. Wspólny kontekst teoretyczny opiera się na założeniu o perpetualnie optymalizującym działaniu doboru naturalnego, przejawiającym się m.in. w odpowiedniej strategii podziału (allokacji) zasobów tak w ciągu całego życia (teoria optymalnego stylu życia; C o d y 1966, S t e a r n s 1976, K o z ł o w s k i i W i e g e r t 1986), jak i w ciągu doby (np. teoria optymalnego żerowania; S t e p h e n s i K r e b s 1986). Osia całego paradygmatu jest przyjęcie tezy, iż dobór naturalny doprowadza do najkorzystniejszego bilansu zysków i strat, w ramach istniejących ograniczeń. Badania nie polegają więc na sprawdzaniu hipotezy, że historie życiowe zwierząt lub wzorce ich zachowań są optymalne. Natomiast pytania dotyczą tego, co mianowicie jest maksymalizowane lub minimalizowane i co stanowi ograniczenia, a więc na czym polega dana strategia. To dopiero może tłumaczyć sens poszczególnych adaptacji w budowie i funkcjonowaniu organizmu.

Rachunek optymalizacyjny wymaga obliczania zysków i strat, a także wytyczenia granic w obrębie których przebiega optymalizacja, mierzonych jedną i tą samą miarą. Ostateczna miara sukcesu ewolucyjnego: dostosowanie (fitness) wymyka się ciągle próbom pomiarów empirycznych. Jednak przy porównaniach alternatywnych strategii adaptacyjnych (lub behawioralnych), przewaga mierzona wydajnością energetyczną może być w niektórych przypadkach wystarczająco dobrym korelatem przyrostu dostosowania (C l u t t o n - B r o c k i i n . 1982, W a t t 1986, A r n o l d 1988). Sięgnięcie po bioenergetykę było więc nieuniknione. Rzecz jasna, nie powrócono do tych syntez MPB, które dotyczyły populacji i ekosystemów; odkurzono raczej doniesienia o osobniczych budżetach energetycznych i ich składnikach. Inna rzecz, iż weterani MPB i inni obeznani z ówczesną literaturą patrzą dzisiaj z niepokojem na radosny dyletantyzm niektórych ekologów behawioralnych i ewolucyjnych w korzystaniu z usług bioenergetyki (G i t t l e m a n i T h o m p s o n 1988a, G o l d s t e i n 1988).

Budżet energetyczny zaczęto więc traktować jako optymalne rozwiązanie problemu: jak przeżyć i wydać liczne potomstwo, mając do dyspozycji ograniczone zasoby. Można to nazwać koncepcją „liberalną”, w której rozważa się bez uprzedzeń bilans netto zysków i strat, w odróżnieniu od rozpowszechnionej do niedawna „totalitarnej” koncepcji budżetu energetycznego: złożonego hierarchicznie z pewnej liczby składowych, o stałych, „idealnych” parametrach, wynikających z „roli” danego organizmu w ekosystemie i w historii ewolucji. Naturalną — acz skrajną — konsekwencją tego drugiego podejścia było dowodzenie wyższości niektórych postępowych budżetów energetycznych

nad innymi, mniej postępowymi (Konoplev i in. 1975, Zotin i Konoplev 1978).

Kiedy współczesny ekolog sięga do potężnych źródeł literatury bioenergetycznej przekonuje się ku swemu rozczarowaniu, że nie znajduje wszystkich potrzebnych informacji. Renesans bioenergetyki oznacza więc również potrzebę wznowienia badań empirycznych. Przede wszystkim, jeżeli ma być rozpatrywany proces optymalizacji, niezbędne jest wyznaczenie (ilościowe!) ograniczeń dla danego układu.

Do tej pory stereotypowe rozumowanie przypisywało wszelkie ograniczenia narzucane na organizmy czynnikom środowiskowym: mogły to być np. czynniki abiotyczne, albo inne konkurujące organizmy, w każdym razie czynniki zewnętrzne. Teraz zwrócono uwagę na fizjologiczne ograniczenia każdego osobnika, narzucone przez historię ewolucyjną i odziedziczony zestaw przystosowań gatunku (dawniej powiedziano by: „Bauplan” — termin zresztą niedawno rewindykowany literaturze anglojęzycznej). Tymczasem empiryczne dane o maksymalnych wartościach budżetu energetycznego zwierząt okazały się bardzo skąpe (Kirkwood 1983), mimo że już w latach 40. i później Ken-deigh (1949, 1973, Keindeigh i in. 1977) próbował wykazać, że istnieje górna granica budżetu energetycznego, zmuszająca organizm do kompromisów przy wydatkowaniu energii. Ten aspekt jego prac aż do dziś pozostał niezauważony. Obecnie jednak zainteresowanie czynnikami ograniczającymi budżet energetyczny wyraźnie wzrasta i należy się spodziewać szybkiego przyrostu danych eksperymentalnych. Istotne są zwłaszcza informacje o limitującym wpływie przewodu pokarmowego (Gross i in. 1985, Karasovi i in. 1986, Weiner 1987a).

Również ekologia populacyjna nie może zignorować faktu, że z ograniczeń fizjologicznych wynikają mechanizmy determinujące parametry demograficzne: tempo przyrostu naturalnego czy prawdopodobieństwo przeżycia. W tym kontekście przestaje dziwić renesans zainteresowania bioenergetyką rozrodu (Loudon i Racey 1987, Gittleman i Thompson 1988b). Problem inwestycji rozrodczych bowiem daje się również rozpatrywać w kategoriach energetycznych. Temat ten zasługuje na osobne opracowanie przeglądowe, tutaj wymienię tylko kilka typowych zagadnień badanych ostatnio metodami bioenergetyki ekologicznej: problem optymalnego rozłożenia w czasie inwestycji rozrodczych (McClure i Randolph 1980, Kenagy 1987, Weiner 1987b), podział kosztów rozrodu pomiędzy obie płci przy różnych systemach kojarzenia Maxson i Oring 1980, Westertep i Bryant 1984), z udziałem „pomocników” (helpers) włącznie (Reyer i Westertep 1985), optymalne całociowe tempo rozrodu (König i in. 1988) i inne.

Istotą „liberalnego” modelu strategii życiowej jest fakt, że nie ma nic za darmo: każdy zysk okupiony jest jakimś kosztem. Analizowanie korzyści płynących z rozmaitych strategii życiowych wymaga więc także zmierzenia

kosztów poszczególnych adaptacji i wzorców zachowań, do czego bilans energii jest nieocenionym instrumentem. Ile kosztuje samca sikorki utrzymanie dominacji wśród innych samców? (Røskoft i in. 1986); czy taniej jest chować się, czy uciekać przed drapieżnikiem? (Carl i Robbins 1988); ile traci nornik na niewybiórczym spożywaniu pokarmu zawierającego garbniki? (Thomas i in. 1988); ile wydaje koliber na utrzymanie swojego terytorium? (Copenhaver i Ewald 1980); który rodzaj ziarna zjadanego przez szczygły wymaga największego nakładu pracy przy łuskaniu? (Glück 1985); co się energetycznie bardziej opłaca: bójka, czy inne sposoby rozwiązywania konfliktów u pajaków? (Reichert 1988). Odpowiedzi na te i wiele innych podobnych pytań, z pozoru bardzo przyczynkarskich, ale w rzeczywistości o ważnych implikacjach dla współczesnej biologii, są dzisiaj możliwe do uzyskania dzięki postępowi w badaniach bioenergetycznych, zwłaszcza w metodach terenowych.

Do tej samej grupy problemów można by wreszcie zaliczyć zagadnienie o posmaku zgoła eschatologicznym: czy żyć intensywnie, nie dbając o stan zdrowia, i całe zdobyte zasoby inwestować w ekspansję, czy też wybrać strategię alternatywną i poświęcić część zasobów na regenerację organizmu, co jest zapewne kosztowne, ale za to przedłuża życie? Problem ewolucyjny starzenia się i optymalnego wykorzystywania zasobów w skali całego życia został już postawiony (Kirkwood 1981), na pewno będzie nadal dyskutowany przy wymianie argumentów bioenergetycznych.

Szarski (1983), a następnie niezależnie Gnaiger (1987) wysunęli koncepcję strategii życiowych oszczędnych („frugal”, „economy”) i rozrzutnych („wasteful”, „power”). Są organizmy, które swoje zadania przeżycia i wydania potomstwa realizują przy minimalnych wydatkach energetycznych. Są też inne, które to samo zadanie wykonują ogromnym nakładem zasobów. Obie strategie są równie dobre, skoro są. Ich zmienność objawia się jako zróżnicowanie wskaźników energetycznych o parę rzędów wielkości u różnych zwierząt. Dotychczas wyróżniano strategie typu *r* i *K*, uporządkowane w gradiencie wielkości ciała. Szarski i Gnaiger proponują oś „*f* i *w*” albo „*P* i *E*”, dotyczącą charakterystycznych kosztów energetycznych. Tak jak przez lata uwagę ekologów przykuwało poszukiwanie cech korelujących z położeniem organizmów na osi *r*-*K* (por. Pianka 1981), tak teraz można się spodziewać równego zainteresowania położeniem organizmów w przestrzeni wyznaczonej przez oś *f*-*w*.

Wracając do postawionego wyżej pytania, jak żyć — długo i ostrożnie, czy krótko a burzliwie? — można w świetle wszystkich wcześniejszych rozważań dać wymijającą, ale pożyteczną odpowiedź: przede wszystkim uprawiać bioenergetykę ekologiczną!

Autorowi nie szczędzono bardzo pomocnych, bo krytycznych, uwag w dyskusji jaka wywiązała się po przedstawieniu powyższych poglądów na posiedzeniu Komitetu Ekologii PAN:

całość lub część maszynopisu przeczytali również pp. Ela Król, Jan Kozłowski i Paweł Koteja. Moja to wina, że nie wszystkie rady uwzględniłem. Romanowi Tertilowi zawdzięczam angielskie streszczenie.

Piśmiennictwo

- Arnold S. J. 1988 — Behavior, energy and fitness — *Am. Zool.* 28: 815—828.
- Buscarlet L. A. 1974 — The use of ^{22}Na for determining the food intake of the migratory locust — *Oikos*, 25: 204—208.
- Buscarlet L. A., Grenot C. J. 1985 — Utilisation des isotopes stables et radioactifs dans les études bioénergétiques des populations animales en milieu terrestre — *Acta oecol., Oecol. gen.* 6: 105—134.
- Calder W. A. 1974 — Consequences of body size for avian energetics (W: *Avian energetics*. Red. R. A. Paynter Jr.) — *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 15, Cambridge, 86—151.
- Carl G. R., Robbins C. T. 1988 — The energetic cost of predator avoidance in neonatal ungulates: hiding versus following — *Can. J. Zool.* 66: 239—246.
- Chew R. M. 1971 — The excretion of ^{65}Zn and ^{54}Mn as indices of energy metabolism of *Peromyscus polionotus* — *J. Mammal.* 52: 337—350.
- Clutton-Brock T. H., Guinness F. E., Albon S. D. 1982 — *Red deer: behaviour and ecology of two sexes* — University of Chicago Press, Chicago.
- Cody M. L. 1966 — A general theory of clutch size — *Evolution*, 20: 174—184.
- Copenhaver C., Ewald P. W. 1980 — Cost of territory establishment in hummingbirds — *Oecologia*, 46: 155—160.
- Cousins S. 1987 — The decline of the trophic level concept — *TREE*, 2(10): 312—316.
- Duncan A., Klekowski R. Z. 1975 — Parameters of energy budget (W: *Methods for ecological energetics*. Red. W. Grodziński, R. Z. Klekowski, A. Duncan) — *IBP Handbook* 24, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 97—160.
- Elgar M. A., Harvey P. H. 1987 — Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology — *Funct. Ecol.* 1: 25—36.
- Gabrielsen G. W., Taylor J. R. E., Konarzewski M., Mehlum F. w druku — Energy expenditure and thermoregulation in Dovekies (*Alle alle*, *Alcidae*) — *Physiol. Zool.*
- Gessaman J. A. 1973 — Methods of estimating the energy cost of free existence (W: *Ecological energetics of homeotherms: a view compatible with ecological modeling*. Red. J. A. Gessaman) — *Utah State University Press*, Logan, 3—31.
- Gessaman J. A. 1980 — An evaluation of heart rate as an indirect measure of daily energy metabolism of the American kestrel — *Comp. Biochem. Physiol.* 65A: 273—289.
- Gittleman J. L., Thompson S. D. 1988a — Introduction to the symposium: Energetics and animal behavior — *Am. Zool.* 28: 813—814.
- Gittleman J. L., Thompson S. D. 1988b — Energy allocation in mammalian reproduction — *Am. Zool.* 28: 863—875.
- Glück E. E. 1985 — Seed preference and energy intake of goldfinches *Carduelis carduelis* in the breeding season — *Ibis*, 127: 421—429.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1977 — Energetics of bird communities in succesional series of a deciduous forest — *Pol. ecol. Stud.* 3: 147—175.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1980 — Energetics of bird fauna in consecutive stages of a semi-natural pine firest — *Ekol. pol.* 28: 71—94.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1983 — Successional trends in the energetics of forest bird communities — *Holarct. Ecol.* 6: 305—314.
- Gnaiser E. 1987 — Optimum efficiency of energy transformation in metabolism. The strategies

- of power and economy (W: Evolutionary physiological ecology. Red. P. Calow) — Cambridge University Press, Cambridge, 7—36.
- Goldstein D. L. 1988 — Estimates of daily energy expenditure in birds: the time and energy budget as an integrator of laboratory and field studies — *Am. Zool.* 28: 829—844.
- Gould S. J., Lewontin R. C. 1979 — The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme — *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205: 581—598.
- Green B. 1978 — Estimation of food consumption of the dingo, *Canis familiaris dingo* by means of ^{22}Na turnover — *Ecology*, 59: 207—210.
- Grenot C. J., Buscarlet L. A. 1988 — Validation and use of isotope turnover to measure metabolism in free-ranging vertebrates — *J. arid Environ.* 14: 211—232.
- Grodziński W., Wunder B. A. 1975 — Ecological energetics of small mammals (W: Small mammals: their productivity and population dynamics. Red. F. B. Golley, K. Petruszewicz, L. Ryszkowski) — IBP 5, Cambridge University Press, Cambridge, 173—204.
- Gross J. E., Wang Z., Wunder B. A. 1985 — Effect of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster* — *J. Mammal.* 64: 661—667.
- Hanski I. 1985 — What does a shrew do in an energy crisis? (W: Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour. Red. R. M. Sibly, R. H. Smith) — Blackwell Sci. Publ., Oxford, 247—252.
- Harvey P. H., Mace G. M. 1982 — Comparison between taxa and adaptive trends: problems of methodology (W: Current problem in sociobiology. Red. Kings College Sociobiology Group) — Cambridge University Press, Cambridge, 343—361.
- Hayssen V. 1984 — Basal metabolic rate and the intrinsic rate of increase: an empirical and theoretical reexamination — *Oecologia*, 64: 419—424.
- Hayssen V., Lacy R. C. 1985 — Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass — *Comp. Biochem. Physiol.* 81A: 741—754.
- Hudson R. J., White R. G. 1985 — Computer simulation of energy budgets (In: Bioenergetics of wild herbivores. Red. R. J. Hudson, R. G. White) — CRC Press, Boca Raton, 261—290.
- James F. C., McCulloch C. E. 1985 — Data analysis and the design of experiments in ornithology — *Curr. ornithol.* 2: 1—63.
- Johnson S. F., Gessaman J. A. 1973 — An evaluation of heart rate as an indirect monitor of free-living energy metabolism (W: Ecological energetics of homeotherms: a view compatible with ecological modeling. Red. J. A. Gessaman) — Utah State University Press, Logan, 44—54.
- Kaczmarski F. 1966 — Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole — *Acta theriol.* 11: 409—417.
- Karasov W. H., Petrossian E., Rosenberg L., Diamond J. M. 1986 — How do food passage rate and assimilation differ between herbivorous lizards and nonruminant mammals? — *J. comp. Physiol. B*, 156: 599—609.
- Kautz M. A. 1981 — Heart rate as predictor of energy expenditure of mule deer — *J. Wildl. Manage.* 45: 715—720.
- Kenagy G. J. 1987 — Energy allocation for reproduction in the golden-mantled ground squirrel (W: Reproductive energetics of mammals. Red. A. Loudon, P. A. Racey) — Oxford University Press, Oxford, 259—273.
- Kendeigh S. C. 1949 — Effect of temperature and season on energy resources of the English sparrow — *Auk*, 66: 113—127.
- Kendeigh S. C. 1973 — Monthly variations in the energy budget of house sparrow throughout the year (W: Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Red. S. C. Kendeigh, J. Pinowski) — PWN, Warszawa, 17—44.
- Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. 1977 — Avian energetics (W: Granivorous birds in ecosystem. Red. J. Pinowski, S. C. Kendeigh) — Cambridge University Press, Cambridge, 127—204.
- Kirkwood J. K. 1983 — A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds — *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 1—3.

- Kirkwood T. B. L. 1981 — Repair and its evolution: survival versus reproduction (W: Physiological ecology. Red. C. R. Townsend, P. Calow) — Blackwell Sci. Publ., Oxford, 165—189.
- Kleiber M. 1968 — Ogień życia. Zarys bioenergetyki zwierząt — PWRiL, Warszawa.
- Konoplev V. A., Sokolov V. E., Zotin A. I. 1975 — Klassifikacija životnych po energetičeskomu metabolizmu — Zool. Ž. 14: 1429—1441.
- König B., Riester J., Markl H. 1988 — Maternal care in house mice (*Mus musculus*): II. The energy cost of lactation as a function of litter size — J. Zool. (Lond.), 216: 195—210.
- Koteja P. 1986 — Maximum cold-induced oxygen consumption in the house sparrow *Passer domesticus* — Physiol. Zool. 59: 43—48.
- Koteja P. 1987 — On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals — Comp. Biochem. Physiol. 87A: 205—208.
- Kozlovsky D. G. 1968 — A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies — Ecology, 49: 48—60.
- Kozłowski J., Wiegert R. G. 1986 — Optimal allocation of energy to growth and reproduction — Theor. Popul. Biol. 29: 16—37.
- Kuhn T. S. 1968 — Struktura rewolucji naukowych — PWN, Warszawa.
- Lifson N., McClintock R. 1966 — Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance — J. theor. Biol. 12: 46—74.
- Loudon A., Racey P. A. (Red.) 1987 — The reproductive energetics of mammals — Oxford University Press, Oxford.
- MacArthur R. H. 1955 — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability — Ecology, 36: 533—536.
- Mackay R. S. 1970 — Bio-medical telemetry — Wiley, New York.
- McClure P. A., Randolph J. C. 1980 — Relative allocation of energy to growth and development of homeothermy in the eastern wood rat (*Neotoma floridana*) and hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) — Ecol. Monogr. 50: 199—219.
- Maxson S. J., Oring L. W. 1980 — Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper — Behaviour, 74: 200—263.
- McNab B. K. 1969 — The economics of temperature regulation in neotropical bats — Comp. Biochem. Physiol. 31: 227—268.
- McNab B. K. 1978 — Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply (W: The ecology of arboreal folivores. Red. G. G. Montgomery) — Smithsonian Institution Press, Washington, 153—162.
- McNab B. K. 1980 — Food habits, energetics, and the population biology of mammals — Am. Nat. 116: 106—124.
- McNab B. K. 1984 — Physiological convergence amongst ant-eating and termite-eating mammals — J. Zool. 203: 485—510.
- McNab B. K. 1986a — The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals — Ecol. Monogr. 56: 1—19.
- McNab B. K. 1986b — Food habits, energetic, and the reproduction of marsupials — J. Zool. 208: 595—614.
- McNab B. K. 1988a — Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals — Q. Rev. Biol. 63: 25—54.
- McNab B. K. 1988b — Food habits and the basal rate of metabolism in birds — Oecologia, 77: 343—349.
- Migula P. 1969 — Bioenergetics of pregnancy and lactation in the European common vole — Acta theriol. 14: 167—179.
- Morowitz H. J. 1968 — Energy flow in biology — Academic Press, New York.
- Mullen R. K. 1971a — Energy metabolism of *Peromyscus crinitus* in its natural environment — J. Mammal. 52: 633—635.
- Mullen R. K. 1971b — Energy metabolism and body water turnover rates of two species of

- free-living kangaroo rats, *Dipodomys merriami* and *Dipodomys microps* — *Comp. Biochem. Physiol.* 39A: 379—390.
- Mullen R. K. 1973 — The $D_2^{18}O$ method for measuring the energy metabolism of free-living animals (W: Ecological energetics of homeotherms: a view compatible with ecological modeling. Red. J. A. Gessaman) — Utah State University Press, Logan, 32—43.
- Nagy K. A. 1980 — CO_2 production in animals: analysis of potential errors in the doubly labelled water method — *Am. J. Physiol.* 238: R466—R473.
- Nagy K. A. 1983 — The doubly labelled water ($^3H^18O$) method: a guide to its use — University of California Publ. 12—1417, Los Angeles, 1—45.
- Nagy K. A. 1987 — Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds — *Ecol. Monogr.* 57: 111—128.
- Packard G. C., Boardman T. J. 1988 — The misuse of ratios, indices and percentages in ecophysiological research — *Physiol. Zool.* 61: 1—9.
- Padley D. 1985 — Do the life history parameters of passerines scale to metabolic rate independently of body mass? — *Oikos*, 45: 285—287.
- Perrigo G., Bronson F. H. 1985 — Sex differences in the energy allocation strategies of house mice — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 297—302.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. 1970 — Productivity of terrestrial animals. Principles and methods — IBP Handbook 13, Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Phillipson J. 1975 — Introduction to ecological energetics (W: Methods for ecological bioenergetics. Red. W. Grodziński, R. Z. Klekowski, A. Duncan) — IBP Handbook 24, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 3—13.
- Pianka E. R. 1981 — *Ekologia ewolucyjna* — PWN, Warszawa.
- Platt J. R. 1964 — Strong inference — *Science*, 146: 347—353.
- Reichert S. E. 1988 — The energetic cost of fighting — *Am. Zool.* 28: 877—884.
- Reichle D. E., O'Neil R. V., Harris W. F. 1975 — Principles of energy and material exchange in ecosystems (W: Unifying concepts in ecology. Red. W. H. van Dobben, R. H. Lowe-McConnell) — Junk Publ., The Hague, 27—43.
- Reyer H.-U., Westerterp K. 1985 — Parental energy expenditure: a proximate cause of helper recruitment in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*) — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 363—369.
- Røskoft E., Järvi T., Bakken M., Bech C., Reinertsen R. E. 1986 — The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) — *Anim. Behav.* 34: 838—842.
- Ryszkowski L., Petrusewicz K. 1967 — Estimation of energy flow through small rodent populations (W: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Red. K. Petrusewicz) — PWN, Warszawa, Kraków, 125—146.
- Sawby S. W. 1973 — An evaluation of radioisotopic methods of measuring free-living metabolism (W: Ecological energetics of homeotherms: a view compatible with ecological modeling. Red. J. A. Gessaman) — Utah State University Press, Logan, 86—93.
- Shannon C. E., Weaver W. 1963 — The mathematical theory of communication — University of Illinois Press, Urbana.
- Sibly R. M., Calow P. 1986 — Physiological ecology of animals. An evolutionary approach — Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Slobodkin L. B. 1960 — Ecological energy relationships at the population level — *Am. Nat.* 94: 213—255.
- Stearns S. C. 1976 — Life-history tactics: review of the ideas — *Q. Rev. Biol.* 51: 3—47.
- Stephens D. W., Krebs J. R. 1986 — Foraging theory — Princeton University Press, Princeton.
- Szarski H. 1983 — Cell size and the concept of wasteful and frugal evolutionary strategies — *J. theor. Biol.* 105: 201—209.
- Taylor C. R. 1982 — Scaling limits of metabolism to body size: implications of animal design

- (W: A companion to animal physiology. Red. C. R. Taylor, K. Johanson, L. Bolis) — Cambridge University Press, Cambridge, 161—170.
- Thomas D. W., Samson C., Bergeron J.-M. 1988 — Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus* — *J. Mammal.* 69: 512—515.
- Utter J. M., LeFebvre E. A. 1973 — Daily energy expenditure of Purple Martins (*Progne subis*) during the breeding season: estimates using D_2O^{18} and time budget methods — *Ecology*, 54: 597—604.
- Watt W. B. 1986 — Power and efficiency as indexes of fitness in metabolic organization — *Am. Nat.* 127: 629—653.
- Weiner J. 1987a — Maximum energy assimilation rates in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) — *Oecologia*, 72: 297—302.
- Weiner J. 1987b — Limits to energy budgets and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus*) (W: Reproductive energetics in mammals. Red. A. Loudon, P. A. Racey) — Oxford University Press, London, 167—187.
- Weiner J. 1989 — Metabolic constraints to mammalian energy budgets — *Acta theriol.* 34: 3—35.
- Weiner J., Górecki A. 1975 — Zastosowanie radiotelemetrii do pomiarów temperatury ciała zwierząt — *Wiad. ekol.* 21: 233—241.
- Weiner J., Grodziński W. 1984 — Energy, nutrient, and pollutant cycling in the Niepołomice Forest ecosystem (W: Forest ecosystems in industrial regions. Red. W. Grodziński, J. Weiner, P. F. Maycock) — Springer-Verlag, Heidelberg, 203—229.
- Westertorp K. R., Bryant D. M. 1984 — Energetics of free existence in swallow and martins (*Hirundinidae*) during breeding: a comparative study using doubly labelled water — *Oecologia*, 62: 376—381.
- Wood R. A., Nagy K. A., MacDonald N. S., Wakakuwa S. T., Beckman R. J., Kaaz H. 1975 — Determination of oxygen-18 in water contained in biological samples by charged particle activation — *Anal. Chem.* 47: 646—650.
- Zar J. H. 1969 — The use of allometric model for avian standard metabolism-body weight relationships — *Comp. Biochem. Physiol.* 29: 227—234.
- Zotin A. I., Konoplev V. A. 1978 — Direction of the evolutionary progress of organisms (W: Thermodynamics of biological processes. Red. I. Lamprecht, A. I. Zotin) — de Gruyter, Berlin, New York, 341—347.

Summary

Once a leading ecological discipline, bioenergetics has found itself in the limelight again having spent some years in oblivion. In the meantime, though, the paradigm of ecology has changed. During the International Biological Programme (1967—1974) it was the ecosystem concept that dominated bioenergetical research (efficiency of biomass production, energy flow, ecosystem stability, etc.). Recently, bioenergetics focuses more on individuals and serves rather as a tool for the evolutionary and behavioural ecological research. The rapidly developing theories of optimal behavior and optimal life strategies have benefited particularly from the use of bioenergetics. Most of the progress was possible owing to: 1) improvement in measuring techniques (field methods), 2) large collections of data encouraging comparative studies and 3) changes to the theoretical framework of ecology following the increasing application of neo-darwinian approach.