Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976.

INTRASPEZIFISCHE SCHWANKUNGEN DER KALORISCHEN WERTE BIOLOGISCHER MATERIALIEN

N. CASPERS

Abstract:

The caloric values of plants and animals from a wide range of systematics often show quite a considerable intraspecific variability, both on a dry weight base and on an ash-free dry weight base. In the present paper one insect species and some higher plant species are investigated with regard to the main factors causing these fluctuations of energy content. The data of other authors on similar topics are presented in supplement. The essential reasons for this intraspecific variability of the caloric values are developmental, nutritional, seasonal and sexual differences of the stages involved. Also some climatic factors seem to play an important role for the energetics of some groups of organisms.

Einleitung

Seit den grundlegenden Untersuchungen von Lindeman (1942) werden die Methoden der Kalorimetrie auch bei der Bearbeitung ökoenergetischer Fragestellungen angewendet. Es zeigte sich jedoch sehr bald, daß die kalorischen Werte (= Brennwerte) tierischer und pflanzlicher Organismen – ausgedrückt in cal/g Trockensubstanz, bzw. cal/g aschefreie, bzw. nur organische Trockensubstanz – nicht als unveränderliche ökologische Parameter angesehen werden dürfen. Smalley (1960), Golley (1961), Wiegert (1965), Comita et al. (1966) u.v.a. zeigten, daß der Energiegehalt ihrer Untersuchungsobjekte in Abhängigkeit von verschiedenen exogenen und endogenen Faktoren zwischen einem unteren und einem oberen – vermutlich genetisch fixierten – Grenzwert schwankten. Die wichtigsten Gründe für diese intraspezifische Variabilität der Brennwerte biologischer Materialien sollen hier unter Heranziehung von Literaturdaten und eigenen Untersuchungsergebnissen vorgestellt und diskutiert werden.

Sämtliche kalorimetrischen Bestimmungen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden nach der üblichen Vorbehandlung der Objekte (Paine 1971) in einem adiabatischen Kalorimeter (C 400 der Fa. Janke & Kunkel), bei geringen Einwaagen in einem Semimikro-Kalorimeter (Modell 1411 der Fa. Parr-Instruments) durchgeführt. Bei Summierung aller potentiellen Störeinflüsse liegt der Meßfehler dieser beiden Geräte nach eigenen Erfahrungen unter 1%. Einzelheiten zur Durchführung der kalorimetrischen Bestimmungen sind bei Caspers (1975) nachzulesen. Der prozentuale Anteil der Einwaage an anorganischen Stoffen wurde in parallelen Analysengängen durch Veraschung von Teilproben in einem Muffelofen bestimmt.

Ergebnisse

Inter- und intraspezifische Schwankungen der kalorischen Werte der Organismen sind durch wechselnde Konzentrationen der Fette (ca. 9450 cal/g), der Eiweiße (ca. 5650 cal/g) und der Kohlenhydrate (ca. 4100 cal/g) als der wichtigsten Energieträger biologischer Systeme bedingt. Es sind jedoch nur relativ wenige Organismengruppen bekannt, deren Brennwerte im Bereich des unteren und oberen Grenzwertes dieser biologischen Brennwertskala liegen oder sogar den unteren Grenzwert – oft verbunden mit einem hohen prozentualen Anteil anorganischer Mineralstoffe (Brawn et al. 1968, Paine & Vadas 1969, Stockner 1971) unterschreiten. Der überwiegende Anteil der bisher untersuchten Taxa zeigt, zumindest auf der Basis der aschefreien Trockensubstanz, eine deutliche Häufung mittlerer Brennwerte von ca. 4.700 cal/g bis 6.300 cal/g (Cummins & Wuycheck 1971), d.h. das Verteilungsmuster der Brennwerte entspricht dem Bild einer Normalverteilung (Paine 1965, Prus 1970). Beschränkt man sich auf die Untersuchung einzelner Arten, so betragen die intraspezifischen Differenzen der Brennwerte im allgemeinen nur 1–2 cal/mg Trockensubstanz (Prus 1970, Schauermann 1973), was einer maximalen Schwankungsbreite von ca. 20% der Brennwerte entspricht.

Intraspezifische Schwankungen des Energiegehaltes in dieser Größenordnung können in erster Linie bei der Untersuchung unterschiedlicher Entwicklungssta-

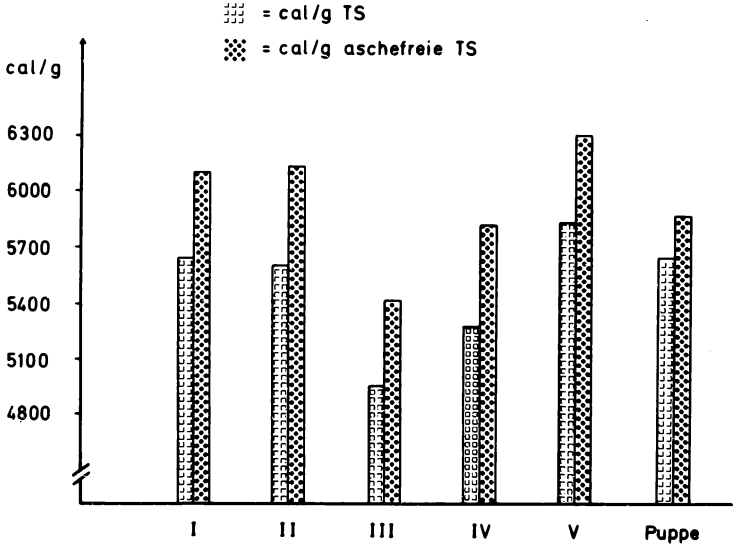

Abb. 1. Kalorische Werte der fünf Larvenstadien (I–V) und des Puppenstadiums einer *Hydropsyche saxonica* McLachlan – Population.
Die dargestellten Werte der Larvenstadien I und II gehen auf Einzelmessungen zurück, geben also nur einen Hinweis auf die Größenordnung des Kaloriengehaltes. Die Brennwerte älteren Larvenstadien sind Mittelwerte aus jeweils 5–20 Einzelmessungen.

dien, bzw. unterschiedlicher Alters- und Größenklassen einer Art gemessen werden. Abbildung 1 zeigt am Beispiel der fünf Larvenstadien und des Puppenstadiums der rhithrobionten Trichoptere *Hydropsyche saxonica* McLachlan, daß die ersten und das letzte Larvenstadium die relativ höchsten kalorischen Werte aller aquatischen Stadien aufweisen.

Während die beiden jüngsten Larvenstadien noch von der dichten Packung energetisch hochwertiger Reservestoffe des Eistadiums zehren, wird im Stadium V durch intensive Fraßtätigkeit der detritivoren, bzw. carnivoren Larven diejenige Energiemenge bereitgestellt, die zur Deckung der anabolischen und katabolischen Stoffwechselprozesse des sich anschließenden Puppenstadiums benötigt wird. Auf hohe Kaloriengehalte des Eistadiums, der jüngsten und ältesten Larvenstadien von Insekten wurde schon wiederholt hingewiesen (u.a. Wiegert 1965, McDiffett 1970, Strey 1972, Schauermann 1973, Benedetto Castro 1975). Die Erhöhung der kalorischen Werte im Verlauf des fünften Larvenstadiums von *Hydropsyche saxonia* McLachlan ist mit einer deutlichen Längenzunahme der Larven korreliert, die bedingt ist durch Dehnungsprozesse des schon mehr oder weniger sklerotisierten Integuments. Während die Tiere unmittelbar nach der letzten Larvalhäutung eine Körpergröße von 15,5 mm – 17 mm aufweisen (H_o = 5702 ± 183 cal/g; N = 10), erreichen die verpuppungsbereiten Tiere nach der Freßphase eine Körpergröße von maximal 20 mm (H_o = 5950 ± 147 cal/g; N = 10). Es liegt die Vermutung nahe, daß die Verpuppung erst oberhalb eines bestimmten „Grenzbrennwertes" möglich ist.

Leichte Unterschiede im kalorischen Gehalt gleichaltriger Populationen von *Hydropsyche saxonica* McLachlan aus benachbarten Bächen mit unterschiedlicher Detritusfracht zeigen, daß auch unterschiedliche trophische Bedingungen intraspezifische Brennwertschwankungen bedingen können. Während im vorliegenden Beispiel nur Brennwertdifferenzen zu beobachten waren, die mit 1–2% fast noch im Fehlerbereich der Meßapparaturen lagen, heben Prus (1970) und Paine (1971) den starken Einfluß des trophischen Faktors auf die Höhe der kalorischen Werte der Organismen hervor.

Entwicklungsbedingte Schwankungen des Kaloriengehaltes in Abhängigkeit vom Alter, bzw. der Größe der untersuchten Entwicklungsstadien treten auch im Pflanzenreich, vor allem bei bodenwurzelnden Phanerogamen auf. Tabelle 1 zeigt am Beispiel zweier krautiger Arten der Gattung *Impatiens* L. (*Balsaminaceae*), daß diese Schwankungen jedoch wesentlich geringer sind als bei den meisten diesbezüglich untersuchten tierischen Organismen. Wechselnde Mengenverhältnisse energetisch niedrigwertiger Substanzen (vegetative Organe) und energetisch hochwertiger Substanzen (reproduktive Organe) im Verlauf der Individualentwicklung sind für diese verhältnismäßig geringen Schwankungen der Brennwerte verantwortlich (Bliss 1962). Ein weiterer Faktor, der Einfluß auf die Höhe der kalorischen Werte ausübt, ist der jahreszeitliche Aspekt einer kalometrischen Untersuchung. So ist seit langem bekannt (u.a. Górecki 1967), daß der kalorische Wert der Körpersubstanzen vieler Säugetiere unserer Breiten in der Vorbereitung auf die Überwinterungsphase deutlich ansteigt, um bis zum Frühjahr auf ein Minimum abzusinken. Auch bei krautigen Phanerogamen (Singh & Yadava 1973; Abb. 2) kann man saisonale Verschiebungen der Brennwerte beobachten. Um den Einfluß entwicklungsbedingter Schwankungen des Energiegehaltes aus-

Tabelle 1. Kalorienwerte verschiedener Entwicklungsstadien von *Impatiens noli-tangere* L. und *Impatiens parviflora* DC. (nur oberirdische Pflanzenteile!). Dargestellt sind die Mittelwerte zweier Einzelmessungen, die in allen Fällen um höchstens 0,5% differieren.

	Impatiens noli-tangere L.				Impatiens parviflora DC.			
	Datum der Aufsammlung	cal/g TS	cal/g asche-freie TS	% Asche	Datum der Aufsammlung	cal/g TS	cal/g asche-freie TS	% Asche
Keimling	17. 4. 75	4198	5008	16,2	17. 4. 75	3787	4726	19,9
vegetatives Stadium (5–6 Blätter)	22. 5. 75	3981	4908	18,9	15. 5. 75	3765	4700	19,9
Blühendes Stadium	1. 7. 75	3903	4527	13,8	6. 6. 75	3620	4684	22,7
Fruchtendes Stadium	7. 8. 75	4153	4627	10,3	14. 7. 75	3883	4692	17,2

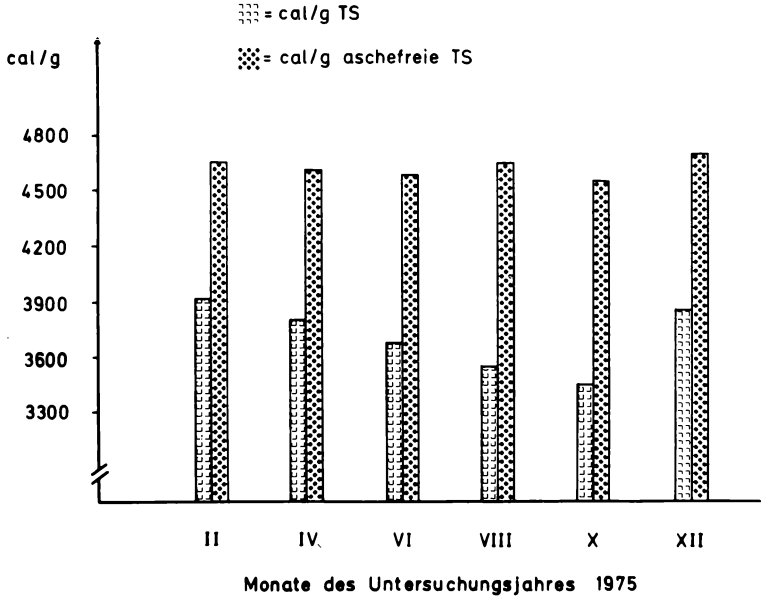

Abb. 2a. Saisonale Schwankungen des Kaloriengehaltes blühender Pflanzen von *Stellaria media* (L.) Vill. (nur oberirdische Pflanzenteile!) im Verlauf des Untersuchungsjahres 1975. Dargestellt sind die Mittelwerte zweier Einzelmessungen, die in allen Fällen um höchstens 0,5% differieren.

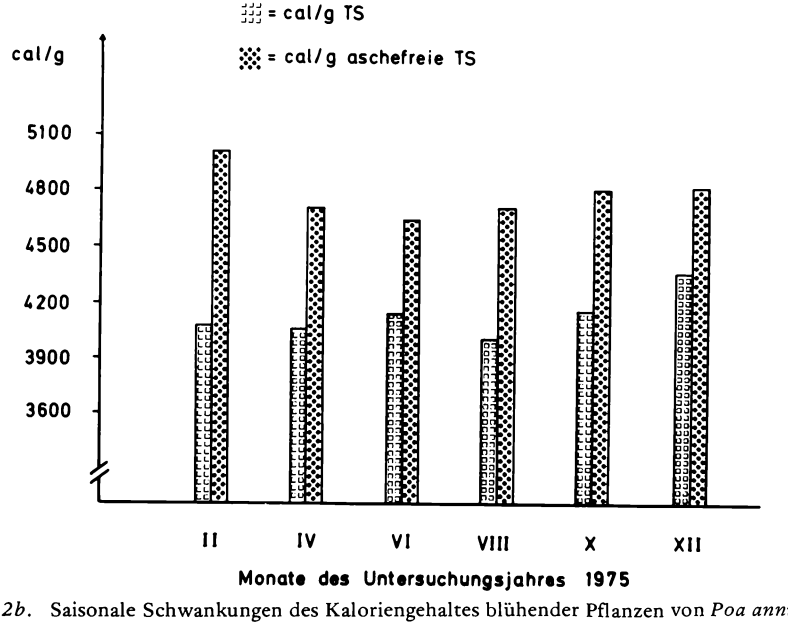

Abb. 2b. Saisonale Schwankungen des Kaloriengehaltes blühender Pflanzen von *Poa annua* L. (nur oberirdische Pflanzenteile!) im Verlauf des Untersuchungsjahres 1975. Dargestellt sind die Mittelwerte zweier Einzelmessungen, die in allen Fällen um höchstens 0,5% differieren.

zuschalten, wurden im vorliegenden Fall mit *Stellaria media* (L.) Vill. und *Poa annua* L. zwei Pflanzen in regelmäßigen Zeitintervallen geerntet und kalorimetriert, die während des gesamten Untersuchungszeitraumes stets im gleichen Entwicklungsabschnitt, und zwar im blühenden Stadium erhältlich waren. Abbildung 2 zeigt, daß dennoch gewisse saisonale Schwankungen der kalorischen Werte sowohl auf der Basis der Trockensubstanz als auch der aschefreien Trockensubstanz auftraten. Da im zweiten Untersuchungsjahr (1976) ganz ähnliche jahreszeitliche Verschiebungen der Brennwerte meßbar waren, bleibt die Frage offen, inwieweit die beobachteten Befunde Ausdruck einer endogenen Rhythmik der untersuchten pflanzlichen Objekte sind.

Jahreszeitliche Brennwertschwankungen verschiedener Konsumenten, bzw. Konsumentengruppen werden bei Wissing & Hasler (1968, 1971) und Nilsson (1974) behandelt.

Ausgeprägte Brennwertdifferenzen werden von Comita & Schindler (1963), Moshiri & Cummins (1969), Schindler et al. (1971), Snow (1972), Strey (1972) und Nilsson (1974) für verschiedene Arthropoden-Gruppen in Abhängigkeit von der Geschlechtszugehörigkeit der Untersuchungsobjekte angegeben. Stets sind es die geschlechtsreifen weiblichen Tiere, die als Träger der energetisch hochwertigen Eier die signifikant höheren Lipidkonzentrationen, und damit auch die höheren kalorischen Werte aufweisen.

Schließlich üben klimatische und bodenbiologische Faktoren einen gewissen Einfluß auf die kalorischen Werte höherer Pflanzen sowie tierischen und pflanzlichen Bestandsabfalls in terrestrischen Lebensräumen aus. Wie die bisher vorliegenden Daten zeigen (Teal 1962, Bocock 1964, Malone 1968, Singh & Yadava 1973, de la Cruz & Gabriel 1974), spielen hierbei die Wasser- und Mineralversorgung des Bodens und einige andere Standortfaktoren die entscheidende Rolle.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß intraspezifische Schwankungen der kalorischen Werte im Tier- und Pflanzenreich durch entwicklungsgeschichtliche, trophische, jahreszeitliche, sexuelle, z.T. auch durch klimatische Faktoren hervorgerufen werden können. Oft fällt es bei Freilanduntersuchungen schwer festzustellen, welcher dieser Faktoren den entscheidenen Einfluß auf die kalorischen Werte der Untersuchungsobjekte ausübt und inwieweit endogene Einflüsse eine Rolle spielen. Gezielte Experimente unter kontrollierbaren Laborbedingungen scheinen für die Lösung vieler Einzelfragen besser geeignet zu sein.

Literatur

Benedetto Castro, L. (1975): Ökologie und Produktionsbiologie von *Agapetus fuscipes* Curt. im Breitenbach 1971–1972; Schlitzer Produktionsbiologische Studien (11). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 45: 305–375.

Bliss, L.C. (1968): Caloric and lipid content in alpine tundra plants. *Ecology* 43: 753–757.

Bocock, K.L. (1964): Changes in the amount of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.* 52: 273–284.

Brawn, V.M., Peer, D.L. & Bentley, R.J. (1968): Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret's Bay, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25: 1803–1811.

Caspers, N. (1975): Kalorische Untersuchungen an der Ufervegetation eines Weihers. *Oecologia* 19: 171–175.
Comita, G.W., Marshall, S.M. & Orr, A.P. (1966): On the biology of *Calanus finmarchius*. XIII. Seasonal changes in weight, calorific value and organic matter. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 46: 1–17.
Comita, G.W. & Schindler, D.W. (1963): Calorific values of Microcrustacea. *Science* 140: 1394–1396.
Cummins, K.W. & Wuycheck, J.C. (1971): Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. int. Ver. Limnol.* 18: 1–158.
De la Cruz, A.A. & Gabriel, B.C. (1974): Caloric, elemental, and nutritive changes in decomposing *Juncus roemerianus* leaves. *Ecology* 55: 882–886.
Golley, F.B. (1961): Energy values of ecological materials. *Ecology* 42: 581–584.
Górecki, A. (1967): Caloric values of the body in small rodents. In: K. Petrusewicz (Hrsg.) Secondary productivity of terrestrial ecosystems, 1: 315–321.
Lindeman, R.L. (1942): The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399–418.
Malone, C.R. (1968): Variation in caloric equivalents for herbs as a possible response to environment. *Bull. Torrey Bot. Club* 95: 87–91.
McDiffett, W.F. (1970): The transformation of energy by a stream detritivore, *Pteronarcys scotti* (*Plecoptera*). *Ecology* 51: 975–988.
Moshiri, G.A. & Cummins, K.W. (1969): Calorific values for *Leptodora kindtii* Focke (*Crustacea Cladocera*) and selected food organisms. *Arch. Hydrobiol.* 66: 91–99.
Nilsson, L.M. (1974): Energy budget of a laboratory population of *Gammarus pulex* (*Amphipoda*). *Oikos* 25: 35–42.
Paine, R.T. (1965): Natural history limiting factors and energetics of the opistobranch *Navanax inermis*. *Ecology* 46: 603–619.
Paine, R.T. (1971): The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 145–164.
Paine, R.T. & Vadas, R.L. (1969): Calorific value of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. *Mar. Biol.* 4: 79–86.
Prus, T. (1970): Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17: 183–199.
Schauermann, J. (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (*Curculionidae*) mit rhizophagen Larvenstadien. *Oecologia* 13: 313–350.
Schindler, D.W., Clark, A.S. & Gray, J.R. (1971): Seasonal calorific values of freshwater zooplankton, as determined with a Phillipson bomb calorimeter modified for small samples. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28: 559–564.
Singh, J.S. & Yadava, P.S. (1973): Caloric values of plant and insect species of a tropical grassland. *Oikos* 24: 186–194.
Smalley, A.E. (1960): Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology* 41: 672–677.
Snow, N.B. (1972): The effect of season and animal size on the caloric content of *Daphnia pulicaria* Forbes. *Limnol. Oceanogr.* 17: 909–913.
Stockner, J.G. (1971): Ecological energetics and natural history of *Hedriodiscus truquii* (*Diptera*) in two thermal spring communities. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28: 73–94.
Strey, G. (1972): Ökoenergetische Untersuchungen an *Athous subfuscus* Müll. und *Athous vittatus* Fbr. (*Elateridae, Coleoptera*) in Buchenwäldern. Dissertation Universität Göttingen.
Teal, J.M. (1962): Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43: 614–624.
Wiegert, R.G. (1965): Intraspecific variation in calories/g of meadow spittlebugs (*Philaenus spumarius* L.). *Bioscience* 15: 543–545.
Wissing, T.E. & Hasler, A.D. (1968): Calorific values of some invertebrates in Lake Mendota, Wisconsin. *J. Fish Res. Bd. Can.* 25: 2515–2518.
Wissing, T.E. & Hasler, A.D. (1971): Intraseasonal change in caloric content of some freshwater invertebrates. *Ecology* 52: 371–373.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Caspers, Institut für Landwirtschaftliche Zoologie der Universität, Melbweg 42, D-5300 Bonn

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 6_1977

Autor(en)/Author(s): Caspers Norbert

Artikel/Article: Intraspezifische Schwankungen der kalorischen Werte biologischer Materialien 173-180