

PAULINA A. SZAFRĄŃSKA¹, KAROL ZUB¹, MAREK KONARZEWSKI^{1,2}

¹*Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk
Gen. Waszkiewicza 1c, 17-230 Białowieża*

²*Instytut Biologii, Uniwersytet w Białymstoku
Świerkowa 20 b, 15-950 Białystok
e-mail: pszafran@bison.zbs.bialowieza.pl
karolzub@bison.zbs.bialowieza.pl
marekk@uwb.edu.pl*

BYĆ ALBO NIE BYĆ ... MAŁYM

WSTĘP

Pod względem wielkości ciała ssaki należą do najbardziej zróżnicowanych zwierząt. Najmniejsze z nich, takie jak ryjówki, z powodzeniem mieszczą się w łyżeczce do herbaty, podczas gdy największe, na przykład płetwal błękitny, ważą ponad 130 ton. Odpowiedź na pytanie czy lepiej być małym czy dużym nie jest łatwa. Małe ssaki charakteryzują się szybszym tempem rozrodu, większą liczebnością oraz większą łatwością zaspokajania potrzeb pokarmowych, wynikającą z niższych całkowitych wydatków energetycznych. Natomiast duże ssaki łatwiej radzą sobie z konkurencją, drapieżnikami i niekorzystnymi warunkami pogodowymi. Dlatego też w wielu grupach systematycznych ssaków zaznaczała się tendencja do zwiększania rozmiarów ciała (GOULD 1998), chociaż ostatecznie, w konfrontacji z cywilizacją ludzką prawdziwy sukces odniosły najmniejsze z nich – gryzonie, szczególnie zaś te, które potrafiły zaadaptować się do życia w sąsiedztwie człowieka.

Badanie wpływu rozmiarów ciała na dostosowanie zwierząt nie jest łatwe, gdyż zróżnicowanie tej cechy w obrębie gatunków nie jest zazwyczaj wystarczająco duże. Z tego powodu większość analiz możliwa jest jedynie w skali geograficznej (np. RALLS i HARVEY 1985, VAN ZYLL DE JONG 1992, ABRAMOV i BARYSHNIKOV 2000), bądź też na poziomie porównań międzygatunkowych (m.in. McNAB 1989, McDONALD 2002). Takie badania obciążone są jednak trudnym do skontrolowania

wpływem dodatkowych czynników powiązanych z klimatem lub szerokością geograficzną, dietą oraz pokrewieństwem filogenetycznym analizowanych gatunków (HARVEY i PAGEL 1991). Jednakże poza przeszkodami metodologicznymi, zasadniczą trudnością w zrozumieniu mechanizmów ewolucji masy ciała jest jej współzależność ze wszystkimi najważniejszymi cechami historii życiowych (ang. life histories), w tym z wiekiem osiągnięcia dojrzałości płciowej, płodnością oraz przeżywalnością (ROFF 2002). Masa ciała wyjaśnia również znaczącą część zmienności najważniejszych cech fizjologicznych, takich jak np. tempo metabolizmu (McNAB 2002). Chociaż w większości uznanych podręczników (np. SCHMIDT-NIELSEN 1992) tempo metabolizmu przedstawiane jest jako funkcja masy ciała, to, podobnie jak w przypadku historii życiowych, poprawniejszym podejściem jest rozpatrywanie tych cech jako oddziaływujących na siebie nawzajem i ewoluujących wspólnie (KOZŁOWSKI i współaut. 2003). Stąd też zarówno w kontekście ewolucyjno-ekologicznym, jak i fizjologicznym, masa ciała powinna być postrzegana jako wypadkowa kompromisów ewolucyjnych (ang. trade-offs). Na przykład u wielu gatunków ryb i gadów większe samice charakteryzują się wyższą płodnością (STEARNS 1992), podczas gdy u ssaków wyższy sukces reprodukcyjny mają zwykle większe samce (CLUTTON-BROCK i współaut. 1983). Jednakże znaczne rozmi-

ry ciała osiągane są zwykle przez wydłużenie okresu wzrostu osobniczego, co wiąże się ze zwiększeniem śmiertelności. Duże rozmiary ciała pociągają również za sobą wzrost całkowitych wydatków energetycznych, a za-

tem zapotrzebowania pokarmowego, co w warunkach niedostatku może przyczyniać się do wzrostu śmiertelności największych osobników (POWELL i KING 1997).

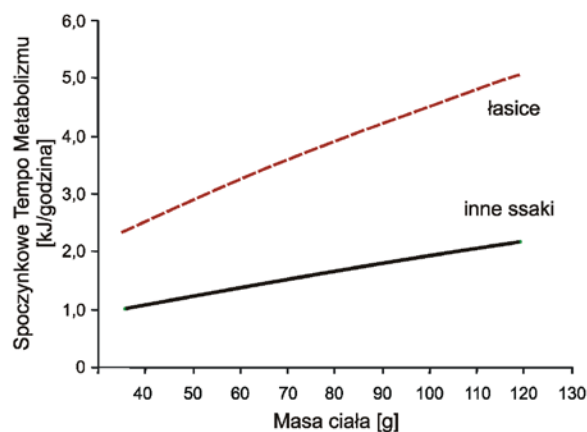
ŁASICE – ZNAKOMITY OBIEKT DO BADAŃ NAD ZRÓŻNICOWANIEM MASY CIAŁA

Trudności związane z poznaniem mechanizmów ewolucji masy ciała można w dużym stopniu przezwyciężyć poprzez dobór odpowiedniego obiektu badań. Niewątpliwie najbardziej poprawnym podejściem metodologicznym jest rozpatrywanie wewnątrzgatunkowej zmienności masy ciała, gdyż dobór naturalny działa na poziomie gatunku. Taki „idealny” gatunek powinien charakteryzować się wystarczająco dużą osobniczą zmiennością masy ciała, by przy jej analizie możliwe było osiągnięcie odpowiedniej mocy testów statystycznych. Ssakiem, który w dużej mierze spełnia te ostre kryteria jest łasica. W całym zasięgu geograficznym tego gatunku różnica między największymi i najmniejszymi osobnikami jest prawie 10-cio krotna (ABRAMOV i BARYSHNIKOV 2000). Co ważniejsze, zmienność masy ciała łasic jest ogromna nawet w obrębie populacji. Na podstawie danych gromadzonych w Zakładzie Badania Ssaków PAN stwierdziliśmy, że najmniejsze dorosłe samice łasicy pochodzące z obszaru Puszczy Białowieskiej ważą niewiele ponad 30 g, podczas gdy największe samce osiągają prawie 150 g. W obrębie płci różnice są nieco mniejsze, gdyż największe samice nie przekraczają 60 g, a najmniejsze samce ważą około 40 g. Zanim jednak przejdziemy do odpowiedzi na pytanie skąd te różnice się biorą, warto kilka zdań poświęcić samym łasicom, gdyż są to niezwykle ciekawe zwierzęta, o stosunkowo słabo jeszcze poznanej biologii.

Łasica, *Mustela nivalis*, jest najmniejszym przedstawicielem rzędu ssaków drapieżnych na świecie. Jako gatunek wyewoluowała w okresie interglacjałów, kiedy pojawiające się wówczas tereny trawiaste zasiedlały bardzo licznie gryzonie, ukrywające się w podziemnych norach. Dzięki wydłużonemu kształtowi ciała i małym rozmiarom łasice stały się najbardziej skutecznymi drapieżnikami polującymi na drobne ssaki. Być może tej skuteczności zawdzięczają one również swój sukces ewolucyjny. Obecnie należą do ssaków charakteryzujących się jednym z najszerzych zasięgów geograficznych, obejmującym Euro-

pę, Azję, Afrykę Północną i Amerykę Północną. Dzięki pomocy człowieka łasice zasiedliły również Nową Zelandię (KING 1989). Łasice wykorzystują też szerokie spektrum środowisk, sięgających od tundry i tajgi, poprzez strefę umiarkowaną i śródziemnomorską, do obszarów stepowych i półpustynnych.

Chociaż małe rozmiary ciała pozwalają tym drapieżnikom na skuteczne ściganie swoich ofiar nawet w ich gniazdach, to są także przyczyną wielu ograniczeń. Przede wszystkim wydłużony kształt powoduje niekorzystny stosunek objętości do powierzchni ciała, a tym samym szybką utratę ciepła (BROWN i LASIEWSKI 1972). Konieczność poruszania się w wąskich chodnikach nie pozwala łasicom na posiadanie grubego futra, co dodatkowo zwiększa koszty termoregulacji. Nic więc dziwnego, że łasice charakteryzują się bardzo wysokim tempem metabolizmu podstawowego, średnio dwukrotnie wyższym niż inne ssaki o podobnej masie ciała (CASEY i CASEY 1979) (Ryc. 1). Pozwala im to na generowanie odpowiednio dużej ilości energii cieplnej umożliwiającej utrzymanie stałej temperatury ciała. Jednak ze zwiększonymi wydatkami energetycznymi wiąże się również zwiększone zapotrzebowanie na pokarm. Nie dziwi więc, że łasice



Ryc. 1. Zależność między spoczynkowym tempem metabolizmu (RMR) a masą ciała łasic.

muszą zjadać średnio dwa gryzonie dziennie, które stanowią równowartość ponad połowy masy ciała tych drapieżników (JĘDRZEJEWSKA i JĘDRZEJEWSKI 1989). W związku z tym ogromnym apetytem pojawia się kolejny problem. Małe ssaki, a szczególnie gryzonie z rodziny nornikowatych i myszowatych, stanowiące prawie wszędzie podstawę pokarmu łasic, charakteryzują się sezonowymi i wieloletnimi zmianami liczebności i nie zawsze są dostępne bez ograniczeń. Stąd też śmiertelność łasic jest wysoka i w niekorzystnych warunkach wynosi nawet 90 procent. Przewidywana długość życia łasic w warunkach naturalnych nie przekracza jednego roku. Poza niedoborem pokarmu przyczyną tak dużej śmiertelności są przede wszystkim inne drapieżniki. Łasice często padają ofiarą ptaków drapieżnych (KORPMÄKI i NORRDAHL 1989) oraz średniej wielko-

ści ssaków, takich jak lis lub kuna leśna. W północno-wschodniej Polsce małe łasicowate mogą stanowić ponad 5% biomasy zjadanej przez orlika krzykliwego (JĘDRZEJEWSKA i JĘDRZEJEWSKI 2001). Inne drapieżniki stanowią nie tylko bezpośrednie zagrożenie dla łasic, ale także są dla nich poważnymi konkurentami, gdyż same w dużej mierze odżywiają się gryzoniami. Takim bezpośrednim konkurentem łasic w środowiskach otwartych jest gronostaj.

Skoro małe rozmiary ciała są źródłem tak wielu ograniczeń, jak to się stało, że łasice odniosły tak wielki sukces ewolucyjny? Odpowiedź na to pytanie pozwoli nam zrozumieć, jakie czynniki wpływają na różnicowanie rozmiarów ciała oraz jak te relacje przekładają się na dostosowanie poszczególnych osobników.

WPLYW DIETY ŁASIC NA MASĘ CIAŁA

U bliskiego krewnego łasic, gronostaja, obserwuje się zmiany masy ciała w skali geograficznej: na północy występują osobniki mniejsze niż w południowych rejonach zasięgu gatunku. Badacze tłumaczą to spadkiem masy ciała głównych ofiar gronostaja: gryzoni, zajęczaków i ptaków, postępującym w gradiencie południe – północ (ERLINGE 1987, KING 1991). Masa ciała samców łasic także zależy od masy ciała ich ofiar. Drapieżniki te polują na różne gryzonie w zależności od środowiska swojego występowania. I tak, osobniki zamieszkujące tereny otwarte wyraźnie preferują norniki *Microtus* spp. o średniej masie ciała około 30 g. Gryzonie te stanowią około 90% diety łasic niezależnie od cyklicznych zmian liczebności norników i ich udziału wśród wszystkich dostępnych gryzoni (Zub, van Zahnten, van Duijvendijk dane niepublikowane). W lesie łasice żywią się przede wszystkim nornicami rudymi, *Clethrionomys glareolus* (średnia masa ciała 17 g), i myszami leśnymi, *Apodemus flavicollis* (średnia masa ciała około 23 g) (JĘDRZEJEWSKI i współaut. 1992). Średnia masa głównej ofiary w lesie wynosi 20 g, podczas gdy na łąkach około 30 g, co pociąga za sobą różnice w średniej masie ciała między łasicami zamieszkującymi oba te środowiska i osobniki żyjące w lesie są o około 20% mniejsze od tych z terenów otwartych.

Łasice bardzo długo zajmują się swoim potomstwem i kiedy młode opuszczają matkę w wieku 3–4 miesięcy, mają już rozmiary dorosłych osobników (KING 1989). Stąd prawdopodobnie ich końcowa masa ciała zależy od ilości pokarmu, który zdoła zdobyć matka w czasie, kiedy były jeszcze od niej zależne. Domniemanie to znajduje oparcie w wykonanej przez nas analizie powtarzalności masy ciała dojrzałych samców odławianych systematycznie na obszarze Puszczy Białowieskiej. Przy średnim upływie czasu równym około dwóm miesiącom, które miały między kolejnymi odłowami tych samych osobników, współczynnik korelacji wyliczony dla następujących po sobie pomiarów masy ciała wyniósł 0,96 ($P < 0,0001$; $n = 58$). Najwyraźniej warunki pokarmowe napotymane przez samce po usamodzielnieniu się nie mają znaczącego wpływu na ich rozmiary. Dzięki dużej ruchliwości łasice wybierają dla siebie środowiska optymalne pod względem zasobów pokarmowych. Ponadto osobniki mniejsze (lżejsze) są narażone na konkurencję wewnątrzgatunkową i mogą być wypierane na uboższe, leśne tereny. Stąd też migracja zależna od masy ciała pogłębia różnice między zwierzętami zamieszkującymi środowiska otwarte i zadrzewione.

ZIMA A MASA CIAŁA

W badanej przez nas populacji łasicy rozkład masy ciała samców zmienia się w zależności od pory roku. Wiosną najliczniejszą grupę stanowią samce 70–80 gramowe, podczas gdy latem największą proporcję stanowią osobniki powyżej 100 g. Śmiertelność zimowa może być zatem zależna od masy ciała i niższa przeżywalność obserwowana jest u zwierząt większych. Mniejsze osobniki mają skromniejsze wymagania pokarmowe i mogą rzadziej polować. Z naszych ostatnich badań wynika, że osobniki większe są w ciągu doby dłużej aktywne niż mniejsze, co naraża je na zwiększone ryzyko drapieżnictwa. Aktywność zimowa jest dodatkowo związana z ekspozycją

na niskie temperatury i utratą ciepła. Jak więc można przetrwać zimę będąc małym zwierzęciem o wydłużonym ciele, podatnym na wysokie straty ciepła, a zatem mając ogromne zapotrzebowanie na pokarm? Jedną ze strategii behawioralnych stosowanych przez łasice jest skracanie czasu aktywności w zależności od temperatury zewnętrznej. Zwierzęta te stają przed wyborem: czy być aktywnym krócej, co oznacza mniejszą stratę ciepła podczas przebywania poza ciepłą norą, czy też być aktywnym dłużej, przeznaczając więcej czasu na polowanie, lecz narażając się na spotkanie z drapieżnikiem (JĘDRZEJEWSKA i JĘDRZEJEWSKI 1989).

JAK PRZEŻYĆ DZIEŃ O JEDNEJ MYSZY?

Z przeprowadzonych przez nas długoterminowych radiotelemetrycznych obserwacji łasic wynika, że maksymalny czas aktywności łasic jest ściśle zależny od temperatury. I tak, na przykład przy temperaturze -5°C zwierzęta są aktywne około 1 godziny na dobę, podczas gdy przy temperaturze $+25^{\circ}\text{C}$ pozostają one poza schronieniami nawet do 10 godzin. Należy dodać, że nie jest to aktywność ciągła: łasice robią sobie przerwy na odpoczynek i na zjedzenie schwytanej ofiary. Liczba okresów aktywności jest również skorelowana z temperaturą (JĘDRZEJEWSKI i współaut. 2000). Łasice zimą polują tylko raz dziennie, latem zaś wyruszają na łowy co najmniej dwa razy na dobę. Na podstawie bezpośrednich obserwacji prowadzonych w wiwarium można wnosić, że zakończenie pojedynczego okresu aktywności kończy się wraz ze schwytaniem ofiary (JĘDRZEJEWSKI i współaut. 1992). Oznacza to, że zimą łasice jedzą jednego gryzonia dziennie, a latem co najmniej dwa. Już samo to porównanie wskazuje powody, dla których największe samce mają niewielkie szanse przeżycia do wiosny.

Konieczność polowania jest spowodowana zapotrzebowaniem pokarmowym, które w dłuższych okresach musi równoważyć wydatki energetyczne organizmu. Podstawowym parametrem charakteryzującym wydatki energetyczne jest spoczynkowe tempo metabolizmu (RMR), określające minimalną ilość energii potrzebną do podtrzymania wszystkich procesów życiowych u zwierzęcia pozostającego w bezruchu. Jak już wspomnieliśmy,

łasice charakteryzują się niezwykle wysokim RMR, stanowiącym prawie 60% ich całkowitych wydatków energetycznych. Ze względu na duże zapotrzebowanie pokarmowe należy się spodziewać, że budżety energetyczne łasic są bardzo napięte i każda niekorzystna zmiana w środowisku może się odbić na przeżywalności zwierząt. Ponieważ w przypadku łasic największa śmiertelność odnotowywana jest zimą, oznacza to, że niskie temperatury i niskie zagęszczenia gryzoni są prawdopodobnie tymi czynnikami, które mają największe znaczenie selekcyjne. Reakcja na nie wpływa więc znacząco na dostosowanie łasic.

Duża rozpiętość masy ciała u łasic zamieszkujących Puszczę Białowieską oraz ich wysokie tempo metabolizmu skłoniły nas do przeprowadzenia badań nad budżetami energetycznymi samców w różnych porach roku. Rozpoczęliśmy ten projekt latem 2003 r., tak więc do chwili obecnej zebraliśmy dane z dwóch sezonów letnich i jednego zimowego. Celem naszych badań było ustalenie, czy zróżnicowanie wydatków energetycznych może być zasadniczym czynnikiem odpowiedzialnym za utrzymywanie się znacznej rozpiętości masy ciała samców łasic. Zakładamy, że podobnie jak u innych gatunków charakteryzujących się dużym dymorfizmem płciowym, sukces reprodukcyjny samców jest wprost proporcjonalny do rozmiarów ciała (ERLINGE 1987, CLUTTON-BROCK i współaut. 1983). Prawdopodobnie samce urodzone wiosną i dojrzewające płciowo latem będą osiągać większe rozmiary ciała, aby zapewnić

sobie wyższy sukces reprodukcyjny. Z kolei samce urodzone później i osiągające dojrzałość płciową w kolejnym roku są mniejsze. Co prawda mają one nikłe szanse na rozród w roku urodzenia, ale mniejsze rozmiary ciała zwiększają ich prawdopodobieństwo przeżycia zimy, a co za tym idzie, przystąpienia do rozrodu następnej wiosny.

By zweryfikować tę hipotezę skonstruowaliśmy model budżetu energetycznego, którego składowymi są codzienne wydatki energetyczne podzielone na spoczynkowe tempo metabolizmu (RMR) i koszty aktywności ruchowej. W pierwszej kolejności oszacowaliśmy RMR, korzystając z pomiarów laboratoryjnych. Pomiary te polegały na umieszczeniu każdego ze zwierząt w niewielkiej komorze metabolicznej o objętości 2300 cm³, zanurzonej w łaźni wodnej o regulowanej temperaturze. Następnie przez komorę przepompowywaliśmy strumień powietrza w precyzyjnie mierzonym tempie i określaliśmy ubytek zawartego w nim tlenu. Pomiary te są stosunkowo łatwe, pominąwszy emocje związane z przemieszczaniem zwierząt między komorą metaboliczną a klatką oraz frustracją wynikającą z notorycznie wysokiej aktywności ruchowej łasic, często uniemożliwiającej dokonanie miarodajnego oszacowania RMR.

Z przeprowadzonych przez nas pomiarów spoczynkowego tempa metabolizmu wynika, że u łasic jest ono niższe zimą niż latem. Jest to wynik niezwykle zaskakujący, gdyż u wszystkich do tej pory badanych gatunków obserwuje się dokładnie odwrotną reakcję. Zwierzęta podnoszą tempo metabolizmu w chłodniejszym klimacie, by zrównoważyć straty ciepła powodowane niską temperaturą otoczenia (McNAB 2002). Wydaje się zatem, że obniżenie tempa metabolizmu jest na pozór paradoksalną strategią zimową typową dla łasic, pozwalającą im na obniżenie zapotrzebowania na pokarm w czasie zimy. O tej porze roku łasice wybierają dobrze izolowane kryjówki, które zazwyczaj wcześniej były zajmowane przez ich ofiary. Gniazdo nornika to kula uwita z suchych traw i korzeni, umiejscowiona około 20–50 cm pod ziemią. Średnica takiej kuli wynosi około 10 cm, jest to więc nieduża przestrzeń, którą przy niewielkim nakładzie energii łasica może ogrzać własnym ciałem do komfortowej temperatury. Drapieżniki te dodatkowo wyściełają gniazdo futrem swojej ofiary (JĘDRZEJEWSKA i JĘDRZEJEWSKI 1989, nasze własne obserwacje). Latem łasice są mniej wybredne i zazwyczaj nocują

w przypadkowych gniazdach budowanych przez gryzonie na powierzchni ziemi w kępach traw lub turzyc. Z wykonanych przez nas pomiarów wynika jednak, że warunki termiczne panujące w podziemnych, zimowych norach jak i w naziemnych, letnich gniazdach są zbliżone. Ponadto zimą łasice poruszają się głównie korytarzami pod śniegiem, gdzie temperatura rzadko wykracza poza zakres około 0±1°C. To pozwala im zaoszczędzić na produkcji ciepła.

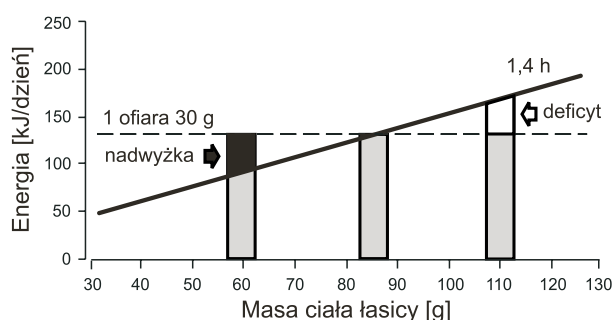
Przeanalizowaliśmy także powtarzalność spoczynkowego tempa metabolizmu wewnątrz sezonu i okazała się ona bardzo wysoka ($r^2 = 0,41$; $n = 27$; $P < 0,001$). Jest to wynik niezwykle ważny, gdyż pokazuje, że spoczynkowe tempo metabolizmu jest cechą osobniczą i stałą w dłuższych okresach czasu. Warto w tym miejscu zauważyć, że w dotychczasowych, obrosłych już długoletnią tradycją, światowych badaniach nad energetyką wolnożyjących zwierząt, powtarzalność osobniczego RMR była jednym z mocnych, ale bardzo rzadko testowanych założeń (SADOWSKA i współaut. 2004). Ponadto wysoka powtarzalność RMR świadczy również o tym, że cecha ta jest najprawdopodobniej odziedziczalna, a zatem może podlegać procesom doboru naturalnego (DOHM 2002).

Do oszacowania dziennych wydatków energetycznych (ang. daily energy expenditure, DEE) łasic wykorzystaliśmy metodę podwójnie znakowanej wody (ang. doubly labelled water, DLW) (SPEAKMAN 1997). Technika ta polega na wstrzyknięciu pod skórę zwierzęcia niewielkiej objętości wody, której część cząsteczek zawiera izotopy tlenu (¹⁸O) i wodoru (²H – deuter). Po upływie godziny od wstrzyknięcia, czasu niezbędnego do równomiernego wymieszania podanych izotopów z płynami fizjologicznymi, pobieraliśmy próbkę krwi (ok. 50 µl), umożliwiającą określenie ich wstępnego stężenia. Następnie zwierzę było niezwłocznie oswabadzane i ponownie odławiane po upływie kolejnych dwóch, trzech dni. Po tym czasie pobieraliśmy ponownie próbkę krwi. Ponieważ wodór jest eliminowany z organizmu jedynie pod postacią wody, natomiast tlen usuwany jest zarówno pod postacią wody jak i dwutlenku węgla, różnica w zawartości obu izotopów pozwala na oszacowanie tempa produkcji CO₂. Znajac skład diety zwierzęcia, która w przypadku łasic jest bardzo monotonna i bez wyjątku mięsna, można łatwo oszacować ilość energii odpowiadającej wyprodukowanej przez organizm objętości dwutlenku węgla.

W celu precyzyjnej oceny metabolicznych kosztów aktywności ruchowej zwierząt niezbędna jest bardzo dokładna znajomość ich budżetu czasowego. Badane przez nas łasice wyposażaliśmy w nadajniki radiotelemetryczne i lokalizowaliśmy od wschodu do zachodu słońca z częstotliwością co 15 minut. Nocą zwierzęta te są nieaktywne (JĘDRZEJEWSKI i współaut. 2000).

Nie dysponujemy jeszcze kompletem danych dotyczących całego budżetu energetycznego samców małych i dużych w różnych porach roku, lecz zebrane już informacje pozwalają na wyciągnięcie pierwszych wniosków. Dzielne wydatki energetyczne (DEE) łasic były wprost proporcjonalne do masy ciała i ściśle zależne od aktywności ruchowej, na którą bardzo silnie wpływa temperatura otoczenia. Po odjęciu od DEE ilości energii zużytej na utrzymanie spoczynkowego tempa metabolizmu (RMR) oszacowaliśmy zarówno koszty aktywności (wraz z kosztami termoregulacji), jak i koszty termoregulacji podczas odpoczynku.

Na podstawie zebranych przez nas danych oszacowaliśmy ilość energii wydatkowanej przez łasicę przez 1,4 godziny aktywności, czyli w czasie jaki poświęcają one na polowanie zimą. Wartość ta rośnie wraz z masą ciała zwierzęcia (Ryc. 2). Z wcześniejszych badań wynika, że czasie niespełna półtorej godziny łasica może upolować jednego gryzonia, który jest równoważny około 140 kJ energii. Z naszego modelu wynika, że osobniki o masie ciała poniżej 90 g nie mają problemów ze zbilansowaniem swoich



Ryc. 2. Energia wydatkowana i uzyskana przez łasice o różnych rozmiarach ciała.

Linia ciągła przedstawia wydatki energetyczne łasice podczas 1,4 godzinnej aktywności, linia przerywana oznacza energię uzyskaną z jednej 30-sto gramowej ofiary. Słupki oznaczają przykładowe budżety energetyczne łasice o masie ciała 60 g, 85 g i 110 g. Odcinki zacieniowane na czarno oznaczają nadwyżki energii, odcinki białe – deficyt.

budżetów energetycznych, natomiast zwierzęta większe są narażone na deficyt energii. Udało się nam zatem wykazać, że osobniki o wyższej masie ciała mają mniejsze szanse na przetrwanie zimy. Z naszych obserwacji i badań wiemy jednak, że większe łasice stosują różne strategie by te szanse zwiększyć. Zwykle udaje im się przetrwać do wiosny na niewielkich obszarach zasiedlanych przez szczególnie duże ofiary, które pozwalają im na zaspokojenie wysokich wydatków energetycznych. Jednym z takich miejsc w Puszczy Białowieskiej są doliny rzeczne, gdzie np. w 2005 r. pojawiły się karczowniki, o czym świadczą resztki ich sierści znajdowane w odchodach łasice. Polowanie na karczownika najprawdopodobniej nie kosztuje dużo więcej wysiłku niż polowanie na mniejszego gryzonia, a można w ten sposób zdobyć ofiarę o przeciętnej masie około 80 g. To potężny zastrzyk energii zyskiwany przy takich samych kosztach aktywności, jak podczas polowania na dwa razy mniejszego nornika.

Innym sposobem radzenia sobie z zimowym brakiem pokarmu jest gromadzenie zapasów. Zarówno z badań eksperymentalnych w wolierach (JĘDRZEJEWSKA i JĘDRZEJEWSKI 1989), jak i z naszych obserwacji terenowych wynika, że drapieżniki te ukrywają czasem w okolicach nory, albo w korytarzu do niej prowadzącym zabite wcześniej gryzonie. Poza gromadzeniem ofiar, łasice odkładają znaczące, jak na zwierzę tej wielkości, zapasy tkanki tłuszczowej. Przy okazji każdego odłowu ocenialiśmy otluszczenie osobnika z wykorzystaniem przyżyciowej metody TOBEC (ang. total body electroconductivity) (KOTEJA 1996). Polega ona na umieszczeniu zwierzęcia w jednorodnym polu elektromagnetycznym i pomiarze zmian tego pola, indukowanych dipolową charakterystyką cząsteczek wody wchodzącej w skład płynów ustrojowych. Ponieważ tkanka tłuszczowa zawiera bardzo mało wody, odczyt pomiarowy jest wystarczająco dokładny, by oszacować masę tkanek zapasowych osobników wychudzonych i otluszczonych. Nasze pomiary wykazały, że łasice gromadzą dwukrotnie więcej tłuszczu niż ich najbliżsi krewni – gronostaj, *Mustela erminea*, i norka amerykańska, *Mustela vison* (SCHOENEMANN 2004). Ponadto zimą potrafią one zgromadzić ilość tkanki tłuszczowej stanowiącej ponad 20% masy ciała. W zależności od masy zwierzęcia ilość ta wystarczy do przetrwania 2–3 dni i może znacząco zwiększyć szanse przeżycia do wiosny.

Latem łasice niezależnie od masy ciała prawdopodobnie nie mają problemów z zamknięciem swoich budżetów energetycznych. Pokarmu jest w bród, a wysokie temperatury obniżają koszty termoregulacji i łasice mogą polować do woli. Nasze pomiary DEE wskazują, że latem wydatki energetyczne są również zależne od masy ciała i czasu aktywności. W przeciwieństwie jednak do okresu zimowego łasice latem mogą dowolnie zwiększać liczbę okresów aktywności. Dzięki temu nawet największe osobniki nie mają problemów ze zbilansowaniem budżetów energetycznych. Wyższy sukces reprodukcyjny dużych osobników może wyjaśniać, dlaczego latem udział samców przekraczających 100 g sięga 50% całej populacji. Obserwacja ta jest tym ciekawsza, że mimo ogromnych różnic fenotypowych nie stwierdziliśmy żadnych ograniczeń w przepływie genów pomiędzy subpopulacjami łasic zamieszkującymi różne środowiska w Puszczy Białowieskiej. Z powodu wysokiej śmiertelności zimowej, wiosną do rozrodu przystępują jedynie nieliczne osobniki, co zmniejsza konkurencję pomiędzy samcami. Wiąże się z tym efekt założyciela. Jeżeli dany samiec przystępuje do rozrodu w optymalnym dla siebie środowisku, istnieje duża szansa, że również jego potomstwo osiągnie podobne rozmiary ciała. Zmienność presji selekcyjnej w połączeniu z dużą ruchliwością łasic daje efekt silnego zróżnicowania fenotypowego związanego ze środowiskiem, przy jednoczesnym braku utrwalenia się między populacyjnymi różnic genotypowych.

Na podstawie stopnia pokrewieństwa badanych osobników, wyznaczonego z użyciem markerów genetycznych, udało się nam również oszacować współczynnik odziedziczalności (h^2) masy ciała samców (RITLAND 2000). Okazał się on zaskakująco wysoki ($h^2 = 0,6$).

Oznacza to, że sukces reprodukcyjny zarówno małych, jak i większych ojców jest na tyle duży, by w badanych populacjach utrzymywała się znacząca genetyczna wariancja addytywna determinująca rozmiary ciała zwierząt. Tak więc zarówno bycie małym, co ułatwia przetrwanie zimy, jak i osiągnięcie dużych rozmiarów ciała zwiększających sukces reprodukcyjny latem jest w przypadku łasic skuteczną metodą propagacji genów. Podobne zjawisko obserwuje się wśród drobnych ssaków, jak np. nornik pensylwański *Microtus pennsylvanicus*, u którego stwierdzono ogromne zróżnicowanie i wysoką odziedziczalność masy ciała, przy jednoczesnym braku różnic genetycznych pomiędzy populacjami w całym zasięgu geograficznym tego gatunku (HANSEN i BOONSTRA 2000).

Nasze rozpoczęte przed dwoma laty badania są pierwszą, tak kompleksową próbą analizy przyczyn zróżnicowania masy ciała, prowadzoną na dzikim gatunku w jego naturalnym środowisku, w której uwzględniane są zarówno uwarunkowania ekologiczne, fizjologiczne, jak i przede wszystkim mikroewolucyjne. Do tej pory składowe budżetu energetycznego analizowano najczęściej w warunkach laboratoryjnych (np. SPEAKMAN i współaut. 1994, BERTEAUX i współaut. 1996), bądź zajmowano się tylko niektórymi jego elementami (np. wyłącznie dziennymi wydatkami energetycznymi bądź aktywnością lokomotoryczną) (CORP i współaut. 1997, SCHEKKERMAN i współaut. 2003). Choć łasice nigdy nie staną się tak popularnym obiektem badań jak muszki owocowe czy myszy laboratoryjne, to jednak na pewno pozwolą nam lepiej zrozumieć wiele mechanizmów ekologicznych i fizjologicznych determinujących zróżnicowanie masy ciała.

TO BE OR NOT TO BE.... A SMALL

Summary

Body mass (size) is a very important biological character, interrelated with key life history traits, such as fertility, age at maturity, reproductive success and mortality. On the physiological level, body mass is also closely associated with key components of energy budgets. Yet, factors moulding within-species variation of body mass and its relations to energy expenditures and life history traits are still not fully understood. The weasel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1776) is an extremely interesting species almost perfectly suited to study these relations. It is characterized by a considerable variation in body mass (range 40–150 g) and extremely high meta-

bolic rates. This highly specialised predator hunts on different species of rodents. In the forest weasel preys on the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*), whereas in the open habitats it mainly preys on the voles (*Microtus* spp.). Due to their small body size and high metabolic rates, weasels encounter numerous constraints. The prey size is one of the main ecological factors determining variation in weasel's body mass. Males heavier than 100 g suffer from increased winter mortality. We therefore hypothesise that in summer bigger males are favoured by sexual selection, whereas in winter energy constrains se-

lect for smaller animals. To test this we investigated time budgets, resting (RMR) and field metabolic rate (FMR) in weasel males of various sizes during winter and summer. In contrast to other carnivore species the body-mass corrected RMR of weasels was lower in winter than in summer. Weasels also minimised their winter energetic expenditures by decreasing

hunting activity (on average 4 h/day in summer *vs.* less than 2 h/day in winter). Irrespective of body mass this was usually sufficient to catch just a single prey unit. In accordance with our expectations the winter hunting activity was sufficient to balance the energy budget of small males, but compromised survival prospects of bigger individuals.

LITERATURA

- ABRAMOV A. V., BARYSHNIKOV G. F., 2000. *Geographic variation and intraspecific taxonomy of weasels Mustela nivalis (Carnivora, Mustelidae)*. Zool-syst. Rossica 8, 365–402.
- BERTÉAUX D., THOMAS D. W., BERGERON J. M., LAPIERRE H., 1996. *Repeatability of daily field metabolic rate in female meadow voles (Microtus pennsylvanicus)*. Funct. Ecol. 10, 751–759.
- BROWN J. H., LASIEWSKI R. C., 1972. *Metabolism of weasel: the cost of being long and thin*. Ecology 53, 939–943.
- CASEY T. M., CASEY K. K., 1979. *Thermoregulation of arctic weasels*. Physiol. Zool. 52, 23–50.
- CLUTTON-BROCK T. H., GUINNESS F. E., ALBON S. D., 1983. *The costs of reproductions to red deer hinds*. J. Anim. Ecol. 52, 367–383.
- CORP N., GORMAN M. L., SPEAKMAN J. R., 1997. *Ranging behaviour and time budgets of male wood mice Apodemus sylvaticus in different habitats and seasons*. Oecologia 109, 242–250.
- DOHM M. R., 2002. *Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability*. Funct. Ecol. 16, 273–280.
- ERLINGE S., 1987. *Why do European stoats Mustela erminea not follow Bergman's rule?* Holarct. Ecol. 10, 3–39.
- GOULD S. J., 1998. *Dzieje życia na ziemi*. Świat Książki, Warszawa.
- HANSEN T. F., BOONSTRA R., 2000. *The best in all possible worlds? A quantitative genetic study of geographic variation in the meadow vole, Microtus pennsylvanicus*. Oikos 89, 81–94.
- HARVEY P. H., PAGEL M. D., 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W., 1989. *Seasonal surplus killing as hunting strategy of the weasel Mustela nivalis – test of a hypothesis*. Acta Theriol. 34, 347–359.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W., 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych w Puszczy Białowieskiej*. PWN, Warszawa.
- JĘDRZEJEWSKI W., JĘDRZEJEWSKA B., MCNEISH E., 1992. *Hunting success of the weasel Mustela nivalis and escape tactics of forest rodents in Białowieża National Park*. Acta Theriol. 37, 319–328.
- JĘDRZEJEWSKI W., JĘDRZEJEWSKA B., ZUB K., NOWAKOWSKI W., 2000. *Activity patterns of radio-tracked weasels Mustela nivalis in Białowieża National Park (E Poland)*. Ann. Zool. Fennici 37, 161–168.
- KING C., 1989. *The natural history of weasels and stoats*. Christopher Helm, London.
- KING C., 1991. *Body size – prey size relationships in European stoats Mustela erminea: a test case*. Holarct. Ecol. 14, 173–185.
- KORPIMÄKI E., NORRDAHL K., 1989. *Avian predation on mustelids in Europe. 1. Occurrence and effects on body size variation and life traits*. Oikos 55, 205–215.
- KOTEJA P., 1996. *The usefulness of a new TOBEC instrument (ACAN) for investigating body composition in small mammals*. Acta Theriol. 41, 107–112.
- KOZŁOWSKI J., KONARZEWSKI M., GAWELCZYK A. T., 2003. *Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling*. PNAS 100, 14080–14085.
- MCDONALD R. A., 2002. *Resource partitioning among British and Irish mustelids*. J. Anim. Ecol. 71, 185–200.
- MENAB B. K., 1989. *Basal rates of metabolism, body size, and food habits in the order Carnivora*. [W:] *Carnivore behaviour, ecology, and evolution*. Gittleman J. L. (red.). Cornell University Press, Ithaca, N.Y., 335–354.
- MENAB B. K., 2002. *The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics*. Cornell University Press, Ithaca.
- POWELL R. A., KING C. M., 1997. *Variation in body size, sexual dimorphism age-specific survival in stoats Mustela erminea (Mammalia: Carnivora), with fluctuating food supplies*. Biol. J. Linn. Soc. 62, 165–194.
- RALLS K., HARVEY P. H., 1985. *Geographic variation in size and sexual dimorphism of North American weasels*. Biol. J. Linn. Soc. 25, 119–167.
- RITLAND K., 2000. *Marker-inferred relatedness as a tool detecting heritability in nature*. Mol. Ecol. 9, 1195–1204.
- ROFF D. A., 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- SADOWSKA E. T., LABOCHA M. K., BALIGA K., STANISZ A., WRÓBLEWSKA A. K., JAGUSIAK W., KOTEJA P., 2004. *Genetic correlations between basal and maximum metabolic rates in a wild rodent: consequences for evolution of endothermy*. Evolution 59, 672–681.
- SCHEKKERMAN H., TULP I., PIERSMA TH., VISER G. H., 2003. *Mechanism promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds*. Oecologia 134, 332–342.
- SCHOENEMANN P. T., 2004. *Brain size scaling and body composition in mammals*. Brain Behav. Evol. 63, 47–60.
- SCHMIDT-NIELSEN K., 1992. *Fizjologia zwierząt: adaptacja do środowiska*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- SPEAKMAN J. R., 1997. *Doubly labelled water. Theory and Practice*. Chapman & Hall, London.
- SPEAKMAN J. R., RACEY P. A., HAIM A., WEBB P. I., ELISON G. T. H., SKINNER J. D., 1994. *Inter- and intraindividual variation in daily energy expenditure of the pouched mouse (Saccostomus campestris)*. Funct. Ecol. 8, 336–342.
- STEARNS S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- VAN ZYLL DE JONG C. G., 1992. *A morphometric analysis of cranial variation in Holarctic weasels (Mustela nivalis)*. Z. Säugetierk. 57, 77–93.