

Instytut Biologii Ssaków  
Polskiej Akademii Ssaków

Karol Zub

Wpływ zróżnicowania masy ciała i tempa metabolizmu na  
śmiertelność małych ssaków

**Białowieża 2015**

**Imię i nazwisko:** Karol Zub

**Data i miejsce urodzenia:** 3 maja 1968 r., Mońki

**Adres:** Instytut Biologii Ssaków PAN, ul. Waszkiewicza 1, 17-230 Białowieża  
Tel. +48 85 6827792, fax: +48 85 6812289; e-mail: karolzub@ibs.bialowieza.pl

### **Posiadane dyplomy i stopnie naukowe**

1. 2006: doktor; Instytut Biologii Uniwersytetu w Białymstoku; praca doktorska pt.: „Czynniki wpływające na zróżnicowanie rozmiarów ciała łasic *Mustela nivalis*” (promotor: prof. Marek Konarzewski)
2. 2002: magister; praca magisterska „Czynniki wpływające na wybór miejsc gniazdowych i skład pokarmu orlika krzykliwego *Aquila pomarina* na Nizinie Północnopodlaskiej” (promotor: prof. Marek Konarzewski, opiekun: prof. Bogumiła Jędrzejewska)
3. 1998-2002: Uniwersytet w Białymstoku, Wydział Biologiczno-Chemiczny
4. 1988-1991: Szkoła Wyższa Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, Wydział Leśny
5. 1983-1988: Technikum Leśne w Białowieży

### **Zatrudnienie**

1. Od lipca 2006: Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk (od 2011 Instytut Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk), adiunkt
2. lipiec 2002 - lipiec 2006: Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk, asystent
3. sierpień 1990 – lipiec 2002: Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk, pracownik techniczny

## AUTOREFERAT

Urodziłem się w 1968 roku w Mońkach (woj. Podlaskie), gdzie uczęszczałem do szkoły podstawowej. W roku 1983 rozpocząłem naukę w Technikum Leśnym w Białowieży. W latach 1983-1988 regularnie uczestniczyłem w ekspedycjach badawczych organizowanych na terenie Bagien Biebrzańskich przez pracowników Zakładu Badania Ssaków PAN w Białowieży oraz pracowników Instytutu Biologii Filii Uniwersytetu Warszawskiego w Białymstoku oraz w pracach badawczych prowadzonych przez ZBS PAN na terenie Puszczy Białowieskiej. Prace te dotyczyły m. in. poznania składu gatunkowego zespołu małych ssaków oraz dynamiki ich liczebności a także liczebności i rozmieszczenia łosia. W roku 1988 rozpocząłem studia na Wydziale Leśnym SGGW w Warszawie, do roku 1990 w trybie dziennym a w latach 1990-1991 w trybie zaocznym. W roku 1990 podjąłem pracę jako pracownik techniczny w Zakładzie Badania Ssaków PAN w Białowieży. Od roku 1998 kontynuowałem studia dzienne na Wydziale Biologiczno-Chemicznym Uniwersytetu w Białymstoku, nie przerywając pracy w ZBS PAN, i roku 2002 uzyskałem dyplom magistra biologii. W roku 2006 w Instytucie Biologii Uniwersytetu w Białymstoku obroniłem pracę doktorską pt. „Czynniki wpływające na zróżnicowanie rozmiarów ciała łasic *Mustela nivalis*” i uzyskałem stopień doktora nauk biologicznych. Od roku 2006 pracuję na stanowisku adiunkta. W roku 2007 przebywałem na 6-miesięcznym stypendium na Uniwersytecie w Aberdeen (Szkocja), gdzie pracowałem w grupie prof. Johna Speakmana. W roku 2009 przebywałem na 2-miesięcznym stypendium na Uniwersytecie w Edynburgu (Szkocja), gdzie pracowałem w grupie prof. Loeske Kruuk. W roku 2011 ponownie przebywałem na miesięcznym stypendium na Uniwersytecie w Aberdeen.

W roku 2014 wraz dr Pauliną A. Szafrąską i prof. Markiem Konarzewskim otrzymałem Nagrodę Wydziału II Nauk Biologicznych i Rolniczych PAN za cykl publikacji na temat przyczyn zróżnicowania rozmiarów ciała i tempa metabolizmu łasicy *Mustela nivalis*.

Jestem autorem lub współautorem 36 prac naukowych, w tym 31 prac opublikowanych czasopismach z ISI Master Journal List (tzw. listy filadelfijskiej), [Załącznik 3]. Publikowałem w renomowanych czasopismach takich jak *Journal of Animal Ecology*, *Molecular Ecology*, *Proceedings of the Royal Society of London*, *Journal of Experimental Biology*, *Functional Ecology*, *Ecology* i *Science*. Łącznie moje prace były cytowane 452 razy (źródło: Web of Science, stan na dzień 08.01.2015). Średnia liczba cytowań w przeliczeniu na jeden artykuł wyniosła 14.6. Indeks Hirscha (h-index) dla cytowań według Web of Science

wyniósł 11 (stan na dzień 08.01.2015), a sumaryczny wskaźnik IF dla opublikowanych artykułów wyniósł 106.3 [Załącznik 3]. Zadania badawcze realizowałem angażując się w pozyskiwanie środków na wykonanie projektów oraz dzięki współpracy międzynarodowej [Załącznik 4]. Łącznie uczestniczyłem w 11 projektach (krajowych i międzynarodowych), a w 3 byłem kierownikiem.

Wyniki badań rozpowszechniałem w postaci prezentacji na konferencjach o zasięgu międzynarodowym m.in. w Wielkiej Brytanii, Rosji i Czechach oraz konferencjach krajowych. Łącznie wyniki badań zaprezentowałem na 6 konferencjach [Załącznik 3]. Wiedzę przyrodniczą oraz wyniki moich badań upowszechniałem w postaci artykułów popularnonaukowych (m.in. Łowiec Polski, Las Polski, Parki Narodowe, Matecznik Białowieski, Sekrety Nauki, Poznaj Swój Kraj). Udzieliłem wielu wywiadów, m.in. dla Gazety Wyborczej [Załącznik 4].

Wykorzystując zdobyte doświadczenie naukowe, wykonałem ekspertyzy do planu ochrony w zakresie ssaków dla Białowieskiego Parku Narodowego oraz Parku Narodowego „Bory Tucholskie”, brałem udział w przygotowaniu planów ochrony w zakresie ssaków dla rezerwatów w Puszczy Knyszyńskiej oraz Planu Zadań Ochronnych dla obszaru NATURA 2000 „Puszcza Knyszyńska”. Wykonałem również ekspertyzy dotyczące ssaków do raportu oddziaływania na środowisko dla lotniska regionalnego w województwie Podlaskim oraz prognozy oddziaływania na środowisko dla projektu Dokumentu Implementacyjnego do Strategii Rozwoju Transportu do 2020 r. W latach 2012-2014 wykonywałem ekspertyzy dotyczące zasobów pokarmowych orlika krzykliwego w ramach projektu LIFE dotyczącego ochrony orlika krzykliwego. Wykonałem również opracowanie faunistyczne dotyczące ptaków i ssaków na obszarze Natura 2000 „Murawy w Haćkach” i w jego otoczeniu. [Załącznik 3].

Posiadam doświadczenie w prowadzeniu zajęć dydaktycznych. W latach 2003-2010 prowadziłem ćwiczenia i wykłady w ramach tzw. "Szkół Letnich", projektu finansowanego ze źródeł Unii Europejskiej (projekty BIOTER, BIOSEB) organizowanych dla studentów i doktorantów z całej Europy (łącznie 7 szkół). Prowadziłem również liczne zajęcia i szkolenia dla uczniów szkół podstawowych, średnich, studentów, przewodników turystycznych, pracowników Białowieskiego Parku Narodowego, itp. Dotychczas byłem opiekunem czterech oraz współ-promotorem jednej pracy magisterskiej [Załącznik 4].

W trakcie swojej pracy angażowałem się również w działalność związaną z organizacją nauki: recenzowałem prace m.in. dla *Proceedings of the Royal Society of London*, *Functional Ecology*, *Journal of Animal Ecology*, *Biology Letters*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Physiology and Behavior*, *Oecologia*, *Mammalian Biology*, *Forest Ecology and*

*Management, Journal of Mammalogy, Oikos, Acta Theriologica* (łącznie wykonałem 36 recenzji). Recenzowałem 2 granty oraz oceniałem 43 wnioski o granty jak członek Panelu Ekspertów, dla Narodowego Centrum Nauki. W latach 2007-2008 prowadziłem seminaria naukowe w Zakładzie Badania Ssaków PAN oraz „Białowieskie Seminaria Naukowe”. W latach 2011-2014 byłem członkiem Rady Naukowej Instytutu Badania Ssaków, w której pełniłem funkcję sekretarza. W roku 2014 byłem członkiem Lokalnej Komisji Etycznej do spraw Doświadczeń na Zwierzętach w Białymstoku [Załącznik 4].

W latach 2005-2013 byłem redaktorem *Acta Theriologica* (obecnie *Mammal Research*) a od roku 2013 pełnię funkcję redaktora naczelnego tego czasopisma.

Od wielu lat prowadzę współpracę z pracownikami Instytutu Biologii Uniwersytetu w Białymstoku (prof. Marek Konarzewski, prof. Anetta Borkowska i dr Aneta Książek) oraz Instytutu Badawczego Leśnictwa (prof. Jerzy M. Gutowski i dr hab. Zbigniew Borowski). Poza jednostką macierzystą doświadczenia naukowe zdobywałem w laboratoriach kierowanych przez wybitnych specjalistów - prof. Johna R. Speakmana, prof. Xaviera Lambin i prof. Stuarta Piertneya (Univeristy of Aberdeen, Szkocja) oraz prof. Loeske Kruuk (University of Edinburgh, Szkocja), gdzie współpracowałem również z dr Jarrodem Hadfieldem. Aktualnie współpracuję również z prof. Markiem Chappellem (Univeristy of California, Riverside, USA), dr Allanem McDevittem (University College Dublin, Irlandia), dr Diną Dechmann i dr Scottem LaPoint (Max Planck Institute, Radolfzell, Niemcy).

Od początku swojej działalności naukowej prowadziłem prace znajdujące się na styku różnych specjalności – ekologii, fizjologii, ekologii ewolucyjnej i genetyki zwierząt. Szczególnie interesują mnie adaptacje morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne do sezonowych i wieloletnich zmian zachodzących w środowisku życia ssaków, które związane są z działaniem czynników klimatycznych, pokarmowych, konkurencyjnych oraz zależnościami drapieżnik-ofiara. Część moich badań jest nadal związana z klasyczną ekologią i dotyczy takich zagadnień jak dynamika liczebności populacji, wybiórczość środowiskowa oraz zróżnicowanie diety. W swoich badaniach wykorzystuję kombinację technik terenowych, laboratoryjnych i eksperymentalnych (radiotelemetria, pomiary tempa metabolizmu, eksperymenty behawioralne, modelowanie GIS i modelowanie statystyczne, analiza genetyczna cech ilościowych).

Jeszcze jako uczeń szkoły średniej brałem udział we wspólnych badaniach pracowników Zakładu Badania Ssaków PAN w Białowieży oraz pracowników Instytutu Biologii Filii Uniwersytetu Warszawskiego w Białymstoku, prowadzonych na Bagnach Biebrzańskich. Dotyczyły one składu gatunkowego zespołów małych ssaków oraz dynamiki

liczebności nornika północnego. Pozwoliło mi to na zaznajomienie się z technikami prowadzenia prac terenowych oraz rozpoznawaniem małych ssaków na podstawie cech morfologicznych. Od roku 1985 brałem również aktywny udział w badaniach nad zespołem drapieżników i ich ofiar, prowadzonych w Puszczy Białowieskiej przez zespół kierowany przez prof. Włodzimierza Jędrzejewskiego i prof. Bogumiłę Jędrzejewską. Prace te pozwoliły mi na dalsze poszerzenie mojej wiedzy dotyczącej biologii ssaków. W roku 1990 ze względów rodzinnych przerwałem studia na Wydziale Leśnym SGGW w Warszawie i podjąłem pracę jako laborant w Zakładzie Badania Ssaków PAN. Od początku swojej pracy zaangażowany byłem w długoletnie badania dotyczące dynamiki małych ssaków, które w przyszłości zaowocowały publikacjami z tej tematyki [20, 25 – w nawiasach kwadratowych znajdują się odniesienia do numerów publikacji zamieszczonych w załączniku 3]. Brałem również udział w badaniach radio-telemetrycznych łasic, które pokazały, że drapieżniki te są aktywne prawie wyłącznie w ciągu dnia, znacznie dłużej w okresie rozrodczym i latem a zimą ich aktywność jest ograniczona do 2-4 godzin na dobę [9]. W kolejnych latach uczestniczyłem także w badaniach dotyczących ekologii wilków. W dwóch publikacjach [8 i 11] pokazaliśmy, że preferowanymi ofiarami wilków w Puszczy Białowieskiej są jelenie. Drapieżnictwo wilków na tym gatunku było wyższe w okresach charakteryzujących się wyższą pokrywą śnieżną, co może mieć związek w pogarszaniem się kondycji ofiar. Średnia konsumpcja dzienna wyniosła prawie 6 kg na osobnika. Badania te pokazały również, że wilki są w stanie zredukować liczebność swoich ofiar, jednak nie mają wpływu na regulację dynamiki populacji, gdyż ta zależna jest również od innych czynników (pogoda, pozyskanie łoświeckie). W tym samym okresie analizowałem również sposób znakowania terytoriów przez wilki i wykazałem, że zagęszczenie znakowań było najwyższe w centrum terytorium (okolice nory rozrodczej) i na styku granic terytoriów różnych watah. Pokazuje to, że ze względu na ograniczenia czasowe i energetyczne wilki muszą ograniczyć znakowanie do obszarów najistotniejszych z punktu widzenia ochrony terytoriów [12]. Opublikowałem też kilka prac [6, 7, 33 i 34] dotyczących składu diety oraz innych aspektów biologii sów i ptaków drapieżnych. Wykazałem m. in. zależność pomiędzy wielkością ofiar orlika krzykliwego a lokalizacją gniazd tego gatunku, co było tematem mojej pracy magisterskiej [17].

Po ukończeniu studiów na Wydziale Biologiczno-Chemicznym Uniwersytetu w Białymstoku i uzyskaniu stanowiska naukowego poświęciłem się badaniom zróżnicowania rozmiarów ciała u łasicy *Mustela nivalis*. Prace były przeprowadzone we współpracy z prof. Markiem Konarzewskim, zatrudnionym wówczas w ZBS PAN, prof. Johnem R.

Speakmanem z Uniwersytetu w Aberdeen (Szkocja) oraz dr Pauliną Szafrąską (Instytut Biologii Ssaków PAN w Białowieży). Dzięki badaniom radiotelemetrycznym udało się nam wykazać, że rozmieszczenie łasic związane jest z dostępnością ofiar. Ponadto ze względu na ograniczenia termoregulacyjne drapieżniki te wybierają do odpoczynku suchsze i cieplejsze miejsca, w porównaniu z lokalizacjami losowymi. Ponadto unikają też obszarów pokrytych niską roślinnością, co może do pewnego stopnia obniżać ich presję na populacje ofiar [15]. Najważniejsza część badań dotyczyła jednak wydatków energetycznych łasic w warunkach laboratoryjnych - spoczynkowego tempa metabolizmu (RMR) oraz dziennych wydatków energetycznych (DEE), mierzonych w warunkach naturalnych z użyciem tzw. podwójnie znakowanej wody (DLW). Metoda ta, opierająca się na różnym tempie usuwania z organizmu izotopów tlenu i wodoru, była zastosowana dopiero po raz drugi w Polsce. Wyniki tych badań potwierdziły, że spoczynkowe tempo metabolizmu łasic jest około dwukrotnie wyższe niż u innych ssaków o podobnych rozmiarach ciała a dzienne wydatki energetyczne są podobne. Ponieważ RMR stanowi w niektórych przypadkach ponad połowę dziennych wydatków energetycznych, sprawia to, że łasice są w stanie wydatkować znacznie mniej energii na inne potrzeby życiowe. Dlatego też łasice muszą znacznie ograniczać swoją aktywność dzienną, szczególnie w okresie zimowym [16]. Stosunkowo wysokie wydatki energetyczne w połączeniu z ograniczeniami związanymi z możliwością ich zaspokajania powodują, że masa ciała osiągnięta przez łasice jest determinowana w dużej mierze wielkością ofiar. Oznacza to, że osobniki polujące na większe ofiary są w stanie uzyskać więcej energii w tej samej jednostce i przeznaczyć jej część na wzrost rozmiarów ciała czasu, w porównaniu z osobnikami żywiące się mniejszymi ofiarami. Jest to ważna strategia adaptacyjna samców łasicy, gdyż ze względu na silny dobór płciowy u tego gatunku, większe osobniki mogą odnieść wyższy sukces rozrodczy. Nie było to nigdy bezpośrednio testowane, jednak ogromny dymorfizm płciowy obserwowany u łasic (samice są 2-3-krotnie mniejsze od samców), wskazuje na silne oddziaływanie doboru płciowego u tego gatunku. Zróżnicowanie rozmiarów ciała samców łasic w zależności od środowiska i związanej z nim wielkości ofiar było tematem mojej rozprawy doktorskiej.

Prace dotyczące ograniczeń związanych z wpływem masy ciała łasic na możliwość zaspokojenia potrzeb energetycznych stały się podstawą do dalszych analiz [1, 2, 3 i 4] oraz przeprowadzenia kolejnych badań [5]. Publikacje te weszły w skład tzw. osiągnięcia naukowego zgłoszonego do postępowania habilitacyjnego i szczegółowo zostały opisane poniżej.

**Problematyka opisywana w cyklu publikacji na temat „Wpływ zróżnicowania masy ciała i tempa metabolizmu na śmiertelność małych ssaków” stanowiących osiągnięcie naukowe zgłoszone do postępowania habilitacyjnego**

Na cykl publikacji stanowiących osiągnięcie naukowe składa się pięć prac [1, 2, 3, 4, 5]. W dwóch z nich analizowałem bezpośrednio wpływ masy ciała i tempa metabolizmu na zimową śmiertelność łasic [1] oraz norników północnych [5]. W pracy [4] wykazałem, że możliwość rozpraszania ciepła przy wysokich temperaturach zewnętrznych ogranicza aktywność oraz wydatki energetyczne samców łasic, co może mieć bezpośredni wpływ na ich przeżywalność w okresie letnim. Kolejna praca [3] dotyczyła odziedziczalności masy ciała i tempa metabolizmu u łasic, a w konsekwencji możliwości działania doboru naturalnego na te cechy. Wreszcie praca [4] pokazała, że zróżnicowanie cech fenotypowych może ograniczać przepływ genów w populacji łasic, co w połączeniu z barierami środowiskowymi może przyspieszać mikroewolucję tych cech. Przedstawione badania są nowatorskie zarówno pod względem zastosowanych metod (pomiaru terenowego tempa metabolizmu, oszacowanie odziedziczalności cech morfologicznych i fizjologicznych u dziko żyjącego gatunku), jak również koncepcji (analiza wpływu cech morfologicznych i fizjologicznych na śmiertelność dziko żyjących zwierząt, określenie zależności między cechami fenotypowymi a przepływem genów w populacji, testowanie w warunkach naturalnych hipotezy dotyczącej ograniczeń związanych z możliwością rozpraszania ciepła). Ponadto badania te dobrze wpisują się w stosunkowo nową ideę złożonych zależności pomiędzy procesami ekologicznymi i procesami ewolucyjnymi (Schoerner 2011).

**Problem badawczy**

Masa ciała i tempo metabolizmu to dwie cechy ściśle związane ze zróżnicowaniem historii życiowych zwierząt (Stearns 1992, Roff 2002). Najprawdopodobniej zależność ta jest wynikiem kompromisu pomiędzy działaniem doboru płciowego i innych rodzajów doboru naturalnego. Zazwyczaj zakłada się, że osobniki o większej masie ciała i/lub wyższym tempie metabolizmu osiągają większy sukces rozrodczy, natomiast konieczność zaspokajania większych potrzeb energetycznych ogranicza ich przeżywalność w sytuacji kiedy warunki środowiskowe ulegają pogorszeniu (Clutton-Brock et al. 1983, Wikelski i Trillmich 1997). Z drugiej jednak strony w literaturze można znaleźć jedynie niewiele przykładów badań pokazujących w jaki sposób obie te cechy wpływają na główne komponenty dostosowania,



takie jak rozrodczość i śmiertelność (Jackson et al. 2001, Boratyński i Koteja 2009, 2010). Ponadto prace te nierzadko dają sprzeczne wyniki, gdyż zarówno masa ciała jak i tempo metabolizmu zmienia się w czasie pod wpływem czynników zewnętrznych. Dodatkową trudność w odniesieniu do analiz przeżywalności w populacjach dziko żyjących zwierząt sprawia oddzielenie efektu emigracji od rzeczywistej śmiertelności (Hayes i O'Connor 1999, Jackson et al. 2001, Boratyński i Koteja 2009). Dotychczas większość badań dotyczących koncentrowała się na przeżywalności zimowej, gdyż jest to okres najbardziej wymagający pod względem kosztów termoregulacji (niskie temperatury), któremu towarzyszą jednocześnie ograniczenia związane z możliwością zaspokajania podwyższonych kosztów energetycznych (spadek dostępności i/lub jakości pokarmu). Dlatego też większość małych ssaków, przed którymi okres zimowy stawia szczególne wyzwania, wykazuje szereg przystosowań morfologicznych, fizjologicznych i behawioralnych, pozwalających im zwiększyć szansę przeżycia niekorzystnych warunków. Ponieważ mniejsze organizmy charakteryzują się z reguły niższymi wydatkami energetycznymi, naturalną konsekwencją tej zależności jest zmniejszanie się rozmiarów ciała w okresie kiedy spada dostępność pokarmu (Hayes et al. 1992, Wikelski i Trillmich 1997). Zjawisko to jest obserwowane u wielu gatunków małych ssaków (Hansson 1990, Aars i Ims 2002). Z drugiej jednak strony większe osobniki są mniej podatne na negatywny wpływ niskich temperatur oraz bardziej odporne na krótkotrwałe niedobory pokarmu (Jackson et al. 2001), stąd też obserwowany u niektórych małych ssaków wzrost masy ciała w okresie zimowym (Gower et al. 1994). Duża plastyczność masy ciała oraz tempa metabolizmu obserwowana u małych ssaków w warunkach naturalnych (Ergon et al. 2004), utrudnia w znacznym stopniu właściwą ocenę wpływu tych cech na przeżywalność zimową.

Jeszcze mniejsza jest nasza wiedza na temat wpływu wysokich temperatur na dostosowanie zwierząt w warunkach naturalnych. Niedawno sformułowana hipoteza ograniczeń związanych z możliwością rozpraszania ciepła (Heat Dissipation Limit hypothesis - Speakman i Król 2010a) rzuca nowe światło na ewolucję historii życiowych organizmów endotermicznych, okazuje się bowiem, że maksymalne wydatki energetyczne zwierząt limitowane są nie tylko przez dostępność zasobów w środowisku, ale również przez możliwość rozpraszania ciepła generowanego przez organizm, np. podczas laktacji lub zwiększonego wysiłku fizycznego (Król et al. 2007, Grémillet et al. 2012). Może rodzić to kolejny konflikt pomiędzy dostosowaniem, wyrażonym liczbą potomstwa, a przeżywalnością gdyż z reguły większe osobniki charakteryzują się wyższą płodnością, ale jednocześnie napotykać większe trudności z rozpraszaniem ciepła (Speakman i Król 2010b).

W celu oceny efektów działania doboru kierunkowego na wybrane cechy ważne jest oszacowanie addytywnej zmienności genetycznej tych cech, gdyż tylko w ten sposób możemy stwierdzić czy obserwowane zmiany mają charakter mikroewolucji czy są jedynie przejawem plastyczności fenotypowej (Gienapp et al. 2008). Jest to szczególnie ważne w obliczu szybko postępujących zmian klimatycznych, gdyż wysoka addytywna wariancja genetyczna cech bezpośrednio związanych z dostosowaniem umożliwia szybką odpowiedź fenotypową. Okazuje się, że wariancja genetyczna wielu cech obserwowana w dzikich populacjach zwierząt jest na tyle wysoka, że w połączeniu z silną presją selekcyjną, umożliwia stosunkowo szybkie zmiany ewolucyjne (Husby et al. 2011). Jednocześnie pojawia się pytanie, dlaczego pomimo demonstrowanej w wielu badaniach wysokiej wariancji genetycznej związanej z cechami ilościowymi wpływającymi bezpośrednio na dostosowanie, stosunkowo rzadko mamy do czynienia ze zmianami ewolucyjnymi tych cech (Merilä et al. 2001, Morrissey et al. 2012, Teplitsky et al. 2014). Zazwyczaj wiązane jest to z negatywnymi korelacjami genetycznymi pomiędzy cechami, które poddane są różnokierunkowemu działaniu doboru naturalnego, co w efekcie ogranicza możliwość ewolucji pojedynczych cech (Wilson et al. 2006, Walsh i Blows 2009, Teplitsky et al. 2014). Nie bez znaczenia jest również związek procesów ekologicznych i ewolucyjnych, gdyż wartości addytywnej wariancji genetycznej uzależniona jest również od zagęszczenia populacji, które zmienia się pod wpływem warunków środowiskowych (Coulson i Tuljapurkar 2008, Schoener 2011). Stąd też zmiany lokalnych warunków ekologicznych mogą z jednej strony ograniczać odpowiedź ewolucyjną a z drugiej strony przyspieszać pojawienie się zmian adaptacyjnych. Współcześnie szczególną rolę pełnią zmiany w środowisku indukowane przez działalność człowieka, takie jak zmiany w strukturze gatunkowej w wyniku selektywnego użytkowania, wprowadzanie gatunków inwazyjnych, fragmentacja krajobrazu (Reznick i Ghalambor 2001, Schmidt i Jensen 2003, Hendry et al. 2008).

Celem prac wchodzących w skład osiągnięcia naukowego zgłoszonego do postępowania habilitacyjnego było m.in.:

1. Analiza zależności pomiędzy śmiertelnością zimową i masą ciała oraz tempem metabolizmu małych ssaków.
2. Określenie wpływu ograniczeń związanych z możliwością rozpraszania ciepła na aktywność i tempo metabolizmu małych ssaków.
3. Oszacowanie wariancji komponentów genetycznych oraz środowiskowych masy ciała i tempa metabolizmu, w celu określenia podatności tych cech na selekcję naturalną.

4. Identyfikacja zależności między zróżnicowaniem masy ciała i tempa metabolizmu a strukturą przestrzenną i genetyczną populacji małych ssaków.

**ZUB K.**, Szafrńska P.A., Konarzewski M., Speakman J.R. 2011. Effect of energetic constraints on distribution and winter survival of weasel males. *Journal of Animal Ecology* 80: 259-269. [1]

W pracy tej testowana była hipoteza, że zimowa śmiertelność samców łasicy jest zależna od masy ciała. Większe osobniki mają wyższe zapotrzebowanie pokarmowe, więc w okresie kiedy spada dostępność ofiar, ich przeżywalność powinna być niższa. Ponadto wydłużony okres aktywności dużych osobników, związany z koniecznością zaspokojenia wyższych wydatków energetycznych, sprawia, że są one bardziej narażone na ataki innych drapieżników. Opierając się na wynikach pomiarów dziennych wydatków energetycznych (DEE) z użyciem metody podwójnie znakowanej wody (DLW) skonstruowałem model, który pozwolił oszacować w jaki sposób samce łasicy są w stanie zbilansować swoje budżety energetyczne polując na ofiary o różnej masie ciała i jednocześnie minimalizując czas ekspozycji na niekorzystne warunki zewnętrzne oraz drapieżnictwo. Rozkład masy ciała samców łasicy przewidziany przez model był zgodny z tym obserwowanym w naturze, gdyż osobniki o większej masie ciała kompensowały sobie wyższe zapotrzebowanie pokarmowe zasiedlając środowiska, w których występowały większe ofiary. Taka segregacja przestrzenna zwierząt o różnych rozmiarach ciała sprawiała, że efekt masy ciała na śmiertelność zimową nie był istotny. Ponadto dzięki pomiarom otłuszczenia metodą TOBEC wykazałem, że większe osobniki łasicy są w stanie przetrwać dłuższe okresy (ponad 3 dni) bez polowania, korzystając z podskórnych zapasów tkanki tłuszczowej. Dzięki temu są one w stanie zredukować dodatkowe koszty energetyczne związane z ekspozycją na niskie temperatury. Analiza różnic w rozkładzie masy ciała samców w różnych sezonach pokazała, że średnia masa ciała w okresie rozrodczym (wiosna-lato) była istotnie wyższa niż w okresie jesienno-zimowym. Wskazywać to może na wyższą śmiertelność dużych osobników w okresie letnim. Wyniki tych badań pokazują, że działanie kierunkowego doboru naturalnego na masę ciała może być znacznie słabsze od oczekiwanego ze względu na dostosowanie rozmiarów ciała do przestrzennego i czasowego zróżnicowania zasobów pokarmowych.

ZUB K., Borowski Z., Szafrńska P.A., Wieczorek M., Konarzewski M. 2014. Lower body mass and higher metabolic rate enhance winter survival in root voles, *Microtus oeconomus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 297-309. [5]

Celem tej pracy było określenie wpływu masy ciała i tempa metabolizmu na śmiertelność nornika północnego. Gatunek ten żyje w okresowo zalewanych dolinach rzecznych, więc zakładaliśmy, że wyższa przeżywalność zimowa powinna być związana z wyższym maksymalnym tempem metabolizmu (PMR), ale jednocześnie z niższą masą ciała i niższym podstawowym tempem metabolizmu (RMR), gdyż ilość i jakość zasobów pokarmowych dostępnych dla tego roślinożernego gryzonia drastycznie spada po zakończeniu okresu wegetacyjnego [31]. Podczas czterech kolejnych lat śmiertelność była niższa u mniejszych osobników, ale jedynie w pierwszej połowie zimy (od listopada do stycznia), natomiast od lutego do marca lepiej przeżywały większe osobniki. W przeciwieństwie do oczekiwań, wyższy RMR skorygowany o wpływ masy ciała miał pozytywny efekt na przeżywalność, natomiast kierunek wpływu PMR zmieniał się w poszczególnych latach. Zmieniający się kierunek i siła zależności między masą ciała i tempem metabolizmu a zimową śmiertelnością norników był związany ze zróżnicowaniem tych cech między osobnikami pochodzącymi z kolejnych kohort. Przed nastaniem zimy osobniki urodzone wiosną i wczesnym latem obniżały masę ciała i RMR, natomiast osobniki urodzone w późniejszym okresie charakteryzowały się wolniejszym tempem wzrostu i utrzymywały niską masę ciała oraz niższe tempo metabolizmu. Ponadto cechy te różniły się istotnie pomiędzy poszczególnymi latami badań, w zależności od zmieniającej się ilości i jakości zasobów pokarmowych. Badania te pokazały, że oszacowanie siły i kierunku działania dobru naturalnego na masę ciała i tempo metabolizmu jest utrudnione ze względu na zdolność zwierząt do dostosowania wartości tych cech do zmieniających się warunków środowiskowych.

ZUB K., Fletcher Q.E., Szafrńska P.A., Konarzewski M. 2013. Male weasels decrease activity and energy expenditure in response to high ambient temperatures. *PLoS One* 8: 1-7. [4]

Większość badań dotyczących wpływu czynników środowiskowych na funkcjonowanie zwierząt homeotermicznych koncentruje się na niskich temperaturach, jednak sformułowana niedawno hipoteza (Heat Dissipation Limit – HDL, Speakman i Król

2010) zakłada, że maksymalne wydatki energetyczne nie są zależne od dostępności zasobów pokarmowych a jedynie od ograniczeń związanych z możliwością rozpraszania ciepła. Zgodnie z przewidywaniami tej hipotezy, dziko żyjące ssaki powinny w odpowiedzi na wysokie temperatury ograniczać aktywność oraz wydatki energetyczne, aby uniknąć negatywnych konsekwencji przegrzania organizmu. W tym celu przeanalizowaliśmy dane zebrane dla samców łasicy, które pokazały, że wraz ze wzrostem temperatury zewnętrznej zwierzęta te obniżają dzienne wydatki energetyczne, spoczynkowe tempo metabolizmu (RMR) oraz skracają czas aktywności. Wyniki te są więc zgodne z założeniami hipotezy HDL i pokazują, że ograniczenia związane z możliwością rozpraszania ciepła mogą mieć istotny wpływ na dostosowanie samców łasicy. Duże osobniki łasic lub te o wyższym RMR mogą mieć większe problemy z pozbyciem się nadmiaru ciepła, co może ograniczać ich aktywność a więc możliwości zaspokajania wyższego zapotrzebowania energetycznego, ale też zmniejsza szansę na odszukiwania potencjalnych partnerek rozrodczych. W związku z tym mogą one charakteryzować się zarówno wyższą śmiertelnością jak też niższym sukcesem rozrodczym w latach, kiedy temperatury zewnętrzne są wyższe. Jednocześnie samce takie mogą być zmuszone do wybierania innych środowisk, np. bardziej wilgotnych lub dających lepszą ochronę przed wysokimi temperaturami, w porównaniu z samcami o mniejszej masie ciała lub niższym tempie metabolizmu. Możliwość rozpraszania ciepła może też ograniczać rozmiary ciała samic łasic, ze względu na bardzo wysokie wydatki energetyczne związane z laktacją. Może być to istotny czynnik wpływającym na ograniczenie wzrostu rozmiarów ciała u tego gatunku, pomimo istnienia silnego doboru płciowego działającego na tą cechę.

**ZUB K.**, Piertney S.B., Szafrńska P.A., Konarzewski M. 2012. Environmental and genetic influences on body mass and resting metabolic rates (RMR) in a natural population of weasel *Mustela nivalis*. *Molecular Ecology* 21: 1283-1293. [2]

Zarówno masa ciała jak też tempo metabolizmu mogą mieć fundamentalne znaczenie adaptacyjne dla zwierząt homeotermicznych, szczególnie w kontekście zmian klimatycznych. Jednak bez znajomości podłożona genetycznego zmian fenotypowych nie da się stwierdzić czy mamy do czynienia z procesem mikroewolucyjnym czy jedynie z plastycznością danej cechy. Ponieważ zarówno masa ciała jak i spoczynkowe tempo metabolizmu mają potencjalnie istotny wpływ na modyfikację historii życiowych łasic, celem tej pracy było oszacowanie addytywnej wariancji genetycznej związanej z tymi cechami. Używając markerów mikrosatelitarnych skonstruowaliśmy drzewo genealogiczne dla populacji łasic

zamieszkującej Puszcę Białowieską i na tej podstawie oszacowaliśmy wariację komponentów genetycznych oraz środowiskowych dla badanych cech, wykorzystując „animal model”. Udało się nam wykazać, że odziedziczalność masy ciała samców była wysoka ( $h^2 = 0,61$ ), natomiast niższa i nieistotnie różna od zera dla samic. Oszacowania odziedziczalności dla spoczynkowego tempa metabolizmu były nieco niższe ( $h^2 = 0,45$  i  $h^2 = 0,54$ , odpowiednio dla RMR skorygowanego i niekorygowanego o wpływ masy ciała), ale istotnie różne od zera. Ponadto okazało się, że pomiędzy masą ciała a RMR skorygowanym o jej wpływ istnieje negatywna korelacja fenotypowa i genetyczna. Niższe wartości oszacowań odziedziczalności RMR u łasic w porównaniu z odziedziczalnością masy ciała sugerują, że cecha ta charakteryzuje się wyższą plastycznością fenotypową. W konsekwencji łasice są w stanie adaptować się do sezonowych zmian warunków środowiskowych poprzez zmianę RMR, co zostało wykazane w innej pracy [26]. Istotna korelacja genetyczna między badanymi cechami, pokazuje, że nie mogą one ewoluować niezależnie, co w pewnym stopniu ogranicza odpowiedź na presję selekcyjną. Z drugiej jednak strony wysoka odziedziczalność obu umożliwia ich szybkie zmiany ewolucyjne.

McDevitt A.D., Oliver M.K., Piertney S.B., Szafrńska P.A., Konarzewski M., **ZUB K.** 2013. Individual variation in dispersal associated with phenotype influences fine-scale genetic structure in weasels. *Conservation Genetics* 14: 499-509. [3]

Wprawdzie głównym celem tej pracy było pokazanie jak cechy fenotypowe wpływają na dyspersję i strukturę genetyczną populacji łasic, jednak jej wyniki pokazały również złożoność relacji pomiędzy procesami ekologicznymi i ewolucyjnymi. Analizy przeprowadzone z użyciem programu STRUCTURE wykazały obecność w badanej populacji dwóch głównych grup genetycznych, związanych z odmiennymi środowiskami, które są zamieszkiwane przez osobniki różniące się również masą ciała. Pierwszą grupę stanowiły łasice z doliny rzecznej, charakteryzujące się większą masą ciała niż osobniki pochodzące z drugiej grupy, żyjącej w środowiskach leśnych oraz w strefie przejściowej (łąki na obrzeżach lasu). Wykonane analizy pokazały również, że przepływ genów między tymi środowiskami jest ograniczony. Z jednej strony jest to spowodowane obecnością barier pochodzenia antropogenicznego (tereny zabudowane) a z drugiej strony wybieraniem przez łasice o różnej masie ciała środowisk najbardziej im odpowiadających pod względem możliwości zaspokojenia potrzeb energetycznych. Okazało się również, że osobniki o średniej masie ciała charakteryzowały się największą maksymalną odległością dyspersji, podczas gdy osobniki

najmniejsze i największe były bardziej osiadłe. Wynika to z tego, że duże łasice nie są w stanie przeżyć w środowiskach o mniejszych zasobach pokarmowych a małe osobniki są wypierane z bardziej zasobnych środowisk przez osobniki większe. W połączeniu z wysoką odziedziczalnością masy ciała przyczynia się to do szybkich adaptacji fenotypowych i utrwalania się tej cechy. Najprawdopodobniej taki proces miał miejsce w dolinach rzecznych Europy po pojawieniu się w nich norki amerykańskiej, która zdziesiątkowała populację karczownika, stanowiącego podstawę diety gronostaja (Sidorovich i Solovej 2007). W konsekwencji liczebność tego drapieżnika gwałtownie spadła a jego niszę zajęła łasica. W tym środowisku łasice mogły polować na większe ofiary i zaspokajać wyższe potrzeby energetyczne, więc ich średnia masa ciała zaczęła szybko rosnać. Również z analizy danych gromadzonych przez ponad pięćdziesiąt lat w kolekcji Instytutu Biologii Ssaków PAN w Białowieży wynika, że średnie rozmiary ciała łasic (po uwzględnieniu różnic między środowiskami) były w przeszłości istotnie mniejsze (K. Zub, dane niepublikowane). Pokazuje to, że cecha ta, niezależnie od bezpośrednich przyczyn, może podlegać szybkiej ewolucji.

## **Podsumowanie**

Przeprowadzone badania wykazały, że masa ciała i tempo metabolizmu mogą mieć istotny wpływ śmiertelność, która jest jednym z podstawowych komponentów dostosowania ssaków. Jednakże właściwa ocena oddziaływania tych cech na przeżywalność zimową jest utrudniona ze względu na liczne przystosowania umożliwiające zwierzętom przetrwanie tego niesprzyjającego okresu. Jest to przede wszystkim plastyczność fenotypowa, która pozwala na redukcję masy ciała i obniżenie tempa metabolizmu w okresach, kiedy wzrastają koszty termoregulacji a jednocześnie spada ilość i/lub jakość zasobów pokarmowych. Ponadto niektóre gatunki są w stanie wybierać środowiska najbardziej odpowiadających im pod względem możliwości zaspokojenia potrzeb energetycznych. Z drugiej strony w okresie rozrodczym czynnikiem ograniczającym wydolność fizjologiczną małych ssaków mogą być także wysokie temperatury. Powoduje to, że wraz z sezonowymi i wieloletnimi wahaniami warunków środowiskowych zmienia się również siła i kierunek działania doboru naturalnego. W konsekwencji pomimo wysokiej addytywnej wariacji genetycznej związanej z masą ciała i tempem metabolizmu, w warunkach naturalnych stosunkowo rzadko obserwujemy szybką mikroewolucję tych cech. Może być ona spowolniona również przez negatywne korelacje genetyczne między tymi cechami. Zmiany warunków ekologicznych, szczególnie spowodowane działalnością człowieka lub warunkami klimatycznymi, mogą z jednej strony

ograniczać odpowiedź ewolucyjną a z drugiej strony przyspieszać pojawienie się zmian adaptacyjnych. Dobrym przykładem takiego procesu może być wzrost masy ciała łasic w dolinach rzecznych. Jednak również zagęszczenie i masa ciała norników podlega sezonowym i wieloletnim zmianom, co może istotnie modyfikować reakcję fenotypową polujących na nie łasic. Pokazuje to, że pomiędzy procesami ekologicznymi i ewolucyjnymi istnieją ściśle i skomplikowane zależności, których lepsze zrozumienie umożliwiają przedstawione badania.

## Literatura


- Aars J., Ims R.A. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra vole populations. *Ecology* 83: 3449–3456.
- Boratyński Z., Koteja P. 2009. The association between body mass, metabolic rates and survival of bank voles. *Functional Ecology* 23: 330–339.
- Boratyński Z., Koteja P. 2010. Sexual and natural selection on body mass and metabolic rates in free-living bank voles. *Functional Ecology* 24: 1252–1261.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* 52: 367–384.
- Coulson, T., Tuljapurkar, S. 2008. The dynamics of a quantitative trait in an age-structured population living in a variable environment. *American Naturalist* 172: 599–612.
- Ergon T., Speakman J.R., Scantlebury M., Cavanagh R., Lambin X. 2004. Optimal body size and energy expenditure during winter: why are voles smaller in declining populations? *American Naturalist* 163: 442–457.
- Gienapp P., Teplitsky C., Alho J.S., Mills J.A., Merila J. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17: 167–178.
- Gower B.A., Nagy T.R., Stetson M.H. 1994. Pre- and postnatal effects of photoperiod on collard lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). *American Journal of Physiology* 267: R879–R887.
- Grémillet D., Meslin L., Lescroël A. 2012. Heat dissipation limit theory and the evolution of avian functional traits in a warming world. *Functional Ecology* 26: 1001–1006.
- Hansson L. 1990. Ultimate factors in the winter weight depression of small mammals. *Mammalia* 54: 397–404.
- Hayes J.P., O'Connor C.S. 1999. Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice. *Evolution* 53: 1280–1287.
- Hayes J.P., Speakman J.R., Racey P.A. 1992. The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiological Zoology* 65: 742–762.
- Hendry A.P., Farrugia T.J., Kinnison M.T. 2008. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology* 17: 20–29.
- Husby A., Visser M.E., Kruuk L.E.B. 2011. Speeding up microevolution: the effects of increasing temperature on selection and genetic variance in a wild bird population. *PLoS Biology* 9: e1000585.



- Jackson D.M., Trayhurn P., Speakman J.R. 2001. Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis*. *Journal of Animal Ecology* 70: 633–640.
- Król E., Murphy M., Speakman J.R. 2007. Limits to sustained energy intake. X. Effects of fur removal on reproductive performance in laboratory mice. *Journal of Experimental Biology* 210: 4233–4243.
- Merilä J., Sheldon B.C. Kruuk L.E.B. 2001. Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* 112-113: 199-222.
- Morrissey M.B., Walling C.A., Wilson A.J, Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H., Kruuk L.B.E. 2012. Genetic analysis of life-history constraint and evolution in a wild ungulate population. *American Naturalist* 179: E97-E114.
- Reznick D.N., Ghalambor C.K. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112–113: 183–198.
- Roff, D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Schmidt N.M., Jensen P.M. 2003. Changes in mammalian body length over 175 years -adaptations to a fragmented landscape? *Conservation Ecology* 7: 6.
- Schoener T. W. 2011. The Newest Synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331: 426–429.
- Sidorovich V.E., Solovej I.A. 2007. The stoat *Mustela ermine* population decline in northern Belarus and its consequences for weasels *Mustela nivalis*. *New Zeland Journal of Zoology* 34: 9–23.
- Speakman J.R., Król E. 2010. Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms. *Journal of Animal Ecology* 79: 726–746.
- Speakman J.R., Król E. 2010a. The heat dissipation limit theory and evolution of life histories in endotherms - time to dispose of the disposable soma theory? *Integrative and Comparative Biology* 50: 793–807.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Teplitsky C., Tarka M., Møller A.P., Nakagawa S., Balbontín J., et al. 2014. Assessing multivariate constraints to evolution across ten long-term avian studies. *PLoS ONE* 9: e90444.
- Walsh B., Blows M.W. 2009. Abundant genetic variation + strong selection = multivariate genetic constraints: a geometric view of adaptation. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 41–59.
- Wikelski, M., Trillmich, F. 1997. Body size and sexual dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution* 51: 922–936.
- Wilson A.J., Pemberton J.M., Pilkington J.G., Coltman D.W., Mifsud D.V., Clutton-Brock T. H., Kruuk L.E.B. 2006. Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLoS Biology* 4: E216

Białowieża, 11.03.2015 r.

Miejsce i data

  
Podpis habilitanta