

Streszczenie

Kolonizacja lądu była jednym z ważniejszych wydarzeń w ewolucji życia na Ziemi. Formy lądowe występują w wielu taksonach i na przykład spośród skorupiaków najefektywniej ląd skolonizowały przedstawiciele rzędu równonogów (Isopoda). Równonogi zasiedliły ląd w czasie drugiej fali kolonizacji i w wyniku ewolucji przystosowały się do życia w wielu różnorodnych środowiskach. W celu bliższego poznania cech potencjalnie związanych ze zdolnością równonogów do skolonizowania i zasiedlenia różnorodnych środowisk lądowych zbadałem (**Badania I-IV**) różne składowe historii życiowej i biologii termalnej prosionka szorstkiego (*Porcellio scaber*) – pospolitego gatunku równonoga lądowego. Cechy, które wziąłem pod uwagę to m.in.: liczebność miotu i wielkość pojedynczego osobnika potomnego, krzywa wzrostu, rozmiar organów wymiany gazowej, wielkość komórek i wydolność fizjologiczna. Prócz problemu kształtowania wielkości potomstwa i liczebności miotu wszystkie inne cechy badałem w kontekście ich reakcji na długotrwałe (całe życie) lub gwałtowne (minuty, godziny) zmiany w temperaturze i zawartości tlenu w powietrzu. Ostatecznie moje badania miały na celu wytworzenie spójnego modelu równonoga jako strategii życiowej, która maksymalizuje dostosowanie pod presją tworzoną przez zmienne środowisko życia.

Mój pierwszy projekt badawczy (**Badania I**) miał na celu zbadanie wpływu opieki rodzicielskiej (rozwój potomstwa w strukturach ciała matki) na ewolucję (i) niezdeterminowanego wzrostu oraz (ii) pozytywnej korelacji między wielkością matki a wielkością jej potomstwa. W tym celu zmierzyłem średnią wielkość osobnika potomnego, liczebność miotu i wielkość matki u prosionka szorstkiego oraz oszacowałem możliwość wzrostu samic po osiągnięciu dojrzałości. Żeby sformułować bardziej ogólne wnioski dotyczące całego rzędu równonogów dokonałem przeglądu literatury dotyczącej rozrodu równonogów, którego celem było sprawdzenie jak powszechne jest występowanie pozytywnej korelacji między wielkością matki i wielkością potomstwa w tej grupie. Kolejne dwa projekty badawcze (**Badania II i III**) koncentrowały się na wpływie temperatury i dostępności tlenu na (i) wzrost prosionków z odniesieniem do wielkości narządów wymiany gazowej (płuca pleopodalne) (**Badania II**) oraz (ii) osiągi fizjologiczne prosionków w wymagających metabolicznie warunkach w odniesieniu do wielkości ich komórek w oku i jelitach (**Badania III**). Obydwa projekty badawcze bazowały na długoterminowym eksperymencie, w którym prosionki były hodowane od stadium jaja do dorosłości w dwóch stężeniach tlenu (10 and 22 % O₂) i dwóch temperaturach (15 and 22 °C). Czwarty projekt badawczy (**Badania IV**) miał na celu sprawdzenie wpływu zawartości tlenu na osiągi fizjologiczne w gradiencie temperatury. W ramach tego projektu przeprowadziłem cztery

eksperymenty behawioralne, w których mierzyłem wpływ obniżonej zawartości tlenu na preferowaną temperaturę, zależność między temperaturą a aktywnością lokomotoryczną oraz na minimalne i maksymalne krytyczne temperatury.

Badania I pokazały pozytywną korelację między masą ciała samic prosionka szorstkiego i masą ciała potomstwa, ale jedynie w przypadku bardzo mało liczebnych miotów. Z przeglądu literatury wynika, że zależność taka była rzadko badana u równonogów, ale dotychczasowe dane sugerują, że u 50% przebadanych gatunków korelacja wielkości matki z wielkością potomstwa jest pozytywna. Zgodnie z modelami teoretycznymi oznacza to, że rozwój młodych w komorze lęgowej u równonogów może mieć ewolucyjne konsekwencje w postaci inwestycji matki w pojedyncze potomstwo co w rezultacie może prowadzić do ewolucji pozytywnej korelacji między masą ciała matki a masą ciała jej potomstwa. Wzrost niezdeteminowany był wcześniej opisywany u równonogów, a moje badania potwierdzają jego występowanie u *P. scaber*. Najmniejsza rozmnażająca się samica *P. scaber* ważyła 21.682 mg, a największa 131.236 mg co pokazuje, że u tego gatunku większa część wzrostu zachodzi po osiągnięciu dojrzałości. Taka strategia wzrostu może wyewoluować (zgodnie z teoretycznymi modelami historii życiowych) jako konsekwencja kosztów i ograniczeń wynikających z rozwoju potomstwa w komorach lęgowych. **Badania II** pokazały, że w wysokich temperaturach prosionki rosły szybciej, a dostępność tlenu nie wpływała na ich wzrost. Jednocześnie, w wysokiej temperaturze płuca były mniejsze i taki sam efekt był obecny u zwierząt rozwijających się w niskiej zawartości tlenu (za wyjątkiem dorosłych samic). Wynik ten sugeruje, że brak reakcji na zawartość tlenu na poziomie tempa wzrostu może być związany z plastycznymi zmianami wielkości płuc. **Badania III** pokazały, że komórki prosionka szorstkiego były nieznacznie mniejsze w warunkach niskiej zawartości tlenu (posiadanie małych komórek powinno być korzystniejsze w wysokiej temperaturze i niskiej zawartości tlenu). Temperatura i zawartość tlenu w jakich zwierzęta się rozwijały nie miały wpływu na ich zdolność do radzenia sobie z wymagającymi metabolicznie warunkami. **Badania IV** pokazały, że prosionki pod wpływem obniżonej zawartości tlenu wybierały mikrośrodowiska o niższej temperaturze, poruszały się wolniej, osiągały maksymalną prędkość poruszania się w niższej temperaturze oraz miały niższą maksymalną temperaturę krytyczną niż zwierzęta badane w warunkach normalnej zawartości tlenu. Te wyniki wspierają hipotezy przewidujące, że zarówno tolerancja termiczna jak i wydolność fizjologiczna organizmów zmiennocieplnych w różnych temperaturach może być kształtowana przez dostęp do tlenu. Wyniki te wskazują także na możliwe ekologiczne konsekwencje zróżnicowania warunków tlenowych w środowisku życia równonogów.

Chociaż moje badania koncentrowały się na jednym gatunku (prosionku szorstkim) to dają one możliwość sformułowania trzech uogólnionych wniosków mających znaczenie dla zrozumienia ekologii wszystkich równonogów. (i) Rozwój potomstwa w komorze łęgowej samicy może być czynnikiem prowadzącym do wyewoluowania pozytywnej zależności między wielkością matki a wielkością jej potomstwa. (ii) Termiczne i tlenowe warunki czasie rozwoju powinny być traktowane jako dwa istotne czynniki środowiskowe kształtujące różne cechy u równonogów. Temperatura wpływa głównie na wielkość płuc i tempo wzrostu a tlen wpływa na wielkość płuc i w małym stopniu na wielkość komórek. (iii) Gwałtowne i krótkotrwałe zmiany w warunkach tlenowych powinny być traktowane jako istotny czynnik, który kształtuje tolerancję wysokich temperatur u równonogów oraz ich krzywą osiągnięć w gradiencie temperatury. Również ma wpływ na wybór warunków termicznych dokonywany przez równonogi w ich mikrosiedliskach.

Gras m
Graw m
Andrzej Antek

Summary

Land colonization was one of the most important steps in life evolution. Many taxa colonized land, and among Crustaceans the most successful colonizers were isopods – the group which settled on land during the second wave of land invasion and subsequently adapted to a wide range of terrestrial habitats. Addressing biological characteristics that potentially relate to the capacity of isopods to colonize and inhabit terrestrial environments, I studied (**study I-IV**) different elements of the life history and thermal biology of the common rough woodlouse (*Porcellio scaber*), a common species of terrestrial isopods. The characteristics taken into account included offspring size and clutch size, growth pattern, the size of respiratory organs, cell size and physiological performance. Apart from offspring size and clutch size, all other traits were studied with reference to their reactions to either prolonged (lifetime) or acute (minutes, hours) changes in temperature and oxygen conditions. Ultimately, my research aimed at creating a coherent view of an isopod, as a life history strategy that maximizes fitness under challenges imposed by the environmental variance.

My first study (**study I**) explored effects of offspring brooding on the origin of (i) an indeterminate growth strategy and (ii) a positive correlation between female size and offspring size. To achieve this goal, I measured offspring size, clutch size and female size in *P. scaber* and evaluated how much *P. scaber* females grow after maturation. To formulate general conclusions about isopods, I reviewed published data on different isopod species, testing how commonly isopods evolved a positive correlation between offspring size and female size. My next two studies of *P. scaber* (**study II & III**) focused on the effects of temperature and oxygen supply on (i) woodlice growth with reference to the size of respiratory organs (pleopodal lungs) (**study II**), and (ii) woodlice performance under metabolically demanding conditions with reference to cell size in eyes and the gut (**study III**). Both studies took advantage of a long term experiment in which *P. scaber* woodlice were reared from egg to adulthood in two oxygen concentrations (10 and 22 % O₂) and two temperatures (15 and 22 °C). My fourth study (**study IV**) examined effects of oxygen concentration on the thermal performance of *P. scaber*, which involved four behavioral experiments measuring the effects of oxygen availability on preferred temperatures, thermal dependence of locomotor activity, and the maximal and minimal critical temperatures.

Study I revealed a positive correlation between the body mass of *P. scaber* females and the body mass of their offspring, but this relationship existed only among females with extremely small clutches. According to my literature review, this life history pattern was very rarely studied in isopods, but available data suggest that it might characterize 50% of isopod species. According to life history models, brooding may have consequences for

the investments of females to offspring, resulting in a positive correlation between offspring size and female size. Indeterminate growth was reported previously in isopods and this growth pattern was also confirmed by my results for *P. scaber*. The smallest reproducing female weighted 21.682 mg and the biggest weighted 131.236 mg, which means that the majority of growth is realized in *P. scaber* females after maturation. According to life history models, this type of growth strategy might evolve as a consequence of costs and limits imposed by brooding. **Study II** revealed that *P. scaber* woodlice grew faster in high temperatures and oxygen availability did not affect their growth. Also, *P. scaber* developed smaller lungs in response to either higher temperatures or lower oxygen availability (with the exception of adult females). This result suggests that the irresponsiveness of growth pattern of *P. scaber* to oxygen conditions may be related to plastic changes in lung size. **Study III** demonstrated that the cells of *P. scaber* in the eyes and the gut were slightly smaller under low oxygen availability, but their size was not affected by temperature (smaller cells are proposed to be beneficial at higher temperatures and low oxygen availability). Conditions in which animals were reared did not affect their ability to cope with metabolically demanding conditions. **Study IV** demonstrated that *P. scaber* exposed to low oxygen availability preferred lower temperatures, run slower, achieved the maximal speed in lower temperature and had lower maximal critical temperatures than animals in normal atmospheric oxygen concentration. These results support the idea of oxygen limitation of thermal tolerance and performance and also indicate possible ecological consequences of differences in oxygen availability in natural habitats of isopods.

Although my research mainly concerned *P. scaber*, it offers an opportunity to formulate three generalizations about isopods, which have apparent relevance for isopods' ecology: (i) brooding may be an important evolutionary factor for isopods that leads to the origin of a positive correlation between offspring size and mother size and favors indeterminate growth strategy; (ii) thermal and oxygen conditions during development should be regarded as two important environmental factors that shape isopods' traits, with temperature affecting mainly lung size and somatic growth, and oxygen level affecting mainly lung size and to some extent cell size; (iii) acute changes of oxygen conditions should be regarded as an important factor that shapes isopods' thermal performance and thermal tolerance as well as their preferences for thermal conditions in microhabitats.

Gravimetric
Analysis
Andrey Anbar