



UPPSALA
UNIVERSITET

Undersökning av fenotypisk plasticitet hos
sötvattensgråsuggan med avseende på
kroppsförm och pigmentering (*Asellus
aquaticus*)



Per Odelström

Degree project in biology, Master of science (1 year), 2012

Examensarbete i biologi 30 hp till magisterexamen, 2012

Institutionen för biologisk grundutbildning

Handledare: Richard Svanbäck

Sammanfattning

Samspelet mellan predatorer och byten är en process som fortgår ständigt i naturen. Evolutionen driver anpassningar som gör att både predatorer och byten försöker maximera sin fitness. En sådan anpassning är kamouflagetäckning (pigmentering) hos organismer för att minimera risken att bli upptäckt av en predator. En annan viktig aspekt för att öka sin fitness är att effektivisera sitt födosök. Hos många organismer maximeras födosöksframgången genom morfologiska (kroppsform) anpassningar till det habitat de söker föda i. Hos sötvattensgråsuggan (*Asellus aquaticus*) har det tidigare visats att de skiljer sig åt i både kroppsform och pigmentering mellan det ljusa chara-habitatet och det mörkare vasshabitatet. I det här arbetet undersökte jag om denna kroppsforms- och pigmenteringsvariation kan bero på fenotypisk plasticitet hos sötvattengråsuggan från en lokal i Björklinge-Långsjön utanför Uppsala. Jag undersökte både kroppsforms- och pigmenteringsvariation samt plasticitet i kroppsform och pigmentering hos individer från tre habitat från Björklinge-Långsjön; Chara och vass-habitaten samt ett intermediärt habitat mellan Chara och vass-habitaten. Hos individerna insamlade i fält fanns det tydliga skillnader i både pigmentering och kroppsform mellan individer från vasshabitatet och de andra två habitat. Resultaten från akvarieförsöket visade att de kunde ändra sin pigmentering men inte kroppsformen. Det verkar finnas en komponent av fenotypisk plasticitet som tillåter vissa vattengråsuggor att utnyttja ett ”extra” habitat som bara är tillgängligt under vissa perioder.

Inledning

Predation och försvar

Evolution är en ständigt pågående process i naturen. En mängd olika krafter påverkar hur den utvecklas. Till de största krafterna hör predation (Ruxton et. al. 2004). Detta bevisas genom den mångfald av anpassningar som görs av bytesdjur för att undgå att bli byten åt predatorer. Anpassningar av fenotyp, beteendeanpassningar och anpassningar av livshistorier är alla framgångsrika för att maximera fitness (Ruxton et. al. 2004). Mer detaljerat så är anpassningar av morfologin och storleken avgörande för om bytet kan undkomma en attack (Lundvall et. al. 1999). Även kroppsformen har en viktig funktion för att undkomma predatorer. Ett exempel är rudan (*Carassius carassius*) som vid närvaro av gädda (*Esox lucius*) stimulerar en kraftig tillväxt av en puckel på ryggen för att på så sätt försvåra för gäddan att kunna svälja bytet (Pettersson 1999). Kamouflagetäckning är en annan metod där bytet genom att likna sin bakgrund undviker upptäckt och på så sätt undviker predatorn (Hargeby et. al. 2004). Organismer som tillämpar denna metod kallas kryptiska och sötvattengråsuggan räknas till dessa (Ruxton et. al. 2004; Hargeby et. al. 2004). Det klassiska exemplet är kameleonten som blixtnsnabbt ändrar färg och smälter ihop visuellt med lövverket och undviker en predator (Campbell & Reece, 2002). En annat mycket intressant observation gjordes i England på björkmätaren (*Biston betularia*) som i normala fall är ljus pigmenterad. Men de björkstammar som de satt på hade blivit mörka av luftföroreningar. Detta gynnade en variant hos nattfjärilen som var mörkare som helt plötsligt fick ett bättre predatorförsvar än normalvarianten. (Ruxton et. al. 2004)

Bakomliggande mekanismer hos kamouflageteckning

Kamouflagemekanismen hos organismer kan ha två bakgrunder. Dels så kan organismens gener koda för utseendet, alltså genetisk bakgrund (Hargeby et. al. 2004). Detta är ett statistiskt försvar som är kostnadseffektivt men kräver en stabil miljö för att dra maximal fördel. Den andra mekanismen är plastisk vilket möjliggör att organismen snabbt kan anpassa sig till förändringar och nya miljöer (Ryer et. al. 2008). Svanbäck och Eklöv (2011) visade tex att pigmenteringskillnader som finns mellan abborrar (*Perca fluviatilis*) från olika habitat beror enbart på fenotypisk plasticitet.

Plasticitet – en förmåga som gynnar generalister i en föränderlig miljö

Fenotypisk plasticitet är en förmåga hos en enstaka genotyp att ändra sin fenotyp för att kunna möta förändringar i miljön (Scheiner 1993). Att detta är en viktig företeelse har visats i ett antal arbeten (Scheiner 1993; Svanbäck & Eklöv 2006). 1965 publicerade Van Valen en nischvariations-hypotes som föreslog att populationer som utnyttjar en bredare nisch borde ha en större fenotypisk variation än populationer som utnyttjar en smalare nisch. Ett bredare nischnyttjande är typiskt för en generalist medan specialister har en smalare nisch (Van Valen 1965). På senare tid har allt mer uppmärksamhet fästs på variation hos fenotyper inom arter, skapad av fenotypisk plasticitet och processer som driver detta. Mycket tyder på att denna process kan vara viktig vid artbildning (Smith et al. 1996).

Kroppsform – en viktig avvägning för att maximera födosöksframgång

Det är vanligt förekommande i naturen att individer av en art kommer i kontakt med olika habitat . Detta leder till att olika individer specialiserar sig på olika resurser. Detta sker bland annat genom att individer kan skilja sig åt i kroppsform beroende på vilket habitat och resurs som utnyttjas (Bolnick 2008). Svanbäck och Eklöv (2003) visade i fält att abborre i litoralen hade en mer högryggad kroppsform än abborrar i pelagialen. Högryggad kroppsform ger bättre manöverförmåga i litoralen medan det i pelagialen är fördelaktigt att vara strömlinjeformad för att minska vattenmotståndet och effektivisera födosöket över pelagialens betydligt större volym (Svanbäck & Eklöv 2003).

Tidigare studier på sötvattensgråsuggan

I tidigare studier har Hargeby et al. (2004, 2005) visat att det finns ett samband mellan färgteckningen (pigmenteringen) på gråsuggorna och färgen på substratet de befinner sig på, i naturen. I det ljusare charahabitatet var individerna ljusare pigmenterade jämfört med de som befann sig i det mörkare vasshabitatet. Hargeby et al. (2004) visade även att pigmenteringen var både genetiskt betingad samt fungerade som försvar mot fiskpredatorer. Hargeby et al. (2004) undersökte även om individer kunde förändra pigmenteringen över en två-veckors period men de kom fram till att de inte kunde det under så kort tid. Svanbäck (data) har tidigare hittat liknande skillnader i pigmentering mellan individer från chara och vasshabitat i Björklinge-Långsjön i Uppland. Till skillnad från Charahabitatet i Hargebys studier, så är charahabitatet i Björklinge-Långsjön inte stabilt över åren. Charan bryts ner under hösten och växer sedan upp på försommaren igen, vilket gör att man sällan fångar Asellus-individer i Charahabitatet förrän det har växt tillbaka igen på försommaren.

Syfte och hypotes

Syftet med det här arbetet är att vidareutveckla undersökningen som Hargeby et. al. (2004) gjorde genom att studera skillnader i både kroppsform och pigmentering mellan olika habitat. Dessutom studerar jag variation i kroppsform och pigmentering mellan chara och vasshabitatet samt ett intermediärt habitat i gränzonen mellan chara och vass. Är det så att det existerar en skillnad i födokälla och födosöksbeteende mellan habitatet och även skillnad i bakgrundsfärg så hypotiserar jag att det kommer finnas skillnader i både kroppsform och pigmentering mellan de olika habitatet, där individer från det intermediära habitatet ligger mellan de från Chara och vass.

För att undersöka om eventuella skillnader i kroppsform och pigmentering beror på fenotypisk plasticitet så utförde jag ett akvarieförsök under sex veckor. Det är en månad längre än Hargebys för att den plastiska responsen ska bli större. På grund av Chara-habitatets dynamik så borde individer därifrån ha högre plasticitet då dynamiska habitat brukar gynna generalister.

Material och metoder

Studieorganism

Fylogenetiskt sorteras sötvattensgråsuggan (*Asellus aquaticus*) in i riket Animalia, phyla Arthropoda, subphyla Crustacea, klass Malacostraca, ordning Isopoda och familjen Asellidae.

Sötvattensgråsuggan har ett utbredningsområde som sträcker sig längs hela den norra tempererade zonen. Den finns både i Europa, Asien och i Nordamerika (Maltby 1991). Den är en viktig föda för en rad olika predatorer bla fiskar som tex insjööring. Den äter en rad olika födoämnen som påväxtalger på olika växter och kransalger i sjöarnas vikar. I vassbälten fyller den en viktig funktion som nedbrytare (Berglund 1968).

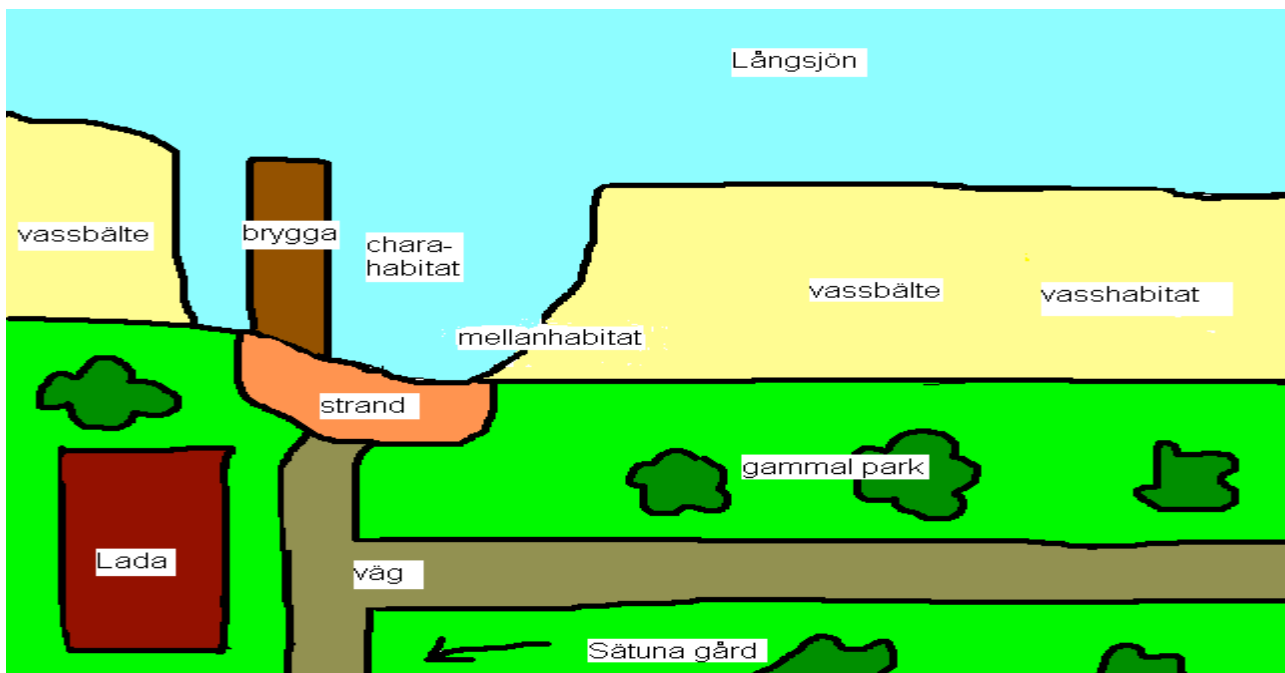
Tidigare undersökningar har visat att det kan förekomma populationstätheter på uppåt 10000 ind/m² i vissa kransalgsbestånd medan det i ytor som saknar kransalger eller bladvass är så gott som tomt (Hargeby 1990).

Fältförsök

Det fältmässiga arbetet utfördes i Långsjön vid Sätuna gård en bit utanför Björklinge 2 mil norr om Uppsala (fig. 1). Insamlingen av individer utfördes under september 2008. Arbetet bestod i att fånga in gråsugor till akvarieförsöket och att fånga individer som skulle användas till de olika laboratorieanalyserna.



Figur 1. Karta över Långsjön i närheten av Björklinge (hämtad från www.eniro.se).



Figur 2. Skiss över viken där sötvattensgråsuggorna hämtades. De tre olika habitaterna är utmärkta.

Chara-habitatet är öppet med god ljusstillgång. Olika vattenväxter som gul näckros, gles bladvass och enstaka strån med kolvass och även kransalger växer upp under sommarhalvåret för att under hösten och den istäckta vintern vissna och brytas ner. Vasshabitatet har mindre tillgång till ljus genom tät vassväxt och gör att habitatet är ganska mörkt. Då vass fungerar som en fälla för dött organiskt material så dominerar detritus som födokälla (T Odelström muntl.). Mellanhabitatet ligger i kanten av vassbältet i direkt anslutning till den öppna viken. Det är en gränsszon mellan Chara- och vasshabitaterna (fig. 2).

Chara-habitatets namn är taget från släktnamnet hos kransalger (*Chara* spp.). Kransalgen är alltså inte bestämd till artnivå.

Totalt 90 individer samlades in från de tre habitaterna, 30 från varje habitat, för analys av

pigmentering, kroppsform och diet. En bottenfaunahäv användes för insamling av bottensubstrat där gråsuggorna uppehåller sig. Bottenmaterialet överfördes sedan till ett såll för att skölja bort sediment och extra fint material. Det sållade materialet överfördes sedan till hinkar för transport tillbaka till laboratoriet där gråsuggorna plockades ut med hjälp av vanna och pincett.

Gråsuggorna sövdes på labb med hjälp av kolsyrat vatten. Därefter fotograferades de för vidare analyser av morfologi och pigmentering och sedan frystes de in i vanlig frysfrys för analys av C och N isotoper.

Akvarieförsök

120 individer samlades in från Långsjön (40 från vardera av de tre habitaten) och placerades en och en i behållare. Sorteringen gick till så att 20 mörka och 20 ljusa individer plockades ut från varje habitat. Hälften av dom mörka och ljusa fick gå på detritus- respektive påväxtalgsdiet. Födan bestod av gamla löv (detritusdiet) och grenar av Chara med påväxtalger på (Chara-diet). Grenbiten eller det döda lövet fyllde även funktionen att efterlikna den naturliga miljön i habitatet. Belysningen inne i försökslokalen var ställd efter en timmer för att efterlikna den naturliga dygnsrytmen. Försöket påbörjades i början av maj och fortgick under sex veckor. Under försökets gång kontrollerades behållarna ett par gånger i veckan för att vattennivån skulle vara bra och så att det hela tiden skulle finnas föda. Gråsuggorna fotograferades i början, efter 3 veckor och i slutet av försöket för att kunna följa utvecklingen av längd, pigmentering och kroppsform. Efter avslutat försök frystes individerna ner för analys av stabila isotoper.

Fotografering, längdmätning, pigmentering och digitala landmärken

Gråsuggorna fotograferades för vidare analyser av längd, pigmentering och analys av digitala landmärken. För att ta fotografierna användes en digitalkamera fäst på ett stativ. Som bakgrund användes en petriskål med en remsa med känd längd som referens till längdmätningen och även en gråskala på som referens till pigmentanalysen (fig. 3). Vid fotografering vattenfylldes locket och gråsuggan placerades där i.

För att beräkna gråsuggornas längd användes mjukvaran TPS-digit som med hjälp av längden på referensen kunde beräkna längden på gråsuggorna på fotografierna.



Figur 3. En fotograferad gråsugga med positionerna på landmärkena markerade som röda prickar. Gråskalan på botten av petriskålen är också synlig på fotografiet.

Morfologin analyserades genom Geometrisk morfometri (Zelditch et al. 2004). Med hjälp av TPS-digit digitaliserades 20 landmärken (2-D koordinater) på identiska positioner på gråsuggorna i fotografierna (fig. 3). Med programmet TPS-relw beräknades den relativa positionen av dessa landmärken och variationen av kroppsform hos gråsuggorna. Därefter beräknades de uniforma och icke uniforma komponenterna av deformation för varje individ. De uniforma komponenterna beskriver all formvariation som är uniform genom hela geometrin av djuret, dvs variation som inte är spatiellt lokaliserad eller spatiellt oproportionerlig. De icke uniforma komponenterna beskriver spatiellt graderad variation och variation som är spatiellt lokaliserad eller spatiellt oproportionerlig (Zelditch et al. 2004).

Förenklat så innebär det att digitala fotografier med gråsuggor märks med landmärken på identiska positioner och sedan staplas på varandra. Därefter beräknas eventuella skillnader i positioner hos landmärken mellan individer. Hänsyn till storleksskillnader mellan individer tas också med i beräkningarna.

För analys av skillnader i kroppsform mellan habitat användes en diskriminant-funktions-analys (DFA). DFA kombinerar alla uniforma och icke uniforma värden till ett morfologiskt index för varje individ, dvs värden från diskriminant funktionen som maximalt diskriminerar mellan habitat. Med programmet TPS-regr visualiserades formvariationen mellan gråsuggor från de tre olika habitaterna.

För beräkning av fotografiernas gråskala användes Adobe photoshop elements. Genom att värdet på färgerna svart och vitt i gråskalereferensen (fig 3) avlästes på varje fotografi så kunde ett värde på gråskalan hos varje gråsugga utläsas. Detta värde användes sedan för vidare jämförelser mellan individer och även habitat.

Stabila isotoper

Jag analyserade dieten hos gråsuggorna med hjälp av stabila isotoper av kol och kväve. Förhållandet mellan andelen kolisotop och kväveisotop i dieten skiljer sig beroende på varifrån födan kommer. Signalen från en fotosyntetiserande källa skiljer sig alltså från en källa bestående av detritus. I denna studie användes förhållandet mellan kolisotop $\delta^{13}\text{C}$ och kväveisotop $\delta^{15}\text{N}$ för dess förmåga att skilja mellan litorala och pelagiala födokällor (Quevedo et. al. 2009; Vander Zanden et. al. 1999).

I detalj så innebär det att de stabila isotop-förhållandena hos kol beräknas genom att jämföra kvoten av ^{13}C och ^{12}C hos provet med samma kvot hos ett standardmaterial (Pee Dee belemnite Kalksten). För kväve gör man likadant.

$$\delta^{13}\text{C} \text{ eller } \delta^{15}\text{N} = ([R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}] - 1) * 1000$$

där $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ eller $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

De stabila isotoperna $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ uttrycks i tusendels avvikelse från standardmaterialet Pee Dee belemnite kalksten för $\delta^{13}\text{C}$ och atmosfäriskt kväve för $\delta^{15}\text{N}$ (Vander Zanden et. al. 1999).

Gråsuggorna torkades i ugn (60 °C) under ett dygn för att sedan malas och paketeras i små tennkapslar ($1 \pm 0,2$ mg). Dessa prover med viktdata skickades iväg till UC Davis universitetet i Kalifornien där proverna analyserades.

Genom att jämföra signalerna från gråsuggorna från fältförsöket med de från akvarieförsöket så går

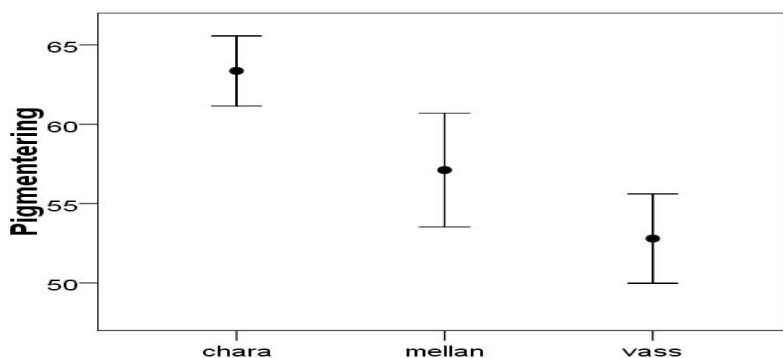
det att se hur väl gråsuggorna i akvarieförsöket tillgodogjort sig födan, dvs svarat på behandlingen.

Resultat

Fältförsök

Pigmentering skiljer sig åt mellan habitatet

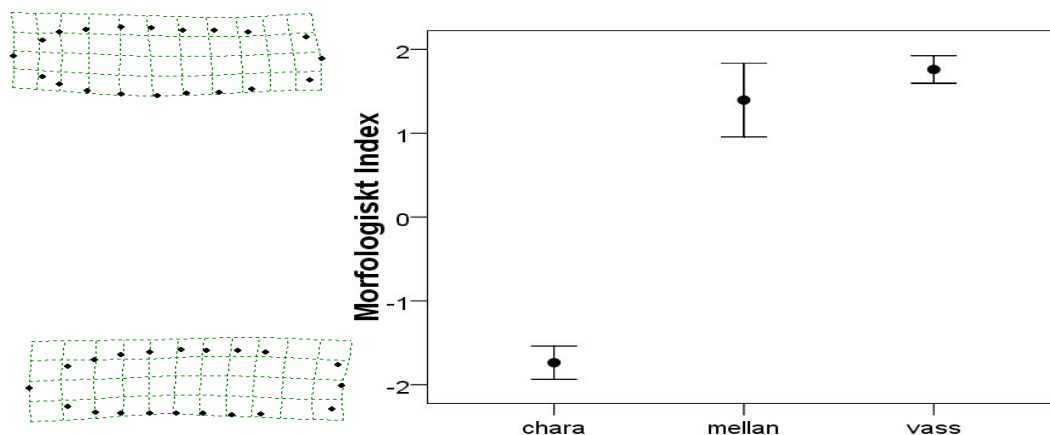
I den här studien fann jag att individer från vasshabitatet var generellt mörkare än individer i Chara-habitatet (Figur 4). Mellanhabitatet hade också mörkare individer än chara habitatet om än inte lika mörka som vasshabitatet (Figur 4). Individer från Chara och mellanhabitatet visade en tendens till att uppvisa en mörkare pigmentering med ökad kroppslängd. Detta gällde inte hos gråsuggor från vasshabitatet (tabell 1).



Figur 4. Gråsuggornas pigmentering i de tre olika habitatet. Värdet på Y-axeln går från 50(mörkt) till 65(ljust). Det är gråskalevärden från Adobe Photoshop Elements.

Tabell 1. ANCOVA analys av resultat för individer från fält med längd som kovarierande faktor.

Faktor	df	F	P
habitat	2,84	5,46	0,01
längd	1,84	0,86	0,36
habitat*längd	2,84	5,04	0,01



Figur 5. Kroppsform hos gråsuggan i fält plus en illustration över landmärkenas positionering på gråsuggor från vasshabitatet (övre) och Chara (nedre).

Kroppsformen visade tydliga skillnader mellan charahabitatet å ena sidan och mellan- och vasshabitatet å andra sidan

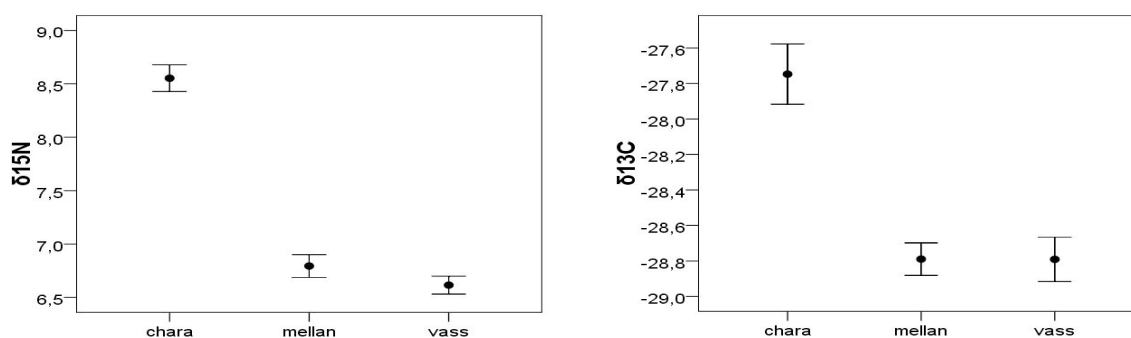
Gråsuggornas kroppsform skiljde sig markant mellan Chara-habitatet och både mellanhabitatet och vasshabitatet (Tabell 2). I Chara-habitatet uppvisade de en mer långsmal kroppsform medan i mellan- och vasshabitatet hade de en bredare kroppsform (Figur 5).

Tabell 2. ANCOVA analys av kroppsformen hos insamlade individer med längd som kovarierande faktor.

Faktor	df	F	P
habitat	2,68	0,18	0,67
längd	1,68	40,44	<0,001

Signalerna från kol och kväveisotoperna har ett markant annorlunda utseende hos charahabitatet än hos mellan- och vasshabitatet.

Analysen av stabila isotoper visade att både signalerna för kol och kväve hos individer från vass och mellanhabitatet var ganska lika (tabell 3). Chara-habitatet skiljde sig markant från båda de andra habitaterna i signal. Detta markerar en klar skillnad i vad gråsuggorna äter mellan Chara-habitatet å ena sidan och mellan- och vasshabitatet å andra sidan (fig 6 a och b).



Figur 6. Signalerna av a) kväve- och b) kol-isotoper hos insamlade individer av vattengråsugga.

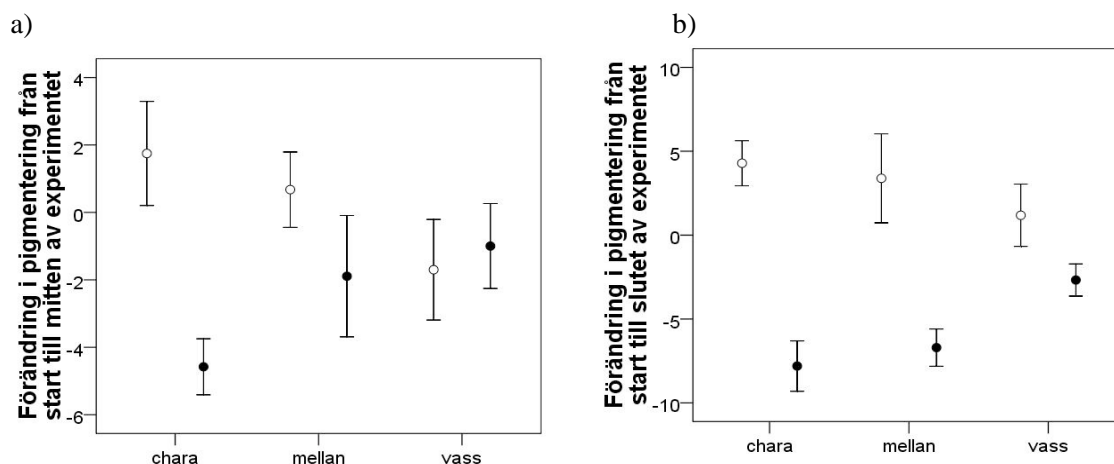
Tabell 3. ANCOVA analys av kväve och kolisotoper hos insamlade individer med längd som kovarierande faktor.

Faktor	df	F	p
a)kväveisotop			
längd	1,83	0,95	0,33
habitat	2,83	99,64	<0,001
b)kolisotop			
längd	1,83	3,05	0,08
habitat	2,83	22,33	<0,001

Akvarieförsök

Den förändrade dieten hade till en början störst påverkan på gråsuggorna från charahabitatet men från andra halvan av försöket började även gråsuggorna från de två andra habitatet ändra pigment

Från start till mitten av experimentet ändrades gråsuggorna från Chara-habitatet mot mörkare färg om de åt detritus och ljusare om de åt påväxtalger (fig 7a). Ingen tydlig skillnad gick att utläsa hos gråsuggorna från vasshabitatet. I mellanhabitatet gick det att utläsa en viss drift isär speciellt hos de gråsuggor som gått på detritusdiet. Resultaten under hela perioden visade en tydligare skillnad mellan mörka och ljusa individer beroende på diet (tabell 4, fig 7b).



Figur 7. Förändring i pigmentering från a) start till mitten och b) start till slutet av experimentet. Fyllda symboler är de gråsuggor som gått på detritusdiet.

Tabell 4. ANOVA analys av pigment hos individer från experimentet.

Faktor	df	F	P
a)Start till mitt			
habitat	2,74	0,22	0,8
behandling	1,74	6,09	0,02
habitat*behandling	2,74	3,32	0,04
b)Start till slut			
habitat	2,47	0,21	0,81
behandling	1,47	28,9	<0,001
habitat*behandling	2,47	2,82	0,07

Under akvarieförsöket hittades inget som tyder på någon förändring av kroppsformen

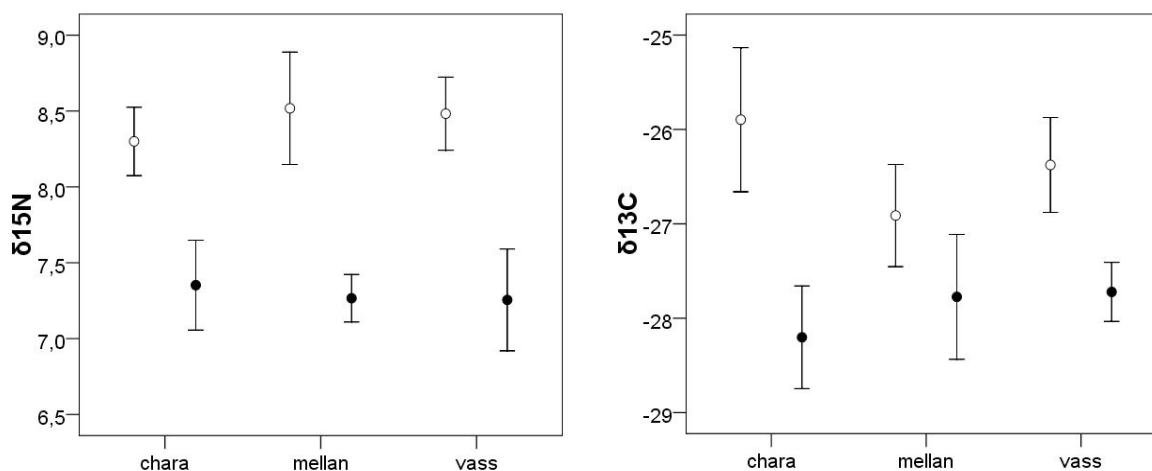
Kräftdjur ömsar skal för att växa och gör det om dom ska ändra form också så denna respons var väntad. Denna analys visade inga tydliga förändringar överhuvudtaget i förhållande till behandling (tabell 5a och b).

Tabell 5. ANOVA analys av kroppsformen hos individer från experimentet.

Faktor	df	F	P
a)Start till mitt			
habitat	2,81	2,14	0,12
behandling	1,81	0,49	0,48
habitat*behandling	2,81	0,47	0,63
b)Start till slut			
habitat	2,48	4,16	0,02
behandling	1,48	0,02	0,89
habitat*behandling	2,48	0,68	0,51

Signalerna av kol- och kväveisotoperna skiljde sig tydligt mellan de som ätit Chara-diet och de som ätit vassdiet

Analysen indikerade starkt att gråsuggorna ätit den erbjudna födan då signalerna skiljde sig märkbart åt beroende på den diet som erbjudits (tabell 6, fig 8). Tydligast var signalen för kväve men tendensen fanns för kol också.



Figur 8. Signaler för Stabila isotoper hos kväve och kol vilket indikerar födoval. Fyllda symboler visar de gråsuggor som gått på detritusdiet.

Tabell 6. ANOVA analys av signaler från kväve och kolisotoper hos individer från experimentet.

Faktor	df	F	P
a)kväveisotop			
habitat	2,27	0,02	0,98
behandling	1,27	18,18	<0,001
habitat*behandling	2,27	0,11	0,9
b)kolisotop			
habitat	2,27	0,2	0,82
behandling	1,27	10,8	<0,001
habitat*behandling	2,27	0,7	0,51

Diskussion

Jag har i denna undersökning visat att det finns en tydlig komponent av fenotypisk plasticitet hos gråsuggornas pigmentering. Under perioden då akvarieförsöket pågick så visade gråsuggorna från Chara-habitatet störst förändring av pigmentering. De som kom från vasshabitatet och det intermediära habitatet hade en trögare respons där förändringar började märkas efter halva försöksperioden. Precis som i en tidigare fältundersökning (Hargeby et al. 2004) så fann jag att individer från Chara-habitatet var ljusare i pigmenteringen. De som kom från vass och det intermediära habitatet var betydligt mörkare i pigmenteringen.

Från undersökningen i fält fann jag att individer från Chara-habitatet hade en långsmal kroppsform, jämfört med individer från vass och det intermediära habitatet vilka var bredare i kroppsbyggnaden. I akvarieförsöket gick det inte att få en förändring av kroppsformen mot de två kroppsformerna (långsmal och bred) som i fält hänger ihop med de två olika habitaterna (Chara och vass). Det skedde ingen signifikant förändring av kroppsform hos individer från något av habitaterna.

Morfologi – skillnader i fält

Skillnaderna i kroppsform som uppmättes mellan Chara-habitatets och de två andra habitatens gråsuggor kan ha sin förklaring dels i att en långsmalare kroppsform ger fördelar i ett tredimensionellt habitat där de inte sticker ut från de grenar av Chara som de sitter på och då kan undvika upptäckt från predatorer (Svanbäck muntl).

En annan förklaring är att kroppsformen har visats ha betydelse för effektiviteten hos en organisms födosök (Svanbäck och Schluter 2012, Svanbäck och Eklöv 2003). I en undersökning i fält visade Svanbäck och Eklöv (2003) att det fanns morfologiska skillnader mellan abborrar från litoralen och pelagialen i en insjö. Abborrar från litoralen var mer högryggiga för att kunna manövrera bättre under födosök i vegetationen. I pelagialen har de en strömlinjeformad kroppsform för att minimera vattenmotståndet vilket ger ett effektivare födosök i den fria vattenmassan (Svanbäck och Eklöv 2003).

Isotopanalyserna på individerna i fält tyder på att de nyttjar olika födokällor och att just de två skilda kroppsformerna gynnar upptag av påväxtalger (långsmal kroppsform) respektive detritus (trubbig).

Kroppsformen påverkas av fenotypisk plasticitet hos ett antal organismer (Svanbäck och Eklöv 2003; Svanbäck och Schluter 2012; Smith och Skulason 1996) men det gick inte att utläsa ur akvarieförsöket. Då det i fält fanns skillnader i kroppsform så kan det vara så att det är en betydligt långsammare och mer kostsam process att ändra kroppsform men det går inte att säga säkert.

Pigmentering

En rad undersökningar har genom åren påvisat hur pass viktig en organisms pigmentering är (Hargeby et. al. 2004; Ruxton et. al. 2004). Förmågan att kunna smälta in mot bakgrunden är en vanlig anpassning för att undvika att bli tagen av en predator. Detta har bland annat Ryer et. al. (2008) visat i en undersökning där plattfiskar som inte riktigt klarar av att smälta in i mot bottensubstratet är mycket känsligare för predation. En organism som smälter in i sin bakgrund har en förmåga som benämns kryptisk. Det finns flera exempel på sådana och kameleonten är mästare på det. Denna förmåga är viktig för vattengråsuggan då den är en viktig föda för många fiskar och vattenlevande ryggradslösa predatorer (Berglund 1968; Hargeby et. al. 2004)

Fenotypisk plasticitet förekommer hos en rad olika organismer i fråga om pigmentering (Svanbäck och Eklöv 2011). Att individerna i fält från Chara-habitatet var ljusa och de från det två andra habitatet var mörkare beror till stor del på anpassningar för att möta habitatets olika utseenden. Då gråsuggorna tar Chara-habitatet i besittning i början av varje tillväxtsäsong så är det av yttersta vikt att pigmentförändringen går så fort att de undviker att bli tagna av predatorer.

Att fenotypisk plasticitet verkar på gråsuggans pigmentering men inte alls på dess kroppsform under akvarieförsöket kan bero på att kostnaden för att ändra pigment är betydligt mindre och även att det går snabbare.

Generalist – specialist och plasticitet

En generalist har en högre förmåga till plasticitet då de nyttjar en bredare födonisk. I vissa fall utnyttjar de olika födokällor under olika delar av en säsong och då är en förmåga att ändra sin fenotyp fördelaktig. Olika typer av habitat gynnar olika strategier. Chara-habitatets dynamik förväntades gynna en större förmåga att nyttja fenotypisk plasticitet för att anpassa sig till nya födokällor.

Om vi följer en gråsugga från Chara-habitatet under ett år så migrerar den från vasshabitatet till Chara-habitatet när de första Chara-bestånden börjar växa. Resultaten från den här studien pekar på

att de då kan anpassa sig genom att pigmenteringen blir ljusare och kroppsformen mer långsmal för att minimera predationsrisken samt maximera sitt födosök, respektive. I juni-juli sker sedan en generationsväxling (Andersson 1969) men de nykläckta vattengråsuggorna ställs även de inför valet av habitat. På hösten förmultnar Chara och vattengråsuggorna måste återvända till vasshabitatet för sin överlevnad. På vintern gör organismerna i vattnet inte av med så mycket energi på grund av låg vattentemperatur men på våren då vattentemperaturen stiger så behöver de vattengråsuggor som är generalister migrera till Chara-habitatet för att kunna konkurrera mer effektivt med de vattengråsuggor (specialister) som stannar i vasshabitatet året om.

Kroppsformen som man förväntar sig ska ha större betydelse för födosöket påverkades inte under akvarieförsöket. Däremot så hittade jag skillnader i fält där gråsuggor från Chara-habitatet hade en mer strömlinjeformad kroppsform än de från vasshabitatet. Detta kan tyda på att kroppsformen bestäms genetiskt. Men det kan också vara så att förändring av kroppsform hos en individ är en långsam process för att det är kostsamt för kräftdjur som ömsar skal att ändra kroppsform.

Denna förmåga till plastisk förändring för att vidga födonischen finns även hos spiggar i Kanada där Svanbäck och Schluter (2012) har undersökt skillnader i plasticitet mellan spiggpopulationer och funnit en större förmåga till plasticitet hos generalist-populationer jämfört med specialist-populationer. Detta pekar på att miljön har en stor betydelse för evolution av fenotypisk plasticitet där populationer som lever i variabla miljöer gynnas av en högre plasticitet jämfört med populationer i en mer stabil miljö (Svanbäck och Schluter 2012).

Den stora skillnaden mellan min undersökning och Hargebys (2005) är att han har hämtat sina gråsuggor från bestånd av *Chara tomentosa*. Denna art av kransalger är vintergrön och följdaktligen så är det habitatet stabilt. Då dynamik inom habitat gynnar fenotypisk plasticitet så är skillnaderna mellan mina resultat och Hargebys naturliga.

Sammanfattning

Sammanfattningsvis indikerar mina resultat att det existerar två olika strategier hos vattengråsuggorna i Långsjön. Genom att periodvis utnyttja det dynamiska Chara-habitatet så breddas populationens födonisch. Att organismer använder sig av fenotypisk plasticitet för att bredda födonischen verkar inte vara ovanligt inom djurvärlden och kan vara en väg till artbildning (Smith och Skulason 1996).

Referenser

Andersson E. 1969. Life-cycle and growth of *Asellus aquaticus* (L.) With special reference to the effects of temperature. Institute of Freshwater Research. Drottningholm Report No 49.

Berglund T. 1968. The Influence of Predation by Brown Trout on *Asellus* in a Pond. Institute of Freshwater Research. Drottningholm Report No. 48.

- Bolnick D. I., Lau O. L. 2008. Predictable patterns of disruptive selection in stickleback in postglacial lakes. *American Naturalist* 172:1-11.
- Campbell, N. A.; Reece, J. B.; Biology 6th ed. San Francisco; Benjamin Cummings, 2002
- Hargeby A, Stolz J, Johansson J. 2005. Locally differentiated cryptic pigmentation in the freshwater isopod *Asellus aquaticus*. *J. Evol. Biol.* **18**:713-721.
- Hargeby A., Johansson J., Ahnesjö J. 2004. Habitat-specific pigmentation in a freshwater isopod: Adaptive evolution over a small spatiotemporal scale. *Evolution*, 58:81-94.
- Hargeby A. 1990. Macrophyte associated invertebrates and the effects of habitat permanence. *Oikos* 57:338-346.
- Maltby L. 1991. Pollution as a probe of life-history adaptation in *Asellus aquaticus* (Isopoda). *Oikos* 61:11–18.
- Pettersson L. 1999. Phenotypic plasticity and the evolution of an inducible morphological defence in crucian carp. PhD-thesis, Department of Ecology – Animal Ecology, Lund University, Sweden.
- Quevedo M., Svanbäck R., Eklöv P. 2009. Intrapopular niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90(8) pp. 2263-2274.
- Ruxton G. D., Sherratt, T. N. och Speed M. P. 2004. Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. Oxford Univ. Press, New York.
- Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68.
- Smith T, Skulason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:111-33.
- Svanbäck R, Eklöv P. 2003. Morphology dependent foraging efficiency in a perch: a trade-off for ecological specialization?. *OIKOS* 102: 273-284.
- Svanbäck R, Eklöv P. 2011. Catch me if you can – predation affects divergence in a polyphenic species. *Evolution* 65-12: 3515-3526.
- Svanbäck R, Schluter D. 2012. Niche Specialization Influences Adaptive Phenotypic Plasticity in the Threespine Stickleback. *The American Naturalist*. 180:50-59.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99:377-390.
- Vander Zanden J, Rasmussen J. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80(4). pp. 1395-1404.