

# Finns det anpassningar beroende på födokällor hos olika ekotyper av *Asellus aquaticus*?

**Mikael Ohlsson**

Examinator, Tom Lindström  
Handledare, Anders Hargeby



Avdelning, institution  
Division, Department

LINKÖPINGS  
UNIVERSITET

Department of Physics, Chemistry and Biology  
Linköping University

Datum

Date

2016-06-02

Språk  
Language

- Svenska/Swedish  
 Engelska/English

\_\_\_\_\_

Rapporttyp  
Report category

- Licentiatavhandling  
 Examensarbete  
 C-uppsats  
 D-uppsats  
 Övrig rapport

\_\_\_\_\_

ISBN

ISRN: **LITH-IFM-x-EX--16/3199--SE**

Serietitel och serienummer

ISSN

Title of series, numbering

\_\_\_\_\_

URL för elektronisk version

Titel

Title

Finns det anpassningar beroende på födokällor hos olika ekotyper av  
*Asellus aquaticus*?

Are there adaptations depending on food sources in different ecotypes of  
*Asellus aquaticus*?

Författare

Author

Mikael Ohlsson

Sammanfattning

Abstract

The freshwater isopod *Asellus aquaticus* has been shown to exist in two different ecotypes, stonewort ecotypes and reed ecotypes. The differentiation is likely due to adaptation towards different predator regimes and possibly also other selective forces. It is unknown if the ecotypes have different adaptations when it comes to food preferences and roles in the ecosystems. In the present study, isopods of each ecotype were collected from two lakes where the differentiation of pigmentation was especially pronounced to examine whether this had a connection with other physiological adaptations. Growth rate, competitiveness, exposing behaviour and grazing efficiency were tested in two experiments with periphyton or coarse detritus as food sources. None of the results indicated a specialization towards their regular food. Instead, the stonewort ecotype had significantly faster growth rate for both food sources. Presence of snails caused a slight, but statistically insignificant increase in growth rate when periphyton was the food source. Individuals of the reed ecotype were more exposed on the substrate than the stonewort ecotype, but the difference was not statistically significant. Grazing efficiency of both detritus and periphyton was similar and not significantly different between ecotypes. The results thus show no indication to phenotypical differences between ecotypes in the ability to graze or process different types of food. However, currently known adaptations, e.g. in behaviour and pigmentation may be important for the ecological role of the species.

Nyckelord

Keyword

*Asellus aquaticus*, differentiation, food source, ecotypes, growth rate, behaviour, competitiveness

## Innehållsförteckning

1	Sammanfattning.....	2
2	Inledning.....	2
	2.1 Bakgrund.....	2
	2.2 Målsättning .....	3
3	Material och metoder.....	4
	3.1 Tillväxthastighet .....	4
	3.1.1 Förberedelse av detritus.....	4
	3.1.2 Förberedelse av perifytonplattor .....	4
	3.1.3 Försöksdjur .....	4
	3.1.4 Experimentuppställning.....	5
	3.1.5 Mätningar av tillväxt och beteende .....	6
	3.2 Betningshastighet.....	6
	3.2.1 Förberedelser av experimentet .....	6
	3.2.2 Experimentuppställning.....	6
	3.2.3 Mätning av betning.....	7
	3.3 Statistiska metoder .....	8
4	Resultat .....	8
	4.1 Tillväxthastighet .....	8
	4.2 Beteende.....	11
	4.3 Beteseffektivitet .....	12
5	Diskussion .....	13
	5.1 Tillväxthastighet .....	13
	5.2 Konkurrens.....	14
	5.3 Beteende.....	14
	5.4 Betningseffektivitet.....	15
	5.5 Samhälleliga och etiska aspekter .....	15
	5.6 Slutsats .....	16
6	Tack .....	16
7	Referenser.....	16

## **1 Sammanfattning**

Sötvattengråsuggan *Asellus aquaticus* har visats kunna förekomma i två ekotyper, kransalgsekotyper och vassekotyper. Differentieringen beror troligen på en anpassning till olika predatorregimer och möjligen även andra selektiva krafter. Det är okänt om ekotyperna har olika anpassningar till födoval och roller i ekosystemen. I denna studie samlades vattengråsuggor av vardera ekotyp in från två sjöar där differentieringen av pigmentering var speciellt markant för att undersöka om detta hade något samband med anpassningar till lokala födoresurser. Tillväxthastighet, konkurrenskraft, exponerat beteende och beteseffektivitet testades i två experiment med perifyton eller detritus som matkällor. Inga av resultaten visade på en specialisering till den normalt förekommande matkällan. Istället visade sig kransalgsekotypen ha signifikant högre tillväxthastighet för båda matkällorna. Närvaro av snäckor orsakade en liten, men icke signifikant ökning av tillväxthastigheten hos vattengråsuggor med perifyton. Individer av vassekotypen var exponerade på substratet oftare än kransalgsekotypen, men skillnaden var inte statistiskt signifikant. Beteseffektiviteten av både detritus och perifyton var jämbördig och inte signifikant olika mellan ekotyperna. Resultaten visar inga indikationer på fenotypiska skillnader mellan ekotyperna i förmåga att beta eller omsätta olika födotyper. Däremot kan fler ekologiska effekter beroende på de i nuläget kända anpassningarna, exempelvis beteende och pigmentering inte uteslutas, och kan ha betydelse för artens funktion i ekosystemet.

## **2 Inledning**

### **2.1 Bakgrund**

Adaptiv radiering inom evolutionsbiologin är när en art ändrar sig fylogenetiskt på olika sätt mellan populationer beroende på de lokala förutsättningarna (Schluter 2000). Differentieringen av arter är beroende av en kontinuerlig skillnad i selektionstryck mellan miljöerna, men kan ske förhållandevis snabbt även jämfört med evolutionära förändringar (Hairston et al. 2005). Om miljöerna homogeniseras riskerar man att tappa en stor del av biodiversiteten. Detta är vad som händer många av våra sjöar, som går från att vara klarvattensjöar med riklig undervattensvegetation till grumliga sjöar dominerade av fytoplankton, antingen mer permanent eller i alternerande cykler (Phillips et al. 2016). Många evertebrater har en viktig roll i att bevara klarvattenstadierna genom att beta perifyton och därmed underlätta för undervattensvegetationen (James et al. 2000, Jones & Sayer 2003).

Ett exempel på en art som är viktig för undervattensvegetationen och även kan tillskrivas denna typ av adaptiva radiering är vattengråsuggan (*Asellus aquaticus*) som lever i olika typer av habitat i sjöar. Ekotypen av vattengråsuggor som lever i vasshabitat (främst *Phragmites australis*) har mörkare pigmentering jämfört med de som lever i öppnare miljö på kransalger (*Chara* spp.). Anledningen till denna skillnad kan vara skydd mot predation (Hargeby et al. 2004, 2005).

Även flykthastigheten skiljer sig mellan vattengråsuggor från vass- respektive kransalghabitat, där vassekotypen är snabbare (Eroukhmanoff & Svensson 2009). Detta stämmer även överens med Wellborn et al. (1996) slutsats att bytesdjur med främst evertebrater som predatorer, vilket är fallet för vattengråsuggor i vasshabitat, är mer aktiva än bytesdjur utsatta av predation från fiskar och andra visuellt orienterade predatorer. En mängd andra fylogenetiska egenskaper kan dock också skilja, vilket i sin tur kan ha påverkan på ekosystemens funktioner (Harmon et al. 2009). Svanbäck & Bolnick (2007) visade till exempel i en studie om spigg (*Gasterosteus aculeatus*) att differentierade individer är mer effektiva att utnyttja sin normalt förekommande föda.

Vattengråsuggor i vasshabitat har normalt främst tillgång till detritus, dött växtmaterial såsom fallna blad och vassdelar, medan de i kransalgshabitat främst äter periphyton, påväxtalger (Eroukhmanoff et al. 2009). Ett första steg för att undersöka om ekotyperna är anpassade till dessa lokala födoresurser skulle kunna vara laboratoriestudier med vildfångade fenotyper.

## **2.2 Målsättning**

Studien utfördes för att undersöka om det fanns några tecken på anpassning till den huvudsakliga tillgången av föda för de två ekotyperna av vattengråsuggor. Två laboratorieexperiment utfördes, vilka testade skillnader i tillväxthastighet, betningshastighet, påverkan av konkurrenter samt beteende. I det första experimentet användes juvenila sötvattengråsuggor av båda pigmenttyper för att jämföra tillväxthastigheten, påverkan av konkurrens samt beteendeskilnader i form av hur ofta de satt exponerade ovanpå substratet. I det andra experimentet testades skillnaden i betningshastighet hos adulta vattengråsuggor av de båda ekotyperna. Hypotesen var att vattengråsuggorna av respektive ekotyp skulle ha en snabbare tillväxthastighet, vara en mer effektiv konkurrent och äta mer av den normalt förekommande födan i det naturliga habitatet. Dessutom förväntades vattengråsuggorna från vasshabitat sitta oskyddade oftare.

### 3 Material och metoder

#### 3.1 Tillväxthastighet

##### 3.1.1 Förberedelse av detritus

Fallna löv från klibbal (*Alnus glutinosa*) samlades in under hösten 2015 från en skogsväg i Rimforsa och torkades. Fyra veckor före experimentet blötlades löven i syresatt kranvatten tillsammans med lövbitar från multnande löv. Minst en timma innan löven skulle användas lades de i filtrerat (100 µm) sjövattnet med tillförd näring (Blomstra, 1 mg/L N och 0,1 mg/L P) för att utsättas för mikroorganismer. Därefter stansades lövrundlar ut (Ø = 24 mm) från de blöta löven, som föda för djuren. De utstansade lövrundlarna blandades, för att minska inverkan av eventuella skillnader i födokvalitet i enskilda löv.

##### 3.1.2 Förberedelse av perifytonplattor

Totalt 24 stycken kvadratiska 1 dm<sup>2</sup> keramikplattor försedda med gummifötter (Hertonsson et al. 2008) placerades i en större plastbalja med filtrerat sjövattnet, algsuspension och tillsatt näring (Blomstra, 1 mg/L N och 0,1 mg/L P). Baljan var placerad i ett rum med dagsljus och belystes med två lampor á 20 W för att förbättra tillväxten av perifyton under drygt två veckor.

##### 3.1.3 Försöksdjur

Experimentet använde sig av vattengråsuggor som samlades in den 1 april 2016 på Gotland. Kransalgsekotypen togs från sjön Fardumeträsk (SWEREF 99 TM: N6412450, E735183) och vassekotypen från Horsan (SWEREF 99 TM: N6419651, E734128). Sjöarna valdes eftersom tidigare studier hade visat att dessa sjöar hade en ovanligt tydlig differentiering i pigmentering mellan de två ekotyperna. Kransalgsekotypen var där genomgående ljuspigmenterad och vassekotypen mörkpigmenterad (Hargeby et al. 2005). Fram till experimentets start hölls sedan vattengråsuggorna i plastvannor placerade i ett konstantrum med luftning och både perifytonplattor och multnande allöv som föda. Vattnet byttes en gång per vecka. Juvenila vattengråsuggorna (medelvikt per gråsugga 4,2±2,0 mg våtvikt±s.d) valdes för att mäta tillväxthastighet då de växer fortare och det därför är lättare att under kort tid mäta deras tillväxt jämfört med aduler. Dessutom förväntades könsskillnader i tillväxt vara mindre hos icke-köns mogna djur (Wenner 1972, Marcus et al. 1976).

Som konkurrentarter samlades slamdammsnäckor (*Radix peregra*) och skivsnäckor (*Planorbis* sp.) in från utloppet av Frökärret (SWEREF 99 TM: N6453614, E521814) i Tinnerö eklandskap, Linköping den 15 april 2016. Från samma lokal samlades ytterligare slamdammsnäckor respektive skivsnäckor in

den 21 april respektive 26 april. Slamdammsnäckorna valdes godtyckligt som konkurrent då de var av lämplig storlek (skalllängd ca 10-15 mm) och rikligt förekommande på samma lokal där det förekom gott om vattengråsuggor. Samma art har av Hertonsen et al. (2008) visats fungera bra som försöksorganism med perifytonplattor.

### 3.1.4 Experimentuppställning

Experiment startades den 18 april och pågick i 20 dagar fram till den 6 maj. Totalt 48 st femliters transparenta plastlådor (Hammarplast, l x b x h: 21 x 17 x 15 cm) användes som akvarier och fylldes med en liter filtrerat (100 µm maskstorlek) naturligt vatten från Frökärret med tillsatt näring (Blomstra, 1 mg/L N och 0,1 mg/L P). Näringsämnena tillsattes för att minska betydelsen av intern näringsrecirkulering för tillväxt och sammansättning av mikroorganismer, genom exkretion från djur och läckage från födan vid betning. Akvarierna placerades i ett konstantrum med lufttemperaturen 18 °C och en dygnsrytm på 16 timmar ljus och 8 timmar mörker samt försågs med luftpumpar.

Hälften av akvarierna försågs med tre lövrundlar och resterande med varsin perifytonplatta. De 24 akvarierna för respektive födotyp delades sedan in i fyra varianter av uppsättningar djur: (i) två vattengråsuggor från kransalgshabitat, (ii) två vattengråsuggor från kransalgshabitat och två dammsnäckor, (iii) två vattengråsuggor från vasshabitat, (iv) två vattengråsuggor från vasshabitat och två dammsnäckor. Detta gav totalt sex replikat för varje uppsättning (Figur 1). Mindre vattengråsuggor valdes medvetet för att utgöra par av lika storlek. Överflödigt vatten torkades av genom att de fick krypa sig torra på hushållspapper. Vattengråsuggorna vägdes sedan parvis med en våg (Sartorius R160 P, noggrannhet = 0,00001 g, användes för experimentets samtliga vägningar). Efter ett dygn kontrollerades och ersattes döda djur.



*Figur 1. Foton av experimentuppställningen för mätning av tillväxthastighet. Till vänster syns halva uppställningen av akvarier med juvenila vattengråsuggor. I mitten visas en närbild av ett perifytonakvarium med två dammsnäckor och till höger ett detritusakvarium med två dammsnäckor. Foton: Mikael Ohlsson*

Ljustillgången, och därmed tillgången av påväxtalger på perifytonplattorna, visade sig vara något låg i konstantrummet. Fyra dagar in på experimentet placerades därför fyra st lysrör (Philips 58 W) över akvarierna med perifytonplattor, vilket gav en ljusintensitet på ca  $600 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ . För att hindra en tillväxt av påväxtalger i akvarierna med detritus avskärmades bordet med perifytonakvarierna. Detritusakvarierna hade en ljusintensitet på ca  $10 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ .

Mortaliteten hos dammsnäckorna visade sig vara mycket hög (~50 % efter en vecka) oberoende av födotyp och ersattes kontinuerligt under första veckan. Den 25 april, efter sju dygn, ersattes istället samtliga dammsnäckor med skivsnäckor. Fyra skivsnäckor användes istället för två dammsnäckor per akvarium då skivsnäckornas storlek var påtagligt mindre. I samband med bytet av snäckor ersattes även vattnet med nytt av samma typ som tidigare, samt två extra lövrundlar för de akvarier med detta substrat. Ytterligare ett vattenbyte inklusive extra lövrundlar genomfördes den 2 maj, efter 14 dygn.

### **3.1.5 Mätningar av tillväxt och beteende**

En gång per vardag under experimentets förlopp kontrollerades om vattengråsuggorna satt exponerade eller gömda vilket resulterade i totalt 11 tillfällen. Vid experimentets avslut den 6 maj, efter totalt 19 dygn, vägdes samtliga vattengråsuggor på samma sätt som tidigare.

## **3.2 Betningshastighet**

### **3.2.1 Förberedelser av experimentet**

Perifytonplattor och detritus förbereddes på samma sätt som i experimentet med de juvenila vattengråsuggorna. Dock skiljde sig perifytonplattornas storlek genom att vara något mindre i storlek (ca  $0,5 \text{ dm}^2$ ) och utan gummifötter för upphöjning. Vattengråsuggorna var från samma sjöar och ekotyper som det föregående experimentet användes även i detta experiment. Då tidsramen för experimentet endast var en vecka ansågs det mest effektivt att använda sig av adulta vattengråsuggor för att erhålla en tydligare betning av substraten.

### **3.2.2 Experimentuppställning**

Experimentet startades den 27 april 2016 och höll på under en vecka fram till den 4 maj. Som akvarier användes denna gång betydligt mindre plastlådor på ca 0,5 liter (l x b x h: 16 x 8 x 4 cm), vilka fylldes med 0,2 liter vatten av samma typ som avsnitt 3.1.4 och tillsatt näring (Blomstra, 1 mg/L N och 0,1 mg/L P). Akvarierna placerades i ett laboratorium med en temperatur runt  $22 \text{ }^\circ\text{C}$  och försågs med luftpumpar. Rummet hade dagsljus samt normal lysrörsbelysning under dagtid, men akvarierna placerades så att de inte blev utsatta av direkt



solljus. Ljusintensiteten varierade mellan 10 - 100  $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ , beroende på väderlek.

Experimentet använde sig av totalt 28 akvarier, till vilka hälften fick fyra lövrundlar, de övriga varsin perifytonplatta. Lövrundlarna torkades genom att lätt pressas mellan två dubbelvikta hushållspapper och vägdes sedan (Sartorius R160 P, noggrannhet = 0,00001 g, användes för experimentets samtliga vägningar) innan de tillsattes till akvarierna.

Eftersom storleken och mängden påväxt på perifytonplattorna varierade sinsemellan analyserades startmängden klorofyll a för vardera platta. Detta gjordes genom att hälften av algerna borstades av från plattorna med en tandborste och ner i 250 ml vatten. 100 ml av denna suspension sugfilterades sedan genom glasfiberfilter (Whatman GF/C) som frystes in för senare analys.

Hälften av akvarierna för vardera födotyp fick fyra vattengråsuggor från kransalgshabitat, och andra hälften fick fyra vattengråsuggor från vasshabitat (Figur 2). Stora vattengråsuggor prioriterades denna gång för att uppnå effektiv betning på den begränsade tiden. Vattengråsuggorna vägdes direkt efter experimentet (medelvikt per gråsugga  $14,6\pm 2,3$  mg våtvikt $\pm$ s.d). Den 2 maj byttes vattnet till nytt av samma typ som tidigare.



*Figur 2. Foton av experimentuppställningen för mätning av betningshastighet. Till vänster syns hela uppställningen av akvarier med adulta vattengråsuggor. I mitten visas en närbild av ett perifytonakvarium och till höger ett detritusakvarium.  
Foton: Anders Hargeby*

### **3.2.3 Mätning av betning**

När experimentet avslutades den 4 maj vägdes löven på samma sätt som tidigare och även perifytonplattorna borstades av och proverna frystes in som tidigare. Filterpapprena från de båda sugfiltreringarna lades på eftermiddagen i provrör i plast med 7 ml 95 % etanol för att extrahera klorofyllet ur cellerna. Proverna förvarades i mörker under 22 timmar. Nästkommande dag filterades extrakten med 0,2  $\mu\text{m}$ -filter och mättes med en spektrofotometer (Genesys 10vis) vid 665 och 750 nm enligt Jespersen & Christoffersen (1987).

### 3.3 Statistiska metoder

För experimentet med de juvenila vattengråsuggorna beräknades den specifika tillväxthastigheten (SGR) uttryckt som procent per dag, enligt Hung et al. (2004) (1).

$$\frac{\ln(M_x) - \ln(M_0)}{t} * 100 \quad (1)$$

Där  $M_x$  = vikt i gram per vattengråsugga efter experimentet,  $M_0$  = vikt i gram per vattengråsugga före experimentet och  $t$  = antal dagar som experimentet varade.

För beteendestudien beräknades sannolikheten att en individ satt exponerad per observationstillfälle.

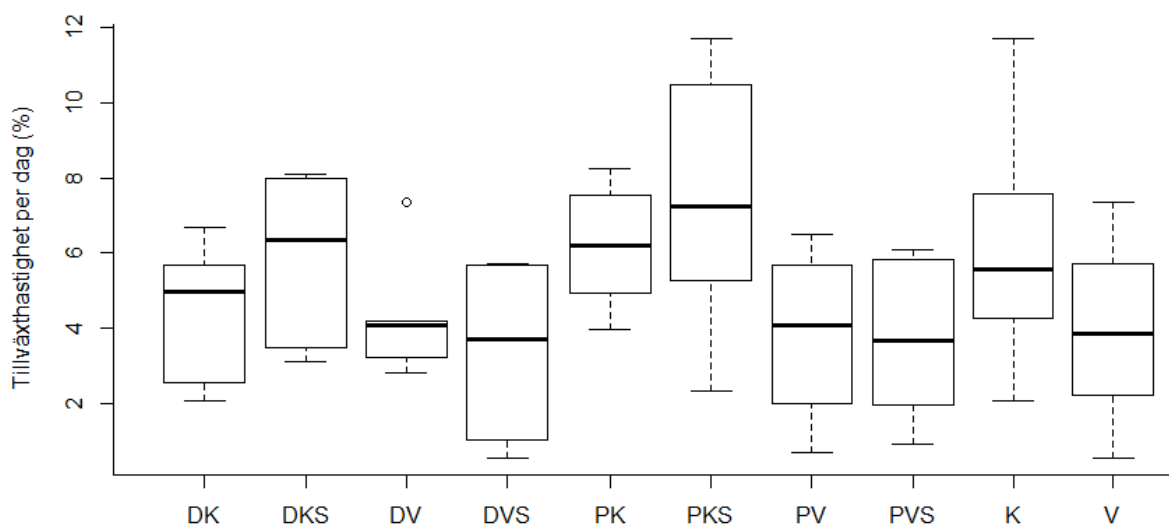
För experimentet med de adulta vattengråsuggorna beräknades förändringen av koncentrationen klorofyll a ( $\mu\text{g/l}$ ) före och efter betningen enligt Jespersen & Christoffersen (1987). Dessa koncentrationer användes sedan för att räkna ut den procentuella klorofyllförändringen per platta och dag.

De statistiska analyserna inkluderade den kontinuerliga variabeln startvikt utöver de andra faktorerna. ANCOVA-tester (Analysis of Covariance) bedömdes på grund av detta lämpliga för att undersöka vilka faktorer som var signifikanta. För att visa fördelningen mellan de olika testgrupperna av tillväxthastighet, observationer och betningshastighet skapades boxplotter. För de statistiska analyserna och boxplotterna användes RStudio (Allaire 2016).

## 4 Resultat

### 4.1 Tillväxthastighet

Samtliga grupper av vattengråsuggor visade på en hög tillväxthastighet, där vattengråsuggorna från kransalgshabitat överlag hade en högre tillväxthastighet än kransalgsekotyperna (Tabell 1, Figur 3).



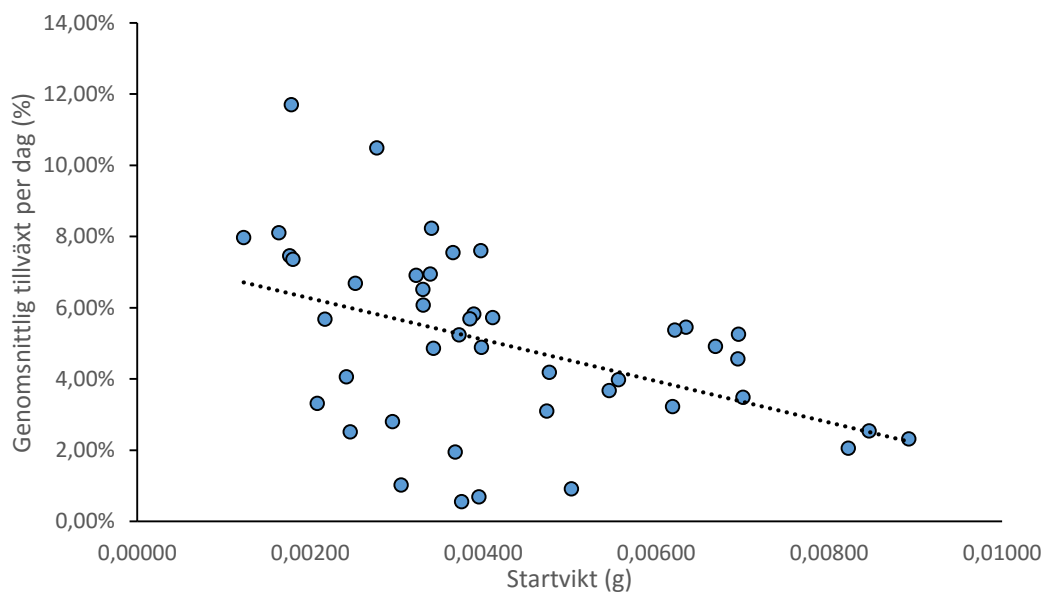
Figur 3. Den specifika tillväxthastigheten per dag för de olika testgrupperna av *A. aquaticus* efter tre veckor. Djuren var insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk respektive vasshabitat i Horsan på Gotland. Typer av akvariekombinationer enligt P = perifyton, D = detritus, K = vattengråsuggor från kransalgshabitat, V = vattengråsuggor från vasshabitat, S = närvaro av snäckor, där endast K och V var de samtliga kombinationer av respektive ekotyp. Boxplot anger medianvärden, undre och övre kvartiler, maximum och minimum samt eventuella avvikande värden.

ANCOVA-testet av tillväxten bekräftade att vattengråsuggorna från kransalgshabitat hade en tillväxthastighet som var signifikant högre än de från vasshabitat. Vattengråsuggornas startvikt inverkade på tillväxthastigheten (Tabell 1).

Tabell 1. Resultat från en ANCOVA-analys av de enskilda faktorerna som kunde påverka den specifika tillväxthastigheten efter tre veckor hos juvenila *A. aquaticus* insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk och vasshabitat i Horsan på Gotland.

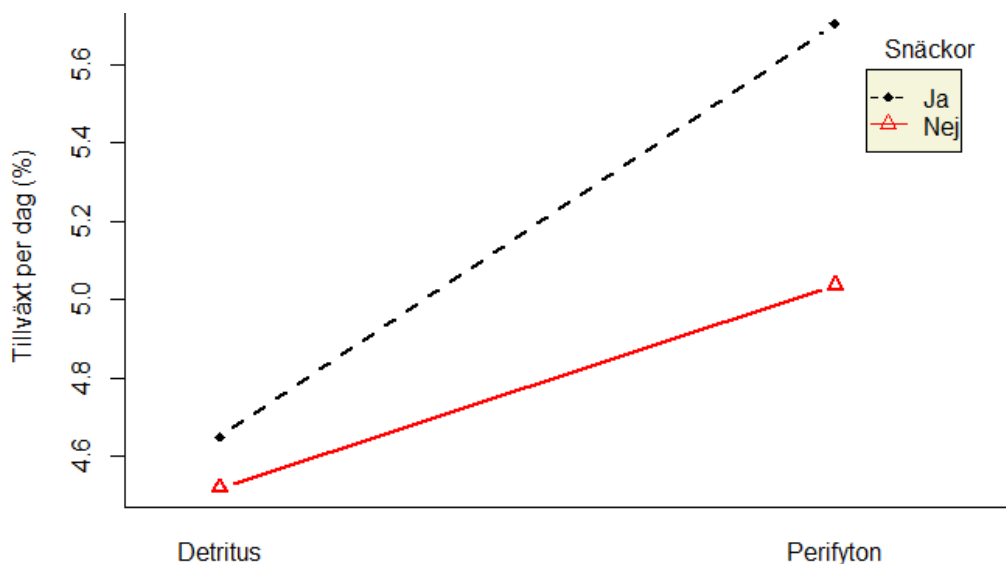
Faktor	Df	F-värde	P-värde
Föda	1	2,09	0,16
Ekotyp	1	15,85	< 0,001
Konkurrens	1	0,87	0,36
Startvikt	1	34,57	< 0,001

En lägre startvikt visade sig leda till en snabbare tillväxt (Figur 4).



Figur 4. Samband mellan startvikt och specifik tillväxthastighet efter tre veckor hos juvenila *A. aquaticus* insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk och vasshabitat i Horsan på Gotland. Linjen anger sambandet vid en linjär regression.

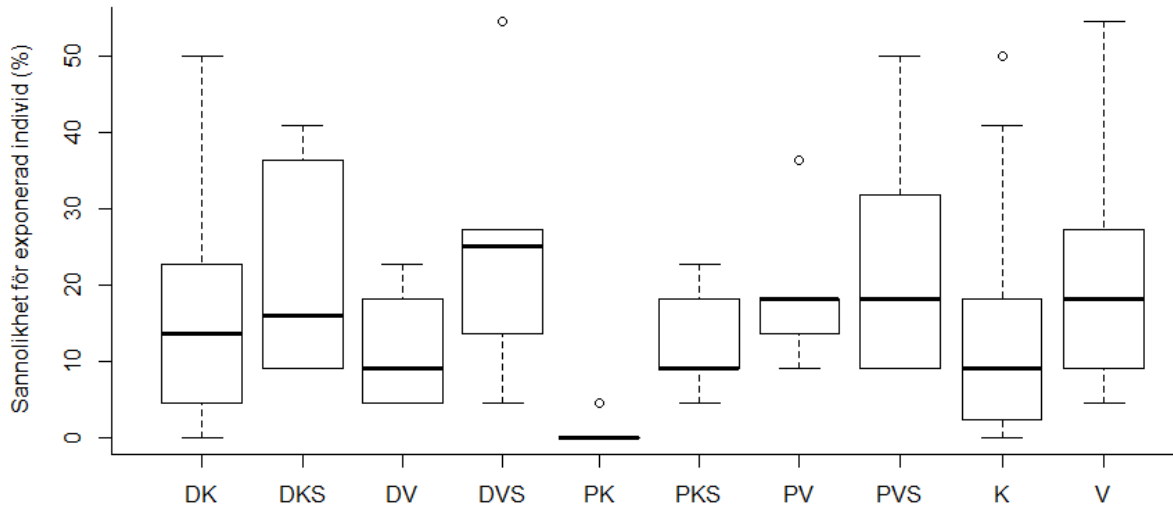
Närvaro av snäckor hade ingen signifikant effekt på tillväxthastigheten som enskild faktor (Tabell 1). En interaktion mellan närvaro av snäckor och födotyp hade dock en tendens till en positiv effekt på tillväxthastigheten för vattengråsuggor som betade perifyton (Figur 5), men effekten var inte signifikant ( $df=1$ ,  $F=3,18$ ,  $P=0,09$ ).



Figur 5. Interaktionsplot mellan födotyp och närvaro av snäckors påverkan på den specifika tillväxthastigheten efter tre veckor hos juvenila *A. aquaticus* insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk och vasshabitat i Horsan på Gotland.

## 4.2 Beteende

Vattengråsuggorna från vasshabitat satt oftare exponerade än de från kransalgshabitat, 20 % jämfört med 13 %. Även närvaron av snäckor hade en till synes positiv effekt på hur ofta de satt oskyddade (Figur 6).



Figur 6. Sannolikheten i de olika behandlingarna att en *A. aquaticus* skulle vara exponerad vid ett observationstillfälle. De juvenila *A. aquaticus* var insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk respektive vasshabitat i Horsan på Gotland. Typer av akvariekombinationer enligt P = perifyton, D = detritus, K = vattengråsuggor från kransalgshabitat, V = vattengråsuggor från vasshabitat, S = närvaro av snäckor, där endast K och V var de samtliga kombinationer av respektive ekotyp. Boxplot anger medianvärden, undre och övre kvartiler, maximum och minimum samt eventuella avvikande värden.

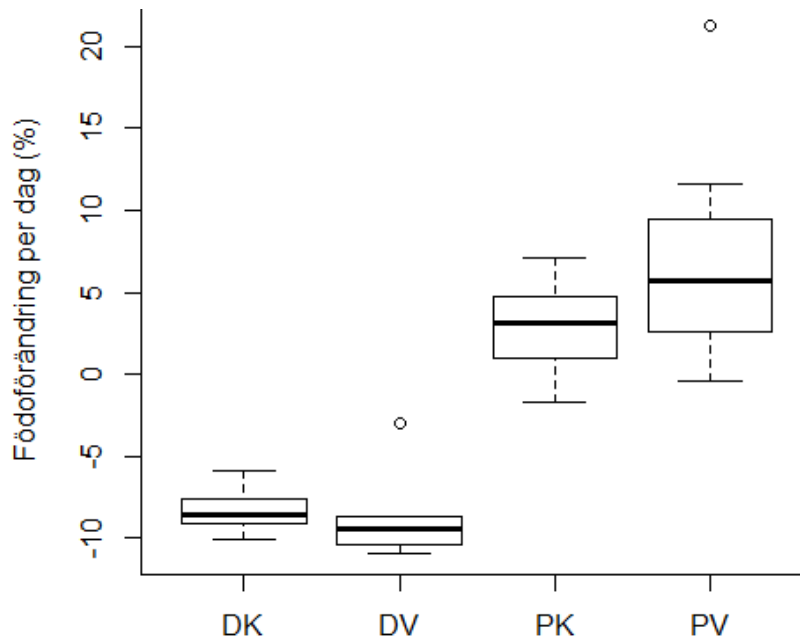
ANCOVA-analysen av exponeringsgraden visade att ingen av faktorerna hade någon signifikant påverkan (Tabell 2) eller interaktion ( $df=1$ ,  $F<2,12$ ,  $P>0,15$ ).

Tabell 2. Resultat från en ANCOVA-analys av de olika enskilda faktorerna som kunde påverka beteendet hos juvenila *A. aquaticus* insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk respektive vasshabitat i Horsan på Gotland.

Faktor	Df	F-värde	P-värde
Föda	1	3,10	0,12
Ekotyp	1	3,14	0,12
Konkurrens	1	2,81	0,14
Startvikt	1	0,04	0,84

### 4.3 Beteseffektivitet

Minskningen av löv var i stort sett lika mellan de två ekotyperna av vattengråsuggor. Mängden klorofyll för perifyton hade ökat för båda grupperna, dock var ökningen något mindre för de ljuspigmenterade vattengråsuggorna (Figur 7).



Figur 7. Förändringen av mängden löv respektive påväxtalger efter en vecka av betning av adulta *A. aquaticus* av två ekotyper insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk och vasshabitat i Horsan på Gotland. P = tillgång till perifyton, D = tillgång till detritus, K = vattengråsuggor från kransalgshabitat, V = vattengråsuggor från vasshabitat. Boxplot anger medianvärden, undre och övre kvartiler, maximum och minimum samt eventuella avvikande värden.

Ekotypen hade ingen signifikant påverkan på lövminskningen eller klorofyllförändringen (Tabell 3).

Tabell 3. Resultat av en ANCOVA-analys av beteseffektiviteten på löv respektive påväxtalger efter en veckas betning av adulta *A. aquaticus* insamlade från kransalgshabitat i Fardumeträsk och vasshabitat i Horsan på Gotland.

Faktor	Df	Lövminskning		Klorofyllförändring	
		F-värde	P-värde	F-värde	P-värde
Ekotyp	1	0,23	0,64	1,78	0,21
Startvikt	1	2,83	0,12	0,16	0,70

## 5 Diskussion

### 5.1 Tillväxthastighet

Det fanns två viktiga faktorer som påverkade tillväxthastigheten hos de juvenila vattengråsuggorna; pigmenteringen och startvikten hos vattengråsuggorna. De vattengråsuggorna från kransalgshabitat visade på en snabbare tillväxt för båda födotyperna. Resultaten stödjer alltså inte hypotesen att de båda ekotyperna var bättre anpassade till sin normala födotyp. Att hypotesen inte stämde i detta fall kunde bero på en rad olika orsaker. En rimlig förklaring kan vara att båda födotyperna faktiskt förekommer i båda habitattyperna, om än i varierande mängd. Både perifyton och detritus kan finnas mer eller mindre vanligt exempelvis beroende på säsong eller andra variationer i miljön, vilket kan ha gjort en strikt specialisering av födotyp ogynnsam över längre tidsperspektiv.

En annan potentiellt viktig faktor var att ekotyperna kom från två olika sjöar. Valet av sjöar grundade sig i att båda sjöar hade, baserat på pigmenteringen, kraftigt differentierade ekotyper av vattengråsuggor. Denna differentiering tros bero på lokala skillnader i predationstryck (Hargeby et al. 2004) för respektive sjö, men betyder inte nödvändigtvis att alla förutsättningar är identiska mellan de båda sjöarna. Exempelvis skiljer sig substraten något åt där Fardumeträsk har en blandning av vass- och kransalgshabitat jämfört med Horsan som har en blandning av vass- och kalkstenshabitat (Hargeby et al. 2005). Optimalt hade båda ekotyper samlats in från båda sjöarna, men av praktiska skäl fanns i detta fall inte den möjligheten. Det går därmed inte att utesluta eventuella skillnader mellan ekotyperna beroende på valet av sjöar, exempelvis att kransalgsekotypen från Horsan eller vassekotypen från Fardumeträsk var specialiserade.

En låg startvikt för vattengråsuggorna gav en snabbare tillväxt, vilket är det normala förhållandet för vattengråsuggor (Marcus et al. 1978). Någon interaktion mellan startvikt och pigmentering påvisades dock inte. Detta stärktes ytterligare av att de mörka vattengråsuggorna hade en något lägre startvikt än de ljusa, men ändå lägre tillväxthastighet totalt sett. Ofta finns ett samband mellan stora och mörka individer (Hargeby et al. 2005). Dock presenterades i samma studie sjön Fardumeträsk som ett exempel på undantagen där något sådant samband inte kunde konstateras. Den snabbare tillväxten hos de generellt ljusare individerna från kransalgshabitaten kan indirekt tyckas stödja detta, förutsatt antagandet att tillväxthastighet och storlek av adulta djur har ett samband. Värt att notera är dock att den genomsnittliga tillväxthastigheten för de båda ekotyperna var hög, 6,0 % per dag för kransalgsekotyper respektive 3,8 % för vassekotyperna, jämfört med studien av Marcus et al. (1978) som hade en högsta

notering på 5,8 % per dag. Baserat på tillväxthastigheten kan man även dra slutsatsen att både perifytonplattorna och allöven fungerade utmärkt som föda.

## 5.2 Konkurrens

Hypotesen att vattengråsuggorna skulle vara bättre konkurrenter i sina respektive naturliga habitat kunde inte påvisas. En något osäker interaktion mellan födotyp och närvaro av snäckor kunde påvisas (signifikansnivå  $\alpha=0,1$ ). Snäckor påverkade inte tillväxten av vattengråsuggorna med löv som föda. Med påväxtalger som föda ökade däremot närvaron av snäckor vattengråsuggornas tillväxthastighet. Alltså hade snäckornas närvaro snarare en tendens till gynnande effekt snarare än konkurrens för vattengråsuggorna. Liknande förhållanden har påvisats av både Hertonsen et al. (2006) och Brönmark (1991). I den sistnämnda studien resonades det kring att slamdammsnäckorna eventuellt på grund av konkurrens (från i deras fall grodyngel) främst betade relativt näringsfattiga filamentösa grönalger (*Cladophora sp.*) istället för mer näringsrika mikroalger. Något liknande samband kan även vara fallet i denna studie.

Det går dock inte helt att utesluta att en bidragande orsak till den gynnande effekten från snäckorna kan ha varit att vattengråsuggorna åt av de döda snäckorna. Troligen är dock denna effekt tämligen begränsad eftersom de döda snäckorna plockades bort efterhand (oftast inom ett, men upp till tre dygn). Orsaken till dödligheten var troligen att snäckorna efter fortplantning helt enkelt dör (Brönmark 1991), vilket en riklig äggläggning av dammsnäckorna i den egna studien indikerade. Från början var planen att även mäta dammsnäckornas tillväxthastighet med hjälp av skallängden, men på grund av dödligheten övergavs detta. Vid en ny studie skulle mätning av även snäckornas tillväxthastighet kunna bidra till att svara på om den ökade tillväxten av vattengråsuggorna sker på bekostnad av snäckornas tillväxthastighet i en konkurrenssituation.

## 5.3 Beteende

Vattengråsuggorna från vasshabitat satt i enighet med studien av Wellborn et al. (1996) oftare exponerade (20 % jämfört med 13 % för kransalgsekotypen). Dock kunde ingen signifikant faktor påvisas eftersom variationen inom grupperna var mycket stor. Dessutom kan resultaten ses som något motsägelsefulla, då det var den till synes mindre aktiva kransalgsekotypen som hade snabbast tillväxt. Exempelvis hade testgruppen med vattengråsuggor från kransalgshabitat med perifytonplattor och utan snäckor klart lägst observationer, men ändå bland de



högsta tillväxthastigheterna. Några direkta slutsatser från beteendestudien blir därför svåra att dra.

#### **5.4 Betningseffektivitet**

Någon skillnad i beteseffektivitet mellan de två ekotyperna av adulta vattengråsuggor kunde inte påvisas i experimentet. För de båda ekotyperna av vattengråsuggorna med tillgång till detritus var beteseffektiviteten jämn och med låg variation för båda typer av vattengråsuggor. Anledningen till de uteblivna skillnaderna följer troligen samma resonemang som lades fram i avsnitt 5.1.

För båda ekotyper av vattengråsuggor som betade perifytonplattor var variationen av beteseffektiviteten betydligt mer spridd inom grupperna. Några slutsatser om likheter eller skillnader mellan de två ekotyperna är därför svåra att dra. Utförandedelen av perifytonanalysen kan ha varit orsaken till variationen. Plattorna hade en relativt ojämn påväxt av perifyton vid experimentets start, vilket gjorde att halva plattan som borstades av före experimentets start eventuellt inte exakt motsvarade hälften av perifytonmängden. Ytterligare fanns det en viss felmarginal i överförandet av algsuspensionen till sugfiltreringen, där provet på 100 ml av den totala volymen av 250 ml inte var helt homogent på grund av det algernas förmåga att klumpa ihop sig något. Man kan dock inte heller utesluta att biotiska faktorer såsom variationer inom populationerna eller stress kan ha påverkat resultatet.

#### **5.5 Samhälleliga och etiska aspekter**

En stor del av våra grunda sjöar har under många år gått från att vara klarvattenssjöar med riklig undervattensvegetation till att bli grumliga sjöar dominerade av fytoplankton. Mänsklig påverkan i form av bland annat klimatförändringar och utsläpp är en viktig del i denna förändring (Phillips et al. 2016). Denna typ av homogeniseringar av miljöer riskerar leda till en minskning i biodiversitet (Seehausen 2006). Makrovertebrater såsom vattengråsuggor motverkar till viss del den ökning av perifyton som ofta är ett led i kedjan som slår ut undervattensvegetationen (James et al. 2000, Jones & Sayer 2003). Mer kunskap om denna typ av evolutionära effekter kan hjälpa oss att förstå och vid behov skydda våra ekosystemprocesser.

Några särskilda etiska aspekter har inte varit aktuella under experimentet då det endast har innefattat evertebrater. Insamlandet av vattengråsuggorna på Gotland innebar dock ett visst intrång i områden där det förekommer häckande fåglar, för vilket extra aktsamhet visades.

## 5.6 Slutsats

Det huvudsakliga syftet med denna studie var att undersöka om det fanns några anpassningar beroende på födotypen hos de två ekotyperna av vattengråsuggor. Några sådana anpassningar kunde inte identifieras för varken tillväxthastighet, konkurrenskraft, beteseffektivitet eller beteende.

Kransalgsekotypen visade sig dock ha en snabbare tillväxt än vassekotypen, oberoende av födotyp. Fler studier där tillväxthastigheten hos både tydligt och mindre tydligt differentierade ekotyper studeras skulle kunna svara på om detta förhållande gäller generellt för ekotyperna, eller är beroende på hur tydligt differentierade de är. Snäckors tillväxthastighet och påverkan på den totala beteseffektiviteten vid närvaro av vattengråsuggor skulle också vara värt att undersöka för att få en helhetsbild över deras samspel vid betning av periphyton.

Andra, främst beteendemässiga skillnader, såsom flykthastighet har redan visats (Eroukhmanoff & Svensson 2009). Då inga nya fysiologiska skillnader beroende på födovallet mellan ekotyperna hittades, skulle det vara minst lika intressant att undersöka fler ekologiska effekter beroende på de redan kända anpassningarna. Om ytterligare olikheter mellan ekotyperna identifieras, skulle man potentiellt kunna göra mer specifika insatser i sjöar för att exempelvis stärka betningen av periphyton med mer differentierade vattengråsuggor. Värde att till fullo förstå på vilket sätt vattengråsuggorna är differentierade i olika ekotyper kan därför vara högt när man exempelvis vill försöka återetablera undervattensvegetation i sjöar som har övergått till fytoplanktonstadier eller stärka undervattensvegetationen i redan befintliga klarvattenssjöar.

## 6 Tack

Ett stort tack till min handledare Anders Hargeby som har varit mycket hjälpsam med både det praktiska och teoretiska när det behövs. Jag vill även tacka Isabelle Norström för sin snäcksamlarexpertis.

## 7 Referenser

Allaire JJ (2015) RStudio v0.99.489. RStudio hemsida: <http://www.rstudio.com>  
Hämtad i november 2015

Eroukhmanoff F, Hargeby A, Arnberg NN, Hellgren O, Bensch S, Svensson EI (2009) Parallelism and historical contingency during rapid ecotype divergence in an isopod. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 1098-1110

- Eroukhmanoff F, Svensson EI (2009) Contemporary Parallel Diversification, Antipredator Adaptations and Phenotypic Integration in an Aquatic Isopod. PLoS ONE 4: e6173, [doi:10.1371/journal.pone.0006173](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006173)
- Hairston NG, Ellner SP, Geber MA, Yoshida T, Fox JA (2005) Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. Ecology Letters 8, 1114-1127
- 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, Stoltz J, Johansson J (2005) Locally Differentiated Cryptic Pigmentation in the Freshwater Isopod *Asellus Aquaticus*. Journal of Evolutionary Biology 18, 713-21
- Harmon LJ, Matthews B, Roches SD, Chase JM, Shurin JB, Schluter D (2009) Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. Nature 458, 1167-1170
- Hertonsson P, Åbjörnsson K, Brönmark C (2007) Competition and facilitation within and between a snail and a mayfly larva and the effect on the grazing process. Aquatic Ecology 42, 669-677
- Hung LT, Suhenda N, Slembrouck J, Lazard J, Moreau Y (2004) Comparison of dietary protein and energy utilization in three Asian catfishes (*Pangasius bocourti*, *P. hypophthalmus* and *P. djambal*). Aquaculture Nutrition 10, 317-326
- James MR, Hawes I, Weatherhead M (2000) Removal of settled sediments and periphyton from macrophytes by grazing invertebrates in the littoral zone of a large oligotrophic lake. Freshwater Biology 44, 311-326
- Jespersen A-M, Christoffersen K (1987) Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. Archiv für Hydrobiologie 109, 445-454
- Jones JI, Sayer CD (2003) Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? Ecology 84, 2155-2167
- Marcus JH, Sutcliffe DW, Willoughby LG (1978) Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere, including green leaves of *Elodea Canadensis*. Freshwater Biology 8, 505-519

Phillips G, Willby N, Moss B (2016) Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years? *Aquatic Botany*, [doi:10.1016/j.aquabot.2016.04.004](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.04.004)

Schluter, D (2000). Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist* 156, [doi:10.1086/303412](https://doi.org/10.1086/303412)

Seehausen O (2006) Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation. *Current Biology* 16, R334-R337

Svanbäck R, Bolnick DI (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 839-844

Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 337-63

Wenner AM (1972) Sex Ratio as a Function of Size in Marine Crustacea. *The American Naturalist* 106, 321-350