

TOMASZ MÜLLER,¹ MARCIN CZARNOŁĘSKI,² ANNA MARIA ŁABĘCKA²

¹*Instytut Ochrony Przyrody PAN
al. A. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków*

²*Uniwersytet Jagielloński
Instytut Nauk o Środowisku
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: tomasz.muller@uj.edu.pl*

PO CO KONTYNUOWAĆ WZROST PO OSIĄGNIĘCIU DOJRZAŁOŚCI PŁCIOWEJ – CZYLI CZEGO MOŻEMY SIĘ NAUCZYĆ OD MAŁŻY Z RODZINY UNIONIDAE

Zatem jedna część życia zwierząt jest poświęcona czynnościom płodzenia młodych, druga zaś czynnościom odnoszącym się do zdobywania pożywienia. Wszystkie bowiem ich troski i całe życie krążą dokoła tych dwóch zadań. Co jest zgodne z naturą, sprawia przyjemność, a wszystkie zwierzęta szukają przyjemności zgodnej z ich naturą.

Arystoteles, IV wiek p.n.e.

Zoologia (Historia Animalium),

w przekładzie P. Siwka, PWN 1982 Warszawa

Różnorodność form życia może zdumiewać, a także wprawiać w podziw zarówno laika, jak i zawodowego badacza. Współczesna biologia z powodzeniem radzi sobie z opisem różnych planów budowy ciała, jego rozmiarów i kształtów; co więcej, odsłania złożoność organizmów na poziomie biochemicznym i molekularnym, a także, gdy spojrzymy na fenomen życia z perspektywy ponadosobniczej, odkrywa wielorakość powiązań między organizmami w obrębie populacji czy całych ekosystemów. Bogactwo i złożoność świata żywego, widoczne na tak wielu poziomach organizacji, rodzą pytanie o swoje przyczyny, zarówno bezpośrednie (mechanizmy), jak i ostateczne (ewolucyjne), wynikające z najbardziej podstawowych praw rządzących przekształcaniem się form żywych w czasie.

Życie każdego osobnika można przedstawić jako ciąg zdarzeń pomiędzy jego powstaniem a śmiercią, które układają się w

charakterystyczną dla gatunku historię życia (STEARNS 1992). W tak wyznaczonych ramach czasowych zachodzą wydarzenia niezwykle istotne z punktu widzenia sukcesu ewolucyjnego osobnika, które można ogólnie powiązać z procesami wzrostu i rozmnażania. Relacje zachodzące między tymi procesami mogą przedstawiać się bardzo odmiennie. Wzrost może charakteryzować tylko osobniki młodociane, ale może też być kontynuowany po osiągnięciu dojrzałości płciowej; liczba epizodów rozrodczych w ciągu życia może wahać się od jednego (semelparyczność) do bardzo wielu (iteroparyczność), a proporcja maksymalnego rozmiaru osobnika, osiągnięta przy dojrzwaniu, może znacząco różnić się między gatunkami. O bogactwie historii życiowych decydują także osiągane rozmiary ciała, długość życia, liczba produkowanego potomstwa i wiele innych cech mających bezpośredni wpływ na sukces ewolucyjny osobnika (STEARNS 1992).

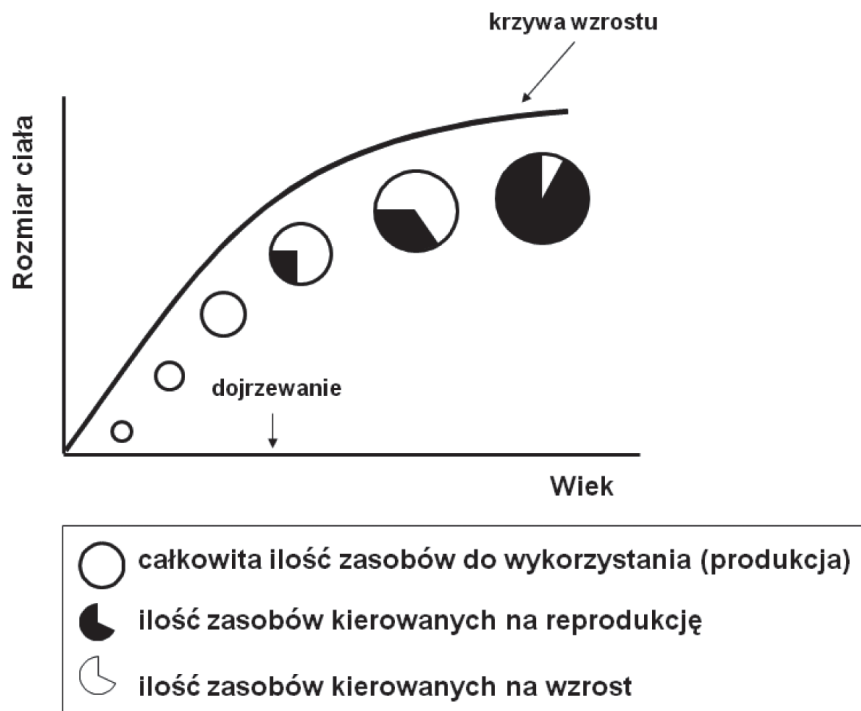
Ramka 1. Teoria optymalnej alokacji zasobów w pigułce.

Organizmy przekształcają zasoby pobierane ze środowiska (np. energii) i wykorzystują je do produkcji kopii własnego materiału genetycznego, znajdujących się w osobnikach potomnych. W świetle teorii optymalnej alokacji zasobów, mocno zakorzenionej w ogólnej teorii ewolucji, w przyrodzie powinny dominować takie formy organizmów, które korzystając ze zdobytych zasobów, pozostawiają po sobie największą liczbę potomstwa. Matematyczne modele optymalizacyjne są wygodnym narzędziem, za pomocą którego badacze starają się odgadnąć optymalny sposób gospodarowania zasobami w ciągu życia organizmów, zapewniający im najwyższy sukces ewolucyjny, czyli tzw. maksymalne dostosowanie. Oczywiście ten najlepszy sposób rozdziału zasobów nie jest taki sam dla wszystkich form żywych, zmienia się on w zależności od cech biologii osobnika oraz warunków jego życia (np. ryzyka śmierci, bazy pokarmowej). Co godne podkreślenia, konieczność podziału ograniczonych zasobów stawia organizmy przed różnymi dylematami alokacyjnymi, z których najbardziej podstawowymi są: problem wyboru momentu rozpoczęcia rozmnażania oraz decyzja czy rosnąć po osiągnięciu dojrzałości. Należy pamiętać, że wszelkie „wybory” dokonywane przez organizmy niosą ze sobą zarówno korzyści, jak i koszty. I tak, powiększanie rozmiarów ciała jest z jednej strony korzystne, gdyż zasoby wbudowane w ciało mogą przynieść w przyszłości zysk w postaci zwiększonej zdolności do produkcji potomstwa (np. większe małże są w stanie wyprodukować rocznie więcej gamet niż małe). Z drugiej jednak, strony odwlekanie rozpoczęcia rozmnażania czy kierowanie dużej ilości zasobów na wzrost kosztem mniejszej produkcji potomstwa są ryzykownymi decyzjami, które mogą prowadzić do bezpotomnej śmierci lub niepełnego wykorzystania możliwości reprodukcyjnych dojrzałego organizmu. Z punktu widzenia teorii optymalnej alokacji zasobów, wzrost jest więc rodzajem długoterminowej inwestycji w rozmnażanie, która może ale nie musi zwrócić się w przyszłości w postaci wyprodukowania większej liczby potomstwa. Szukając analogii wśród dylematów ludzkiego życia codziennego możemy odwołać się do typowego problemu konsumenckiego – dysponując określoną ilością pieniędzy możemy niezwłocznie udać się na zakupy albo poczekać i zainwestować te zasoby w nadziei na ich pomnożenie, co umożliwi nam nabycie większej ilości dóbr w przyszłości. Oczywiście inwestycje w przyszłość (np. wzrost rozmiarów ciała, powiększanie kapitału) są tym korzystniejsze, im mniejsza jest niepewność jutra (np. niska śmiertelność, stabilność na rynku ekonomicznym). Według teorii optymalnej alokacji zasobów ta właśnie zasada sprawia, że wiele organizmów żyjąc w środowisku niebezpiecznym, np. pod silną presją drapieżników czy pasożytów, rozpoczyna rozmnażać się wcześniej i osiąga stosunkowo niewielkie rozmiary ciała.

Modele optymalizacyjne wykorzystują różne techniki matematyczne (np. programowanie dynamiczne) do poszukiwania optymalnych sposobów podziału zasobów między wzrost i rozmnażanie w różnych warunkach środowiska (np. PERRIN i SIBLY 1993, HEINO i KAITALA 1996, KOZŁOWSKI i TERIOKHIN 1999). Używane są w nich różnego rodzaju funkcje matematyczne, opisujące w formalny sposób charakterystykę czynników mających istotny wpływ na schemat alokacji: tempa śmiertelności oraz tempa z jakim organizm jest w stanie produkować tkanki (swoje i potomstwa). Opierając się na informacjach o warunkach panujących w środowisku (założone funkcje śmiertelności i produkcji) model wyłania z grona nieskończonej liczby możliwych sposobów podziału zasobów taki schemat alokacji, który gwarantuje uzyskanie największej spodziewanej liczby potomstwa wydanego na świat w ciągu całego życia (maksymalne dostosowanie). Nie przez przypadek użyliśmy tutaj określenia „spodziewana liczba potomstwa” zamiast po prostu „liczba potomstwa”. Wynika to z tego, że rodzący się organizm nie może być niczego „pewny” natomiast może „oczekiwać”, że postępując według przyjętej strategii wyda na świat określoną liczbę potomstwa z pewnym prawdopodobieństwem.

Modele alokacyjne stosujące powyższe zasady przewidują, że w środowisku bezsezonowym najlepszym „sposobem na życie” jest tzw. wzrost zdeterminowany polegający na powiększaniu rozmiarów ciała aż do osiągnięcia określonych rozmiarów optymalnych, a następnie zajęciu się jedynie rozmnażaniem. W środowisku sezonowym, właściwym min. dla skójkowatych, optymalna strategia alokacyjna jest bardziej złożona i, w uproszczeniu, prowadzi do tzw. wzrostu niezdecydowanego, czyli kontynuowania rośnięcia po dojrzeniu, czasami nawet do końca życia. Spróbujmy wyobrazić sobie dlaczego tak się dzieje. Otóż sezonowość środowiska polega na cyklicznym następstwie pór sprzyjających i niesprzyjających funkcjom życiowym organizmów. Zimy na naszych szerokościach geograficznych czy susze bliżej równika niosą ze sobą zwiększone ryzyko śmierci (np. zamarznięcie, odwodnienie) i trudności w zdobywaniu zasobów (np. braki pokarmu). W tej sytuacji, pod koniec sezonu letniego najbardziej właściwa strategia polega na produkcji potomstwa, natomiast ewentualne inwestycje we wzrost są obciążone znacznym ryzykiem, ponieważ mogą one przynieść zysk najwcześniej w kolejnym sezonie po przetrwaniu niebezpiecznej zimy. Zupełnie

Jak powstaje krzywa wzrostu?



inaczej przedstawia się sytuacja na początku lata – groźba kolejnej zimy jest odległa, a śmiertelność spada, co w połączeniu z obfitością pokarmu sprzyja kontynuowaniu wzrostu wielkości ciała i wykorzystaniu tak zwiększonego potencjału rozrodczego jeszcze tego samego lata. Modele optymalizacyjne pokazały, że w środowisku sezonowym takie przełączanie się ze wzrostu na rozmnażanie powinno występować w każdym roku po osiągnięciu zdolności rozrodczych, a w kolejnych latach organizmy powinny poświęcać coraz więcej czasu i zasobów na rozmnażanie a coraz mniej na wzrost. Wzajemne relacje pomiędzy wielkością zasobów przeznaczanych na powiększanie ciała i produkcję potomstwa znajdują swe odzwierciedlenie w tempie zmian wielkości organizmu w czasie życia, kształtując tzw. krzywe wzrostu.

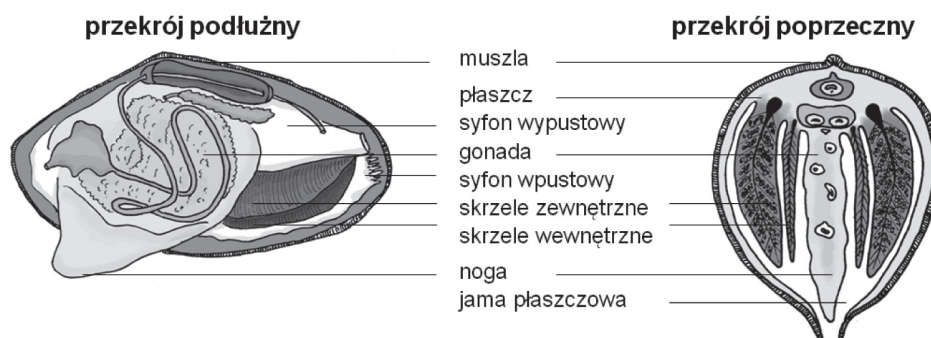
Biologia ewolucyjna, wykorzystując m. in. teorię optymalnej alokacji zasobów (Ramka 1), podejmuje próby wytłumaczenia zmienności w przebiegu historii życiowych, zarówno na poziomie międzygatunkowym (ROFF 1992, STEARNS 1992), jak i międzypopulacyjnym (REZNICK 1997, CZARNOŁĘSKI i współaut. 2005). Zgodnie z paradygmatem współczesnej myśli ewolucyjnej, organizmy dążą do maksymalizacji dostosowania rozumianego jako zdolność do rozprzestrzeniania kopii własnych genów (KOZŁOWSKI 1992, STEARNS 1992). Realizacja tego zadania, czy to poprzez bezpośrednią produkcję potomstwa, czy też poprzez wspieranie rozmnażania krewnych, jak np. u błonkówek eusocjalnych (WOYCIECHOWSKI 2009), nie jest możliwa bez ponoszenia kosztów w postaci nakładów energetycznych czy zwiększonego ryzyka śmierci. Ilość energii, jaką osobnik ma do dyspozycji w ciągu swego życia,

oraz ilość czasu, w którym energię tę może wykorzystać, są z oczywistych względów ograniczone, dlatego jego sukces ewolucyjny, mierzony liczbą kopii własnych genów przekazanych do następnych pokoleń, będzie funkcją przyjętego sposobu gospodarowania zasobami.

Można w tym miejscu zadać pytanie, jak powinien wyglądać sposób zarządzania zasobami, który będzie maksymalizował sukces ewolucyjny? Szukając odpowiedzi można posłużyć się uproszczonymi odwzorowaniami rzeczywistości, jakimi są modele optymalnej alokacji zasobów (Ramka 1) (PERRIN i SIBLY 1993, HEINO i KAITALA 1996, KOZŁOWSKI i TERIOKHIN 1999). U podstaw takich modeli leży zgodna z intuicją zasada, że każda jednostka energii, którą dysponuje ustrój, po zaspokojeniu wszelkich wydatków związanych z bieżącym utrzymaniem ciała, powinna być wydatkowana na rozmnażanie, chyba że

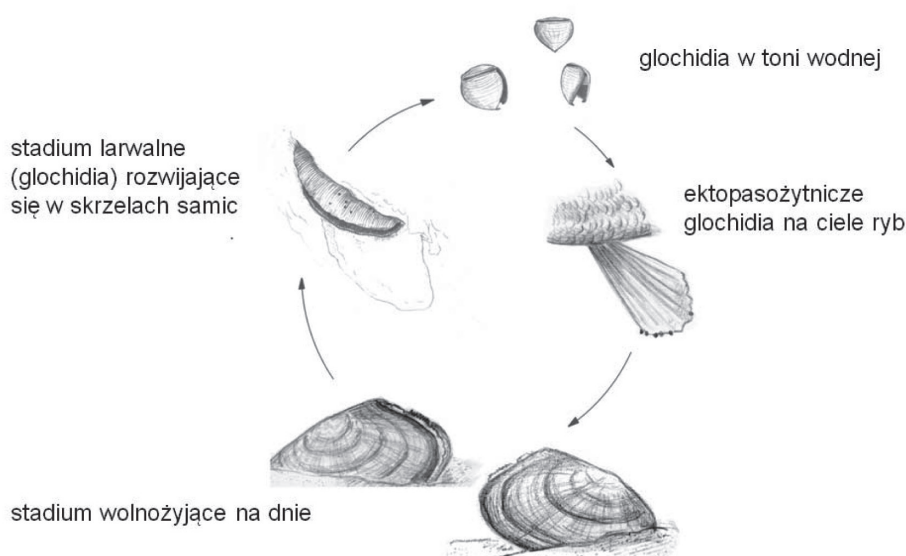
Ramka 2. Rzut oka na małże skójkowate.

Rodzina skójkowatych Unionidae obejmuje prawie 700 gatunków słodkowodnych małży zamieszkujących wody płynące i stojące Ameryki Północnej, Europy, Azji i północnej Afryki (DILLON 2000). W Polsce, do tej grupy należą nieliczne gatunki z rodzajów skójka *Unio* (3), szczeżuja *Anodonta* (2), *Pseudanodonta* (1) oraz *Sinanodonta* (1); ten ostatni to przybysz z dorzecza Amuru i Jangcy (ZDANOWSKI 1996). Prawie połowa krajowych skójkowatych to gatunki zagrożone wyginięciem (*U. crassus*, *A. cygnea*, *P. complanata*).



Budowa anatomiczna skójkowatych nie odbiega od ogólnego schematu właściwego dla małży. Ich ciało składa się z worka trzewiowego, wytwarzającego płaszcz oraz mieszczącego narządy wegetatywne i gonady, a także nogi służącej do poruszania się i zagrzebywania w podłożu. Płaszcz uczestniczy w syntezie konchiolinowo-wapiennej muszli chroniącej małża przed drapieżnikami i uszkodzeniami mechanicznymi. W części bocznej i brzusznej ciała fałdy płaszcza tworzą przestrzeń noszącą miano jamy płaszczowej. W jamie tej obecne są blaszkowate skrzela uczestniczące w wymianie gazowej, w procesie odżywiania się, a także służące samicom do inkubacji potomstwa. Skójkowate, podobnie, jak wszystkie małże, są filtratorami; odżywiają się fito- i zooplanktonem oraz detrytusem wyłapywanym z wody przez rzęski skrzeli. Woda dostaje się do jamy płaszczowej przez rurkowaty twór zwany syfonem wpustowym, a wydostaje przez syfon wypustowy.

cykl życiowy szczeżui pospolitej



Historię życia małży z tej rodziny charakteryzuje występowanie opieki nad potomstwem oraz obecność glochidium – larwy, która przed przeobrażeniem się w postać wędrującego po dnie zbiornika wodnego planktonożernego małża, wiedzie życie pasożytnicze wbijając się w skórę, pletwy i skrzela

ryb (BAUER i WÄCHTLER 2001). Unionidae, podobnie jak inne zwierzęta rosnące po osiągnięciu dojrzałości, są iteroparyczne, co oznacza że przystępują do rozrodu wiele razy w ciągu życia. Pewne gatunki skójkowatych (tzw. tachytyktyczne) inkubują glochidia głównie późną wiosną i wczesnym latem przez ok. 3-6 tygodni, natomiast inne (tzw. bradytyktyczne) opiekują się swoim potomstwem od jesieni do wczesnej wiosny (DILLON 2000). Wśród przedstawicieli malakofauny Polski pierwszy rodzaj rozrodu charakteryzuje gatunki z rodzajów *Unio* (PIECHOCKI 1999) i *Sinanodonta* (ŁABĘCKA 2009), natomiast drugi spotykany jest u rodzajów *Anodonta* i *Pseudanodonta*, których przedstawiciele inkubują larwy w okresie zimowym (PIECHOCKI 1969). *A. anatina* należy do grupy małży, u których inkubacja może trwać nawet 10 miesięcy (PIECHOCKI 1969). Jej, dość dużych rozmiarów glochidia (długość 335–382 μm), zaopatrzone są w hak ułatwiający przyczepianie się do ciała ryb (PEKKARI-NEN i ENGLUND 1995). Liczba larw produkowanych jednorazowo przez samice Unionidae waha się od 5 000 u *P. complanata*, do 200 000 000 u *S. woodiana* (MCIVOR i ALDRIDGE 2007, BAUER i WÄCHTLER 2001).

Interakcje z innymi organizmami mogą mieć istotny wpływ na śmiertelność i płodność skójkowatych. Spomiędzy gatunków żywiących się tymi małżami warto wymienić piżmaka amerykańskiego *Ondatra zibethicus*, który nad brzegiem zbiorników wodnych pozostawia po sobie ślady żerowania pod postacią zmiądzonych muszli (BAUER i WÄCHTLER 2001). Skójkowate są żywicielami pośrednimi różnych przywr diagenetycznych. Larwy *Rhipidocotyle campanula* i *R. fennica* mogą doprowadzać do częściowej lub całkowitej kastracji gonad (TASKINEN i współprac. 1997). Osobniki z całkowicie zniszczonymi gruczołami rozrodczymi nie są zdolne do produkcji potomstwa i tym samym, nie mogą zwiększać swego dostosowania, co z punktu widzenia ewolucyjnego równoważne jest śmierci. Szczególnie ciekawym przykładem współzależności międzygatunkowych jest pasożytnictwo łęgowe ryb różanek *Rhodeus amarus* składających jaja i nasienie do wnętrza jamy płaszczowej Unionidae. Po wykluciu się, młode różanki bytują na skrzelach małży przez okres około jednego miesiąca, po czym opuszczają organizm swego gospodarza (MILLS i REYNOLDS 2003).

spożytkowanie tej jednostki energii na inne cele (np. wzrost, naprawę uszkodzeń ciała, gromadzenie zapasów) zapewni w przyszłości zwiększenie produkcji potomstwa o wartość przekraczającą tę jednostkę energii (KOZŁOWSKI 1992). Modele alokacyjne pozwalają określić zakres warunków środowiskowych, które sprzyjają ewolucji określonych typów strategii gospodarowania zasobami. I tak, środowisko bezsezonowe (Ramka 1), zapewniające korzystne warunki dla wzrostu i rozmnażania w sposób ciągły, sprzyja ewolucji tzw. wzrostu zdeterminowanego, czyli takiego, który ustaje z chwilą osiągnięcia dojrzałości (STEARNS 1992), podczas gdy przeplatanie się okresów korzystnych i niekorzystnych (sezonowość) faworyzuje tzw. niezdeteminowany typ wzrostu, który kontynuowany jest nieprzerwanie, również po osiągnięciu dojrzałości (KOZŁOWSKI i TERIOKHIN 1999). Przyczyn kontynuowania wzrostu przez osobniki dojrzałe¹ upatruje się także w istnieniu dodatnich korelacji między rozmiarami

ciała a płodnością (STEARNS 1992), dodatnich (lub ujemnych) korelacji między rozmiarami ciała a tempem produkcji biomasy i jednocześnie śmiertelnością², a także w występowaniu ograniczeń tempa alokacji zasobów w produkcję potomstwa³ (PERRIN i SIBLY 1993). Wymienione powyżej czynniki, sprzyjające utrzymywaniu się wzrostu niezdeteminowa-

²Ryzyko niepowodzenia odroczonych inwestycji w rozmnażanie (np. powiększania wielkości ciała) wzrasta ze wzrostem śmiertelności, z kolei istnienie dodatniej zależności między rozmiarami ciała a płodnością skłania do powiększania rozmiarów ciała. W sytuacji, gdy zarówno śmiertelność, jak i płodność rosną wraz z rozmiarami osobnika, optymalna strategia alokacyjna może polegać na przyjęciu wzrostu niezdeteminowanego. Całociowy sukces rozrodczy osobnika, stosującego taką pośrednią strategię, może być wyższy niż osobnika przeznaczającego wszystkie zasoby na rozmnażanie (zupełnie nie wykorzystuje możliwości zwiększenia płodności na drodze zwiększenia rozmiarów ciała, strat tych nie wyrównują korzyści wynikające z mniejszego ryzyka śmierci) oraz osobnika lokującego wszelkie zasoby we wzrost (może on nie wykorzystać swojej wysokiej płodności narażając się bowiem na znaczne ryzyko śmierci).

³W sytuacji, gdy potencjał produkcyjny organizmu jest tak wysoki, że organizm nie jest w stanie wykorzystać go w całości na produkcję potomstwa, optymalną strategią może okazać się przeznaczenie wszelkich nadwyżek we wzrost rozmiarów ciała. Zasoby przekierowane na reprodukcję przekładają się bezpośrednio na liczbę wyprodukowanego potomstwa, natomiast przeznaczenie zasobów na wzrost rozmiarów ciała może (ale nie musi) przyczynić się do wzrostu liczby potomstwa wyprodukowanego w przyszłości.

¹Pojęcia wzrostu zdeterminowanego i niezdeteminowanego pomagają wyobrazić sobie skrajne strategie, pomiędzy którymi znajdziemy rozwiązania pośrednie, np. kontynuację wzrostu po osiągnięciu dojrzałości płciowej przez kilka kolejnych sezonów i późniejsze jego zaprzestanie. W praktyce, gdy obserwujemy organizmy, które nie żyją przecież wiecznie, możemy nie być w stanie odróżnić prawdziwego wzrostu niezdeteminowanego, od strategii kontynuowania wzrostu przez kilka lat od osiągnięcia dojrzałości.

nego w populacjach, zostały zidentyfikowane w oparciu o ogólne rozważania teoretyczne, nieukierunkowane na konkretną grupę organizmów. Wzrost nieograniczony występuje powszechnie u wielu grup zwierząt, takich jak mięczaki, pierścienice, skorupiaki, ryby, płazy i gady (KOZŁOWSKI 1996). Organizmy te mogą niejednokrotnie bardzo różnić się między sobą szczegółami swojej biologii, np. zaangażowaniem w opiekę rodzicielską nad potomstwem, co powinno wpływać na wybór optymalnej strategii życiowej. Jedną z wielu grup organizmów inwestujących zasoby we wzrost także po osiągnięciu dojrzałości są słodkowodne małże z rodziny skójkowatych Unionidae (Ramka 2).

Na podstawie przewidywań ogólnych modeli alokacyjnych, przyczyn niezdeteminowanego wzrostu skójkowatych należy upatrywać w ich rozmieszczeniu geograficznym. Większość gatunków tych małży zamieszkuje wody śródlądowe położone na średnich szerokościach półkuli północnej⁴, gdzie następstwo pór roku wyznacza okresy korzystne i niekorzystne, z punktu widzenia alokacji zasobów we wzrost i rozmnażanie. Takie warunki, jak pisaliśmy wcześniej, sprzyjają ewolucji wzrostu po osiągnięciu dojrzałości płciowej. Ponadto, Unionidae charakteryzują się silną dodatnią zależnością pomiędzy rozmiarami ciała a płodnością (BAUER 1994). Jednak bliższe przyjrzenie się historiom życia w tej rodzinie małży ujawnia istnienie zjawisk, których wpływ na schemat alokacji zasobów wydaje się bezsporny, a którym jak dotąd nie poświęcono należytej uwagi w rozważaniach teoretycznych⁵.

Po zapłodnieniu, które ma miejsce w skrzelach, zygoty małży Unionidae nie są uwalniane przez matki do środowiska, lecz odbywają dalszy rozwój w marsupiach, czyli wewnątrz skrzelu specjalnie w tym celu przekształconych w komory lęgowe (Ramka 2) (DILLON 2000). Przeobrażenie zarodków do stadium glochidiów trwa przeciętnie około 2–4 tygodni i zachodzi jedynie w obrębie skrzelu zewnętrznego (BAUER i WÄCHTLER 2001). W miarę rozwoju powiększających swe rozmiary zarodków, skrzel nabrzmiewa i stopniowo wypełnia wolne przestrzenie jamy płaszczowej. Opieka nad młodymi może odbywać się bez wydatkowania zasobów.

⁴Należy tutaj np. bogata północnoamerykańska fauna skójkowatych licząca niemalże 300 gatunków.

⁵Wyjątek stanowi teoretyczna praca HEINO i KAITALI (1996). Próby spojrzenia na historie życiowe Unionidae z perspektywy proponowanej przez jej autorów, otwierają ciekawe perspektywy badawcze.

bów, przy czym jej koszty są ponoszone jedynie przez samice. Zarodki wymagają dostarczania składników pokarmowych, co więcej, samica jest zmuszona do przebudowy struktur skrzelu w taki sposób, aby umożliwić odżywianie potomstwa (TANKERSLEY i DIMOCK 1992)⁶. Zmiany zachodzące w skrzelach w czasie dojrzewania i rozwoju glochidiów utrudniają jednocześnie przepływ wody we wnętrzu jamy płaszczowej, co upośledza procesy filtracji i wychwytywania cząstek pokarmowych z wody (TANKERSLEY 1996). W rezultacie, w okresie gdy zapotrzebowanie samicy na zasoby jest podwyższone, jej możliwości odżywiania się są ograniczone. Obciążenie fizjologiczne samic, będące następstwem opieki nad potomstwem, jest również funkcją czasu, w którym glochidia pozostają we wnętrzu skrzelu. Niektóre skójkowate inkubują glochidia przez kilka tygodni, podczas gdy u innych okres ten wydłuża się nawet do kilku miesięcy (Ramka 2). Koszty ponoszone przez samice z tytułu opieki rodzicielskiej nie ograniczają się jedynie do wydatków energetycznych związanych z „odchowem” glochidiów, ale mogą też polegać na zmniejszeniu szans przeżycia ciężarnych matek, szczególnie w okresie niesprzyjających warunków środowiskowych, mających miejsce np. zimą (HEINO i KAITALA 1996)⁷. Zgodnie z teorią ewolucji historii życiowych, zwiększenie zagrożenia śmiercią powinno prowadzić do zwiększenia nakładów na bieżącą produkcję potomstwa, kosztem inwestycji w powiększanie ciała, które mogłyby przynieść zysk w postaci zwiększonej produkcji potomstwa, ale tylko pod warunkiem przetrwania organizmu⁸. Z drugiej strony, możliwości reprodukcyjne samicy małży Unionidae wydają się być w znacznym stopniu ograniczane objętością jamy płaszczowej, wyznaczonej przez rozmi-

⁶Zasoby niezbędne do rozwoju glochidiów mogą teoretycznie być pokrywane z bieżącej produkcji (tzw. income breeding czyli rozród z przychodu) lub pochodzić z odłożonych wcześniej zapasów (tzw. capital breeding czyli rozród z zapasów). Wybór jednego z tych dwóch sposobów gospodarowania zasobami może wpływać na ewolucję historii życiowych (EJSMOND i współprac. 2010), jednak omawianie tych zagadnień wykracza poza zakres tej pracy.

⁷Zmniejszenie szans samic na przeżycie zimy może być konsekwencją skierowania pewnej ilości zasobów na opiekę nad potomstwem, zamiast na naprawę ciała. Zmniejszenie nakładów na naprawę ciała może skutkować wzrostem śmiertelności w obliczu niesprzyjających warunków środowiska.

⁸Zwiększenie śmiertelności zmniejsza spodziewane korzyści z długoterminowych inwestycji w powiększanie potencjału rozrodczego, jakimi są nakłady na wzrost rozmiarów ciała czy jego naprawę.

ry samej muszli. Ten mechanizm powinien z kolei prowadzić do zwiększania rozmiarów muszli, które, zakładając, że organizm nie zginie w czasie wzrostu, powinno trwać tak długo, jak długo korzyści związane z powiększonymi rozmiarami nie zostaną zrównoważone przez koszty utrzymywania większego ciała (np. szersza muszla utrudnia zagrzebywanie się w podłożu i może prowadzić do zwiększonej śmiertelności w następstwie żerowania drapieżników). Należy pamiętać o tym, że możliwości rozstrzygania takich specyficznych dylematów alokacyjnych przez ogólne modele optymalnej alokacji zasobów (np. KOZŁOWSKI i TERIOKHIN 1999) są ograniczone, ponieważ już w swoich założeniach modele takie nie przewidują istnienia osobników przeciwnych płci⁹, lecz rozważają populacje złożone z rozmnażających się bezpłciowo klonów. W przeciwieństwie do ogólnych modeli alokacyjnych, praca HEINO i KAITALI (1996) stanowi próbę teoretycznego wyjaśnienia historii życiowych Unionidae, a w szczególności gatunków bradytyktycznych, o długim okresie inkubacji glochidiów. W swoich poszukiwaniach przyczyn istnienia wzrostu po osiągnięciu dojrzałości płciowej u skójkowatych autorzy skoncentrowali się na wpływie śmiertelności oraz kosztów opieki nad potomstwem na schemat optymalnej alokacji zasobów, który powinien znaleźć swoje odzwierciedlenie w trajektorii krzywych wzrostu (Ramka 1). W warunkach stałej śmiertelności oraz dla śmiertelności rosnącej z wiekiem osobników, model nie przewidywał ewolucji wzrostu niezdeterminowanego; po osiągnięciu dojrzałości i krótkim okresie alokacji mieszanej, wszelkie zasoby były wykorzystywane w całości na rozmnażanie. Schemat optymalnego rozdziału zasobów uległ jednak zmianie, przy założeniu istnienia negatywnego wpływu inkubacji potomstwa na zdolność matek do pobierania pokarmu. W takich warunkach zastosowany przez autorów model przewidywał utrzymywanie się wzrostu także po osiągnięciu dojrzałości. Ponadto, wzrost po dojrzałości okazywał się optymalny także w sytuacji, gdy koszt inkubacji glochidiów wyrażał się zwiększeniem śmiertelności matek. Ogólnie, praca HEINO i KAITALI (1996) sugeruje, że charakter opieki nad potomstwem może istotnie wpływać na alokację zasobów, modyfikując przebieg krzywych wzrostu i oddziałując na śmiertelność

⁹U skórkowatych, obok osobników płci żeńskiej i męskiej, spotykane są osobniki hermafrodytyczne, stanowiące zwykle niewielki odsetek w populacji (VAN DER SCHALIE 1970).

w populacjach. Co ciekawe jednak, elementy biologii skójkowatych, które według autorów mogą wywoływać kontynuację wzrostu po dojrzwaniu, występują wyłącznie u samic, co pozostawia otwarte pytanie o przyczyny takiego samego wzrostu u samców, które przecież u Unionidae nie ponoszą kosztów opieki rodzicielskiej¹⁰.

Przedstawione na przykładzie małży Unionidae rozważania pomagają lepiej zrozumieć powstanie różnorodnych strategii życiowych u organizmów. Wydaje się, że przyczyn ewolucji wzrostu niezdeterminowanego należy upatrywać zarówno wśród ogólnych czynników faworyzujących utrzymywanie się alokacji zasobów we wzrost u osobników dojrzałych (sezonowość środowiska, dodatni związek między rozmiarami ciała a płodnością), jak i w uwarunkowaniach wynikających ze szczególnego charakteru cyklu życiowego w danej grupie organizmów (u Unionidae jest to negatywny wpływ inkubacji potomstwa na efektywność filtracji i przeżywalność matek)¹¹. Naszkicowana tutaj problematyka stanowi również dogodny punkt wyjścia do badań zmierzających ku syntezie dotychczasowych prac empirycznych i teoretycznych nad historiami życia skójkowatych. Badania takie powinny obejmować powstanie modelu historii życiowych uwzględniającego zarówno roczną sezonowość zmian środowiska jak i inkubację glochidiów w skrzelach samicy, przewidywane ograniczenia potencjału reprodukcyjnego samic związane z objętością muszli, a także

¹⁰Dane empiryczne nie wskazują na to, by u skójkowatych wzrost nieograniczony występował jedynie u samic.

¹¹Spróbujmy wyobrazić sobie, w jaki sposób opieka nad potomstwem może sprzyjać wzrostowi po osiągnięciu dojrzałości u samic Unionidae. Z rozważań teoretycznych wynika, że im więcej glochidiów inkubuje samica, tym mniejsza jest efektywność filtracji. Zależność ta nie jest liniowa; negatywny wpływ glochidiów na filtrację ujawnia się z całą mocą dopiero wtedy gdy są one bardzo liczne, natomiast jest on stosunkowo niewielki przy niskiej i umiarkowanej liczebności tych larw. Istnieje taka liczba glochidiów, której odchowanie zapewnia samicy największy sukces reprodukcyjny biorąc pod uwagę zagrożenia dla życia samicy wynikające z inkubacji potomstwa. Załóżmy, że dzieje się tak wtedy, gdy skrzela samicy są wypełnione larwami w połowie. Co może „zrobić” samica, aby zwiększyć swój sukces reprodukcyjny w kolejnym sezonie rozrodczym? Wystarczy, że przed przystąpieniem do inkubacji glochidiów przeznaczy część zasobów na powiększenie rozmiarów ciała. Wtedy, wypełniwszy ponownie skrzela glochidiami do połowy ich objętości, odchowawać więcej potomstwa z uwagi na większe rozmiary ciała. Powtarzanie takiego schematu alokacji zasobów w kolejnych sezonach prowadzi do utrzymywania się wzrostu niezdeterminowanego. Dodatnia zależność śmiertelności samic od liczebności glochidiów w skrzelach może w analogiczny sposób prowadzić do ewolucji wzrostu u osobników dojrzałych.

zróźnicowanie wielkości i charakteru inwestycji w potomstwo u form brady- i tachytyktycznych. Ponadto, niezbędną częścią tych wysiłków badawczych powinny stać się zakrojone na szeroką skalę badania empiryczne, w tym badania porównawcze, które stanowią dogodną formę sprawdzania poprawności przewidywań modeli teoretycznych¹². Należy w tym miejscu podkreślić, że relacja pomiędzy modelem a pracą empiryczną, w kontekście studiów nad historiami życia, jest zdecydowanie dwukierunkowa. Dane empiryczne mogą pomóc odpowiedzieć na pytanie, czy prawidłowo zidentyfikowano czynniki środowiska i elementy biologii organizmu, które istotnie wpływają na dostosowanie, a więc są ważne z punktu widzenia doboru naturalnego. Jednocześnie konstrukcja modelu z jednej strony podpowiada, jaki obrać schemat badań empirycznych, a z drugiej, narzuca sposób interpretacji otrzymanych danych empirycznych. Na zakończenie warto podkreślić, że zrozu-

mienie historii życiowych organizmów ma znaczenie nie tylko czysto poznawcze, lecz może mieć szerokie implikacje praktyczne. I tak, rozpoznanie strategii życiowych skójkowatych w spektrum zmiennych środowiska może pomóc w opracowaniu metod i podjęciu skutecznych działań zmierzających do ochrony tych słodkowodnych małży¹³. Znajomość natury związków łączących organizmy z otoczeniem, do czego studiowanie historii życiowych niewątpliwie prowadzi, może być pomocna wszędzie tam, gdzie poprzez swoje działania ingerujemy w funkcjonowanie populacji w naturalnych warunkach. Pytanie tylko, czy będziemy chcieli z tej wiedzy skorzystać?

Praca finansowana ze środków projektu badawczego NN 304 1176 33 Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego. Rysunki w Ramce 2 autorstwa Justyny Kierat.

PO CO KONTYNUOWAĆ WZROST PO OSIĄGNIĘCIU DOJRZAŁOŚCI PŁCIOWEJ – CZYLI CZEGO MOŻEMY SIĘ NAUCZYĆ OD MAŁŻY Z RODZINY UNIONIDAE

Streszczenie

Znaczne zróźnicowanie organizmów skłania badaczy do poszukiwania mechanizmów powstawania oraz ewolucji tej zmienności. Życie każdego osobnika można przedstawić jako ciąg zdarzeń rozgrywających się między jego narodzinami a śmiercią, które układają się w swoistą historię życia. Historie te odznaczają się znaczną różnorodnością zarówno w obrębie gatunku jak i pomiędzy gatunkami. Z perspektywy współczesnych nauk ewolucyjnych zmienność tę można wytłumaczyć dążnością organizmów do maksymalizacji swojego dostosowania. I tak modele optymalnej alokacji zasobów pozwalają w sposób ogólny wytłumaczyć ewolucję odmiennych typów wzrostu, w tym tzw. wzrostu niezdeterminowanego, który charakteryzuje organizmy kontynuujące powiększanie rozmiaru ciała także po osiągnięciu dojrzałości. Przyczyn obecności tego typu wzrostu upatruje się w sezonowości warunków środowiskowych i/lub istnieniu dodatniej zależności między tempem produkcji i śmiertelnością a rozmiarami ciała. Niektóre grupy organizmów odznaczające się wzrostem niezdeterminowanym przejawiają różne formy opieki rodzicielskiej. Konsekwencje podejmowania opieki nad potomstwem dla kształtowania się

historii życiowych nie stały się, jak dotąd, przedmiotem bardziej wnikliwych dociekań teoretycznych. U słodkowodnych małży z rodziny skójkowatych (Unionidae) koszty opieki rodzicielskiej obciążają wyłącznie samice, które inkubują potomstwo (glochidia) w komorach łęgowych skrzeli. Samice przeznaczają zasoby na odżywianie glochidiów, ponadto są narażone na zwiększenie śmiertelności zimą i zmniejszenie efektywności filtracji w skrzelach. Co prawda przewidywania teoretyczne wskazują, że zmniejszenie się efektywności procesów odżywiania (niezależnie od obecności zwiększonej śmiertelności zimą) może prowadzić do ewolucji wzrostu niezdeterminowanego, jednak wiele zagadnień dotyczących schematu rozdziału zasobów w tej grupie małży, ciągle czeka na swoje wyjaśnienie. Nie wiadomo, na przykład, dlaczego wzrost niezdeterminowany obecny jest także u samców skójkowatych, które nie ponoszą żadnych kosztów opieki rodzicielskiej. Bliższe poznanie historii życiowych tej grupy słodkowodnych małży, zarówno od strony teoretycznej jak i empirycznej, przyczyni się do lepszego zrozumienia roli opieki rodzicielskiej w ewolucji historii życiowych.

¹²Tego typu prace badawcze prowadzone są obecnie w Zespole Ewolucji Strategii Życiowych pod kierunkiem prof. dr. hab. Jana Kozłowskiego w Instytucie Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie, przy współpracy z Instytutem Ochrony Przyrody PAN w Krakowie.

¹³Szczególnie zagrożona, w związku z niszczeniem siedlisk i naporem gatunków obcych, jest bogata fauna skójkowatych w Stanach Zjednoczonych (SCHLOESSER 1998).

WHY TO CONTINUE GROWTH AFTER MATURATION? LESSONS FROM UNIONIDAE MUSSELS

Summary

The overwhelming diversity of life leads researchers to explore mechanisms of formation and evolution of this variability. The life of each individual – between its origin and its end – consists of a series of events which can be referred to a story of life. These stories are characterized by considerable variation both within species and between species. Evolutionary paradigm perceives this variation as a result of fitness maximization processes. In particular, optimal energy allocation models allow general explanations of the evolution of different types of growth, including indeterminate growth, represented by organisms that increase their body size after maturation. This process may be a consequence of environmental seasonality and/or the existence of a positive relation of production and mortality rates with body size. Some indeterminate growers may display different kinds of parental care, but life consequences of this biological phenomenon have not been studied extensively on theoretical grounds

so far. In freshwater mussels of the Unionidae family, the cost of parental care is paid exclusively by females that incubate their offspring (glochidia) in brooding chambers within their gills. Females have to allocate resources to nourish glochidia and may suffer from increased winter mortality and decreased filtration efficiency of their gills. According to theoretical predictions, the negative impact of incubated glochidia on feeding efficiency (with or without increased mortality) may favor the evolution of indeterminate growth, however, many questions concerning energy allocation patterns in this group of organisms remain unanswered. For example, it is unknown why mature males of Unionidae continue growth after maturity, though they do not pay costs of offspring care. A comprehensive study of life histories of these freshwater bivalves performed on both theoretical and empirical grounds is needed to help us to understand the role of parental care in the evolution of energy allocation.

LITERATURA

- Bauer G., 1994. The adaptative value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia; Unionidae). *J. Anim. Ecol.* 63, 933–944.
- BAUER G., WÄCHTLER K., 2001. *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*. Series Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- CZARNOŁĘSKI M., KOZŁOWSKI J., LEWANDOWSKI K., MIKOŁAJCZYK M., MÜLLER T., STAŃCZYKOWSKA A., 2005. *Optimal resource allocation explains changes in the zebra mussel growth pattern through time*. *Evol. Ecol. Res.* 7, 821–835.
- DILLON R. T. JR., 2000. *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EJSMOND M. J., CZARNOŁĘSKI M., KAPUSTKA, F., KOZŁOWSKI J., 2010. *How to time growth and reproduction during the vegetative season: an evolutionary choice for indeterminate growers in seasonal environments*. *Am. Nat.* 175, 551–563.
- HEINO M., KAITALA V., 1996. *Optimal resource allocation between growth and reproduction: why does indeterminate growth exist?* *Funct. Ecol.* 10, 245–251.
- KOZŁOWSKI J., 1992. *Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity*. *Trends Ecol. Evol.* 6, 15–19.
- KOZŁOWSKI J., 1996. *Optimal allocation of resources explains interspecific patterns in animals with indeterminate growth*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 559–566.
- KOZŁOWSKI J., TERIOKHIN A. T., 1999. *Allocation of energy between growth and reproduction: The Pontryagin Maximum Principle solution for the case of age-and season dependent mortality*. *Evol. Ecol. Res.* 1, 423–441.
- ŁABĘCKA A. M., 2009. *Cykl płciowy zawleczonych gatunków małży: Sinanodonta woodiana (Lea, 1834), Corbicula fluminea (O. F. Müller, 1774) oraz Corbicula fluminalis (O. F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) z kanału zrzutowego wód* *pochłoniczych Elektrowni Dolna Odra*. Rozprawa doktorska. Uniwersytet Szczeciński.
- MILLS S. C., REYNOLDS J. D., 2003. *The bitterling – mussel interaction as a test case for co-evolution*. *J. Fish Biol.* 63 (Suppl. A), 84–104.
- MCIVOR A., ALDRIDGE D. C., 2007. *The reproductive biology of the depressed river mussel, Pseudanodonta complanata (Bivalvia: Unionidae), with implications for its conservation*. *J. Moll. Stud.* 73, 259–266.
- PEKARRINEN M., ENGLUND V. P. M., 1995. *Description of unionacean glochidia in Finland, with a table aiding in their identification*. *Arch. Hydrobiol.* 134, 515–531.
- PERRIN N., SIBLY R. M., 1993. *Dynamic models of energy allocation and investment*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 379–410.
- PIECHOCKI A., 1969. *Obserwacje biologiczne nad małżami z rodziny Unionidae w rzece Grab*. *Acta Hydrobiol.* 11, 57–67.
- PIECHOCKI A., 1999. *Reproductive biology of Unio pictorum (Linnaeus) and U. tumidus Phillips in the Pilica River (Central Poland)*. *Heldia* 4, 53–60.
- REZNICK D. N., SHAW F. H., RODD F. H., SHAW R. G., 1997. *Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (Poecilia reticulata)*. *Science* 275, 1934–1937.
- ROFF D. A., 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall, New York, London.
- SCHLOESSER D. W., 1998. *Impact of zebra and quagga mussels (Dreissena spp.) on freshwater unionids (Bivalvia: Unionidae) in the Detroit River of the Great Lakes*. *Am. Midl. Nat.* 140, 299–313.
- STEARNS S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- TANKERSLEY R. A., 1996. *Multipurpose gills: effect of larval brooding on the feeding physiology of freshwater unionid mussels*. *Invertebr. Biol.* 115, 243–255.
- TANKERSLEY R. A., DIMOCK R. V., JR., 1992. *Quantitative analysis of the structure and function of the*

- marsupial gills of the freshwater mussel Anodonta cataracta*. Biol. Bull. 182, 145–154.
- TASKINEN J., MÄKELÄ T., VALTOTEN E. T., 1997. *Exploitation of Anodonta piscinalis (Bivalvia) by trematodes: parasite tactics and host longevity*. Ann. Zool. Fennici. 34, 37–47.
- VAN DER SCHALIE H., 1970. *Hermaphroditism among North American freshwater mussels*. Malacologia 10, 93–112.
- WOYCIECHOWSKI M., 2009. *Dobór krewniaczy a ewolucja owadów eusocjalnych*. Kosmos 58, 347–355.
- ZDANOWSKI B., 1996. *Nieznana szczeżuja (Anodonta sp.) w podgrzanych jeziorach Konińskich*. Materiały konferencyjne, XII Krajowe Seminarium Malakologiczne, Łódź, 43–43.