

Autoreferat

dr Anita Kaliszewicz

Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie
Wydział Biologii i Nauk o Środowisku

Warszawa, marzec 2019

1. *Imię i Nazwisko:*

Anita Kaliszewicz

2. *Posiadane dyplomy, stopnie naukowe:*

- 1995-2000: studia na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego (specjalność: biologia środowiskowa).
- 2000: obrona pracy magisterskiej "Reakcje *Stylaria lacustris* (Oligochaeta) na uszkodzenia spowodowane przez drapieżnika" wykonanej pod kierunkiem prof. dr hab. Ewy Pieczyńskiej.
- 2006: uzyskany stopień doktora za pracę „Wpływ drapieżnika na strategię życiowe ofiary – wzrost, podział i regeneracja u wodnego skąposzczeta” obronioną na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego i wykonaną pod kierunkiem prof. dr hab. Janusza Uchmańskiego w Centrum Badań Ekologicznych PAN.

3. *Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:*

- 15.01.2001- 14.11.2002: zatrudnienie na etacie biologa, Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny
- 15.11.2002- 30.06.2006: zatrudnienie na etacie asystenta, Centrum Badań Ekologicznych PAN, Dziekanów Leśny
- 01.07.2006- 31.12.2012: zatrudnienie na etacie adiunkta, Centrum Badań Ekologicznych PAN, Dziekanów Leśny
- 01.10.2008-30.09.2009: zatrudnienie na etacie adiunkta, Instytut Ekologii i Bioetyki, Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie
- od 01.10.2009: zatrudnienie na Wydziale Biologii i Nauk o Środowisku, Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie

4. *Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust.2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm. W Dz. U. z 2016 r. poz. 1311):*

4.1. Tytuł osiągnięcia naukowego:

Mechanizmy kształtujące zmienność strategii rozrodczych stłubi (Cnidaria: Hydridae)

Osiągnięcie naukowe stanowi 6 powiązanych tematycznie publikacji naukowych opublikowanych w latach 2011-2019 w czasopismach znajdujących się w bazie Journal Citation Reports. Kopie publikacji wchodzących w skład osiągnięcia naukowego znajdują się w Załączniku 4. Oświadczenia współautorów są zamieszczone w Załączniku 5.

4.2. Wykaz publikacji wchodzących w skład osiągnięcia naukowego:

1. **Kaliszewicz A.** 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. *Ecological Research* 26:147–152.
IF₂₀₁₁ =1,565; 5-letni IF₂₀₁₁ = 1,477; punkty MNiSW: 20
2. **Kaliszewicz A., Lipińska A.** 2012. Maturation costs affect maturation timing: sexual reproduction in a heterogonic hydra. *Hydrobiologia* 679: 19-25.
IF₂₀₁₂ =1,985; 5-letni IF₂₀₁₂ = 2,270; punkty MNiSW: 30
3. **Kaliszewicz, A., Lipińska A.** 2013. Environmental condition related reproductive strategies and sex ratio in hydras. *Acta Zoologica* 94: 177–183.
IF₂₀₁₃ =1,296; 5-letni IF₂₀₁₃ = 1,280; punkty MNiSW: 25
4. **Kaliszewicz A.** 2015. Intensity-dependent response to temperature in *Hydra* clones. *Zoological Science* 32: 72-76.
IF₂₀₁₅ =0,814; 5-letni IF₂₀₁₅ =0,861; punkty MNiSW: 20
5. **Kaliszewicz A.** 2018. Sex ratio patterns and trade-off between sexual and asexual reproduction in the brown hydra. *Freshwater Science* 37: 551–561.
IF₂₀₁₇ =2,489; 5-letni IF₂₀₁₇ = 2,951; punkty MNiSW: 30
6. **Kaliszewicz A.** 2019. Variations of hydra reproductive strategies arising from its modular structure. Two aspects of the modular reproductive effect. *Ecological Modelling* 393: 52–60. IF₂₀₁₇ =2,507; 5-letni IF₂₀₁₇ = 2,697; punkty MNiSW: 25

Summaryczny IF = 10,656

Summaryczny 5-letni IF z roku wydania: 11,536

Summaryczne punkty MNSiW: 150

4.3. Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem osiągnięć naukowo-badawczych:

WPROWADZENIE

Blisko spokrewnione ze sobą gatunki, których osobniki stosują zróżnicowane systemy rozrodu, mogą być modelowymi organizmami do badań strategii rozrodczych i czynników, które na nie wpływają. Szczególnie przydatne wydają się być organizmy mogące rozmnażać się zarówno płciowo jak i bezpłciowo, np. przez pączkowanie, podział czy fragmentację. U tych organizmów w wyniku rozmnażania bezpłciowego powstaje klon, którego uznaje się za osobnika modułowego, tzw. genet. Podział na organizmy unitarne i modułowe znany jest od lat 80-i 90-tych XX wieku (Marfenin 1993; Gattsuk 2008). Budowa modułowa utożsamiana jest głównie z roślinami, ale wśród organizmów zwierzęcych też takie występują. Są nimi przede wszystkim zdolne do rozmnażania bezpłciowego, często osiadłe i kolonijne bezkręgowce, takie jak Porifera, Cnidaria i Tunicata. Niektóre gatunki modułowe nie tworzą kolonii i mają zdolność do przemieszczania się. W takim przypadku poszczególne moduły mogą żyć w oddaleniu od siebie i w różnych warunkach. Z genetycznego punktu widzenia w dalszym ciągu stanowią one jednego osobnika. Taka sytuacja ma miejsce u stułbi (Cnidaria: Hydridae), ukwiałów (Cnidaria: Anthozoa), krążkopławów (Cnidaria: Scyphozoa), niektórych gatunków wirków (Platyhelminthes: Turbellaria), wstężnic (Nemertea), wieloszczetów (Annelida: Polychaeta), skąposzczetów (Annelida: Oligochaeta), rozgwiazd (Echinodermata: Asteroidea) i węzowideł (Echinodermata: Ophiuroidea). U części z wymienionych powyżej grup można zaobserwować dużą plastyczność strategii rozrodczych poszczególnych modułów, co pozwala na badanie czynników i mechanizmów mogących wpływać na zmienność strategii rozrodu.

U gatunków modułowych, które są hermafrodytami sytuacja komplikuje się jeszcze bardziej, gdyż w przeciwieństwie do hermafrodytycznych gatunków unitarnych, poszczególne moduły składające się na osobnika, mogą odmiennie alokować energię w funkcje męskie i żeńskie. Jeżeli gatunki modułowe są ze sobą blisko spokrewnione i dodatkowo różnią się strategiami rozmnażania płciowego, np. hermafrodytyczne versus rozdzielнопłciowe, to można spróbować wyodrębnić czynniki, które odpowiadają za stosowanie przez osobnika określonych strategii rozrodczych. Należy podkreślić, że wpływ poszczególnych czynników na wybór strategii rozrodczych przez osobniki modułowe nie został dostatecznie poznany. Zwierzętami o dużej zmienności strategii rozrodczych, pasującymi do powyższego opisu są parzydełkowce (Cnidaria), a wśród nich stułbie, ukwiały, np. *Aiptasia diaphana* (Armoza-Zvuloni et al. 2014), meduzy stułbiopławów i krążkopławy (Carré i Carré 2000, Helm 2018). Oprócz parzydełkowców, zwierzętami o strukturze modułowej i dużej zmienności strategii rozrodczych są niektóre wirki (Dugesidae; Kobayashi et al. 2012), wstężnice (Lineidae; Ament-Valasquez et al. 2016) i wieloszczety (Spionidae; np. *Pygospio elegans*; Bolam 2004).

Wśród wyżej wymienionych grup, stułbie są zwierzętami o bardzo prostej budowie ciała, mają zasięg kosmopolityczny, często masowo występują w wodach słodkich (Kanaev 1952, Slobodkin i Bossert 2010), a z uwagi na to, że nie tworzą kolonii, mogą przemieszczać się na większe odległości (Łomnicki i Slobodkin 1966). Ich poszczególne moduły powstają w wyniku pączkowania i wykazują dużą plastyczność fenotypową (mogą być funkcjonalnie

samcami lub samicami a u gatunków hermafrodytycznych obojnakami). Ponadto poszczególne gatunki mogą być hermafrodytami sekwencyjnymi (*Hydra vulgaris*), hermafrodytami równoczesnymi (*Hydra circumcincta*, *Hydra viridissima*) lub mogą być rozdzielnopłciowe (*Hydra oligactis*) (Kanaev 1952, Burnett 1973). Różne czynniki ekologiczne indukują u stułbi poszczególne sposoby rozrodu. Do najważniejszych zalicza się zmiany temperatury i długości dnia, zagęszczenie osobników oraz dostępność pokarmu (Whitney 1907, Burnett 1973, Giese i Pearse 1974, Campbell 1999). U stułbi, podobnie jak u większości bezkręgowców o budowie modułowej, w korzystnych warunkach środowiska podstawowym typem rozmnażania jest rozmnażanie bezpłciowe. Zmieniające się warunki indukują rozmnażanie płciowe, w wyniku którego powstają zygoty zdolne przeczekać trudne warunki (Schierwater i Hauenschild 1990, Manconi i Pronzato 1991). Za główny czynnik, informujący o pogarszaniu się warunków, uważane są zmiany temperatury, na które stułbie oraz inne organizmy takie jak stułbiopławy, wirki i skąposzczety, reagują indukcją rozmnażania płciowego (Vowinckel 1970, Burnett 1973, Giese i Pearse 1974, Carré i Carré 2000). Zaobserwowano, że u stułbi uruchomienie rozmnażania płciowego zależy od kierunku zmian temperatury. W związku z tym wyróżniono następujące grupy:

- „cold-crisis” – gatunki, które indukują rozmnażanie płciowe podczas obniżania temperatury wody (np. *Hydra oligactis*, *H. robusta*)
- „warm-crisis” – gatunki, które indukują rozmnażanie płciowe w odpowiedzi na wzrost temperatury (*Hydra littoralis*, *H. magnipapillata*, *H. viridissima*)
- „gatunki niesprecyzowane”, u których indukcja następuje niezależnie od kierunku zmian temperatury, np. *Hydra vulgaris*, (Burnett 1973).

W przypadku niektórych gatunków, np. *Hydra circumcincta*, brak jest informacji dotyczących warunków powodujących indukowanie rozmnażania płciowego.

U wielu organizmów, rozmnażanie płciowe wiąże się z zaprzestaniem rozmnażania bezpłciowego. Taka sytuacja ma miejsce u skąposzczetów (np. z rodziny Naididae) oraz wielu gatunków parzydełkowców. Nie jest to jednak regułą, gdyż żyjąca w symbiozie z zielenicami z rodzaju *Chlorella* stułbia zielona (*H. viridissima*) wytwarza pączki potomne również podczas rozmnażania płciowego. W literaturze istnieją doniesienia, że stułbie „warm-crisis” w przeciwieństwie do gatunków „cold-crisis” nie przerywają odżywiania oraz rozmnażania bezpłciowego w momencie wytwarzania gonad (Brien i Reniers-Decoen 1950, Burnet i Diehl 1964). Szeroko opisywany był temat rozmnażania bezpłciowego stułbi oraz czynników indukujących rozmnażanie płciowe (Stiven 1965, Tökölyi et al. 2016). Z drugiej strony dane dotyczące rozmnażania płciowego, tj. typu rozrodu (rozdzielnopłciowość, hermafrodytyzm sekwencyjny vs. równoczesny) a w szczególności proporcji płci w populacjach stułbi, są niekompletne i często sprzeczne.

Strategie rozrodcze stułbi charakteryzuje niezwykła zmienność i złożoność. Blisko spokrewnione gatunki, rozmnażają się bezpłciowo w podobny sposób wytwarzając pączki potomne ale już ich strategie rozmnażania płciowego mogą być zupełnie różne. Obserwujemy gatunki rozdzielnopłciowe (*H. oligactis* i *H. pseudoligactis*), hermafrodyty sekwencyjne (*H. vulgaris*), hermafrodyty równoczesne (*H. circumcincta*, *H. viridissima*), a wśród nich zdolne do samozapłodnienia, np. *H. circumcincta*. Zróżnicowanie strategii rozrodczych stułbi jest przyczyną wielu nieścisłości w opisie czynników środowiskowych indukujących rozmnażanie płciowe, typu hermafrodytyzmu (sekwencyjny czy

równoczesny), nierównej proporcji płci na korzyść samców w populacjach gatunków rozdzielnopłciowych a szczególnie proporcji płci w populacjach gatunków hermafrodytycznych. Dodatkowo, podczas opisywania procesów zachodzących u stułbi zdarzały się błędy, wynikające z niepoprawnej identyfikacji taksonomicznej (często mylono *Hydra attenuata* Schulze, 1917 i *Hydra vulgaris* Pallas, 1766). Takie pomyłki dotyczyły także innych gromad parzydełkowców, np. ukwiałów z rodzaju *Urticina* oraz *Aulactinia* (Sanamyan i Sanamyan, 2006). Najbardziej niedokładnie opisanym i pełnym nieścisłości aspektem rozmnażania stułbi okazuje się być proporcja płci. U gatunków hermafrodytycznych, u których mogą być obecne funkcjonalne samce oraz samice, badania proporcji płci były pomijane. Natomiast w populacjach gatunków rozdzielnopłciowych, np. *Hydra oligactis* i *H. pseudoligactis*, proporcja płci opisywana była jako przesunięta na korzyść samców, które w niektórych populacjach stanowiły nawet 100% dojrzałych płciowo stułbi (Pennak 1978, Bell i Wolfe 1984). Przyczyny tej dysproporcji, odbiegającej od równej proporcji płci według teorii Fishera (1930), nie były wcześniej opisane i są jednym z celów moich badań przedstawionych w autoreferacie.

CEL BADAŃ

Głównym celem przeprowadzonych badań było zrozumienie mechanizmów ekologicznych i ewolucyjnych istotnych w utrzymywaniu różnorodności strategii rozrodczych stułbi. W cyklu swoich prac podjęłam się wyjaśnienia następujących zagadnień składających się na cel główny i dotyczących:

- strategii rozrodczych przynoszących największy sukces reprodukcyjny osobnika rozumianego jako genety przy uwzględnieniu struktury modułowej
- proporcji płci występującej u stułbi w populacjach gatunków różniących się strategiami rozmnażania płciowego
- czynników indukujących rozmnażanie płciowe wybranych gatunków stułbi
- kompromisu (*ang. trade-off*) pomiędzy rozmnażaniem bezpłciowym a płciowym u wybranych gatunków rozdzielnopłciowych oraz hermafrodytycznych
- zakresu zmienności cech związanych z rozmnażaniem bezpłciowym

WYNIKI

(1). Wiele strategii rozrodczych prowadzi do podobnego sukcesu klonu rozumianego jako osobnik modułowy (genet). Porównanie dwóch aspektów modułowego efektu reprodukcyjnego u niekolonijnych gatunków hermafrodytycznych na przykładzie stułbi

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz A. 2019. Variations of hydra reproductive strategies arising from its modular structure. Two aspects of the modular reproductive effect. *Ecological Modelling* 393: 52–60

Stułbia *Hydra circumcincta* jest obojnakiem równoczesnym, zdolnym do samozapłodnienia, u którego typ produkowanych gonad zależy od wielkości ciała. Na podstawie moich badań terenowych określiłam, że bardzo małe polipy (< 1,5 mm² powierzchni ciała) nie indukują się płciowo, małe polipy (1,5-2,5 mm²) są funkcjonalnie samcami, średnie samicami, większe (>3,0 mm²) są zazwyczaj obojnakiem równoczesnymi. Pokazuje to, że koszty energetyczne związane z dojrzewaniem samic i produkowaniem oocytów przewyższają koszty wytworzenia gonad męskich. W naturalnych populacjach oraz w laboratorium zaobserwowałam obecność w różnych proporcjach polipów hermafrodytycznych, polipów funkcjonujących jako samce oraz polipów funkcjonujących jako samice.

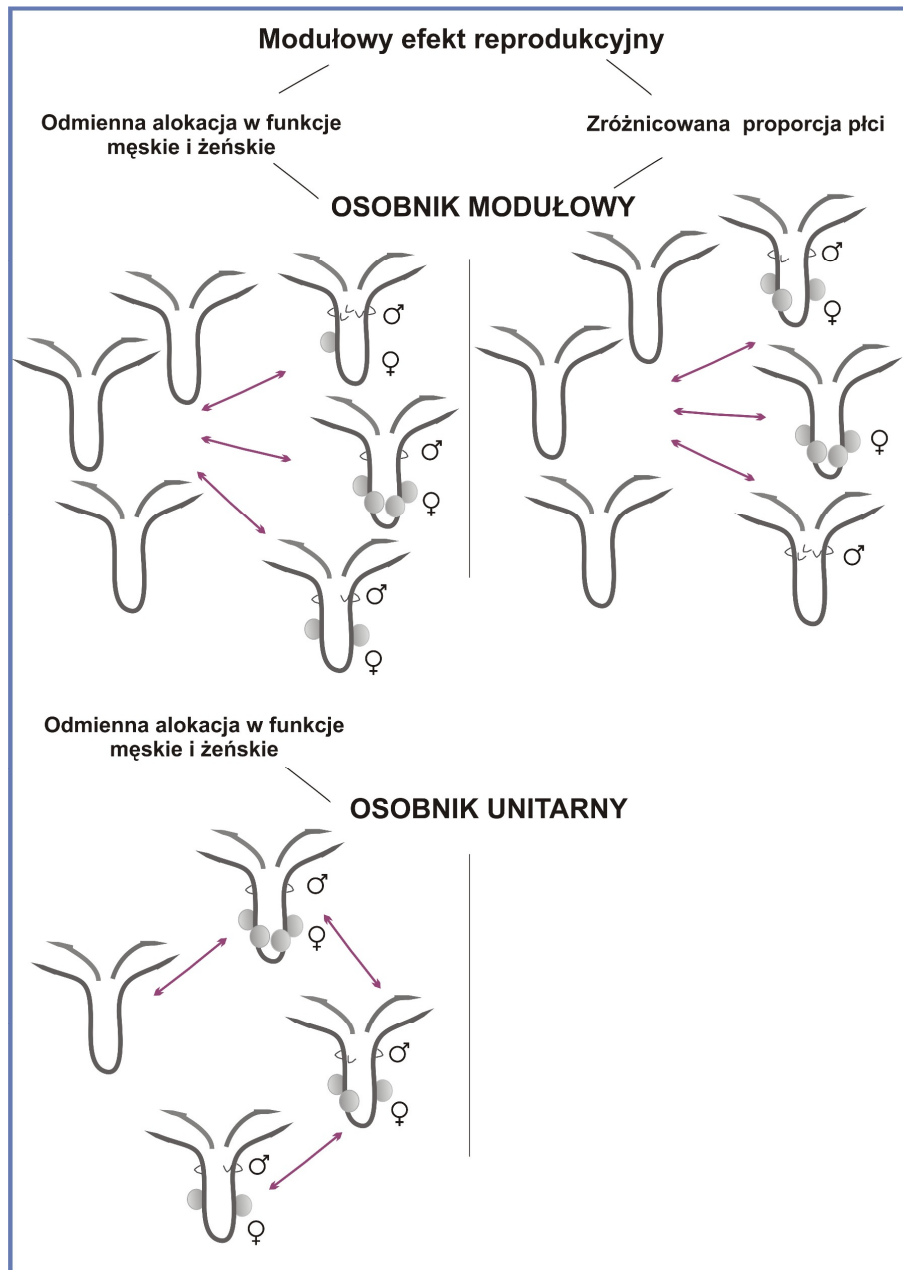
W celu porównania różnych strategii reprodukcyjnych stułbi oraz wyłonienia strategii przynoszącej największy sukces reprodukcyjny pojedynczego klonu *H. circumcincta* wykonałam model osobniczy (*ang. individual-based model, IBM*). Model został przygotowany na podstawie rzeczywistych danych, dotyczących cech życiowych *H. circumcincta*: wieku, wielkości ciała, tempa rozmnażania bezpłciowego, długości życia, momentu przełączania się poszczególnych polipów na rozmnażanie płciowe, nasilenia konkurencji o zapłodnienie komórek jajowych oraz czasu trwania sezonu płciowego. W modelu określone zostały klasy wielkości ciała polipów stułbi i związana z nimi zdolność do indukowania płciowego na przykładzie obserwacji populacji naturalnych i laboratoryjnych. Duże polipy (>3,0 mm² powierzchni ciała), które wytwarzają gonady dwojakiego rodzaju, produkują pięć razy więcej oocytów w ostatniej klasie wielkości w porównaniu z polipami, które są półtora razy mniejsze.

Strategie stułbi zostały zanalizowane w ujęciu struktury modułowej. Wiele poszczególnych modułów powstałych w wyniku rozmnażania bezpłciowego, a więc identycznych genetycznie, składa się na jednego osobnika zwanego genetem lub klonem. W przypadku stułbi hermafrodytycznych takich jak *H. circumcincta*, są to pojedyncze, hermafrodytyczne polipy, które mogą żyć samodzielnie. Takie podejście do pojęcia osobnika umożliwiło wprowadzenie terminu „modułowy efekt reprodukcyjny” (*ang. modular reproductive effect*), na który składają się dwa możliwe aspekty zmian strategii: (1) odmienna alokacja energii w funkcje męskie i żeńskie u poszczególnych modułów, (2) zmienna proporcja płci, np. modułów hermafrodytycznych w porównaniu do tych, które funkcjonują jako samce oraz tych funkcjonujących jako samice (Rys. 1). Modułowy efekt reprodukcyjny może funkcjonować również u innych niż stułbie modułowych gatunków hermafrodytycznych zwierząt, które nie są kolonijne. Zaliczyć do nich można niektóre gatunki ukwiałów (Anthozoa; np. *Aiptasia diaphana*; Armoza-Zvuloni et al. 2014), wirków (Platyhelminthes; np. *Dugesia ryukyensis*; Kobayashi et al. 2012) i wieloszczetów

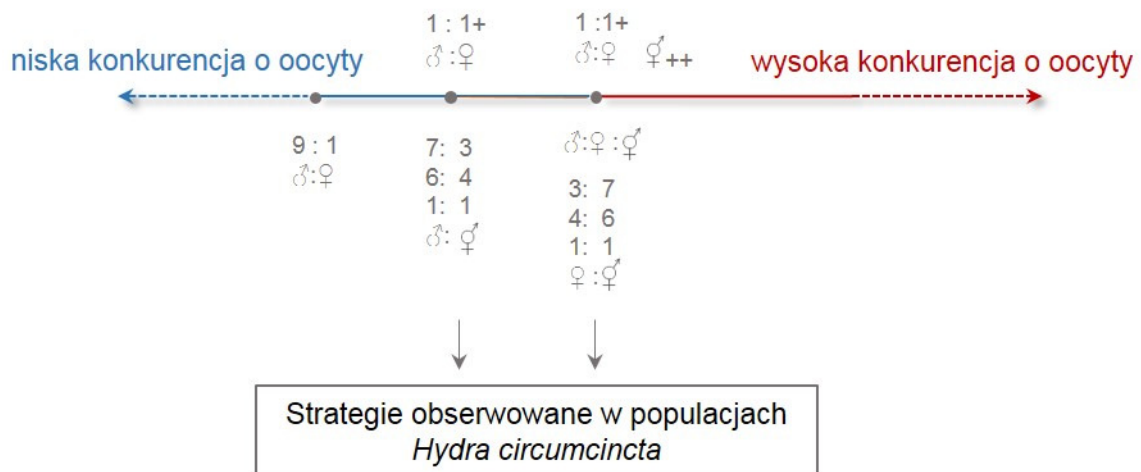
(Polychaeta; rodzina Serpulidae; Huxley 1855, Rouse i Pleijel 2001). Natomiast w przypadku gatunku o strukturze unitarnej osobnik jest pojedynczym organizmem, który może w przypadku hermafrodytycznego sposobu rozmnażania się jedynie odmiennie w czasie alokować energię w funkcje męskie i żeńskie, a więc zastosować można tylko aspekt pierwszy zmian strategii reprodukcyjnych (Rys. 1). Proporcja płci u gatunków unitarnych odnosi się do poziomu populacji a nie do pojedynczego, genetycznego osobnika.

Wyniki modelu osobniczego na przykładzie *H. circumcincta* pokazały, że w warunkach słabej konkurencji o zapłodnienie komórek jajowych najkorzystniejszą strategią dla sukcesu reprodukcyjnego klonu, mierzonego liczbą zygot, jest nierówna proporcja płci z przewagą polipów funkcjonujących jako samce. Taka sytuacja jest jednak niestabilna i prowadzi do wzrostu konkurencji. Przy wzroście konkurencji w hipotetycznym scenariuszu, w którym polipy stułbi zdolne są do magazynowania dużych ilości energii i inwestowania jej w produkcję oocytów, korzystnymi strategiami są: (1) równa proporcja polipów funkcjonujących jako samce i samice przy zdolnościach tych ostatnich do inwestowania dużych ilości energii w produkcję oocytów oraz (2) obojnacze polipy ze zwiększoną alokacją w oocyty (Rys. 2). W scenariuszu, w którym zgodnie z danymi rzeczywistymi zdolność polipów stułbi do magazynowania dużych ilości energii i inwestowania jej w produkcję oocytów jest ograniczona, korzystnych jest wiele strategii: obecność w różnych proporcjach obojnaków równoczesnych i polipów funkcjonujących jako samce, współwystępowanie obojnaków równoczesnych i polipów funkcjonujących jako samice, współwystępowanie obojnaków równoczesnych, polipów funkcjonujących jako samice i tych funkcjonujących jako samce (Rys. 2).

Wyniki modelu wskazują, że większe znaczenie dla dostosowania klonu, rozumianego jako osobnik modułowy, ma zmienna proporcja płci polipów niż zmienna alokacja w funkcje męskie i żeńskie hermafrodytycznych polipów. Liczne strategie reprodukcyjne prowadzące do podobnego sukcesu klonu powodują, że brak jest silnej presji selekcyjnej w kierunku jednej, konkretnej strategii. Prowadzi to do utrzymywania się wielu strategii reprodukcyjnych w populacjach stułbi. Przyczyny tego stanu pozwolił wyjaśnić model oparty na analizowaniu strategii osobnika w ujęciu modułowym oraz przyjęcie założeń modułowego efektu reprodukcyjnego.



Rys. 1. Diagram pokazujący możliwe strategie reprodukcyjne hermafrodytycznego osobnika o strukturze modułowej oraz unitarnej. Strzałki wskazują kierunki możliwych zmian strategii reprodukcyjnych. W przypadku organizmu modułowego, np. stułbi, którego poszczególne moduły razem stanowią osobnika genetycznego, możliwe są dwa aspekty zmian, nazwane przeze mnie *modułowym efektem reprodukcyjnym* (Kaliszewicz 2019): niejednakowa inwestycja w funkcje męskie i żeńskie oraz nierówna proporcja płci. Ten ostatni aspekt nie jest możliwy dla pojedynczego osobnika unitarnego.



Rys. 2. Diagram podsumowujący wyniki modelu dotyczącego strategii reprodukcyjnych zwiększających sukces reprodukcyjny klonu *H. circumcincta* jako osobnika w ujęciu modułowym. Plusy oznaczają zwiększoną inwestycję w funkcje żeńskie. Cyfry oznaczają proporcje polipów funkcjonujących jako samce, samice lub obojnaki równoczesne.

Najważniejsze osiągnięcia

- Wykazanie, że dla sukcesu reprodukcyjnego osobników modułowych stułbi korzystna jest duża różnorodność strategii rozmnażania płciowego. Ponieważ wiele strategii prowadzi do podobnego sukcesu klonu, nie ma wyraźnej presji selekcyjnej w kierunku, jednej określonej strategii. Brak wyraźnej presji selekcyjnej jest mechanizmem utrzymującym obserwowaną różnorodność strategii reprodukcyjnych stułbi
- Wprowadzenie terminu „modułowy efekt reprodukcyjny” (*ang. modular reproductive effect*), na który składają się dwa możliwe aspekty strategii reprodukcyjnych: niejednakowa inwestycja w funkcje męskie i żeńskie oraz nierówna proporcja płci poszczególnych modułów. Ten ostatni aspekt nie jest możliwy dla pojedynczego osobnika unitarnego. Modułowy efekt reprodukcyjny ma zastosowanie nie tylko w przypadku stułbi ale także innych hermafrodytycznych gatunków niekolonijnych, takich jak niektóre gatunki ukwiałów, wirków i wieloszczetów

(2) Na proporcję płci w populacjach hermafrodytycznych gatunków stułbi ma wpływ kombinacja czynników środowiskowych indukujących rozmnażanie płciowe - zmienna proporcja płci jest zgodna z wynikami modelu

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz, A., Lipińska A. 2013. Environmental condition related reproductive strategies and sex ratio in hydras. *Acta Zoologica* 94: 177–183.

oraz częściowo w pracy:

Kaliszewicz A. 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. *Ecological Research* 26:147–152.

Badania laboratoryjne zostały przeprowadzone na klonach trzech gatunków stułbi. Użyto trzech wyselekcjonowanych klonów, pochodzących z hodowli laboratoryjnej: dwóch hermafrodytów równoczesnych (*H. circumcineta* i *H. viridissima*) i jednego gatunku hermafrodyty sekwencyjnego (*H. vulgaris*). Ponadto przeprowadzono także badania na *H. viridissima*, pochodzących z populacji naturalnej (52°05'N 21°08'E). Badania przeprowadzone na klonach z hodowli laboratoryjnej oraz na pobranych w terenie polipach z populacji *H. viridissima* dały podobne wyniki. Dla klonów stułbi hodowanych w laboratorium, obecność obojnaków równoczesnych i polipów funkcjonujących jako samce obserwowana była w różnych proporcjach: 3:7 dla *H. circumcineta* w wariancie z dużą ilością pokarmu, 7:3 i 1:9 dla *H. viridissima* odpowiednio w wariantach z dużą oraz małą ilością pokarmu. Natomiast w naturalnej populacji *H. viridissima* w środku sezonu rozmnażania płciowego proporcja ta wynosiła 1:1. Także w przypadku klonów *H. vulgaris* obecność obojnaków sekwencyjnych i polipów funkcjonujących jako samce występowała w różnych proporcjach: 7:3 i 3:7 odpowiednio w wariantach z dużą oraz małą ilością pokarmu. Dla klonów *H. circumcineta* zanotowano również współwystępowanie obojnaków równoczesnych i polipów funkcjonujących jako samice w różnych proporcjach 3:7, 6:4, 1:9 zależnie od kierunku (wzrost lub spadek) zmian temperatury. W przypadku naturalnej populacji *H. viridissima* pod koniec sezonu rozmnażania płciowego badania wykazały obecność zarówno obojnaków równoczesnych, funkcjonalnych samców oraz funkcjonalnych samic. Uzyskane wyniki pokazują dużą zmienność proporcji płci obojnaków do funkcjonalnych samców oraz funkcjonalnych samic co jest zgodne z wynikami uzyskanymi w modelu.

W porównaniu do badań terenowych prowadzonych na naturalnych populacjach stułbi, badania w warunkach laboratoryjnych pozwalają na sprawdzenie różnych wariantów czynników indukujących rozmnażanie płciowe. Kombinacja zmian temperatury (spadek lub wzrost) i zasobów pokarmowych (10-krotna różnica w między wariantami pokarmowymi MinF i MaxF) pozwoliła określić, że zmiany temperatury mają większy wpływ na indukcję płciowych osobników hermafrodytycznych gatunków stułbi niż zasoby pokarmowe. Ponadto okazało się, że słabo poznany pod kątem rozmnażania płciowego gatunek *H. circumcineta*, podobnie jak *H. vulgaris*, reaguje indukcją zarówno na wzrost jak i na spadek temperatury. Gatunków tych nie można zatem zaliczyć ani do grupy „cold-crisis” ani „warm-crisis” (Burnett 1973), pozostają więc jako gatunki „niesprecyzowane”. Stułbia zielona *H. viridissima*, została rozpoznana jako gatunek „warm-crisis” zarówno w badaniach terenowych jak i laboratoryjnych. Proporcje płci u trzech badanych gatunków

hermafrodytycznych okazały się być zależne od czynników środowiskowych: kierunku zmian temperatury oraz zasobów pokarmowych. W przypadku hermafrodyty sekwencyjnego *H. vulgaris* w warunkach wzrostu temperatury obserwowane były obojnaki oraz funkcjonalne samce, a przy spadku temperatury wyłącznie funkcjonalne samice. Obecność obojnaków równoczesnych i funkcjonalnych samic została zanotowana dla *H. circumcincta* we wszystkich wariantach, z wyjątkiem wariantu ze spadkiem temperatury i obfitością pokarmu. W tych warunkach zaobserwowane zostały obojnaki równoczesne i funkcjonalne samce. U *H. viridissima* we wszystkich wariantach doświadczenia występowały obojnaki równoczesne oraz funkcjonalne samce. W warunkach wzrostu temperatury dla wszystkich badanych gatunków stułbi wyższa była proporcja obojnaków w wariacie z obfitością pokarmu niż w wariacie z ograniczonymi zasobami pokarmowymi. Pośrednio może to wskazywać na wyższe koszty obojactwa (wytwarzanie dwóch rodzajów gonad) w porównaniu do funkcjonalnych samic lub samców.

Najważniejsze osiągnięcia

- Wykazanie zmienności proporcji płci w populacjach oraz klonach stułbi hermafrodytycznych w zależności od warunków środowiskowych
- Wskazanie, że wcześniej nieopisana pod kątem rozmnażania płciowego *H. circumcincta* jest „gatunkiem niesprecyzowanym” (dojrzewa płciowo zarówno w warunkach spadku jak i wzrostu temperatury)
- Wykazanie, że koszty reprodukcji zależne od płci wydają się ogólną prawidłowością u stułbi. U gatunków *H. circumcincta* i *H. viridissima* wyższe są koszty reprodukcji płciowej u obojnaków w porównaniu do samców.

(3) W populacjach rozdzielнопłciowej stułbi szarej (*Hydra oligactis*) proporcja płci zmienia się według charakterystycznego, powtarzalnego wzorca - przyczyną jest opóźniona względem samców indukcja samic

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz A. 2018. Sex ratio patterns and trade-off between sexual and asexual reproduction in the brown hydra. *Freshwater Science* 37: 551–561.

W warunkach spadku temperatury występującego w klimacie umiarkowanym, jesienią (październik-listopad) w naturalnych populacjach *H. oligactis* pojawiają się polipy zaindukowane do rozmnażania płciowego. Zaobserwowałam, że niezależnie od badanej populacji, proporcja płci w populacjach rozdzielнопłciowej stułbi szarej *H. oligactis* zmienia się w czasie trwania sezonu płciowego według powtarzalnego wzorca. Badania prowadzono na populacjach pochodzących z trzech stanowisk na terenie Polski (Jezioro Dziekanowskie 52°22'N 20°50'E, Jezioro Habdzińskie 52°05'N 21°09'E i rzeczka Jeziorka 52°05'N 21°08'E). We wszystkich przypadkach, w pierwszej kolejności pojawiły się zaindukowane samce a zaindukowane samice występowały w populacji po około 7-14 dniach od momentu pojawienia się dojrzałych samców. Czas pojawienia się w populacji samic był zależny od roku. Z czasem proporcja płci u tego gatunku wyrównywała się, a pod koniec sezonu rozmnażania płciowego (listopad-grudzień) dominowały samice. Samce, które wcześniej zaindukowały się do rozmnażania płciowego, pod koniec sezonu zginęły lub resorbowały gonady i przełączały się z powrotem na rozmnażanie bezpłciowe. W populacji pozostały

więc głównie dojrzałe płciowo samice z przyczepionymi zygotami. Zygoty po pewnym czasie oddzielały się. Samice w większości degenerowały i ginęły. Badania wykazały, że proporcja płci w dwóch na trzy zbadane stanowiska była zgodna z teorią Fishera i wynosiła 1:1. W trzecim stanowisku (J. Habdzińskie) nie zaobserwowano zaindukowanych samic, obecne były wyłącznie dojrzałe płciowo samce. Płeć u tego gatunku stułbi jest determinowana genetycznie. Samice w wyniku pączkowania produkują klony żeńskie, natomiast samce klony męskie. Przyczyną braku zaindukowanych płciowo samic może być mała liczba klonów żeńskich lub ich brak w trzecim stanowisku (nieduży zbiornik o powierzchni 5,5 ha). Eksperyment laboratoryjny pokazał, że polipy żeńskie w warunkach dużych zasobów pokarmowych pączkują w porównywalnym tempie jak polipy męskie. Sytuacja zmienia się w warunkach ograniczonej ilości pokarmu. Przy małej ilości pokarmu klony żeńskie pączkują istotnie wolniej niż męskie - tempo pączkowania poszczególnych polipów żeńskich jest dużo mniejsze. Hipoteza, która może tłumaczyć brak samic w trzecim stanowisku dotyczy konsekwencji niedoborów pokarmu co z biegiem czasu mogło wpłynąć ujemnie na liczebność klonów żeńskich w większym stopniu niż męskich. Można tak wnioskować na podstawie danych o zagęszczeniu stułbi. W sezonie rozmnażania bezpłciowego, zagęszczenie stułbi na 100g suchej masy roślin było odpowiednio 13 razy i 2281 razy niższe w Jeziorze Habdzińskim (1942 stułbie/100g suchej masy makrofitów) w porównaniu z J. Dziekanowskim (25533 stułbie/100g suchej masy makrofitów) i rzeczką Jeziorką (4430000 stułbi/100g suchej masy makrofitów).

Wzorzec zmian proporcji płci stułbi szarej w dwóch stanowiskach (J. Dziekanowskie i Jeziorka) był obserwowany na przestrzeni kilku lat badań. Przedstawione wyniki zasługują zatem na miano zjawiska powtarzalnego, a nie przypadkowego. Istotnym wydaje się być pytanie, dlaczego samice *H. oligactis* indukują się w przeważającej większości później od samców - to zachowanie jest powtarzane co roku. W oparciu o dane literaturowe można wykluczyć późniejsze dojrzewanie samic, spowodowane ograniczeniami fizjologicznymi. Aby proces spermatogenezy i oogenezy u *H. oligactis* mógł przebiegać prawidłowo, wymagana jest ta sama górna temperatura progowa 12°C (Littlefield 1985, Littlefield et al. 1991). Samice nie wymagają zatem niższej niż samce temperatury aby osiągnąć dojrzałość płciową. W przeprowadzonych przeze mnie eksperymentach laboratoryjnych nad indukowaniem rozmnażania płciowego stułbi, samce i samice wytwarzające gonady pojawiały się przy podobnej temperaturze (odpowiednio 11°C i 10°C). Oogeneza nie trwa również dłużej niż spermatogeneza. W populacji z J. Dziekanowskiego samice dojrzewające płciowo, pojawiały się w tym samym czasie (rok 2006, w którym odnotowano gwałtowny spadek temperatury o 8°C/10 dni) lub nawet do 20 dni później niż dojrzałe płciowo samce w latach 2007-2008, kiedy spadek temperatury był łagodniejszy, o 3°C/10 dni. Dane literaturowe również nie potwierdzają dłuższego procesu oogenezy niż spermatogenezy, a raczej opóźnione płciowe indukowanie się polipów zdeterminowanych jako samice (Littlefield 1986). Przyczyna opóźnionego dojrzewania samic względem samców nie wynika z ograniczeń fizjologicznych.

Najważniejsze osiągnięcia

- Opisanie powtarzalnego wzorca zmian proporcji płci u rozdzielnopłciowego gatunku stułbi szarej *Hydra oligactis*. Zmiany wynikają z opóźnionej względem samców indukcji samic

- Wskazanie, że klony stułbi szarej zdeterminowane jako samice w warunkach niedoborów pokarmu istotnie wolniej przyrastają liczebnie w wyniku pączkowania niż klony zdeterminowane jako samce. Może to mieć wpływ na liczebną dominację dojrzałych płciowo samców obserwowaną w niektórych populacjach stułbi szarej

(4) Opóźniona względem samców indukcja płciowa samic *H. oligactis* jest wynikiem adaptacji ewolucyjnej opartej na różnych kosztach reprodukcji dla każdej płci i kompromisu między rozmnażaniem bezpłciowym a płciowym

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz A., Lipińska A. 2012. Maturation costs affect maturation timing: sexual reproduction in a heterogonic hydra. *Hydrobiologia* 679: 19-25.

Polipy stułbi szarej zdeterminowane jako samce lub samice w momencie przejścia na rozmnażanie płciowe zaprzestają pączkowania i zwiększają swoje rozmiary ciała, statystycznie istotnie w porównaniu do polipów, które pozostają bezpłciowe. Należy dodać, że nie wszystkie stułbie przechodzą na rozmnażanie płciowe w sezonie indukcji płciowej. Bezpłciowe polipy są stale obecne w populacji. W warunkach naturalnych sprzyjających rozmnażaniu płciowemu, indukuje się od 21 do 57% polipów stułbi szarej. W warunkach eksperymentalnych procent zaindukowanych stułbi wynosi od 17 do 83% polipów. Zaindukowane płciowo samce tracą w wyniku produkcji gonad 41% wielkości ciała a samice 45% co wskazuje na koszty rozmnażania płciowego. Ponadto samice produkują średnio dwa razy mniej gonad niż samce (8) co sugeruje wyższe koszty inwestycji w gonady żeńskie niż męskie. Liczba gonad jest także pozytywnie skorelowana z wielkością ciała zarówno samic jak i samców. Gonady u stułbi są dobrze widoczne i łatwo odróżnialne. Eksperyment laboratoryjny symulujący warunki sezonu rozmnażania płciowego u stułbi szarej (spadek temperatury z 18°C do 7°C w przeciągu 28 dni i stała temperatura do 78 dnia eksperymentu) wykonany był w dwóch reżimach pokarmowych (MinF i MaxF różniące się 3-krotnie częstotliwością podawania pokarmu). Wyniki pokazały, że samice indukowały się 2 tygodnie później od samców, co potwierdza obserwacje z naturalnych populacji. Ponadto w wariancie z małą ilością pokarmu procent dojrzałych płciowo samic był istotnie niższy niż w wariancie z dużą podażą pokarmu. W przypadku samców takich różnic nie zaobserwowano. Dodatkowo w wariancie MaxF w 78 dniu eksperymentu obecne były jeszcze dojrzałe płciowo samice czego nie zaobserwowano w wariancie MinF. Dojrzałe płciowo samce w tym samym czasie były obecne niezależnie od wariantu pokarmowego. Uzyskane wyniki pośrednio wskazują na wyższe koszty rozmnażania płciowego u samic niż u samców stułbi szarej.

Samice *H. oligactis* ponoszą wyższe koszty przestawienia się z rozmnażania bezpłciowego na płciowe w porównaniu do samców. Eksperyment laboratoryjny na samcach i samicach, które rozpoczęły już dojrzewanie płciowe, przeniesionych z naturalnego zbiornika do laboratorium i aklimatyzowanych do wyższej temperatury indukującej rozmnażanie bezpłciowe wykazał, że koszty przełączenia się samic z powrotem na rozmnażanie bezpłciowe są istotnie wyższe niż u samców. W momencie kiedy samice są już zaindukowane do rozmnażania płciowego, śmiertelność związana z przestawieniem się na rozmnażanie bezpłciowe jest bardzo wysoka (90%) w porównaniu ze śmiertelnością

samców (51%) i osobników bezpłciowych, które stanowiły grupę kontrolną (19%). Zarówno u samców jak i u samic obserwowane jest przełączanie się pomiędzy rozmnażaniem płciowym i bezpłciowym, ale w przypadku samic koszty przełączenia są wielokrotnie wyższe. Jeżeli samice ponoszą tak duże koszty przełączania się z powrotem na rozmnażanie bezpłciowe, to selekcja naturalna powinna przebiegać w kierunku utrzymywania się osobników, które indukują się na wyraźny sygnał środowiskowy informujący o zbliżaniu się okresu jesienno-zimowego, kiedy temperatura przez długi okres utrzymuje się na niskim poziomie, a nie w wyniku przypadkowych, krótkotrwałych spadków temperatury. Ponieważ samice ponoszą wyższe koszty przełączenia pomiędzy rozmnażaniem płciowym i bezpłciowym niż samce, selekcja będzie silniej oddziaływała na jedną płęć. Obserwowanym efektem będzie późniejsze indukowanie się samic niż samców ponieważ samice reagują na wyraźniejsze lub dłużej trwające zmiany temperatury. Takie zachowanie się możliwe jest wówczas, jeżeli stulbie są w stanie odróżnić kierunek i siłę czynnika środowiskowego, który indukuje rozmnażanie płciowe.

Najważniejsze osiągnięcia

- Wykazanie, że za opóźnioną w porównaniu do samców indukcję płciową samic *H. oligactis* odpowiedzialne są wyższe koszty reprodukcji i przełączenia między rozmnażaniem płciowym a bezpłciowym. Samice indukują się w wyniku wyraźniejszego i dłużej trwającego czynnika środowiskowego (spadku temperatury). Jest to wynik adaptacji zapobiegającej bardzo kosztownej i ryzykownej oraz praktycznie nieodwracalnej dla samic indukcji płciowej w wyniku przypadkowego sygnału ze środowiska
- Wykazanie, że u rozdzielnopłciowej *H. oligactis* podobnie jak u gatunków hermafrodytycznych, produkcja gonad żeńskich jest kosztowniejsza niż produkcja gonad męskich co przenosi się na wyższe koszty reprodukcji płciowej u samic i obojnaków w porównaniu do samców

(5) Zarówno samce jak i samice H. oligactis, potrafią odróżnić nie tylko kierunek ale także intensywność zmian temperatury

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz A. 2015. Intensity-dependent response to temperature in *Hydra* clones. *Zoological Science* 32: 72-76.

oraz częściowo w pracy:

Kaliszewicz A. 2018. Sex ratio patterns and trade-off between sexual and asexual reproduction in the brown hydra. *Freshwater Science* 37: 551–561.

Żeńskie i męskie klony stulbi szarej pochodzące z Jeziora Dziekanowskiego oraz Jeziora Habdzińskiego umieszczono w trzech odmiennych reżimach temperatury: (1) stałym - progowa dla rozmnażania płciowego temperatura 12°C, (2) pośrednim - spadek temperatury 1°C /96 godz. oraz (3) gwałtownym - spadek temperatury 1°C /24 godz. Procent zaindukowanych płciowo samic i samców należących do tych samych klonów różnił się istotnie w zależności od wariantu. Największy był w wariacie z gwałtownym spadkiem

temperatury (45% samic z J. Dziekanowskiego oraz 39% samców z J. Dziekanowskiego i 83% samców z J. Habdzińskiego) a najniższy w wariancie, w którym temperatura była stała (9% samic z J. Dziekanowskiego oraz 11% i 29% samców, odpowiednio z J. Dziekanowskiego i J. Habdzińskiego). Wyniki wskazują na zdolność polipów stułbi szarej, zarówno tych zdeterminowanych jako samice oraz tych zdeterminowanych jako samce, do odróżniania stopnia intensywności zmian temperatury i odpowiedniego reagowania na zachodzące zmiany. W klimacie umiarkowanym nadejście okresu zimowego oznacza dla stułbi brak pokarmu, co w konsekwencji może się wiązać ze śmiercią osobników (Littlefield et al. 1991). Wykształcenie u tak prostych zwierząt jak stułbia szara zdolności do oszacowania kierunku i tempa zmian temperatury wskazuje na duże znaczenie jakie ma odpowiednio umiejscowiona w czasie indukcja rozmnażania płciowego, poprzedzająca ochłodzenie. Zdolność ta ma znaczenie także dla unikania kosztownej indukcji płciowej. Zbyt szybka reakcja na przypadkowy i krótkotrwały spadek temperatury, która następnie może wzrosnąć, może doprowadzić do śmierci zaindukowanych polipów – szczególnie samic. W związku z wyższymi kosztami rozmnażania płciowego i wyższymi kosztami przełączenia między rozmnażaniem płciowym i bezpłciowym, samice wymagają wyraźniejszego niż samce sygnału środowiskowego, aby rozpocząć dojrzewanie płciowe.

Potwierdził to eksperyment laboratoryjny trwający 15 tygodni i symulujący różne tempo zmian temperatury, w zakresie obserwowanym w środowisku naturalnym. Stułbie szare, przeniesione z naturalnej populacji z Jeziora Dziekanowskiego, które przez 3 pierwsze tygodnie poddane były działaniu większych zmian temperatury (z 15°C do 4°C), indukowały się płciowo w większej liczbie niż polipy umieszczone w wariancie z pośrednim (z 15°C do 7°C) oraz z łagodnym spadkiem temperatury (z 15°C do 8°C). W wariancie z wyraźniejszym spadkiem temperatury zaindukowane płciowo samce i samice pojawiły się od 7 do 14 dni wcześniej niż w wariancie z łagodnym spadkiem temperatury. Różnica pomiędzy procentem zaindukowanych płciowo samców w wariantach z gwałtownym i łagodnym spadkiem temperatury była mniejsza niż w przypadku samic. Samice wymagały dłużej działającego sygnału ze środowiska i reagowały w większej liczbie, jeśli spadek temperatury był wyraźniejszy. We wszystkich trzech wariantach dojrzewające płciowo samice pojawiały się o 5 – 9 dni później niż samce, przy czym w wariancie z większym spadkiem temperatury od razu w większej liczbie. Zależna od natężenia czynnika odpowiedź organizmu była wcześniej jedynie sporadycznie dokumentowana u zwierząt o bardziej złożonej budowie niż stułbie, m.in. owadów, ryb i ptaków (Shirakashi i Goater 2002, Lehane 2005, Wiltschko et al., 2007). Należy przypuszczać, że wpływ natężenia czynników środowiskowych na reakcje i zachowanie się zwierząt jest silniejszy niż się dotąd wydawało.

Najważniejsze osiągnięcie

- Wykazanie, że organizm o tak prostej budowie układu nerwowego jak stułbia szara (*H. oligactis*) jest w stanie ocenić intensywność zmian czynnika środowiskowego i dostosować do tego czas zaindukowania rozmnażania płciowego

(6) Kompromis pomiędzy rozmnażaniem płciowym a bezpłciowym u gatunków hermafrodytycznych, np. *H. viridissima*, nie jest tak wyraźny jak u rozdzielнопłciowej *H. oligactis*

Tematyka przedstawiona w pracy:

Kaliszewicz A. 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. Ecological Research 26:147–152.

Polipy stułbi szarej w momencie indukowania rozmnażania płciowego przestają wytwarzać pączki potomne i rozpoczynają wyłącznie produkcję gonad. Takie rozdzielenie w czasie dwóch typów rozrodu nie jest u stułbi regułą. Gatunki hermafrodytyczne, szczególnie zaklasyfikowane jako „warm-crisis” w momencie dojrzewania płciowego nie przerywają wytwarzania bezpłciowych pączków potomnych (Brien i Reniers-Decoen 1950, Burnet i Diehl 1964). Skalę nakładania się w czasie dwóch typów rozrodu zbadalam na podstawie stułbi zielonej *H. viridissima*. Ten gatunek charakteryzuje się posiadaniem endosymbiontów, zielenic z rodzaju *Chlorella*, które dostarczają polipom węglowodanów produkowanych w wyniku fotosyntezy, zapewniając im dodatkowe źródło energii (Kanaev 1952). Polipy stułbi zielonej zebrane z naturalnego siedliska (rzeczka Jeziorka 52°05'N 21°08'E) w czasie trwania sezonu płciowego tego gatunku (maj-czerwiec) zostały pogrupowane w zależności od zaindukowania i rodzaju wytworzonych gonad na: (1) bezpłciowe, (2) obojnaki równoczesne, (3) polipy funkcjonujące jako samce oraz (4) polipy funkcjonujące jako samice. Tych ostatnich było najmniej (ok. 10%) i pojawiły się pod koniec sezonu płciowego. Polipy funkcjonujące jako samce nie przerywały tworzenia pączków potomnych i produkowały ich tak samo dużo (do 5 pączków równocześnie) jak polipy, które pozostały bezpłciowe. Analiza wielkości ciała polipów oraz liczby tworzonych przez nie pączków potomnych pozwoliła na stwierdzenie pozytywnej korelacji pomiędzy wielkością ciała a liczbą wytwarzanych pączków u funkcjonalnych samców oraz osobników bezpłciowych. Ze względu na naturalną kurczliwość żywych stułbi nie mierzyłam długości polipów ale wprowadziłam pomiar powierzchni ciała według zaproponowanego wzoru $A_H = \pi \cdot w \cdot l$, gdzie w jest szerokością (mm) w najszerszym miejscu a l jest długością polipa (mm) mierzoną bez czułek. Taki przyżyciowy sposób pomiarów wielkości ciała pozwalał na większą dokładność i powtarzalność w porównaniu do pomiarów długości ciała, która w zależności od stopnia rozciągnięcia stułbi może zmieniać się kilkukrotnie.

W przeciwieństwie do funkcjonalnych samców, obojnaki równoczesne wytwarzały tylko jeden pączek i były mniej liczne (16%) niż polipy, które pozostały bezpłciowe (31%). Pączków potomnych nie wytwarzały funkcjonalne samice. Z produkcją pączków potomnych wiąże się konieczność inwestowania energii. Stwierdzenie, że obojnaki oraz funkcjonalne samice ograniczają lub zaprzestają produkcji pączków potomnych wskazuje pośrednio na wysokie koszty wytwarzania oocytów. Potwierdza to również fakt, że zarówno funkcjonalne samice oraz obojnaki równoczesne stułbi zielonej są w stanie wyprodukować tylko po jednym oocyte w sezonie rozmnażania płciowego. Natomiast produkcja pączków potomnych przez funkcjonalne samce odbywa się w takim samym tempie co u polipów niedojrzałych płciowo. Występuje tu również podobna, pozytywna zależność pomiędzy liczbą pączków a wielkością ciała, co wskazuje na niskie koszty wytwarzania gonad męskich. Należy zaznaczyć, że koszty reprodukcji są zależne od płci – prawidłowość ta odnosi się zarówno do gatunków hermafrodytycznych jak i rozdzielнопłciowych. Wniosek

ten potwierdzają otrzymane przeze mnie wyniki dla *H. circumcincta*, *H. oligactis* oraz *H. viridissima*. Wyższe koszty reprodukcji u samic w porównaniu do samców opisywane były również dla innych gatunków zwierząt, m.in. wieloszczetów, ryb, gadów (Berglund 1986, Berglund et al. 1986, Hendry i Berg 1999, Madsen i Shine 2000, Okuda 2001, Hayward i Gillooly 2011).

Najważniejsze osiągnięcia

- Wskazanie, że kompromis pomiędzy rozmnażaniem płciowym a bezpłciowym u gatunków hermafrodytycznych nie jest tak wyraźny jak u rozdzielнопłciowej *H. oligactis*. U symbiotycznej stułbi zielonej *H. viridissima* obydwie typy rozmnażania, płciowe i bezpłciowe, nakładają się w czasie, szczególnie u samców, u których dojrzałość płciowa i produkcja gonad nie ogranicza tempa pączkowania
- Wprowadzenie przyżyciowego pomiaru wielkości polipów stułbi opartego na powierzchni a nie długości ciała

(7) Cechy związane z rozmnażaniem bezpłciowym zależą od gatunku i klonu stułbi

Tematyka częściowo przedstawiona w pracach:

Kaliszewicz, A., Lipińska A. 2013. Environmental condition related reproductive strategies and sex ratio in hydras. *Acta Zoologica* 94: 177–183.

Kaliszewicz A. 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. *Ecological Research* 26:147–152.

Kaliszewicz A. 2018. Sex ratio patterns and trade-off between sexual and asexual reproduction in the brown hydra. *Freshwater Science* 37: 551–561.

Duża zmienność sposobów rozmnażania płciowego stułbi wydaje się kontrastować z jednym rodzajem strategii rozmnażania bezpłciowego wspólnym dla wszystkich gatunków – pączkowaniem. Badania przeprowadzone przeze mnie i zaprezentowane w przedstawionych wyżej artykułach objęły także cechy związane z rozmnażaniem bezpłciowym. Wyniki pokazały, że poszczególne gatunki stułbi wyróżnia wiele cech związanych z tym typem rozrodu. Istotne różnice dotyczą z jednej strony tempa pączkowania a także wielkości pączków potomnych. Cechy te wyraźnie zależą od wielkości ciała. Większe gatunki, np. *H. vulgaris*, rozmnażają się bezpłciowo wolniej ale produkują większe pączki potomne, natomiast mniejsze stułbie, np. *H. circumcincta* mają większe tempo pączkowania i mniejsze pączki potomne. Najwyższe tempo rozmnażania bezpłciowego odnotowałam dla symbiotycznej stułbi zielonej *H. viridissima*, na co wskazują również wcześniejsze dane literaturowe przedstawiające stułbię zieloną jako gatunek o wysokim tempie wzrostu z szybkim tempem wytwarzania pączków potomnych (Loomis 1953; Stiven 1965).

Zbadane przeze mnie gatunki stułbi wytwarzają równocześnie różną liczbę pączków potomnych. Najwięcej, pięć sztuk, można zaobserwować na polipach stułbi zielonej. U innych gatunków stułbi obserwuje się od jednego do trzech widocznych pączków.

Odległość osiedlania się stułbi potomnych od polipa macierzystego także zależy od gatunku. Najmniej ruchliwe okazały się stułbie potomne *H. circumcincta*, zwłaszcza w porównaniu z *H. vulgaris* i *H. viridissima*. U tych ostatnich gatunków na odległość osiedlania się osobników potomnych pozytywnie wpływała temperatura.

W przypadku rozdzielnopłciowej stułbi szarej *H. oligactis* tempo pączkowania zależało od płci klonu (czy był to klon męski czy żeński), zasobów pokarmowych a także siedlisk, z których pochodziły pojedyncze polipy, dające początek namnażanym w laboratorium klonom. Duża zmienność między poszczególnymi klonami, np. w wielkości ciała, była opisywana w literaturze dla różnych gatunków stułbi (Bossert 1987). Według dostępnych danych, przeprowadzone przeze mnie badania jako pierwsze dokumentują różnice w tempie rozmnażania bezpłciowego w zależności od płci klonu rozdzielnopłciowej *H. oligactis*.

Najważniejsze osiągnięcie

- Wykazanie, że pomimo jednej wspólnej dla wszystkich gatunków stułbi strategii rozmnażania bezpłciowego – pączkowania, poszczególne gatunki i ich klony zależnie od zdeterminowanej płci, różnią się wieloma cechami związanymi z tym typem rozrodu.

MOŻLIWOŚĆ SZERSZEGO WYKORZYSTANIA WYNIKÓW

Przedstawione osiągnięcia stanowiące kompleksowe porównanie różnych strategii rozrodczych stułbi i kompromisów pomiędzy dwoma typami rozrodu można rozszerzyć na inne gatunki zwierząt zdolnych do rozmnażania bezpłciowego i płciowego. Włączając gatunki partenogenetyczne, przedstawiciele aż 8 typów taksonomicznych mają zdolność do dwóch sposobów rozrodu. Zastosowane w moich badaniach ujęcie modułowe osobnika i uzyskane wyniki modelu, potwierdzone w badaniach terenowych i eksperymentalnych, pokazują jak ważne są prawidłowe założenia wyjściowe w badaniach ewolucyjnych. Badanie optymalnych strategii oraz cech historii życia opiera się w dużej mierze na pojęciu osobnika. Jego właściwa definicja jest zatem niezwykle ważna. Podejście modułowe stosowano dotychczas przede wszystkim w badaniach roślin oraz kolonijnych bezkręgowców, np. gąbek czy koralowców. Zastosowanie ujęcia modułowego do klonalnych zwierząt, których poszczególne moduły nie są kolonijne a wolnożyjące, umożliwiło wyjaśnienie utrzymywania się dużej plastyczności strategii rozrodczych stułbi. Modułowe rozpatrywanie osobnika może być rozszerzone na inne gatunki zdolne do rozmnażania bezpłciowego, których moduły są wolnożyjące. Należą do nich poszczególne gatunki ukwiałów, wirków, wstężnic, wieloszczetów, skąposzczetów, rozgwiazd i wężowideł. Jeżeli rozszerzymy listę o gatunki z apomiktyczną partenogenezą, wówczas dodać można jeszcze wrotki, wioślarki i mszyce. Analiza strategii rozrodczych tych zwierząt w ujęciu modułowym mogłaby doprowadzić do nowych, ciekawych wyników, szczególnie przy użyciu modelowania matematycznego.

Wypracowany na przykładzie stułbi *modułowy efekt reprodukcyjny* może być wykorzystywany do analizy optymalnych strategii rozrodczych hermafrodytycznych gatunków modułowych, które cechuje duża plastyczność strategii rozrodczych. Dwa aspekty

możliwych zmian strategii rozrodczych, składające się na *modułowy efekt reprodukcyjny*, można wykorzystać do zrozumienia zróżnicowania strategii takich zwierząt, jak wybrane gatunki parzydełkowców, wirków i wieloszczetów. Jeżeli w obrębie klonu mogą występować odmienne strategie rozmnażania płciowego poszczególnych modułów (funkcjonalne obojnaki, samice lub samce) wówczas *modułowy efekt reprodukcyjny* ułatwi prawidłową analizę strategii korzystnych dla sukcesu reprodukcyjnego osobnika uzupełniając wiedzę na temat mechanizmów alokacji w płeć.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Różne strategie drapieżników względem strategii ofiar – zdolność do odbioru sygnałów chemicznych i reakcji na nie u stułbi i skąposzczetów z rodziny Naididae

Oryginalne prace dotyczące przedstawionej tematyki:

- Kaliszewicz A 2003. Sublethal predation on *Stylaria lacustris*: a study of regenerative capabilities. *Hydrobiologia* 501:83–92
- Kaliszewicz A, Johst K, Grimm V, Uchmański J 2005. Predation effects on the evolution of life-history traits in a clonal oligochaete. *Am Nat* 166:409–417
- Kaliszewicz A, Uchmański J 2009. A cross-phyta response to *Daphnia* chemical alarm substances by an aquatic oligochaete. *Ecol Res* 24:461–466
- Kaliszewicz A, Uchmański J 2009. Damage released prey alarm substances or predator odours? Risk assessment by an aquatic oligochaete. *Hydrobiologia* 618:57–64
- Kaliszewicz A. 2013. Is larger better in sit-and-wait predators? Competitive superiority in *Hydra*. *Hydrobiologia* 714:105–114
- Kaliszewicz A. 2015. Conspecific alarm cues induce an alternative reproductive strategy in aquatic oligochaetes. *Limnology* 16: 85-90.
- Kaliszewicz A, Gołębiewska A. 2017. Detection ability and response of *Hydra* to the presence of conspecifics. *Fundamental and Applied Limnology* 190:309-317.

Przedstawione prace nawiązują do tematyki wpływu drapieżnictwa na strategię życiową ofiar (badania te zapoczątkowałam przed doktoratem) oraz konkurencji wewnątrzgatunkowej u drapieżników o strategii polowania „*sit-and-wait*”, takich jak stułbie czy wodne larwy niektórych owadów. Wykazałam, że wpływ drapieżnictwa na skąposzczety wodne z rodziny Naididae jest subletalny – 45% osobników przeżywa atak. Skąposzczety po ataku drapieżnika skutecznie regenerowały uszkodzenia oraz brakujące fragmenty ciała. Subletalne drapieżnictwo okazało się mieć długofalowy efekt na cechy strategii życiowych skąposzczetów, przede wszystkim na proporcję podziału paratomicznego, u tych zdolnych do rozmnażania bezpłciowego zwierząt. Model osobniczy skonstruowany w oparciu o rzeczywiste dane dotyczące *Stylaria lacustris* wykazał, że opłacalną strategią jest produkcja jak najdłuższych osobników potomnych, co prowadzi do prawie równej proporcji podziału obserwowanej u tych skąposzczetów w naturze. Zwiększa to szanse przeżycia ataku drapieżnika bezkręgowego, np. larw ważek *Zygoptera* i skuteczną regenerację uszkodzenia – letalny efekt drapieżnictwa maleje u tych zwierząt w miarę zwiększania długości ciała. Skąposzczety z rodziny Naididae okazały się mieć również zdolność do odbierania sygnałów chemicznych uwalnianych w wyniku uszkodzenia ciała osobników własnego i innych gatunków. Substancje te, często określane chemicznymi sygnałami alarmowymi, informują

o obecności drapieżnika w bliskim sąsiedztwie potencjalnej ofiary. Dwa gatunki skąposzczetów *Stylaria lacustris* oraz *Nais christinae* reagowały alternatywnymi strategiami reprodukcyjnymi na obecność chemicznych sygnałów alarmowych uwolnionych przez osobniki swojego gatunku. Badane skąposzczety zwiększały tempo podziałów oraz produkowały w wyniku podziałów większych potomków, co korelowało z wynikami modelu osobniczego. Za przedstawione badania opisane w artykule: Kaliszewicz A. 2015. Conspecific alarm cues induce an alternative reproductive strategy in aquatic oligochaetes. *Limnology* 16: 85-90, w 2016 roku otrzymałam nagrodę Best Paper Award przyznaną przez Japońskie Towarzystwo Limnologiczne.

Stylaria lacustris reagowała także zwiększeniem tempa podziałów na obecność chemicznych sygnałów pochodzących od innych gatunków należących do odmiennego typu taksonomicznego, np. wioślarek *Daphnia magna*, które mogą paść ofiarą tych samych drapieżników, tj. stułbi i larw ważek.

Ponadto wykazałam, że drapieżne bezkręgowce, takie jak stułbie, reagują na chemiczną obecność innych osobników swojego gatunku – może to być sygnał informujący o zwiększonej konkurencji. Stułbia zielona (*H. viridissima*) reagowała dwukrotnie wyższą indukcją rozmnażania płciowego w obecności osobników swojego gatunku pomimo, że nie miało to wpływu na pogorszenie się warunków życia (ilość pokarmu, poziom dostępnego tlenu w wodzie, kumulowanie się dwutlenku węgla i produktów przemiany materii). Indukcja rozmnażania płciowego jest uważana za strategię przetrwania trudnych warunków, np. suszy czy braku pokarmu. W naturalnym środowisku stułbie mogą występować w dużych zagęszczeniach, rozmieszczone często blisko siebie, przez co są zmuszone do konkurencji o pokarm. Badania bezpośredniej konkurencji o pokarm między polipami różnych klonów oraz gatunków stułbi, wykazały że bardziej konkurencyjne są nie te stułbie, które są większe ale te, które mają więcej penetrantów – parzydełek największego typu. Penetranty biorą bezpośredni udział w chwytaniu ofiar a ich liczba zależy od gatunku oraz klonu stułbi. Polipy z większą liczbą penetrantów, umiejscowionych głównie w czułkach, są w stanie skuteczniej pochwycić ofiarę i przyciągnąć ją do swojego otworu gębowego nawet jeżeli konkurują z większymi polipami, zasiedlonymi w bliskiej odległości i mogącymi pochwycić tę samą ofiarę. W przypadku drapieżników typu „sit-and-wait”, struktury, które biorą bezpośredni udział w chwytaniu ofiar w sposób istotny wpływają na sukces w wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej konkurencji o pokarm.

Przemieszczanie się wybranych parzydełkowców słodkowodnych i morskich zależy od ich strategii rozrodczych

Oryginalne prace dotyczące przedstawionej tematyki:

Kaliszewicz A., Panteleeva N., Olejniczak I., Boniecki P., Sawicki M. 2012. Internal brooding affects the spatial structure of intertidal sea anemones in the Arctic-boreal region. *Polar Biology* 35: 1911-1919.

Kaliszewicz A., Dobczyńska O. 2017. A comparative study of mobility in three *Hydra* species with different reproductive strategies. *Israel Journal of Ecology and Evolution* doi: 10.1080/15659801.2016.1276426

Zarówno stułbie jak i ukwiały są organizmami stosunkowo mało ruchliwymi. Ukwiały zamieszkujące strefę pływów litoralu morskiego często stosują strategię inkubowania larw wewnątrz ciała (*ang. internal brooding*) i uwalniania w pełni ukształtowanych ukwiałów potomnych. Badania przeprowadzone na dwóch gatunkach, *Aulactinia stella* i *Urticina crassicornis*, stosujących taką strategię i zasiedlających litoral Morza Barentsa pokazały, że ukwiały potomne osiedlają się blisko osobników macierzystych w ten sposób tworząc agregacje. W agregacji większe ukwiały potomne znajdują się w większej odległości od osobnika macierzystego niż małe. Agregacje obydwu gatunków składają się na ogół z ukwiałów o zbliżonej kolorystyce co sugerowałoby, że *U. crassicornis*, podobnie jak *A. stella*, rozmnaża się bezpłciowo, jednak dotychczas nie było to jednoznacznie udokumentowane. Strategia inkubowania larw wewnątrz ciała ogranicza dyspersję ale w przypadku trudnego środowiska jakim jest strefa pływów, umożliwia osiedlanie się osobników potomnych obok macierzystych, które przetrwały w korzystnych miejscach stwarzających schronienie przed falowaniem.

Stułbie są uważane za zwierzęta mało ruchliwe i dotychczas nie było wzmianek, że ich zdolność do przemieszczania się jest istotnie różna i zależna od gatunku i strategii rozrodczej. W przypadku stułbi przemieszczanie się polipów może być powodowane niedogodnymi warunkami, np. brakiem pokarmu w danym miejscu (Łomnicki i Slobodkin 1966). Przeprowadzone przeze mnie badania wykazały, że ruchliwość stułbi jest zjawiskiem naturalnym i jest zależna od gatunku i strategii rozrodczej, a nie od wielkości ciała polipa. Polipy *Hydra circumcincta*, która jest hermafrodytą równoczesnym o zdolności do samozapłodnienia, wykazały się mniejszą ruchliwością niż polipy stułbi rozdzielnopłciowych (*Hydra oligactis*) i hermafrodytów sekwencyjnych (*Hydra vulgaris*). Najbardziej ruchliwe polipy *H. vulgaris* były w stanie przebyć średnią odległość 20 mm w ciągu 24 godzin w temperaturze 22°C.

Niekorzystny wpływ nienasyconych kwasów tłuszczowych omega-3 na przeżywalność i strategię życiowe stułbi

Oryginalne prace dotyczące przedstawionej tematyki:

Kaliszewicz A., Jarzabek K., Szymańska J., Karaban K., Sierakowski M. 2018. Alpha-linolenic acid, but not palmitic acid, negatively impacts survival, asexual reproductive rate, and clonal offspring size in *Hydra oligactis*. *Lipids* doi: 10.1002/lipd.12026.

W ostatnich latach rozpoczęłam badania dotyczące znaczenia nasyconych i nienasyconych kwasów tłuszczowych w diecie wodnych i lądowych bezkręgowców. Badania przeprowadzone zostały na bezkręgowcach o różnych strategiach odżywiania się. Wstępne wyniki pozwalają stwierdzić, że kwasy omega-3, przede wszystkim egzogenne dla większości zwierząt kwas α -linolenowy (ALA), pomimo powszechnej pozytywnej opinii nie zawsze wpływają korzystnie na wzrost i przeżywalność bezkręgowców. Badania na stułbiach, które są drapieżnikami, pokazały, że kwasy omega-3 mogą mieć nawet negatywny wpływ na przeżywalność, tempo reprodukcji bezpłciowej oraz wielkość ciała polipów potomnych co udowodniłam na przykładzie *Hydra oligactis*. Negatywny wpływ kwasów

tłuszczowych omega-3 na cechy historii życia prostych bezkręgowców nie był dotąd dokumentowany. Wyniki moich badań sugerują, że stułbie nie są zdolne do konwertowania kwasu α -linolenowego na kwasy EPA i DHA niezbędne dla prawidłowego funkcjonowania błon komórkowych, metabolizmu kwasów tłuszczowych, sygnalizacji komórkowej i ekspresji genów (Adkins i Kelley 2010). Badania nad wpływem nienasyconych (omega-3, omega-6, omega-9) i nasyconych kwasów tłuszczowych na cechy historii życia bezkręgowców słodkowodnych, morskich oraz glebowych są przeze mnie obecnie kontynuowane w celu określenia rzeczywistej roli tych kwasów i ich znaczenia dla różnych grup troficznych i siedliskowych.

Literatura

- Adkins Y., Kelley, D.S. 2010. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of n-3 polyunsaturated fatty acids. *The Journal of Nutritional Biochemistry* 21:781–792.
- Ament-Valasquez S.L., Figuet E., Ballenghien M., Zattara E.E., Norenburg J.L., Fernández-Álvarez F.A., Bierne J., Bierne N., Galtier N. 2016. Population genomics of sexual and asexual lineages in fissiparous ribbon worms (Lineus, Nemertea): hybridization, polyploidy and the Meselson effect. *Molecular Ecology* 25: 3356–3369.
- Armoza-Zvuloni R., Kramarsky-Winter E., Loya Y., Schlesinger A., Rosenfeld H. 2014. Trioecy, a unique breeding strategy in the sea anemone *Aiptasia diaphana* and its association with sex steroids. *Biology of Reproduction* 90: 122.
- Bell G., Wolfe L.M. 1984. Sexual and asexual reproduction in a natural population of *Hydra pseudoligactis*. *Canadian Journal of Zoology* 63:851–856.
- Bolam S.G. 2004. Population Structure and Reproductive Biology of *Pygospio elegans* (Polychaeta: Spionidae) on an Intertidal Sandflat, Firth of Forth, Scotland. *Invertebrate Biology* 123:260–268.
- Berglund A. 1986. Sex change by a polychaete: effects of social and reproductive costs. *Ecology* 67: 837-845.
- Berglund A., Rosenqvist G., Svensson I. 1986. Reversed sex roles and parental energy investment in zygotes of two pipefish (Syngnathidae) species. *Marine Ecology Progress Series* 29: 209-215.
- Bossert P. 1987. The Effect of Hydra Strain Size on Growth of Endosymbiotic Algae, Department of Ecology and Evolution. State University of New York, Stony Brook.
- Brien P., Reniers-Decoen M. 1950. Etude d'*Hydra viridis* (Linnaeus); La blastogense, la spermatogenese, lovogense. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 81
- Burnett, A. L. 1973. *Biology of Hydra*. Academic Press: New York.
- Burnett A. L., Diehl N. 1964. The nervous system of *Hydra*. III. The Initiation of sexuality with special reference to the nervous system. *Journal of Experimental Zoology* 157: 237-250.
- Campbell R.D. 1999. The Hydra of Madagascar (Cnidaria: Hydrozoa). *Annales de Limnologie* 35: 95–104
- Carré D., Carré C. 2000. Origin of germ cells, sex determination, and sex inversion in medusae of the genus *Clytia* (Hydrozoa, Leptomedusae): the influence of temperature. *Journal of Experimental Zoology* 287:233-42.
- Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

- Gattsuk, L.E. 2008. Unitary and modular live beings: about the history of conception. – Vestnik TGU. Ser. Biology and Ecology 9: 29 – 41.
- Giese A.C., Pearse J.S. 1974. Reproduction of marine invertebrates. Academic Press, New York.
- Hayward A., Gillooly J.F. 2011. The cost of sex: quantifying energetic investment in gamete production by males and females. PlosOne 6: e16557.
- Helm R.R. 2018. Evolution and development of scyphozoan jellyfish. Biological Reviews 93: 1228–1250.
- Henry A.P., Berg O.K. 1999. Secondary sexual characters, energy use, senescence, and the cost of reproduction in sockeye salmon. Canadian Journal of Zoology 77: 1663-1675.
- Huxley, T. A. 1855. On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicolous annelid. The Edinburgh New Philosophical Journal 1: 113-143.
- Kanaev, I.I., 1952. Hydra. Soviet Academy of Sciences. Moscow.
- Kobayashi K, Maezawa T, Nakagawa H, Hoshi M. 2012. Existence of two sexual races in the planarian species switching between asexual and sexual reproduction. Zoological Sciences 29: 265–272.
- Lehane M.J. 2005. The biology of blood-sucking in insects. Cambridge University Press, UK
- Littlefield, C. L. 1985. Germ cells in *Hydra oligactis* males: I Isolation of a subpopulation of interstitial cells that is developmentally restricted to sperm production. Developmental Biology 112:185–193.
- Littlefield, C. L. 1986. Sex determination in hydra: Control by a subpopulation of interstitial cells in *Hydra oligactis* males. Developmental Biology 117:428–434.
- Littlefield, L., C. Finkemeier, and H. R. Bode. 1991. Spermatogenesis in *Hydra oligactis*: II How temperature controls the reciprocity of sexual and asexual reproduction. Developmental Biology 146: 292–300.
- Loomis W.F. 1953. The cultivation of hydra under controlled conditions. Science 117: 565–566.
- Łomnicki A., Slobodkin L. B. 1966. Floating in *Hydra littoralis*. Ecology 47: 881-889.
- Madsen T., Shine R. 2000. Energy versus risk: costs of reproduction in free-ranging pythons in tropical Australia. Austral Ecology 25: 670–675.
- Manconi R., Pronzato R. 1991. Life cycle of *Spongilla lacustris* (Porifera, Spongillidae): a cue for environmental dependent phenotype. Hydrobiologia 220: 155–160.
- Marfenin, N.N., 1993. Fenomen kolonial'nosti (The Phenomenon of Coloniality), Moscow: Izd. MGU.
- Okuda N. 2001. The costs of reproduction to males and females of a paternal mouthbrooding cardinalfish *Apogon notatus*. Journal of Fish Biology 58: 776–787.
- Pennak, R.W. 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. A Wiley-Interscience Publication, New York.
- Rouse G., Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, New York
- Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2006. The genera *Urticina* and *Cribinopsis* (Anthozoa: Actiniaria) from the north-western Pacific. Journal of Natural History 40:359–393.
- Schierwater, B., Hauenschild C. 1990. A photoperiod determined life-cycle in an oligochaete worm. Biological Bulletin 178:111–117.

- Slobodkin L.B., Bossert P.E. 2010. Cnidaria in Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (Third Edition) Thorp, J. H. (ed.) Amsterdam, Boston, Academic Press.
- Shirakashi S., Goater C.P. 2002. Intensity-dependent alteration of minnow (*Pimephales promelas*) behavior by a brain-encysting trematode. *Journal of Parasitology* 88: 1071–1074.
- Stiven A.E. 1965. The relationships between size, budding rate, and growth efficiency in three species of hydra. *Researches on Population Ecology* 7:1–15.
- Tökölyi J., Bradács F., Hóka N., Kozma N., Miklós M., Mucza O., Lénárt K., Ósz Z., Sebestyén F., Barta Z. 2016. Effects of food availability on asexual reproduction and stress tolerance along the fast–slow life history continuum in freshwater hydra (Cnidaria: Hydrozoa). *Hydrobiologia*, 766:121-133.
- Whitney D.D. 1907 The influence of external factors in causing the development of sexual organs in *Hydra viridis*. *Arch. Entwicklungs Mech. Org.* 24: 524-537.
- Wiltschko R., Stapput K., Bischof H.J., Wiltschko W. 2007. Light-dependent magnetoreception in birds: increasing intensity of monochromatic light changes the nature of the response. *Frontiers in Zoology* 4:5 doi:10.1186/1742-9994-4-5.
- Vowinckel C. 1970. The role of illumination and temperature in the control of sexual reproduction in the planarian *Dugesia tigrina* (Girard). *Biological Bulletin* 138: 77–87.



podpis