

**Joanna Pijanowska \***

Zakład Hydrobiologii  
Instytut Zoologii  
Uniwersytet Warszawski  
ul. Nowy Świat 67  
00-046 Warszawa

## **Podłoże, przyczyny i znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych**

**Origins, causes and significance of morphological variability of planktonic organisms**

### **1. Wstęp**

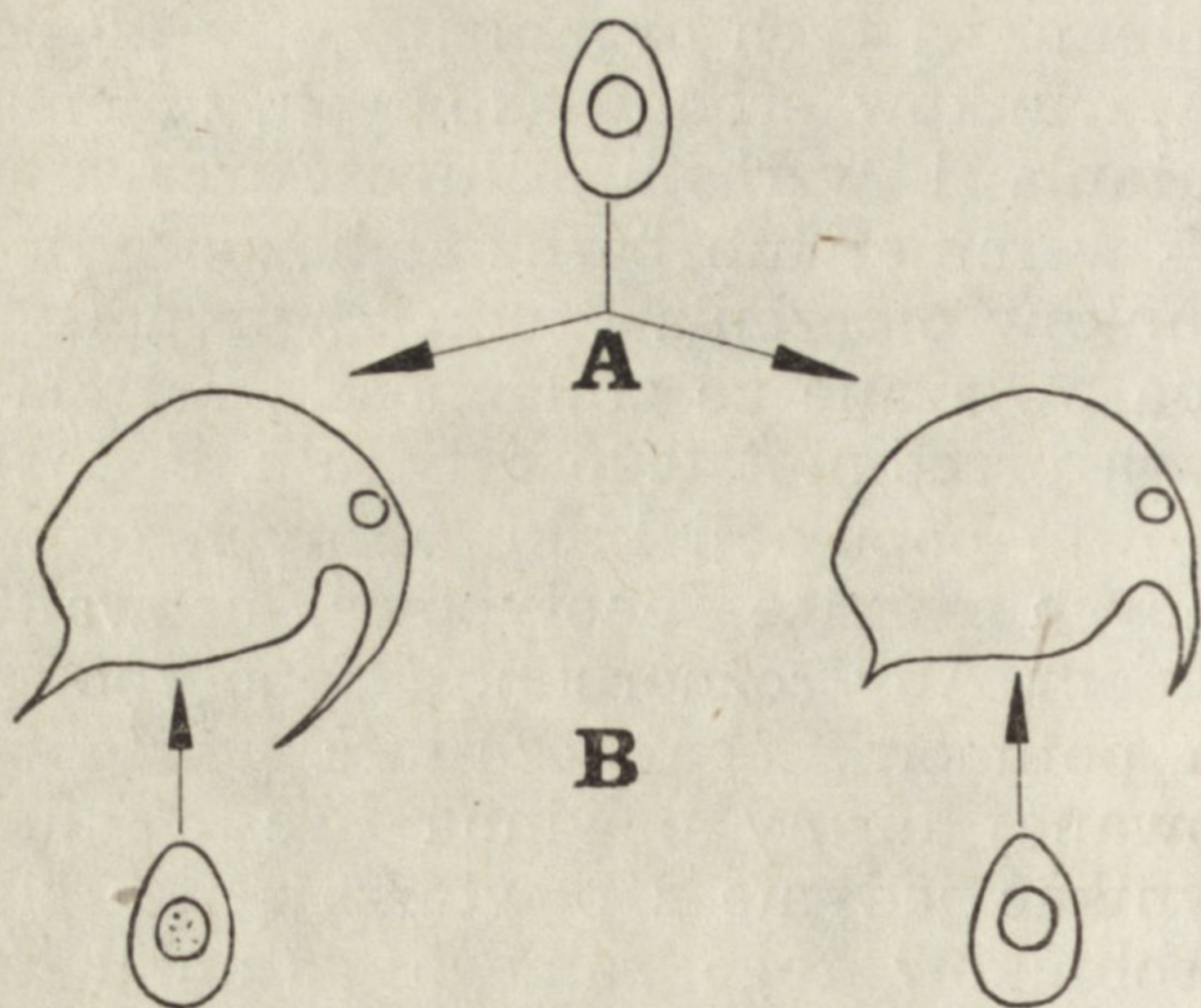
Osobniki różnych gatunków w różny sposób adaptują się do zmiennych warunków środowiska. Podczas gdy wszystkie osobniki gatunków długowiecznych przejawiają indywidualne zdolności do fizjologicznych i behawioralnych reakcji na zmiany warunków środowiskowych nawet o szerokim zasięgu, to u gatunków krótkowiecznych, reprezentowanych w ciągu roku przez szereg następujących po sobie pokoleń, osobnik każdej generacji adaptuje się do konkretnych warunków, które spotyka, często zresztą odmiennych od tych, w jakich bytowały osobniki poprzednich generacji.

Dla organizmów planktonowych, przez większą część roku rozmnażających się partenogenetycznie, charakterystyczny jest krótki czas generacji decydujący o ogromnej zmienności tych organizmów w czasie i w przestrzeni. Na tle zmiennych warunków środowiskowych zmienia się z jednej strony tempo rozmnażania i wzrostu, długość rozwoju i życia oraz płodność, a z drugiej — w mniej lub bardziej bezpośredni sposób związane ze zmiennością warunków otoczenia wielkość, proporcje i kształt ciała osobników. Zagadnienia związane ze zmiennością rozmiarów, proporcji i kształtu ciała stanowią przedmiot tego artykułu. Jednoczesne występowanie w jednogatunkowej populacji kilku różnych fenotypów lub kilku genów, warunkujących różnice fenotypowe, nazwane było przez *Forda* (1940) polimorfizmem. Aby różnorodność fenotypowa lub genetyczna mogła być nazwana polimorfizmem, częstość występowania nawet najrzadziej reprezentowanej formy powinna być według *Forda* tak wysoka, by nie mogła wynikać jedynie z powtarzających się mutacji. Zjawisko występowania osobników tego samego gatunku w wielu postaciach morfologicznych (morfach) w kolejnych sezonach bądź pokoleniach *Lauterborn* (1904) nazwał cyklomorfozą. Dla zjawiska występowania w populacji kilku fenotypów, między którymi różnice nie wynikają z różnic genetycznych, *Mayr* (1963) wprowadził termin polifenizm. Określeniem „sezonowy polifenizm” posługuje się zresztą

\* Obecny adres: Zakład Mikrobiologii Środowisk, Instytut Mikrobiologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Karowa 18, 00-324 Warszawa.

Shapiro (1976) dla zdefiniowania cyklomorfozy, twierdząc, że różnice fenotypowe wynikające z różnej ekspresji tego samego genotypu zależą wyłącznie od działania określonych czynników środowiskowych w trakcie rozwoju osobniczego. Jest jednak bardzo prawdopodobne, że w obserwowanej zmienności fenotypowej główną rolę odgrywa wymiana w czasie lub współwystępowanie w przestrzeni różnych genotypowo klonów partenogenetycznych. Rola wewnątrzgatunkowej zmienności genetycznej jako przyczyny zmian fenotypowych jest wg Heberta (1978a) wyraźnie niedoceniana, tym bardziej że trwałe występowanie w czasie i w przestrzeni różniących się od siebie morfów powoduje, że niejednokrotnie mylnie kwalifikuje się je jako podgatunki, a nawet gatunki (Hutchinson 1967, Mayr 1974, Hebert 1978a). Nie wyjaśniono dotąd, u których gatunków sezonowa zmienność morfologiczna wynika z plastyczności genotypów w stosunku do zmian środowiska, a u których cykle fenotypowe spowodowane są sezonowymi zmianami we względnych częstościach genetycznie różniących się klonów. Nie wiadomo też, na ile zmienność przestrzenna wynika z genetycznych różnic między partenogenetycznymi klonami, a na ile z różnic w zdolnościach jednego genotypu do produkcji morfologicznie różnych fenotypów (morfotypów) w różnych warunkach (rys. 1). Na obecnym etapie badań jedynie w stosunku do niektórych gatunków można mieć pewność, że zmienność ich wynika z genetycznych różnic między klonami; dalsze badania prawdopodobnie wkrótce rozstrzygną wątpliwości co do pozostałych gatunków. Bardzo pomocna okazuje się tu technika elektroforezy, którą — wykorzystując do porównawczej analizy enzymów — z powodzeniem zastosowali Manning, Kerfoot i Berger (1978) w badaniach nad charakterem polimorfizmu *Bosmina longirostris* O. F. Müller.

Wymiana morfotypów w czasie, zsynchronizowana ze zmiennością warunków środowiskowych, zgodnie z opinią Zareta (1972a i 1972b) powszechna jest w klimacie umiarkowanym. W klimacie tropikalnym



Rys. 1. Dwie możliwe drogi powstawania różnic fenotypowych

A — z jednego genotypu powstają w różnych warunkach środowiskowych dwie fenotypowo różne formy, B — różnice fenotypowe wynikają z różnic genetycznych między klonami partenogenetycznymi

Two possibilities of forming phenotypic differences

A — from one genotype two phenotypically different forms arise under different environmental conditions, B — phenotypic differences result from genetic differences among parthenogenetic clones

kształt ciała nie zmienia się sezonowo, powszechne jest natomiast współwystępowanie w tym samym czasie osobników o różnych fenotypach w obrębie jednego środowiska. Tak więc zgodnie z poglądami Zareta zasięg zjawisk cyklomorfozy ograniczałby się do stref klimatu umiarkowanego, podczas gdy polimorfizm byłby rozpowszechniony jedynie w tropikach. Zgodnie natomiast z Mitchellem (1978), który powołuje się na wyniki pracy Kerfota (1977a) i własne badania, sezonowej zmienności morfologicznej w umiarkowanej strefie klimatycznej niejednokrotnie towarzyszyć może wyraźny polimorfizm.

Do tej pory wiele wątpliwości wywołuje dziedziczny bądź adaptacyjny charakter zmienności morfologicznej, nie znane są mechanizmy działania czynników warunkujących jej przejawianie się i dyskusyjne jest jej znaczenie. Artykuł ten jest próbą przedstawienia znanych koncepcji i hipotez dotyczących zmienności oraz stanu i kierunków najnowszych badań w tej dziedzinie.

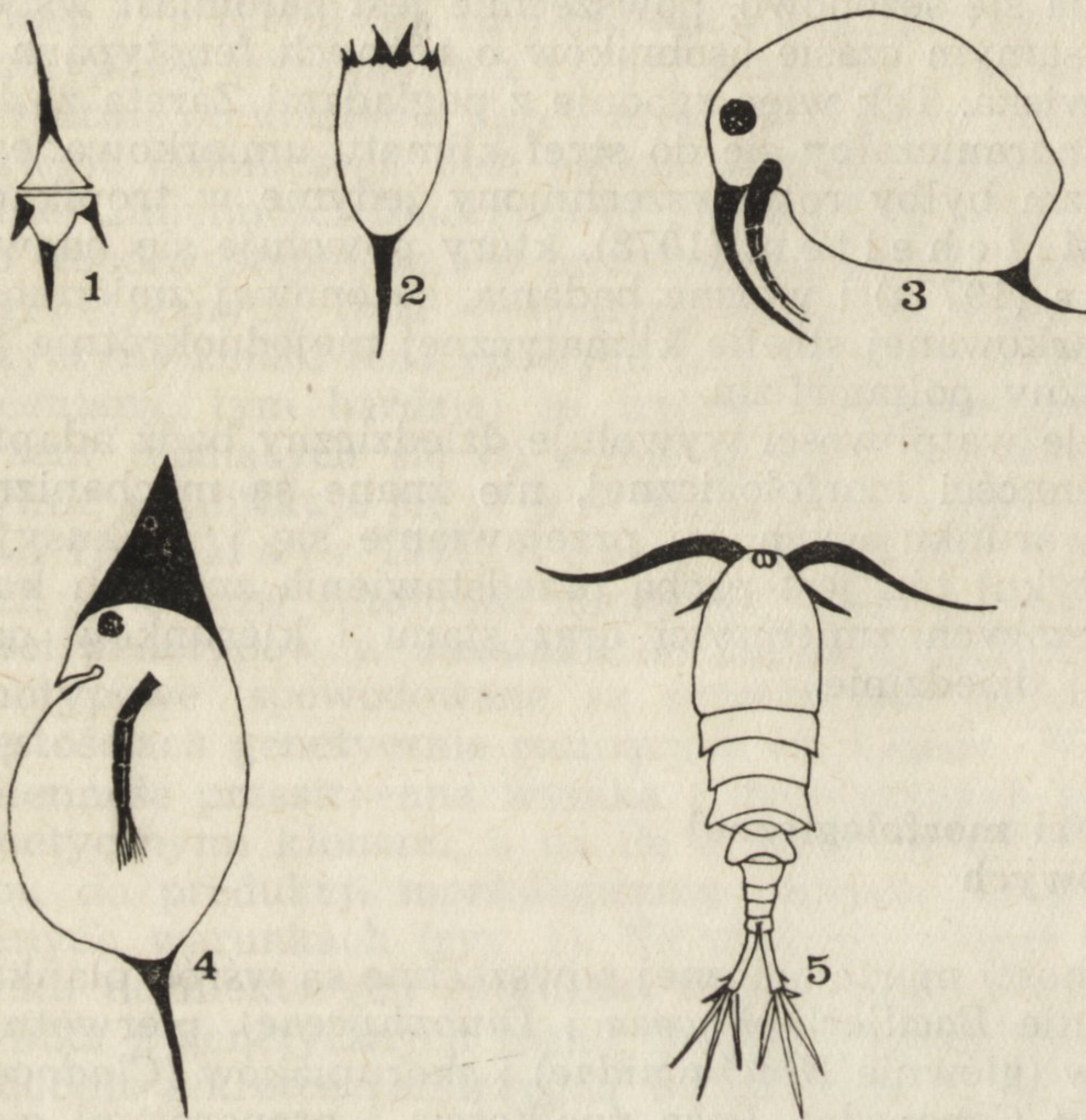
## 2. Przyczyny zmienności morfologicznej organizmów planktonowych

Zjawiska zmienności morfologicznej powszechne są wśród planktonowych glonów (głównie *Bacillariophyceae* i *Dinophyceae*), pierwotniaków (*Lobosa*), wrotków (głównie *Brachionidae*) i skorupiaków (*Cladocera* i w mniejszym stopniu *Copepoda*). Poza wielkością i proporcjami ciała zmienne są u skorupiaków kształt i wysokość głowy, długość anten I i II pary, długość mucro, kolca ogonowego, oraz u glonów, skorupiaków i wrotków występowanie i długość wszelkiego rodzaju wyrostków i kolców (rys. 2)<sup>1</sup>.

Do chwili obecnej zmieniają się i ewoluują poglądy dotyczące bezpośrednich przyczyn wywołujących zmienność morfologiczną planktonu. Nie znalazły potwierdzenia przypuszczenia Krätzmara (1908) i Hartmanna (1918), że jedynym źródłem zmienności morfologicznej organizmów planktonowych jest degeneracja genetyczna wynikająca z partenogenetycznego typu rozrodu. Podobnie dziś już tylko historyczne znaczenie ma pogląd Wolterecka (1909), że sezonowe zmiany w kształcie i proporcjach ciała, będąc niezależne od czynników zewnętrznych, spowodowane są specyficznym dla gatunku, genetycznie uwarunkowanym cyklem u identycznych genotypowo pokoleń partenogenetycznych. Jako przyczynę zmienności (np. *Cladocera*) Wolterek (1909) podawał też wysoki „poziom odżywiania” lub ogólniej — wzmożoną aktywność metaboliczną, mierzoną np. zużyciem tlenu czy częstotliwością uderzeń serca. Ten sam autor sądził, że wydzielana przez samice do komory lęgowej substancja nieznanego rodzaju pobudza wzrost helmu u embrionów *Daphnia*. Wobec braku dowodów potwierdzających istnienie takiej substancji także i ta hipoteza (tzw. preindukcji) wkrótce upadła.

Obecnie większość badaczy zgodna jest co do tego, że za zjawiska zmienności odpowiedzialne są zarówno czynniki genetyczne, jak i warunki środowiska naturalnego. Czynniki natury genetycznej, a więc

<sup>1</sup> Obszerny i bogato ilustrowany przegląd prac opisujących zjawiska polimorfizmu u różnych gatunków planktonowych znaleźć można u Hutchinsona (1967).



Rys. 2. Zmienność kształtów organizmów planktonowych

1 — *Dinophyceae*, 2 — *Rotatoria*, 3 — *Bosminidae*, 4 — *Daphnidae*, 5 — *Cyclopoida*  
Zaczerniono te części ciała, których kształt bądź rozmiary są zmienne w różnych warunkach środowiskowych (zmienne są przy tym kształt, wielkość i proporcje całego ciała)

Shape variability among planktonic organisms

1 — *Dinophyceae*, 2 — *Rotatoria*, 3 — *Bosminidae*, 4 — *Daphnidae*, 5 — *Cyclopoida*  
Parts of the body with shape or size variable under different environmental conditions are shaded. At the same time shape, size and proportions of the whole body may vary

genetyczna konstytucja gatunku, warunkują potencjalną zdolność osobników jednego gatunku do formowania różnych morfotypów, natomiast stopień realizowania tych teoretycznych możliwości uzależniony jest od czynników środowiskowych, tzn. cytując Shapiro (1976): „Czynniki środowiskowe dają impuls do przejawienia się cechy uwarunkowanej genetycznie”.

Spośród czynników środowiskowych, które mogą wywoływać zmienność morfologiczną organizmów planktonowych, najczęściej wymienia się temperaturę, mieszanie wody, światło, koncentrację i rodzaj pokarmu. Ponadto, jak wykazały badania ostatnich lat, także i obecność drapieżników w środowisku, poprzez wydzielaną przez nie substancję o charakterze organicznym, stymulować może pewne zmiany morfologiczne u ich potencjalnych ofiar. Wielokrotnie obserwowano w warunkach naturalnych i laboratoryjnych zarówno wpływ pojedynczych czynników środowiskowych, jak też efekty ich kompleksowego oddziaływania. W warunkach laboratoryjnych, gdy eksperymenty ustawione były pod kątem uchwycenia efektów działania jednego określonego czynnika, na ich podstawie można było wyciągnąć wnioski, że zmiany jego natężenia rzeczywiście warunkują przejawianie się zmienności. W warun-

kach naturalnych działa i zmienia się równocześnie szereg czynników, a efekty ich działania mogą się wzajemnie znosić lub modyfikować, co jest oczywiście trudne do odtworzenia w laboratorium. Stąd na obecnym etapie badań żadnemu z wymienionych czynników nie można przypisać decydującej roli w stymulowaniu zmienności morfologicznej organizmów planktonowych.

Mechanizmy działania tych czynników nie są w pełni poznane. Nie ma pewności, które z nich w bezpośredni sposób warunkują przejawianie się zmienności, które z nich z kolei w sposób pośredni, poprzez zmiany swego natężenia implikują zmiany czynników bezpośrednio stymulujących zmienność, a które mają jedynie charakter sygnałów, informujących o natężeniu decydujących dla zmienności czynników. Przykładowo wzrost temperatury mógłby być uznany za bezpośrednią przyczynę zmienności, o ile w warunkach podwyższonych temperatur następowałaby taka zmiana natężenia metabolizmu, która automatycznie pociągnęłaby za sobą modyfikacje struktury. Towarzyszące zmianom temperatury zmiany koncentracji pokarmu również powodować mogłyby pewne modyfikacje kształtu, zatem pociągając za sobą zmiany w natężeniu innych czynników środowiskowych, temperatura tym razem w sposób pośredni stymulować może przejawianie się zmienności. Z temperaturą w mniej lub bardziej wyraźny sposób wiąże się występowanie i liczebność drapieżnych form w środowisku, a więc można sobie wyobrazić sytuację, gdy wzrost temperatury działałby jedynie jako sygnał informujący ofiarę o obecności drapieżnika, a w konsekwencji niejednokrotnie jako bodziec do takiej przebudowy struktury ofiary, która utrudniłaby drapieżnikowi jej schwytanie i zjedzenie.

Odrębną zupełnie kwestią, dyskutowaną w kolejnych rozdziałach, jest „opłacalność” modyfikacji morfologicznych w specyficznych warunkach środowiska. Nie jest powiedziane, czy strukturalne przekształcenia powodowane przez zmiany określonych czynników środowiskowych są adaptacją do zmiany tych właśnie czynników, czy też przydatne są w zupełnie innych sytuacjach, wynikających dopiero ze zmian natężenia tych czynników. Przykładowo modyfikacje struktury w warunkach wysokich temperatur nie muszą być i prawdopodobnie nie są adaptacją do wysokich temperatur, ale do wynikających z nich zmian lepkości i gęstości wody.

Postaram się w tym miejscu dokonać krótkiego przeglądu tych czynników środowiskowych, których rolę w zjawiskach zmienności wielokrotnie już opisywano, nie wdając się jednak we wnikliwą analizę mechanizmów ich działania.

Twierdzono więc, że wysoka temperatura wody w miesiącach letnich stymuluje wzrost liniowych rozmiarów ciała oraz liczby i długości kolców *Ceratium* (W e s e n b e r g - L u n d 1908, E n t z 1927). Obserwacje te potwierdzili, hodując bruzdnice w różnych temperaturach w warunkach laboratoryjnych, H u b e r i N i p k o v (1923) i H u b e r - P e s t a l o z z i (1938). W niskich temperaturach wody, zgodnie z L a u t e r b o r n e m (1901), wzrastają także rozmiary ciała i długość tylnego kolca wrotków. Do podobnych wniosków doszedł S t e r z y ń s k i (1979) analizując bogaty materiał pochodzący z 30 jezior pomorskich, w których trzy gatunki wrotków — *Keratella cochlearis* Gosse, *Keratella quadrata* (O. F. Müller) i *Kellicotia longispina* (Kellicot) osiągają w czerwcu większe rozmiary ciała i większą długość kolców niż w wyższych temperaturach wody w lipcu. Podobnych obserwacji dokonali także P e j l e r

(1957, 1962), Pourriot (1964, 1973) oraz Lindström i Pejler (1975) hodując wrotki różnych gatunków w warunkach laboratoryjnych, w zmiennych temperaturach. Jedynie Gallagher (1957) podaje odwrotną zależność dla *Keratella cochlearis*. Temperatura wymieniana jest przez wielu autorów jako czynnik decydujący o zmienności rozmiarów wielu skorupiaków: w niższych temperaturach wody osobniki wolniej rosną, ale osiągają większe rozmiary ciała. Rzeczywiście, osobniki letnich pokoleń *Daphnia* i *Bosmina* mają mniejsze rozmiary niż osobniki pokoleń zimowych i wczesnowiosennych (Wiktor 1961, Węgleńska 1970). W wyższych temperaturach również Copepoda, zgodnie z Cokerem (1933), Kozmińskim (1936) i Tonollim (1961), osiągają mniejsze rozmiary ciała i głowotułowia. Wykazano eksperymentalnie (Ostwald 1904 dla *Daphnia cucullata* Sars, Coker i Addlestone 1938 dla *D. ambigua* Scourfield), że od temperatury zależy także wielkość hełmu nowo narodzonych osobników; wpływ jej zaznacza się jedynie w połowie okresu embriogenezy, wczesne ani późne stadia embrionalne nie są na temperaturę wrażliwe. Istotnie, w niskich temperaturach wody zimą i wiosną osobniki *Daphnia* mają zaokrąglony kształt głowy, a wydłużanie jej następuje w okresie od maja do lipca (Hutchinson 1967). Anteny *Daphnia* krótsze są w niskich niż w wysokich temperaturach (Jacobs 1967, Egloff 1968). W podobny sposób od temperatury zależy według Wesenberg-Lunda (1908), Liedera (1953) i Kerfoota (1975a) długość anten I pary i mucro *Bosmina*, przy czym Kerfoot pewną rolę przypisuje także koncentracji pokarmu. Kolec ogonowy *Daphnia* osiąga natomiast większą długość w wyższych temperaturach (Egloff 1968).

Istnieją pewne dowody, że obok temperatury czynnikiem wywołującym zmienność morfologiczną organizmów planktonowych są turbulencyjne ruchy wody. Wykazano eksperymentalnie (Brooks 1947 dla *Daphnia galeata mendotae* Birge i Hrbáček 1959 dla *D. cucullata*), że turbulencja, której wpływ zaznacza się w toku ontogenezy, potrzebna jest do wzrostu hełmu. Ze względu na to, że mieszanie wody towarzyszy zmianom temperatury, rzeczywisty wpływ turbulencji jest w warunkach naturalnych trudny do uchwycenia. Badania Jacobsa (1962) wykazały, że ruchy wody nie wywierają efektu w ciemności, i chociaż bezpośredni wpływ światła na zmienność morfologiczną nie jest znany, to z eksperymentów Jacobsa (1962) i Hazelwoda (1966) wynika, że wzmacnia ono efekt turbulencji i wspólnie z nią stymuluje wzrost hełmu *Daphnia*.

Czynnikiem, który na równi z temperaturą stymuluje zmienność morfologiczną, jest według niektórych badaczy obfitość pokarmu w środowisku. Z nią Quartier (1948) wiązał wielkość kolonii okrzemek z rodzajów *Asterionella* i *Tabellaria* — kolonie składające się z ośmiu i więcej komórek spotykane są w planktonie głównie latem, natomiast małe kolonie, liczące nie więcej niż 3-4 komórki — wiosną. Od obfitości pokarmu w środowisku uzależnione są także wielkość i kształt ciała wrotków, co zaobserwowali Dieffenbach i Sachse (1911) oraz eksperymentalnie wykazali Buchner, Mulzer i Rauh (1957) poprzez głodzenie i Green (1960) poprzez podawanie pokarmu w nadmiarze. W warunkach niewielkiej koncentracji pokarmu obserwowano u niektórych gatunków, np. *Brachionus calyciflorus* Pallas, wzrost rozmiarów ciała i długości kolców (Érman 1962), u innych zaś, np. *Euchlanis dilatata* Ehrenberg zmniejszanie rozmiarów ciała (King

1967). Pomiary osobników *Keratella cochlearis* dokonane przez Hillbricht-Ilkowską (1972) oraz trzech gatunków wrotków (*Keratella cochlearis*, *K. quadrata* i *Kellicotia longispina*) w 30 jeziorach pomorskich dokonane przez Sterzyńskiego (1979) wykazały, że wyższej trofii (większej zasobności pokarmowej) towarzyszy zmniejszanie się całkowitej długości ciała, długości lorica i kolców. W warunkach obfitości pokarmu obserwowano wzrost rozmiarów ciała niektórych *Cladocera*, np. z rodzaju *Daphnia* (Manuilova 1955, Węgleńska 1970) i *Bosmina* (Wiktor 1961, Węgleńska 1970). Wraz ze wzrostem ilości pokarmu bakteryjnego następuje według Manuilovej (1955) zmniejszanie się stosunku długości tułowia do wysokości głowy u niektórych gatunków z rodzaju *Daphnia* (np. *D. longispina* O. F. Müller).

Obok koncentracji także rodzaj pokarmu wymieniany jest jako ważny czynnik decydujący o zmienności morfologicznej, przede wszystkim planktonowych wrotków (Beauchamp 1928, Kikuchi 1931, Gilbert 1973, 1975, 1977, 1978). Beauchamp (1928) wymiennie podając wrotkom z gatunku *Brachionus bidentata* Anderson glony z rodzajów *Polytoma* i *Chlamydomonas* stwierdził, że zmiana pokarmu z jednego rodzaju glonów na inny stymuluje u tego gatunku rozwój kolców. Stosunkowo dokładnie poznano fizjologiczny wpływ, jaki wywiera zawartość witaminy E ( $\alpha$ - tokoferolu) w pokarmie na zmienność niektórych wrotków z rodzajów *Asplanchna*. W obecności  $\alpha$ - tokoferolu w zależności od jego stężenia, wrotki te tworzą kilka różnych form kształtem przypominających krzyż lub dzwon; hodowane w warunkach diety pozbawionej tokoferolu mają workowaty kształt ciała (Birky 1964, 1969, Gilbert i Thompson 1968, Gilbert i Birky 1971, Gilbert 1973, 1975, Kabay i Gilbert 1978). Czynniki środowiskowe takie jak: temperatura, pH, koncentracja i rodzaj pokarmu modyfikują reakcję na witaminę E w minimalnym stopniu, jednak w nieobecności tokoferolu stymulować mogą pewne niewielkie zmiany morfologiczne (Gilbert 1975, 1977, Kabay i Gilbert 1978). Duże zagęszczenia wrotków wzmagają efekt tokoferolu, dlatego też zagęszczenie populacji może być według Birky'ego (1969) ważnym czynnikiem regulującym występowanie morfologicznie różnych form *Asplanchna*, a także towarzyszące zmienności morfologicznej różnice w sposobie rozrodu.

Wielu badaczy koncentruje się od dość dawna wokół zagadnień związanych z obecnością w środowisku drapieżnych form, które, najprawdopodobniej na drodze fizjologicznej, stymulować mogą u swych potencjalnych ofiar pewne zmiany morfologiczne. I tak na przykład substancja organiczna o charakterze białkowym wydzielana do środowiska przez drapieżne wrotki z rodzaju *Asplanchna* stymuluje wzrost kolców u ich ofiar — gatunków z rodzaju *Brachionus* i *Filinia* (Beauchamp 1952a, 1952b, Pourriot 1964, 1974, Gilbert i Waage 1967, Halbach 1970, 1971a, 1971b, 1972). Nie jest wykluczone, że przyszłe badania dostarczą więcej podobnych przykładów stymulacji zmian morfologicznych u gatunków w szczególny sposób narażonych na presję drapieżników.

Odmienne przyczyny decydują o sezonowej zmienności morfologicznej pierwotniaków *Lobosa*. Jej podstawę stanowi według Schönborna (1962) wykorzystanie różnego rodzaju materiałów do budowy skorupki, związane z okresowymi zmianami stref bytowania. Przykładowo *Difflugia limnetica* Levander w miesiącach letnich bytuje w śródziezierszu i jako materiał do budowy kołnierzykowatej skorupki wy-

korzysta panteryki okrzemek z rodzaju *Cyclotella*, a resztę roku spędza przy dnie w litoralu, budując pozbawione kołnierzyka skorupki z piasku.

Podsumowując ten skrótowy przegląd najważniejszych przyczyn wywołujących zmienność, stwierdzić raz jeszcze należy, że chociaż stosunkowo dokładnie poznano morfologiczne efekty działania poszczególnych czynników środowiskowych na organizmy planktonowe, to wiedza o mechanizmach ich działania jest wciąż niepełna i wymaga szeregu uzupełnień.

### 3. Funkcjonalne znaczenie zmienności

Zdolność do podlegania specyficznym, kierunkowym modyfikacjom struktury w szczególnych warunkach środowiska, mając podstawy genetyczne, może (zgodnie z Shapiro 1976) stanowić przedmiot selekcji.

Chociaż według Mayra (1974) znane są przykłady polimorfizmu neutralnego, gdy nie ma między fenotypami różnic przystosowawczych, uważa się, że cecha, która jest szeroko rozpowszechniona, musi przedstawiać jakąś wartość. Nawet jeśli częstość występowania danej cechy jest nie większa niż 1%, to i tak według Forda (1965) jest ona uprzywilejowana przez dobór.

Funkcjonalne znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych nie zawsze jest oczywiste. Na przykład Wagler (1936) uważał, że zmienność nie mając żadnego znaczenia funkcjonalnego jest jedynie przejawem „dobrego samopoczucia” osobników w optymalnych warunkach środowiskowych. Według Cokera (1939) natomiast wszelkiego rodzaju modyfikacje struktury są jedynie formą przechowywania nadwyżki materiału w lecie, w warunkach obfitości pokarmu. Do tej pory nie we wszystkich przypadkach wyjaśniono funkcjonalną rolę zmienności, np. wiele wątpliwości wywołuje możliwe znaczenie polimorfizmu wrotków z rodzaju *Asplanchna* (Kabay i Gilbert 1978). Należy jednak przypuszczać, że zmienność, a ściślej mówiąc warunkująca ją informacja genetyczna, nie byłaby podtrzymywana przez szereg pokoleń, gdyby nie miała żadnego lub znikome znaczenie (Brooks 1957a, Hutchinsón 1967). Szansa utraty zdolności do formowania różnych morfotypów jest według Brooks (1957a) odwrotnie proporcjonalna do ich adaptatywnej wartości.

Najwcześniejsze koncepcje przypisujące zmienności określone znaczenie funkcjonalne (źródła ich należy szukać w poglądach Wessenberg-Lunda 1908) opierają się na założeniu, że wszelkie zmiany o charakterze heteroauksezy, istotą której jest wzrost lub redukcja niektórych części ciała w stosunku do innych (Needham i Lerner 1940), a więc formowanie kolców, hełmu, zmiany długości anten, itd., zwiększają opór ciała, co przeciwdziała biernemu opadaniu w toni wodnej i pozwala na utrzymywanie się na odpowiednich głębokościach. Miałoby to szczególne znaczenie latem, gdy w związku ze wzrostem temperatury woda ma mniejszą gęstość i lepkość (w 35°C tylko w 40% tak lepka jak w 5°C), a więc utrzymanie się na dogodnych głębokościach wymaga bądź dodatkowych nakładów energii, bądź wykształcenia specyficznych struktur zapobiegających opadaniu. Obserwacje Bowkiewicza (1929) nad biernym opadaniem narkotyzowanych wioślarek wyka-



zały, że szybkość opadania mających hełm osobników *Daphnia longispina* O. F. Müller i *D. cucullata* jest kilkakrotnie mniejsza niż tempo opadania pozbawionych hełmu osobników *D. magna* Straus. Podobną funkcję według Fritza (1935) pełnią kolce *Ceratium* — szersze, o dłuższych kolcach osobniki opadają o 30% wolniej niż smukłe z krótkimi kolcami. W utrzymywaniu się skorupiaków na dogodnych głębokościach biorą także udział anteny, o czym świadczy fakt, że amputacja lub skrócenie o kilka segmentów anten I pary wioślarek powoduje koziółkowanie w tył lub bierne opadanie w słupie wody (Brooks i Hutchinson 1950). Zmiany o charakterze heteroauksezy nie zawsze jednak w sugerowany sposób idą w parze ze zmianami lepkości i gęstości wody, np. tylny kołec *Keratella cochlearis* czy anteny I pary *Bosmina coregoni* Baird ulegają wyraźnemu skróceniu latem. Słuszność koncepcji Wessnera-Lunda podważyli teoretycznie Brooks i Hutchinson (1950) oraz eksperymentalnie Jacobs (1964), wykazując, że formy *Daphnia* z hełmem opadają szybciej w toni wodnej niż osobniki tego samego gatunku pozbawione hełmu. Eksperymentalne usuwanie hełmu *Daphnia cucullata* (Woltereck 1909, 1913) i *D. galeata mendotae* (Jacobs 1964) udowodniło, że osobniki mające hełm nie tyle wolniej opadają w toni wodnej, co wykazują skłonność do poruszania się bardziej w poziomie niż w pionie (co również ma znaczenie w utrzymywaniu się na dogodnych głębokościach). Zmiany morfologiczne *Ceratium* mają według Huber-Pestalozziego (1938) większe znaczenie dla zahamowania ruchów wirowych niż dla bezpośredniego zapobiegania opadaniu.

Zgodnie z poglądami Hrbáček (1959) te osobniki *Daphnia cucullata*, które posiadają hełm, skuteczniej opierają się prądom wody. Podobną funkcję przypisywano długim kolcom wrotków (Érman 1962) — miałyby one działać jako stabilizatory pozwalające zwierzęciu przeciwstawić się strumieniowi wody, działającemu wzdłuż podłużnej osi ciała. Zmienność długości kolców ma według Érmána funkcjonalne znaczenie polegające na usprawnieniu sedymentacji zawiesiny pokarmowej, co jest szczególnie ważne w warunkach małej koncentracji pokarmu. W optymalnych warunkach pokarmowych duża intensywność pracy aparatu wrotnego — a więc długie kolce — nie są potrzebne.

Z rozmiarami głowy, a więc także z rozwojem hełmu pozytywnie skorelowany jest rozwój umięśnienia anten, co według Herberta (1978b) pozwala przypuszczać, że hełm pośrednio odgrywa ważną rolę w zwiększeniu efektywności pływania. Rozwój hełmu zapewniałby korzyści przede wszystkim latem, w warunkach wysokich temperatur, kiedy częstość ruchów anten wzmagają się znacznie.

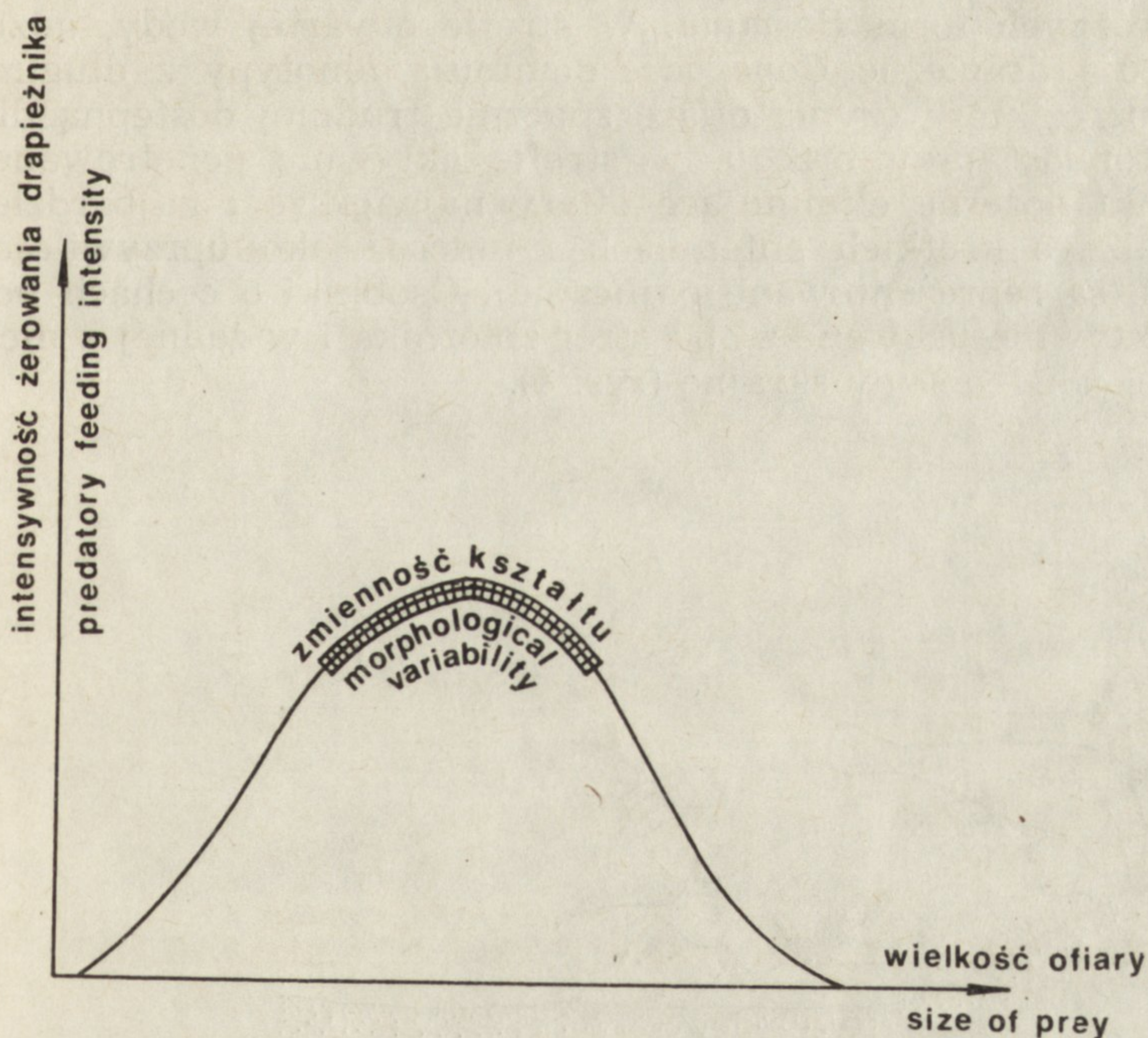
Najnowsze koncepcje przypisują zmienności morfologicznej znaczenie w redukcji śmiertelności związanej z drapieżnictwem. Selekcja faworyzuje te osobniki (klony), które ze względu na określoną wielkość, kształt, barwę lub obecność specyficznych struktur są trudniej dostępne jako pokarm dla drapieżników. Przykładowo osobniki *Daphnia*, które osiągają mniejsze rozmiary ciała, rzadziej padają ofiarą ryb planktonożernych (Hrbáček 1962). Zgodnie z hipotezą „size-efficiency” Brooksa i Dodsona (1965) ryby planktonożerne kierujące się wzrokiem przy zdobywaniu pokarmu wybierają ofiary o większych rozmiarach ciała jako bardziej widoczne. Wzrastająca na wiosnę presja ryb planktonożernych skierowana jest przede wszystkim na osobniki duże, a więc selekcja faworyzować będzie osobniki o małych rozmiarach ciała.

Zmniejszenie rozmiarów ciała *Daphnia* związane jest według Brooks'a (1957b, 1965) z rozwojem hełmu do chwili osiągnięcia dojrzałości, zatem osobniki mające hełm jako mniejsze i mniej widoczne są uprzywilejowane w selekcji. Na słuszność tego poglądu wskazywałyby z jednej strony fakt, że zasięg geograficzny skrajnie zmienionych *Daphnia* pokrywa się z zasięgiem planktonożernych *Coregonidae* (m.in. Herbert 1978b), a z drugiej, że zmniejszanie rozmiarów ciała w połączeniu z modyfikacjami struktury następuje głównie w miesiącach letnich, gdy presja ryb jest najsilniejsza. Modyfikacje budowy i rozwój specyficznych struktur, takich jak hełm czy kolce, czyniąc zwierzę mniej widocznym dla drapieżnika, zapewniają jednocześnie według Brooks'a (1965) podtrzymanie krytycznej biomasy i energii potrzebnej do szybkiej reprodukcji. Jednak zgodnie z danymi Jacobs'a (1967) hełm zwiększa biomasę *Daphnia* jedynie o 1,1%, kolec ogonowy o 0,01%, a energia zgromadzona w kolcu i w hełmie stanowi zaledwie 1/7 energii jaja spoczynkowego. Ponadto Jacobs (1967) wykazał, że osobniki mające hełm opadają szybciej w toni wodnej, a więc rozwój hełmu związany jest z dodatkowymi wydatkami energetycznymi na utrzymanie się w słupie wody.

W świetle obserwacji Greena (1967), Zareta (1972a, 1972b) oraz Zareta i Kerfota (1975) cechą, według której ryby selekcjonują pokarm są nie tyle rozmiary ciała ofiary, co powierzchnia lokalnego nagromadzenia pigmentu w jej oku. Osobniki o dużych oczach są łatwiej dostrzegane i chwytane, zaś formy o zredukowanej powierzchni oka jako mniej widoczne są uprzywilejowane w selekcji. Redukcja oka możliwa jest, jak się okazuje, jedynie u tych form, które podtrzymują zmienność morfologiczną okolicy głowowej, np. u mających hełm osobników: *Daphnia lumholtzii* Sars (Green 1967), *D. dubia* Herrick i *D. galeata mendotae* (Zaret 1972a, 1972b), czy u wykształcających róg osobników *Ceriodaphnia cornuta* Sars (Zaret 1972a, 1972b). Osłabiona poprzez redukcję powierzchni oka orientacja tych zwierząt w toni wodnej jest według Zareta (1972a, 1972b) rekompensowana dzięki obecności hełmu czy rogu, które pomagają w orientacji i utrzymywaniu się na określonych głębokościach. Zmianom kształtu nie związanym z okolicą głowową nie towarzyszy redukcja powierzchni oka.

Cechą, według której drapieżniki selekcjonują pokarm jest nie tylko pigmentacja oka, ale także zabarwienie ciała hemoglobina — silniej zabarwione osobniki jako bardziej widoczne łatwiej padają ofiarą ryb (Vinyard i O'Brien 1975, 1976) i drapieżnych *Notonectidae* (O'Brien i Vinyard 1978). Te osobniki, które bytują w powierzchniowych warstwach wody, intensywnie penetrowanych przez ryby planktonożerne, mają zgodnie z obserwacjami Greena (1967) zredukowaną ilość pigmentu. Selekcja i w tym przypadku faworyzuje rozwój hełmu, który dzięki temu, że krąży w nim bezbarwna hemolimfa, zaopatrująca mięśnie anten w tlen, a więc częściowo zastępująca hemoglobinę w jej funkcjach, pozwala zwierzęciu zachować normalną życiową aktywność nawet wtedy, gdy ilość hemoglobiny jest znacznie zredukowana (Herbert 1978b). Hełm zapewnia fizjologiczne korzyści szczególnie w miesiącach letnich, kiedy ze względu na intensywne żerowanie ryb pożądane jest zmniejszenie ilości hemoglobiny, a w związku ze wzrostem temperatury anteny pracują we wzmożonym tempie (Herbert 1978b).

Zgodnie z poglądami Dodsona (1974) formy, które ze względu na swoją wielkość czy barwę narażone są na presję ryb planktonożernych, redukują widoczne partie ciała przy jednoczesnym zmniejszeniu swych rozmiarów. Natomiast te, które narażone są na presję bezkręgowców drapieżnych, wykształcają wszelkiego rodzaju twory hyalinowe jak hełm, rogi, kolce i osłonki, utrudniające schwytanie i zjedzenie (rys. 3). Dobrym przykładem jest tu wioślarka *Holopedium gibberum* Zaddach, wykształcająca galaretowatą osłonkę, która zwiększa rozmiary ciała w stopniu zabezpieczającym przed atakiem drapieżnych bezkręgowców (głównie larw *Chaoborus* sp.), a jednocześnie przezroczystość osłonki czyni tę wioślarkę niewidoczną dla ryb (Allan 1973). Tego typu struktury obronne oraz zmienność kształtów obserwowane są rzeczywiście jedynie u tych osobników, które ze względu na swą wielkość w największym stopniu narażone są na presję drapieżnych bezkręgowców (rys. 3). Przykładowo według Dodsona (1974) zmianom strukturalnym



Rys. 3. Model zależności między wielkością ofiary a intensywnością żerowania drapieżnika

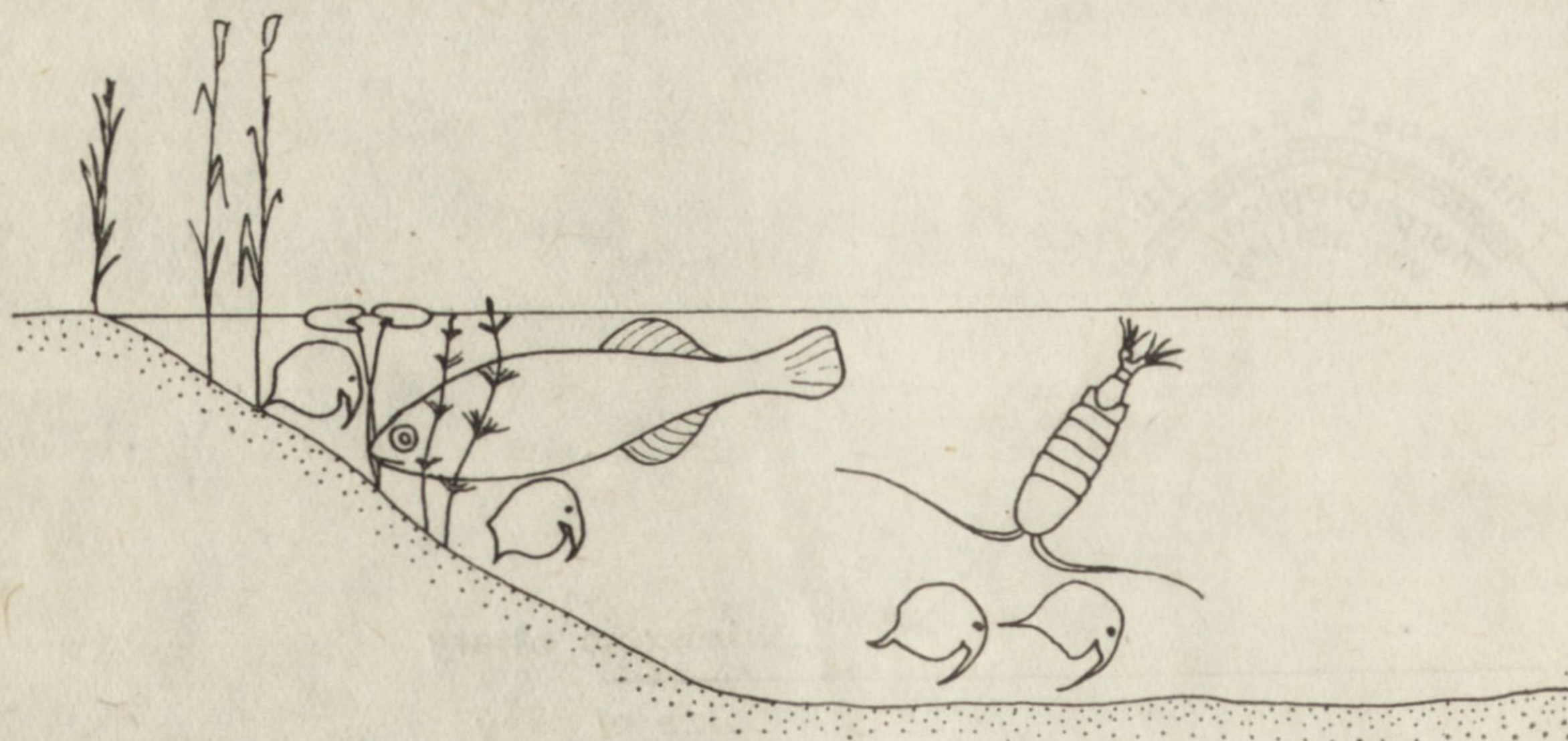
Strukturalne modyfikacje obserwuje się jedynie u osobników, które ze względu na swą wielkość są szczególnie narażone na presję drapieżcy (wg Dodsona 1974, zmodyfikowane)

Model relating the size of prey and the predator's grazing intensity

Structural modifications are observed only among individuals highly exposed to predatory pressure, because of their size (after Dodson 1974, modified)

podlegają jedynie te glony, które wymieniane są przez Porter (1973) jako chętnie zjadane przez filtratory planktonowe. I tak na przykład długie kolce *Staurastrum pinque* Teiling, przy jednoczesnym zwiększeniu rozmiarów ciała zabezpieczają według Dodsona (1974) przed schwytaniem przez *Daphnia*, podczas gdy osobniki o krótkich kolcach

są znacznie łatwiej i częściej odławiane. Prawdopodobnie podobną funkcję pełnią kolce *Ceratium*. Także wrotki stanowiące pokarm drapieżnych *Asplanchna*, a wykształcające w jej obecności długie kolce utrudniające schwytanie, są w stosunku do osobników o krótkich kolcach uprzywilejowane w selekcji (Beauchamp 1952a, 1952b, Gilbert 1966, 1967, 1973). Wyjątek stanowi tu *Keratella cochlearis*, u której wydłużanie kolców następuje późną zimą i wczesną wiosną, kiedy intensywność drapieżnictwa jest niska (Carlin 1943). Na podobnej zasadzie długie antenule i mucro *Bosmina longirostris* stanowią według Kerfoota (1975b, 1977a, 1977b) ochronę przed presją drapieżnych *Copepoda*. Wydłużone antenule skutecznie zabezpieczają przed atakiem od strony głowy, chroniąc jednocześnie anteny jako jedyny narząd ruchu, natomiast długie mucro chroni przed drapieżnikiem od brzusznej strony ciała (od strony szczeliny karapaksu). Jak wynika z badań Kerfoota nad populacją tego gatunku w Union Bay (Washington), w obrębie zbiornika widoczne jest wyraźne zróżnicowanie w przestrzennym rozmieszczeniu morfologicznie różnych form *Bosmina*. W strefie otwartej wody, gdzie intensywnie żerują drapieżne *Copepoda*, dominują fenotypy z długimi antenulami i mucro, które czynią ofiarę znacznie trudniej dostępną dla drapieżnika, natomiast przy brzegu, w strefie aktywnie penetrowanej przez ryby planktonożerne eliminujące ofiary największe i najbardziej widoczne, osobniki o krótkich antenulach i mucro, jako uprzywilejowane w selekcji, są reprezentowane najliczniej. Osobniki o cechach pośrednich są selektywnie usuwane z obu stref zbiornika i w żadnej z nich nie są tak liczne, jak fenotypy skrajne (rys. 4).



Rys. 4. Przestrzenne rozmieszczenie różnych form *Bosmina* w zbiorniku wodnym (na przykładzie Union Bay, Washington, wg Kerfoota 1975, 1977a, 1977b)

W litoralu aktywnie penetrowanym przez ryby planktonożerne dominują morfotypy o krótkich antenulach i mucro. W pelagialu, gdzie intensywnie żerują drapieżne *Copepoda*, najliczniej reprezentowane są fenotypy o długich antenulach i mucro. Osobniki te o cechach pośrednich są selektywnie usuwane z obu stref zbiornika. Presja kręgowców i bezkręgowców drapieżnych podtrzymuje więc zmienność morfologiczną *Bosmina*

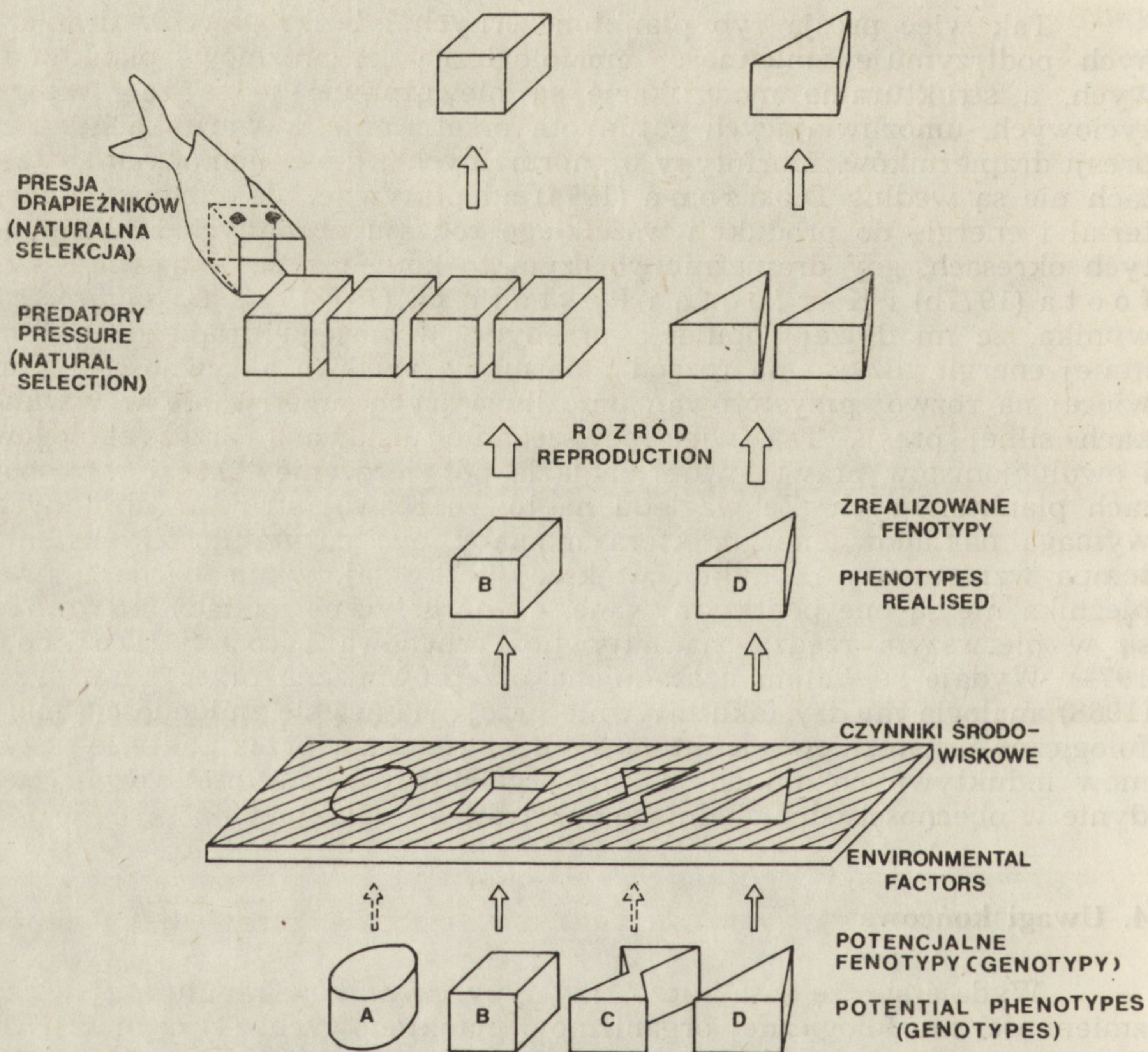
Spatial distribution of different forms of *Bosmina* in a water body (according to situation observed by Kerfoot 1975, 1977a, 1977b in Union Bay, Washington) In the littoral actively penetrated by planktivorous fish morphotypes with short antennules and mucro dominate. In the pelagial zone where predatory *Copepoda* graze intensely phenotypes with long antennules and mucro are the most abundant. Individuals having intermediate characters are selectively removed from both zones of the water body. Pressure or predatory vertebrates and invertebrates thus keeps up the morphological variability of *Bosmina*

Tak więc presja ryb planktonożernych i bezkręgowców drapieżnych podtrzymuje zmienność morfologiczną organizmów planktonowych, a strukturalne modyfikacje są niewątpliwie jedną ze strategii życiowych, umożliwiających gatunkom przetrwanie w warunkach silnej presji drapieżników. Morfotypy o „normalnych”, nie zmienionych kształtach nie są według *Dodsona* (1974) adaptatywne, ale zachowują materiał i energię do produkcji wszelkiego rodzaju obronnych struktur w tych okresach, gdy drapieżnictwo czyni to koniecznym. Z badań *Kerfoota* (1977b) i *Kerfoota i Pastorka* (1978) nad *B. longirostris* wynika, że im dłużej populacja przebywa w zasięgu drapieżnika, tym mniej energii zużywa na rozród i normalną życiową aktywność, a tym więcej na rozwój przystosowań umożliwiających przetrwanie w warunkach silnej presji. Tak więc powszechnie uznawana przez ekologów i ewolucjonistów prawidłowość znalazła potwierdzenie także i w zespołach planktonowych. Ze względu na to, że rozwój struktur obronnych wymaga nakładów energii, która mogłaby być zużyta do zwiększenia tempa wzrostu czy produkcji większej liczby jaj, w nieobecności drapieżnika nie są one podtrzymywane, a energetyczne nakłady kierowane są w pierwszym rzędzie na aktywność ruchową i rozród (*Dodson* 1974). Wydaje się zatem uzasadniona przeprowadzona przez *Lévinsa* (1968) analogia między fakultatywnie przejawiającą się zmiennością morfologiczną organizmów planktonowych i produkcją przez bakterie enzymów induktywnych, takich jak np.  $\beta$ -galaktozydaza, syntetyzowana jedynie w obecności odpowiedniego substratu — galaktozy.

#### 4. Uwagi końcowe

Wydaje się, że zasadniczo trzy typy czynników regulują zjawiska zmienności morfologicznej organizmów planktonowych: (1) czynniki natury genetycznej decydują o potencjalnych zdolnościach do formowania różnych morfotypów, (2) czynniki środowiskowe dają impuls do uzewnętrznienia się cechy uwarunkowanej genetycznie, natomiast (3) siły selekcji różnorodność tę podtrzymują (rys. 5).

Wobec stwierdzenia, że selekcja faworyzuje osobniki o zmienionych, zmodyfikowanych kształtach, tzn. optymalny w danych warunkach genotyp, spodziewać by się można, że doprowadzi ona po pewnym czasie do ujednoczenia populacji pod względem tego genotypu. Utrzymanie stałej częstości genów w populacji jest jednak możliwe — bądź na drodze selekcji, która w ciągu roku zmienia kierunek (cechy faworyzowane np. latem stają się niekorzystne zimą) (rys. 5), bądź na drodze ujemnego sprzężenia zwrotnego, polegającego na tym, że przy zbyt dużej częstości genotypu szanse jego przeżycia maleją i staje się on niekorzystny nawet w stałych warunkach środowiskowych. Inaczej mówiąc dla utrzymania stałej częstości genów w populacji, pomiędzy częstością genotypu a jego wartością adaptacyjną zachodzić powinna według *Jacobsa* (1961) odwrotna korelacja. Nie bez znaczenia jest także fakt, że niektóre formy narażone ze względu na określoną wielkość czy barwę na silną presję drapieżników mają w porównaniu z „niechętnie” zjadanymi osobnikami tego samego gatunku większą płodność, większy potencjał rozrodczy, efektywniej wykorzystują pokarm, wcześniej osiągają dojrzałość, mają większe szanse przeżycia w niekorzystnych warunkach środowiskowych (rys. 5). Tego typu obserwacji dokonał np. *Zaret*



Rys. 5. Możliwe drogi utrzymania stałej częstości genów w populacji  
 Specyficzne warunki środowiska pozwalają rozwinąć się tylko niektórym formom (B i D). Nie wszystkie formy mają jednakową zdolność do reprodukcji (jednakową płodność) i nie wszystkie wykorzystują zasoby środowiska równie efektywnie. Stąd niektóre rozwijają się liczniej (B) niż inne (D). O ile presja drapieżników (siły naturalnej selekcji) skierowana byłaby na formy dominujące (B) i o ile kolejna zmiana warunków środowiskowych pozwoliłaby rozwinąć się formom A i C — utrzymanie stałych proporcji między formami, a w konsekwencji stałej częstości genów w populacji, byłoby możliwe

Possible ways of keeping a constant gene frequency in a population  
 Specific environmental conditions allow the development of certain forms only (B and D). Not all forms have the same reproductive abilities (identical fecundity), and not all use the environmental resources as effectively. Thus some are more numerous (B) than others (D). If pressure of predators (forces of natural selection) would be directed against dominant forms (B) and if successive changes of environmental conditions would allow forms A and C to develop, then it would be possible to maintain constant proportions among forms and thus a constant frequency of genes in the population

(1969, 1972a, 1972b) nad *Ceriodaphnia cornuta*, O'Brien i Vinyard (1978) nad *Daphnia carinata*.

Różnorodność genetyczna zapewnia gatunkom polimorficznym według Dobzhansky'ego (1951) lepsze wykorzystanie środowiska. Jeden genotyp wykazuje ograniczoną tolerancję ekologiczną, natomiast im większe jest bogactwo genotypów, tym większe prawdopodobieństwo,

że będą wśród nich i takie, które przeżyją okresowe zmiany warunków otoczenia, szczególnie o charakterze gwałtownym. Tak więc populacja czerpie z gromadzenia zmienności oczywiste korzyści. Nadmierna różnorodność prowadzi jednak do niepotrzebnej produkcji wielu genotypów, gorzej przystosowanych do warunków lokalnych, zatem zbyt duża zmienność jest według Mayra (1963) równie niepożądana jak jednorodność. Przeciwdziałając zbyt wąskiej specjalizacji i zapewniając gatunkom zwiększoną elastyczność w stosunku do zmiennych warunków środowiskowych polimorfizm dostarcza niewątpliwie materiału dla procesów ewolucyjnych.

Zmienność rozmiarów i kształtów organizmów planktonowych jest zatem konsekwencją podtrzymywania specyficznej konstytucji genetycznej, która pozwala osobnikom i gatunkom rozwijać się i funkcjonować w szerokim spektrum zmienności czynników środowiskowych i umożliwia wielu z nich kosmopolityczne występowanie.

Bardzo gorąco dziękuję Panu Maciejowi Gliwiczowi za słowa zachęty do napisania tego artykułu, za czas, jaki poświęcił mi w trakcie przygotowywania go do druku oraz za cenne dla mnie dyskusje, uwagi i wskazówki.

Paniom: Annie Hankiewicz i Danieli Kozerze, Panom: Andrzejowi Kowalczewskiemu i Zygmuntowi Olszewskiemu oraz Kolegom z Zakładu Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego jestem wdzięczna za stale okazywaną mi życzliwość i pomoc.

Artykuł ten został częściowo przygotowany w ramach tematu dotowanego przez Komitet Ekologii PAN.

## Summary

This is a review of concepts and hypotheses on morphological variability of planktonic organisms, since Lauterborn's (1901) paper up to the most recent ones (1977—1978).

Planktonic organisms are variable in size, shape and proportions of body, both in time and space.

Phenomena of morphological variability are common among planktonic algae (mainly *Bacillariophyceae* and *Dinophyceae*), protozoans (*Lobosa*), rotifers (mainly *Brachionidae*) and crustaceans (*Cladocera* and to a lesser extent *Copepoda*). Apart from size and proportions of body the crustaceans vary in shape and height of head, length of I and II pair antennae, mucro and tail spine length, and as for algae, rotifers and crustaceans occurrence of all kinds of exuberances and spines (Fig. 2).

Phenomena of morphological variability are basically controlled by three types of factors: (1) genetic factors decide about the potential ability to form various morphotypes, (2) environmental factors give an impulse for manifestation of a genetically conditioned character, whereas (3) selection keeps up this diversity.

Seasonal morphological variability may be either due to plasticity of genotypes in relation to environmental changes, or phenotypic cycles may be caused by seasonal changes in relative frequencies of genetically differing clones. Spatial variability may be due to genetic differences among parthenogenetic clones or to differences in abilities of one genotype to produce morphologically different phenotypes under varying conditions (Fig. 1). Thus potential abilities of individuals of one species to form different morphotypes are conditioned by factors of a genetic

character, but the realization of these theoretical abilities depends on environmental factors. Among environmental factors which may cause morphological variability of planktonic organisms the most frequently mentioned are: temperature, water mixing, light, concentration and kind of food, presence of predators which by organic substances excreted into the environment may stimulate some morphological changes of their potential prey. It can not be said for sure which of these factors are directly responsible for this variability, which indirectly — by changes in their intensity imply changes of factors directly responsible for variability, and which inform only about the intensity of factors decisive for variability.

Variability, to put it more precisely, the genetic information responsible for it, would not be maintained by generations, if it would not have any or only slight functional significance. The possible significance of structural modifications allowing to exist at suitable water depths is discussed. All changes, based on an increase or reduction of some parts of the body in relation to others increase the resistance of the body, and they may counteract the rotational motion of organism, help to move horizontally and to face water currents. Morphological variability is also of undisputable importance for the reduction of mortality due to predation. Selection favours individuals (clones) which, because of a determined size, shape, colour or presence of specific structures, are more resistant to be caught by predatory invertebrates and vertebrates (Figs. 3 and 4).

Selection, by favouring individuals of modified shape, could result after some time in the formation of a uniform population as regards a given genotype. But constant frequency of genes in a population (Fig. 5) can be maintained either by selection, changing its direction during the year, or by negative feedback, i.e. when at too high genotype frequency its chances for survival decrease, and it becomes unfavourable even under constant environmental conditions. Therefore in order to maintain constant frequency of genes in a population, a reverse correlation should take place between the frequency of a genotype and its adaptive value.

Polymorphism of planktonic organisms is a result of maintaining the specific genetic constitution which allows them to function in a broad spectrum of variability of environmental factors and allows many of them the common occurrence.

## Piśmiennictwo

- Allan D. 1973 — Competition and the relative abundances of two cladocerans — *Ecology*, 54: 484—498.
- Beauchamp P. de 1928 — Coup d'oeil sur les recherches récentes relatives aux Rotifères et sur les méthodes qui leur sont applicables — *Bull. biol.* 62: 51—125.
- Beauchamp P. de 1952a — Un facteur de la variabilité chez les Rotifères du genre *Brachionus* — *C. r. hebd. Acad. Sci. Paris*, 234: 573—575.
- Beauchamp P. de 1952b — Variation chez les Rotifères du genre *Brachionus* — *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 235: 1355—1356.
- Birky C. W. jr 1964 — Studies on the physiology and genetics of the rotifer *Asplanchna*. I. Methods and physiology — *J. exp. Zool.* 155: 273—288.
- Birky C. W. jr 1969 — The developmental genetics of polymorphism in the rotifer *Asplanchna*. III. Quantitative modification of developmental responses to vitamin E by the genoma, physiological state, and populations density of responding females — *J. exp. Zool.* 170: 437—448.



- Bowkiewicz J. 1929 — Schwebephase in der Bewegung der Cladoceren und Viskosität des Wassers — *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 22: 146—156.
- Brooks J. L. 1947 — Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia* — *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 33: 141—148.
- Brooks J. L. 1957a — The species problem in freshwater animals — (W: The species problem. Red. E. Mayr) — *AAAS Publ.* 50: 81—109.
- Brooks J. L. 1957b — The systematics of North American *Daphnia* — *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.* 13: 1—180.
- Brooks J. L. 1965 — Predation and relative helmet size in cyclomorphic *Daphnia* — *Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.* 53: 119—126.
- Brooks J. L., Dodson S. J. 1965 — Predation, body size and composition of plankton — *Science, N.Y.* 150: 28—35.
- Brooks J. L., Hutchinson G. E. 1950 — On the rate of passive sinking of *Daphnia* — *Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.* 36: 272—277.
- Buchner H., Mulzer F., Rauh F. 1957 — Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere. I. Problemstellung und vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse — *Biol. Zbl.* 76: 289—315.
- Carlin B. 1943 — Die Planktonrotatorien des Motalaström: zur Taxonomie und Ökologie der Planktonrotatorien — *Meddn Lunds Univ. limnol. Instn* 5: 255—255.
- Coker R. E. 1933 — Influence of temperature on size of freshwater copepods (*Cyclops*) — *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 29: 406—436.
- Coker R. E. 1939 — The problem of cyclomorphosis in *Daphnia* — *Q. Rev. Biol.* 14: 137—148.
- Coker R. E., Addlestone H. H. 1938 — Influence of temperature on cyclomorphosis in *Daphnia longispina* — *J. Elisha Mitchell scient. Soc.* 54: 45—75.
- Dieffenbach H., Sachse R. 1911 — Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern — *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl.* 3: 1—93.
- Dobzhansky Th. 1951 — Genetics and the origin of species — Columbia Univ. Press, New York.
- Dodson S. J. 1974 — Adaptive change in plankton morphology in response to size — selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis — *Limnol. Oceanogr.* 19: 721—729.
- Egloff D. A. 1968 — The relative growth and seasonal variation of several cyclomorphic structures of *Daphnia catawba* Coker in natural populations — *Arch. Hydrobiol.* 65: 325—359.
- Entz G. 1927 — Beiträge zur Kenntnis der Peridineen II. resp. VII. Studien an Süßwasser — Ceratien — *Arch. Protistenk.* 58: 344—440.
- Érman L. A. 1962 — Ciklomorfoz i pitanie planktonnych kolovratok — *Zool. Ž.* 41: 998—1003.
- Ford E. B. 1940 — Polymorphism and taxonomy (W: The new systematics. Red. J. Huxley) — Clarendon Press, Oxford, 493—513.
- Ford E. B. 1965 — Genetic polymorphism — M. T. T. Press, Cambridge, Mass.
- Fritz F. 1935 — Über die Sinkgeschwindigkeit einiger Phytoplanktonorganismen — *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 32: 424—431.
- Gallagher J. J. 1957 — Cyclomorphosis in the rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse) — *Trans. Am. microsc. Soc.* 76: 197—203.
- Gilbert J. J. 1966 — Rotifer ecology and embryological induction — *Science, N. Y.* 151: 1234—1237.
- Gilbert J. J. 1967 — *Asplanchna* and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus* — *Arch. Hydrobiol.* 64: 1—62.

- Gilbert J. J. 1973 — The induction and ecological significance of gigantism in the rotifer *Asplanchna sieboldi* — Science, N. Y. 181: 63—66.
- Gilbert J. J. 1975 — Polymorphism and sexuality in the rotifer *Asplanchna*, with special reference to the effects of prey-type and clonal variation — Arch. Hydrobiol. 75: 442—483.
- Gilbert J. J. 1977 — Effect of the non-tocopherol component of the diet on polymorphism, sexuality, biomass, and reproductive rate of the rotifer *Asplanchna sieboldi* — Arch. Hydrobiol. 80: 375—397.
- Gilbert J. J. 1978 — Selective feeding and its effect on polymorphism and sexuality in the rotifer *Asplanchna sieboldi* — Freshw. Biol. 8: 43—50.
- Gilbert J. J., Birky C. W. jr 1971 — Sensitivity and specificity of the *Asplanchna* response to dietary  $\alpha$ -tocopherol — J. Nutr. 101: 113—126.
- Gilbert J. J., Thompson G. A. jr 1968 —  $\alpha$ -tocopherol control of sexuality and polymorphism in the rotifer *Asplanchna* — Science, N. Y. 159: 734—736.
- Gilbert J. J., Waage J. K. 1967 — *Asplanchna*, *Asplanchna* — substance and postero-lateral spine length variation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a natural environment — Ecology, 48: 1027—1031.
- Green J. 1960 — Zooplankton of the River Sokoto. The Rotifera — Proc. zool. Soc. Lond. 135: 491—523.
- Green J. 1967 — The distribution and variation of *Daphnia lumholtzii* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa — J. Zool. 151: 181—197.
- Halbach U. 1970 — Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria) — Oecologia, 4: 262—318.
- Halbach U. 1971a — Zum Adaptivwert der Zyklomorphen von Dornenbildung von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). I. Räuber — Beute — Beziehung in Kurzzeit — Versuchen — Oecologia, 6: 267—288.
- Halbach U. 1971b — Seasonal selection as a factor in rotifer cyclomorphosis — Naturwissenschaften, 6: 326—327.
- Halbach U. 1972 — Assoziations Koeffizient an dreier planktischer Rotatorienarten im Freiland und ihre Deutung auf Grund interspezifischer Beziehungen (Konkurrenz, Räuber — Beute — Beziehung) — Oecologia, 9: 311—316.
- Hartmann O. 1918 — Studien über den Polymorphismus der Rotatorien mit besonderer Berücksichtigung von *Anuraea acullata* — Arch. Hydrobiol. 12: 210—309.
- Hazelwood D. H. 1966 — Illumination and turbulence effects of relative growth in *Daphnia* — Limnol. Oceanogr. 11: 212—216.
- Hebert P. D. N. 1978a — Cyclomorphosis in natural populations of *Daphnia cephalata* King — Freshwat. Biol. 8: 79—90.
- Hebert P. D. N. 1978b — The adaptive significance of cyclomorphosis in *Daphnia*: more possibilities — Freshwat. Biol. 8: 313—320.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1972 — Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) (Rotatoria) in several Masurian lakes of different trophic level — Pol. Arch. Hydrobiol. 19: 253—264.
- Hrbáček J. 1959 — Circulation of water as a main factor influencing the development of helmets in *Daphnia cucullata* Sars — Hydrobiologia, 13: 170—185.
- Hrbáček J. 1962 — Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock — Rozpr. čsl. Akad. Věd, Řada MPV, 72: 1—116.
- Huber-Pestalozzi G. 1938 — Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Allgemeiner Teil. Blaualgen, Bakterien, Pilze — Binnengewässer 16, Teil 1, ss. 342.

- Huber G., Nipkov F. 1923 — Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O. F. Müller — Flora Jena, 16: 114—215.
- Hutchinson G. E. 1967 — A treatise on limnology II. Introduction to lake biology and the limnoplankton — John Wiley and Sons, Inc. New York, London, Sydney, ss. 1115.
- Jacobs J. 1961 — Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birge, a case of environmentally controlled allometry — Arch. Hydrobiol. 58: 7—71.
- Jacobs J. 1962 — Light and turbulence as co-determinants of relative growth rates in cyclomorphic *Daphnia* — Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 47: 146—156.
- Jacobs J. 1964 — Hat der hohe Sommerhelm zyklomorpher *Daphnien* einen Anpassungswert — Verh. int. Verein. Limnol. 15: 676—683.
- Jacobs J. 1967 — Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische — Arch. Hydrobiol. 62: 467—541.
- Kabay M. E., Gilbert J. J. 1978 — Polymorphism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*. Intensity of the body-wall-outgrowth response to temperature, food density, pH and osmolarity differences — Arch. Hydrobiol. 83: 377—390.
- Kerfoot W. C. 1975a — Seasonal changes of *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: laboratory observations of phenotypic changes induced by inorganic factors — Freshwat. Biol. 5: 227—243.
- Kerfoot W. C. 1975b — The divergence of adjacent populations — Ecology, 56: 1298—1313.
- Kerfoot W. C. 1977a — Competition in cladoceran communities: the cost of evolving defenses against copepod predation — Ecology, 58: 303—313.
- Kerfoot W. C. 1977b — Implications of copepod predation — Limnol. Oceanogr. 22: 316—326.
- Kerfoot W. C., Pastorok R. A. 1978 — Survival versus competition: evolutionary compromises and diversity in the zooplankton — Verh. int. Verein. Limnol. 20: 362—374.
- Kikuchi K. 1931 — Formation of the lateral spines in *Brachionus pala* — J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sec. 4, 2: 163—169.
- King Ch. E. 1967 — Food, age and thy dynamics of a laboratory population of rotifers — Ecology, 48: 111—128.
- Koźmiński Z. 1936 — Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *Strenuus*-Gruppe — Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 33: 161—231.
- Krätzschar H. 1908 — Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg. Variationsstatistische und experimentelle Untersuchung — Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 1: 623—675.
- Lauterborn R. 1901 — Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatoren. I Teil: Morphologische Gliederung des Formenkreises — Verh. naturh.-med. Ver. Heidelb. 7: 412—448.
- Lauterborn R. 1904 — Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatoren. II Teil: Die cyclische oder temporale Variation von *Anuraea cochlearis* — Verh. naturh.-med. Ver. Heidelb. 7: 529—621.
- Levins R. 1968 — Evolution in changing environment — Princeton University Press, Princeton, ss. 120.
- Lieder U. 1953 — Beiträge zur Kenntnis der Genus *Bosmina*. II. Über Bestarde zwischen einigen Formtypen der *Coregoni*-Kreises — Arch. Hydrobiol. 47: 453—469.

- Lindström K., Pejler B. 1975 — Experimental studies on the seasonal variation of the Rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse) — *Hydrobiologia*, 2—3: 191—197.
- Manning B. J., Kerfoot W. C., Berger E. M. 1978 — Phenotypes and genotypes in cladoceran populations — *Evolution*, 32: 365—374.
- Manuilova E. F. 1955 — O svjazi izmečivosti pelagičeskich *Cladocera* s razvitem bakterij v vodoeme — *Dokl. AN SSSR*, 103: 1111—1114.
- Mayr E. 1963 — *Animal species and evolution* — Harvard University Press, Cambridge, Mass., ss. XIV + 797.
- Mayr E. 1974 — *Populacje, gatunki i ewolucja* — Wiedza Powszechna, Warszawa, ss. 592.
- Mitchell B. D. 1978 — Cyclomorphosis in *Daphnia carinata* King (*Crustacea: Cladocera*) from two adjacent sewage lagoons in South Australia — *Aust. J. mar. Freshwater Res.* 29: 565—576.
- Needham J., Lerner J. M. 1940 — Terminology of relative growth-rates — *Nature*, Lond. 146: 618.
- O'Brien W. J., Vinyard G. L. 1978 — Polymorphism and predation: The effect of invertebrate predation on the distribution of two varieties of *Daphnia carinata* in South India Ponds — *Limnol. Oceanogr.* 23: 452—460.
- Ostwald W. 1904 — Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphism bei Daphniden — *Arch. Entw. Mech. Org.* 18: 415—451.
- Pejler B. 1957 — On variation and evolution in planktonic *Rotatoria* — *Zool. Bidr. Upp.* 32: 1—66.
- Pejler B. 1962 — On the variation of the rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse) — *Zool. Bidr. Upps.* 35: 1—17.
- Porter K. G. 1973 — Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton — *Nature*, Lond. 244: 179—180.
- Pourriot R. 1964 — Etude experimentale de variations morphologiques chez certaines espèces de Rotifères — *Bull. Soc. zool. Fr.* 89: 555—561.
- Pourriot R. 1973 — Rapports entre la temperatura, la taille des adultes, la longueur des oeufs et le taux de developpement embryonnaire chez *Brachionus calyciflorus* Pallas (*Rotifera*) — *Annls Hydrobiol.* 4: 103—115.
- Pourriot R. 1974 — Relations predateur-proie chez les Rotifères: Influence du predateur (*Asplanchna brightwelli*) sur la morphologie de la proie (*Brachionus bidentata*) — *Annls Hydrobiol.* 5: 43—55.
- Quartier A. 1948 — Sur le comportement de *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Ktz. dans les trois lacs sub-jurassiens — *Schweiz. Z. Hydrol.* 10: 13—22.
- Schönborn W. 1962 — Über Planktismus und Zyklomorphose bei *Diffugia limnetica* (Levander) Penard — *Limnologica*, 1: 21—34.
- Shapiro A. M. 1976 — Seasonal polyphenism (W: *Evolutionary biology*. Vol. 9. Ed. M. K. Hecht, W. C. Steere, B. Wallace) — Plenum Press, New York and London, 259—333.
- Sterzyński W. 1979 — Fecundity and body size of planktonic rotifers in 30 Polish lakes of various trophic state — *Ekol. pol.* 27: 307—321.
- Tonolli V. 1961 — Studio sulla dinamica del popolamento di un copepode (*Eudiaptomus vulgaris* Schmeid.) — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 13: 179—202.
- Vinyard G. L., O'Brien W. J. 1975 — Dorsal light response as an index of prey preference in bluegill surfish (*Lepomis macrochirus*) — *J. Fish. Res. Bd Can.* 32: 1860—1863.
- Vinyard G. L., O'Brien W. J. 1976 — Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*) — *Ecology*, 55: 1042—1052.

Wagler E. 1936 — Die Systematik und geographische Verbreitung des Genus *Daphnia* O. F. Müller mit besonderer Berücksichtigung der südafrikanischen Arten — Arch. Hydrobiol. 30: 505—556.

Wesenberg-Lund C. 1908 — Plankton investigations of the Danish lakes. General Part: The Baltic freshwater plankton, its origin and variation — Dan. freshw. biol. lab. No 5, Nordisk Forlag, Copenhagen, ss. 389.

Węgleńska T. 1970 — Zagadnienie wpływu temperatury i pokarmu na rozwój, wzrost osobniczy i płodność zooplanktonu — Wiad. ekol. 16: 3—21.

Wiktor K. 1961 — Wpływ warunków środowiska na zmienność populacji *Bosmina coregoni*, *Daphnia hyalina* i *Daphnia cucullata* — Ekol. pol. A, 9: 79—97.

Woltereck R. 1909 — Weitere exper. Unters. üb. Artveränderung, speciell über das Wesen quant. Artunterschiede bei Daphniden — Verh. dt. zool. Ges. 19: 110—173.

Woltereck R. 1913 — Über Funktion, Herkunft u. Entstehungsursachen der sogen. Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren — Zoologica, Stuttg. 67: 475—550.

Zaret T. M. 1969 — Predation-balance polymorphism of *Ceriodaphnia cornuta* Sars — Limnol. Oceanogr. 14: 301—303.

Zaret T. M. 1972a — Predator-prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem — Ecology, 53: 234—257.

Zaret T. M. 1972b — Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (class Crustacea) — Limnol. Oceanogr. 17: 171—184.

Zaret T. M., Kerfoot W. C. 1975 — Fish predation on *Bosmina longirostris*. Body-size selection versus visibility selection — Ecology, 56: 232—237.