

Joanna Pijanowska

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Nowy Świat 67
00-046 Warszawa

Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych

**Anti-predator defence
mechanisms in zooplankton**

1. Wstęp

Czynniki natury biotycznej w postaci poziomu dostępnego pokarmu i intensywności drapieżnictwa odgrywają niekwestionowaną rolę w kształtowaniu składu i zagęszczenia wszystkich zespołów. Na szeroko rozumiane pojęcie dostosowania (fitness) każdego gatunku składa się, obok umiejętności wykorzystania zasobów środowiska, również podatność na eliminację przez drapieżniki; jedno i drugie decyduje o stopniu realizacji niszy ekologicznej w Hutchinsonowskim rozumieniu (Hutchinson 1957). O tym jak działa presja drapieżników, jakie wynikają z niej konsekwencje i jakie są możliwości unikania jej i minimalizowania jej skutków w populacjach planktonowych — traktuje ten artykuł.

Nie jest on w zamierzeniu gruntownym przeglądem piśmiennictwa, a raczej przeglądem i próbą zweryfikowania pewnych koncepcji i hipotez, dawnych i najnowszych, takich, które dzisiaj mają już tylko historyczne znaczenie i takich, które traktować można jako potwierdzone i obowiązujące. Wszystkim zainteresowanym tą tematyką proponuję fascynującą w moim przekonaniu lekturę, jaką jest książka Thomasa M. Zareta pt. „Predation and freshwater communities” (Zaret 1980), która jest prawdziwą kopalnią wiedzy i gruntownym przeglądem piśmiennictwa z tego zakresu, głęboko osadzonym w nowoczesnej teorii ekologicznej i ewolucyjnej.

Zwierzęta planktonowe padają ofiarą drapieżców różnych typów, z różnym nasileniem w ciągu roku. Czyha na nie cała masa amatorów: ryby (większość ryb przynajmniej okresowo żywi się planktonem, a przedstawiciele rodzin *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Clupeidae*, *Atherinidae* i *Centrarchidae* — niemal wyłącznie), niektóre płazy (traszki i salamandry), niektóre ptaki wodne, wodne owady (larwy ważek — *Odonata*, pływakowatych — *Dytiscidae*, niektórych muchówek, a przede wszystkim *Chaoboridae*, grzbietopławki — *Notonectidae*), wiele skorupiaków (niektóre szczeponogi — *Mysidacea*, obunogi — *Amphipoda*, *Anostraca*, liścionogi — *Phyllopoda*, a wśród nich przede wszystkim niektóre wioślarki — *Cladocera* i widłonogi — *Copepoda*), nieliczne małże — *Bivalvia*, niektóre wodne pajęczaki, a wśród nich głównie wodopójki — *Hydracarina*, nieliczne wirki — *Turbellaria*, niektóre wrotki — *Rotatoria*. Wymieniłam tutaj nie tylko planktonożerców sensu stricto, a za takie uważam tylko te, których jedynym i wystarczającym źródłem pokarmu

jest plankton i które nie muszą w ciągu swego życia nawet okresowo korzystać z alternatywnych źródeł pokarmu. Jest ich jednak niewiele, stąd też wśród wymienionych znalazły się i takie zwierzęta, które tylko okresowo żywią się planktonem lub dla których plankton nie jest jedynym składnikiem diety.

Ten, rzecz jasna, niepełny przegląd planktonożerców wskazuje na to, że są to bardzo różne zwierzęta, należące do odległych grup taksonomicznych, a co za tym idzie — o bardzo zróżnicowanych możliwościach, wymaganiach i preferencjach pokarmowych. Narzucającego się podziału drapieżców na kręgowce i bezkręgowce nie można utożsamiać z podziałem drapieżców według kryterium ich preferencji pokarmowych. Pierwszej i, jak dotąd, jedynej próby klasyfikacji drapieżców w myśl tego właśnie kryterium dokonał Z a r e t (1980), dzieląc je na drapieżniki, których możliwości pokarmowe w zasadzie nie zależą od wielkości ofiary a limitowane są jedynie przez wielkość ich otworu gębowego lub otworów skrzelowych (gape-limited predators, *GLP*) i na takie, których możliwości pokarmowe zależą od rozmiarów potencjalnych ofiar (size-dependent predators, *SDP*). Do pierwszej grupy należą ryby, salamandry, ptaki i drapieżne grzbietopławki — *Notonectidae*; wszystkie pozostałe należą do grupy drugiej. Sformułowanie „*GLP*” odnosi się tylko do bardzo wczesnych stadiów larwalnych (jedynie ryb), u których średnica otworu gębowego rzeczywiście limituje rozmiary chwytanych ofiar, oraz do ryb, które pobierają pokarm odfiltrowywując zawiesinę z wody i u których średnica otworów skrzelowych również może limitować rozmiary ofiar. Jedynie u najwcześniejszych stadiów larwalnych ryb (np. u *Limnothrissa miodon* (Boulenger) — Gliwicz 1984) rozmiary otworu gębowego są na tyle małe, że największe ofiary w zbiorniku znajdują się poza ich zasięgiem. Rosnące larwy szybko (już w trzecim tygodniu życia) osiągają rozmiary na tyle duże, że praktycznie każda ofiara staje się możliwa do schwytania (Rosenthal i Hempel 1970, Wong i Ward 1972). Z kolei ze względu na to, że większość ryb odżywia się nie poprzez odfiltrowywanie zawiesiny z wody, a poprzez selektywne chwytanie pojedynczych ofiar, rozmiary otworów skrzelowych rzadko bywają limitujące. Wprawdzie okresowo filtracja u niektórych gatunków ryb występuje, przede wszystkim u *Clupeidae* (Blaxter i Holliday 1963, Janssen 1976, 1978), ale zwykle zagęszczenie zooplanktonu w wodzie jeziornej i morskiej jest na tyle niskie, że filtracja rzadkiej zawiesiny pokarmowej jest po prostu nieopłacalna, gdyż po to, by uzyskać potrzebną ilość pokarmu trzeba przefiltrować ogromne ilości wody. I chociaż okresowo filtracja może zachodzić, najczęściej w warunkach dużego zagęszczenia ofiar zooplanktonowych, tak jak wykazali Leong i O'Connell (1969) oraz O'Connell (1972), podając sardeli w warunkach laboratoryjnych zmienne ilości dorosłych i nauplii *Artemia*, to opieranie się na chwytaniu pojedynczych cząstek jest wręcz koniecznością, gdyż gromadzi

biomasę znacznie szybciej niż filtracja. Ta ostatnia jest zresztą wg Z a r e t a (1980) właściwa rybom, które odżywiają się fito- a nie zooplanktonem. Obligatoryjne filtratory żywią się rzeczywiście jedynie fitoplanktonem (G r e e n w o o d 1953, C. M. M o r i a r i t y i D. J. W. M o r i a r i t y 1973, R o b e r t s 1972). Ostatecznie odfiltrowywanie zooplanktonu, nawet licznie obecnego, jest rzadko spotykane, a rzeczywistą rolę odgrywa wybiórcze chwytanie pojedynczych ofiar. Czyli grupa drapieżców nazywana przez Z a r e t a (1980) *GLP* nie jest praktycznie limitowana przez wielkość ofiary, a jeżeli, to w małym tylko stopniu i okresowo. Może słuszniej więc, przez analogię do *SDP*, byłoby nazwać tę grupę drapieżników size-independent predators (*SIndP*), chociaż ze znanymi już ograniczeniami.

Podziały te, bez względu na nomenklaturę, pokrywają się częściowo z podziałem drapieżców na te, które przy lokalizowaniu i chwytaniu ofiary posługują się wzrokiem, a więc jako takie zależą od warunków świetlnych, i na te, które lokalizują ofiary bez udziału zmysłu wzroku, polegając najczęściej na mechano- i chemorecepcji. Znane są jednak ryby planktonożerne z grupy *GLP*, które nie posługują się wzrokiem przy lokalizowaniu ofiary, np. niektóre sumikowate — *Ictaluridae* (C o s t a i C u m m i n s 1972, P a s t o r o k 1978), i bezkręgowce drapieżne z grupy *SDP*, które używają zmysłu wzroku, m.in. wioślarki *Leptodora kindti* (Focke) (C u m m i n s i in. 1969), *Bythotrephes longimanus* Leydig (D e B e r n a r d i i G i u s s a n i 1975), *Polyphemus pediculus* (L.) (B r o o k s 1959), *Podon polyphemoides* (Leuckart) (B o s c h i T a y l o r 1973a, 1973b), *Evadne nordmanni* Lovén (B a i n b r i d g e 1958), przedstawiciele *Cyclopoida* z rodzin *Saphiriniidae* i *Corycaeidae* (G o p h e n i H a r r i s 1981), niektóre *Notonectidae* (O'Brien i V i n y a r d 1978) i *Odonata* (J o h n s o n, A k r e i C r o w l e y 1975).

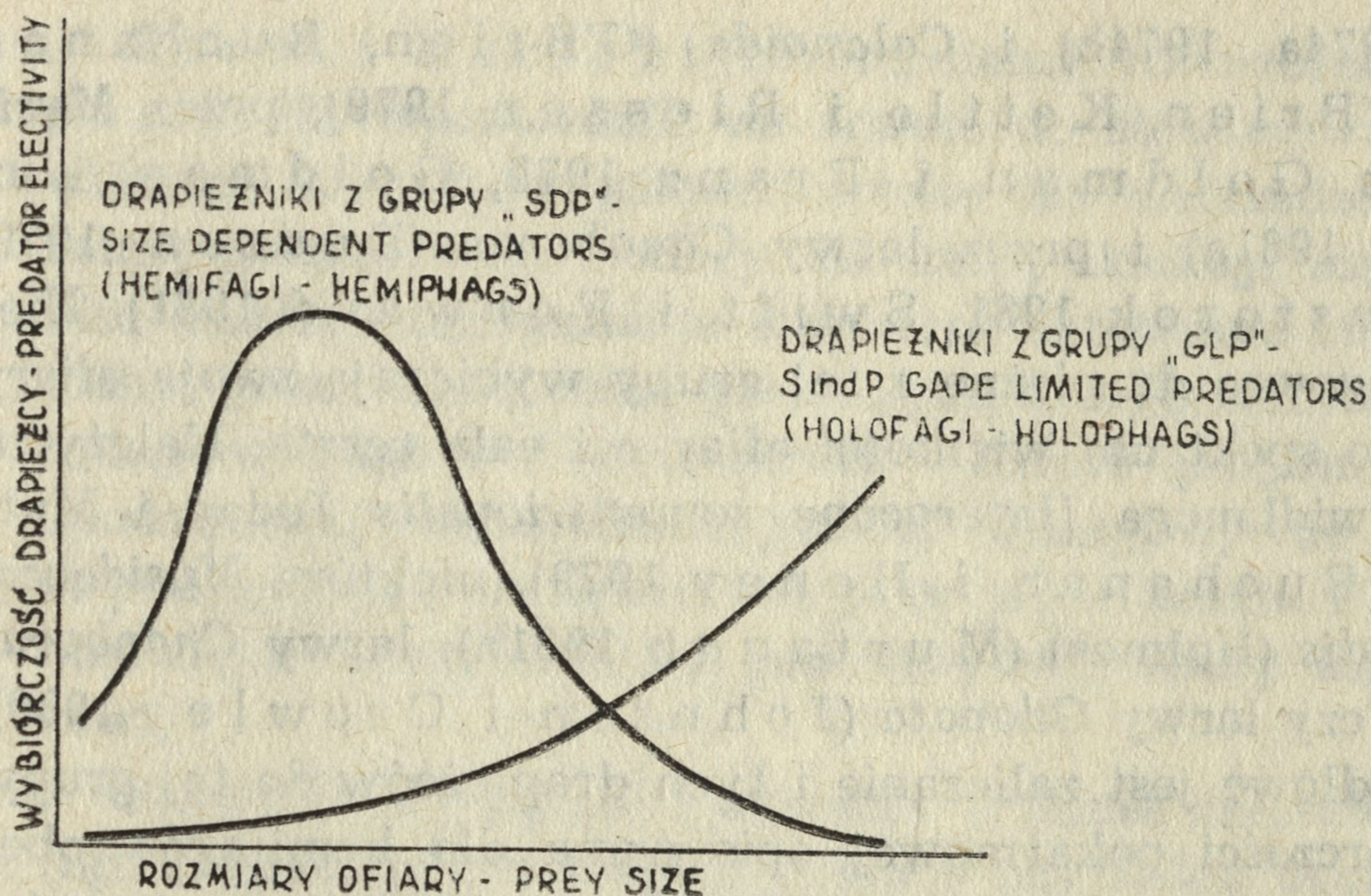
Jeszcze jedną cechą odróżniającą *SIndP* od *SDP* jest fakt, że te pierwsze połykają swoje ofiary w całości, podczas gdy te drugie wysysają ich miąższ lub kruszą i odrywają jedynie fragmenty ich ciał. Cd tej reguły jedynym praktycznie wyjątkiem są drapieżne wrotki *Asplanchna* z grupy *SDP*, a obok nich larwy *Chaoboridae*, które mogą połykać swoje ofiary w całości. Nawiasem mówiąc generalna ta różnica przesądza o możliwościach poznania składu diety obu typów drapieżców — są one ograniczone w wypadku tych pierwszych do oceny zmian składu pokarmu pod wpływem żerowania i do analizy zawartości przewodów pokarmowych, a w wypadku tych drugich dodatkowo można rekonstruować cechy wybieranych ofiar na podstawie pozostawianych resztek; zawodna bywa tu jednak analiza treści przewodów pokarmowych. Ze względu na to, że za tą klasyfikacją kryje się stosunkowo najmniej ograniczeń, chętnie podchwytuję sugestię M. Gliwicza i proponuję dla celów tego artykułu pozostać przy podziale drapieżców na takie, które pożerają swoje ofiary

w całości (holofagi) i na takie, które kruszą i odrywają ich fragmenty (hemifagi).

Rzecz jasna, ta polemika pozostaje jedynie w sferze nazewnictwa, bo taksonomicznie nowy podział pokrywa się niemal w zupełności z podziałem zaproponowanym przez Zareta, z jednym wyjątkiem niektórych przedstawicieli *Notonectidae*, które Zaret zalicza do *GLP*, ale które nie mogą znaleźć się w grupie holofagów, bo wysysają swoje ofiary. W myśl jednak zasadniczego kryterium, jakim jest charakter wybiórczości pokarmowej, oba podziały pokrywają się. Nawiasem mówiąc Zaret, świadom ograniczeń zaproponowanego przez siebie podziału, posługuje się w końcu tym rozróżnieniem jedynie roboczo i obie grupy drapieżników charakteryzuje nie tyle anatomicznymi determinantami wybiórczości, co charakterem ich wybiórczości pokarmowej. I to właśnie kryterium jest najważniejsze i najbardziej istotne. Z tym się zgadzając, również dla roboczych celów i skorzystania z możliwości posługiwania się wygodnym skrótem, proponuję pozostać przy podziale drapieżców na holofagi i hemifagi, bo ten podział przyjąć można niemal bez ograniczeń.

2. Wybiórczość pokarmowa drapieżców i jej konsekwencje dla zespołów i populacji planktonowych

Do niedawna niepodzielnie panowało przekonanie, że podstawową i wręcz jedyną cechą ofiar, która przyciąga uwagę drapieżców i zgodnie z którą selekcionują one swoje ofiary są ich rozmiary. Wybiórczość obu typów drapieżców w stosunku do wielkości ofiar przedstawia rys. 1. Przebieg obu krzywych nie jest rezultatem teoretycznych rozważań, a wynikiem po wielokroć obserwowanej (w warunkach naturalnych i laboratoryjnych) wybiórczości w stosunku do różnych ofiar. Drapieżniki z grupy *GLP* — holofagi są w stanie konsumować ofiary z szerokiego spektrum ich wielkości, z wyraźną jednak preferencją w stosunku do większych ofiar. Nie istnieje praktycznie (poza omówionymi ograniczeniami) górna granica wielkości zjadanych ofiar, innymi słowy wśród zwierząt planktonowych nie ma takich, których rozmiary przekraczałyby możliwości pokarmowe holofagów. Ta górna granica wielkości zjadanych ofiar pojawić się może z chwilą przejścia drapieżnika na pokarm inny niż planktonowy. Generalnie „oportunistyczny” charakter odżywiania się większości tych drapieżców sprawia, że niewielkie ofiary padają również ich łupem, ale tylko wtedy, gdy są bardzo licznie obecne lub gdy zaczyna brakować w środowisku preferowanych ofiar, o dużych rozmiarach ciała. Obserwacja składu pokarmu holofagów dostarcza licznych dowodów na preferencje w stosunku do tych gatunków, których osobniki osiągają duże wymiary. Prawidłowość ta dotyczy zarówno ryb (m.in. Hrbáček i in. 1961, Hrbáček 1962, Brooks i Dodson 1965, Werner i Hall 1974, O'Brien, Slade i Vinyard 1976, Eggers 1977, Lynch



Rys. 1. Wybiórczość drapieżców w stosunku do ofiar o różnych wymiarach ciała (z Zareta 1980)

Drapieżniki z grupy *GLP* — *SIndP* (holofagi) wybierają swoje ofiary zgodnie z ich wielkością, która jest zasadniczym aspektem „atrakcyjności” ofiary. Im większa ofiara, tym większe prawdopodobieństwo jej schwytania. Wybiórczość drapieżników z grupy *SDP* (hemifagów) do pewnego tylko momentu wzrasta wraz z wielkością ofiary, natomiast od pewnych krytycznych rozmiarów ofiary począwszy prawdopodobieństwo jej schwytania szybko spada

Predator electivity curves (from Zareta 1980)

Holophag's (gape-limited predators — *GLP*) electivity increases with prey body size, which is one of the most important aspects of prey attractivity. The larger the prey, the more likely it will be taken. Hemiphag's (size-dependent predators — *SDP*) electivity increases from small-sized to large-sized preys to the certain point only. As the prey exceeds this critical size, the probability of capturing and handling the prey decreases rapidly

1979) i narybku (m.in. Rajasilta i Vuorinen 1983), jak i pozostałych drapieżców tej grupy, np. traszek (Ranta i Nuutinen w druku) czy ptaków (Dodson i Egger 1980).

Z kolei drapieżniki z grupy *SDP* (hemifagi) wybierają niemal wyłącznie osobniki o małych rozmiarach ciała, co wynika po części z faktu, że same są z reguły niewielkimi zwierzętami, o rozmiarach często niewiele przekraczających wymiary selekcjonowanych przez nie ofiar, a po części z anatomicznej budowy ich odnóży gębowych (Anderson 1967). Dodson (1974a) wyznaczył graniczną wielkość ofiary (1 mm), powyżej której nie stanowi już ona obiektu zainteresowania dla drapieżników tej grupy.

Oczywiście nie jest to żadna magiczna granica, nie do przekroczenia przez oba typy drapieżników, ale szereg obserwacji potwierdza, że w sferze zainteresowań hemifagów leżą jedynie ofiary o niewielkich rozmiarach ciała. One to właśnie preferowane są przez drapieżne wioślarki (m.in. Hall 1964, de Bernardi i Giussani 1975), przez drapieżne *Cyclopoida* (m.in. Anderson 1970, Brandl i Fernando

1974, Dodson 1974a, 1974b) i *Calanoida* (O'Brien, Buchanan i Haney 1979, O'Brien, Kettle i Riessen 1979), przez *Mysidacea* (Richards, Goldman i Franz 1975, Goldman i in. 1979, Murtaugh 1981a) i przez larwy *Chaoborus* (Dodson 1970, Sprules 1972, Pastorok 1981, Swift i Forward 1981). Niektóre jednak bezkręgowce drapieżne z tej grupy wybierają swoje ofiary ze znacznie szerszego spektrum wielkości ofiar niż cała reszta. Należy tu wspomnieć choćby widłonoga *Heterocope septentrionalis* Juday i Muttkowski (O'Brien, Buchanan i Haney 1979), niektóre *Mysidacea*, np. *Neomysis mercedis* (Holmes) (Murtaugh 1981a), larwy *Chaoborus* (Pastorok 1978), czy larwy *Odonata* (Johnson i Crowley 1980). Ciągłe jednak prawidłowe jest zaliczanie i tych drapieżców do tej grupy, gdyż krzywa wybiórczości pokarmowej opisywana dla hemifagów obowiązuje, małe ofiary są zdecydowanie preferowane i istnieje zawsze górna granica wielkości ofiary, powyżej której staje się ona niedostępna i dla tych drapieżników.

Ta wybiórczość w stosunku do rozmiarów ciała nie rozgrywa się tylko na zasadzie preferencji pewnych gatunków ofiar ponad inne, ale również na zasadzie preferencji określonych stadiów wiekowych (wielkościowych) w ramach jednego gatunku ofiary. Łupem holofagów padają z reguły starsze (większe) osobniki z populacji ofiary (m.in. Brooks 1968, Werner i Hall 1974), natomiast młodsze stadia rozwojowe pozostają pod silną presją hemifagów (m.in. Confer 1971).

Wprawdzie dochodzi czasem do sytuacji, kiedy presja hemifagów tłumiona jest poprzez selektywną ich eliminację przez holofagi (Stenson 1978, 1980, Lynch i in. 1981), ale z reguły, o ile w środowisku aktywne są jednocześnie drapieżniki z obu wyróżnionych grup, praktycznie całe spektrum rozmiarów ciała każdego z gatunków potencjalnych ofiar znajduje się pod kontrolą drapieżcy.

Obok wielkości ofiary, która przez wiele lat zgodnie uznawana była za najważniejszą, jeśli nie jedyną cechę ofiary, która przykuwa uwagę drapieżców, wymienia się obecnie szereg innych aspektów atrakcyjności ofiary. Aczkolwiek odchodzenie od traktowania wielkości ofiary jako jedynego klucza dla zrozumienia preferencji pokarmowych drapieżników długo torowało sobie drogę, to w ostatnim dziesięcioleciu mnożą się wręcz dowody na to, że również i takie cechy ofiary, jak kształt ciała, barwa czy ruchliwość odgrywają równie poważną, jeśli nie większą niż wielkość rolę w przyciąganiu uwagi drapieżców. Niektóre z tych cech są w bardzo ścisły sposób skorelowane z liniowymi rozmiarami ciała. Stąd też potrzeba było dużo czasu, żeby oddzielić preferencję czy eliminację form o określonych rozmiarach ciała, od preferencji czy eliminacji nosicieli innych dostrzeganych przez drapieżniki cech, skoro te cechy w ścisły sposób skorelowane z wielkością ciała podlegały tym samym prawom wybiórczości.

Zaret i Kerfoot (1975) i niemal równocześnie Confer i Blades (1975) wprowadzili na trwałe do słownictwa planktonowego przewijające się już w piśmiennictwie lat siedemdziesiątych pojęcie generalnej „widoczności” ofiary, na którą składają się poza wielkością również kształt i pigmentacja ciała oraz aktywność ruchowa ofiary. Te same cechy, poza barwą ciała, przyciągają uwagę zarówno holofagów jak i hemifagów, stąd też „widoczność” Zareta proponuję zastąpić generalną „podatnością” czy „atrakcyjnością” ofiary, by nie sugerować konieczności posługiwania się wzrokiem przy jej tropieniu i lokalizowaniu. Kolejno omówię te właśnie cechy jako atrybuty ofiary interesujące dla drapieżców.

Kształt ciała. Zwierzęta o silnie zmienionych kształtach ciała (np. o znacznie wydłużonej głowie czy kolcu ogonowym), jeśli w ogóle są chwytane przez hemifagi, to prawdopodobieństwo ich zabicia, czy tym bardziej strawienia, jest bardzo niskie z tego względu, że większość tych drapieżników po schwytaniu ofiary manipuluje nią tak długo, dopóki nie natrafi na nieosłonięte, miękkie części ciała. Wszelkie więc anatomiczne utrudnienia proces ten wydłużają, stwarzając tym samym ofierze szansę na wymknięcie się drapieżnikowi. Łupem tych drapieżców padają najczęściej ofiary o prostej, nie zmodyfikowanej budowie ciała, tak jak np. jedna z form *Bosmina longirostris* O. F. Müller o krótkich antenulach i mucro (Kerfoot 1975, 1977a, 1977b), tak jak forma *Ceriodaphnia cornuta* Sars o nie zmienionej okolicy głowowej (Zaret 1969, 1972a, 1972b), formy *Daphnia* pozbawione hełmu (Green 1967, Grant i Bayly 1981, Krueger i Dodson 1981), czy formy wrotków nie wyposażone w długie posterolateralne kolce (Beauchamp 1952a, 1952b, Gilbert 1966, 1967, 1980, Halbach 1970, 1971). Zmienionym kształtom często towarzyszy redukcja widocznych części ciała w stopniu wystarczającym, by zmieniona ofiara znalazła się już poza spektrum zainteresowania również i holofagów; sam kształt ciała nie jest dla nich bowiem interesującym aspektem podatności ofiary, ani tym bardziej anatomicznie nie stanowi żadnej przeszkody, o ile modyfikacjom kształtów nie towarzyszy zmniejszenie liniowych wymiarów ciała.

Pigmentacja ciała. Nie jest to wprawdzie najtrafniejszy termin, ale proponuję rozumienie pod nim wszystkich tych cech ofiary, które zwiększają kontrast między obiektem a tłem, a więc między ciałem ofiary a wodą wokół. Należy tu powierzchnia oka, stopień wypełnienia przewodu pokarmowego, liczba i wielkość jaj w komorze lęgowej czy w worku jajowym oraz zabarwienie ciała.

Otóż powierzchnia oka jest cechą wyraźnie rozróżnianą, przynajmniej przez ryby planktonożerne, i im jest ona większa, tym prawdopodobieństwo dostrzeżenia ofiary jest większe. Tego typu spostrzeżeń dokonali m.in. Zaret (1969, 1972a, 1972b) dla *Ceriodaphnia cornuta*, Green

(1971) dla *Daphnia lumholtzi* (Sars) oraz Zaret i Kerfoot (1975) dla *Bosmina longirostris*.

Stopień wypełnienia przewodów pokarmowych u ofiar również może być przedmiotem selekcji przez te drapieżniki, które posługują się wzrokiem przy lokalizowaniu ofiary (Vinyard i O'Brien 1975, 1976).

Jednym z najbardziej „newralgicznych” aspektów pigmentacji ofiary jest liczba jaj noszonych w komorach lęgowych (*Cladocera*) czy workach jajowych (*Copepoda*). Osobniki noszące jaja są eliminowane w stopniu istotnie większym, niż osobniki pozbawione jaj. Eliminację noszących jaja samic *Eurytemora hirundinoides* (Nordquist) przez śledzia bałtyckiego opisał Sandström (1980), a przez młodociane stadia rozwojowe ciernika Vuorinen, Rajasilta i Salo (1983). Eliminację noszących jaja samic *Daphnia* przez ryby planktonożerne w jeziorach mazurskich opisali Gliwicz (1981), Gliwicz, Ghilarov i Pijanowska (1981) oraz Piasecka (1983), a noszących jaja samic *Cyclops abyssorum taticus* Koźmiński przez pstrąga w jeziorach tatrzańskich Gliwicz i Rowan (1984). Wybiórczość pokarmową w stosunku do samic wioślarek, noszących w ephippium (w zgrubiałych i zmienionych klapach pancerza) duże, ciemne, świetnie widoczne jaja spoczynkowe opisano dla ryb (Mellors 1975), traszek (Ranta i Nuutinen w druku) i ptaków (Dodson i Egger 1980).

Barwa ciała jest kolejną cechą dostrzeganą przez drapieżniki posługujące się wzrokiem. Przykładowo traszka *Triturus vulgaris* (L.) chętniej wybiera osobniki *Daphnia* o brązowym zabarwieniu niż osobniki bezbarwne (Ranta i Nuutinen w druku). Podobnie ryby planktonożerne łatwiej dostrzegają i chętniej chwytają ofiary barwne niż bezbarwne. Na przykład ciemnoczerwone osobniki *Heterocope septentrionalis* znacznie częściej padają ofiarą ryb, niż osobniki bladozielone, pozbawione karotenoidów (Luecke i O'Brien 1981).

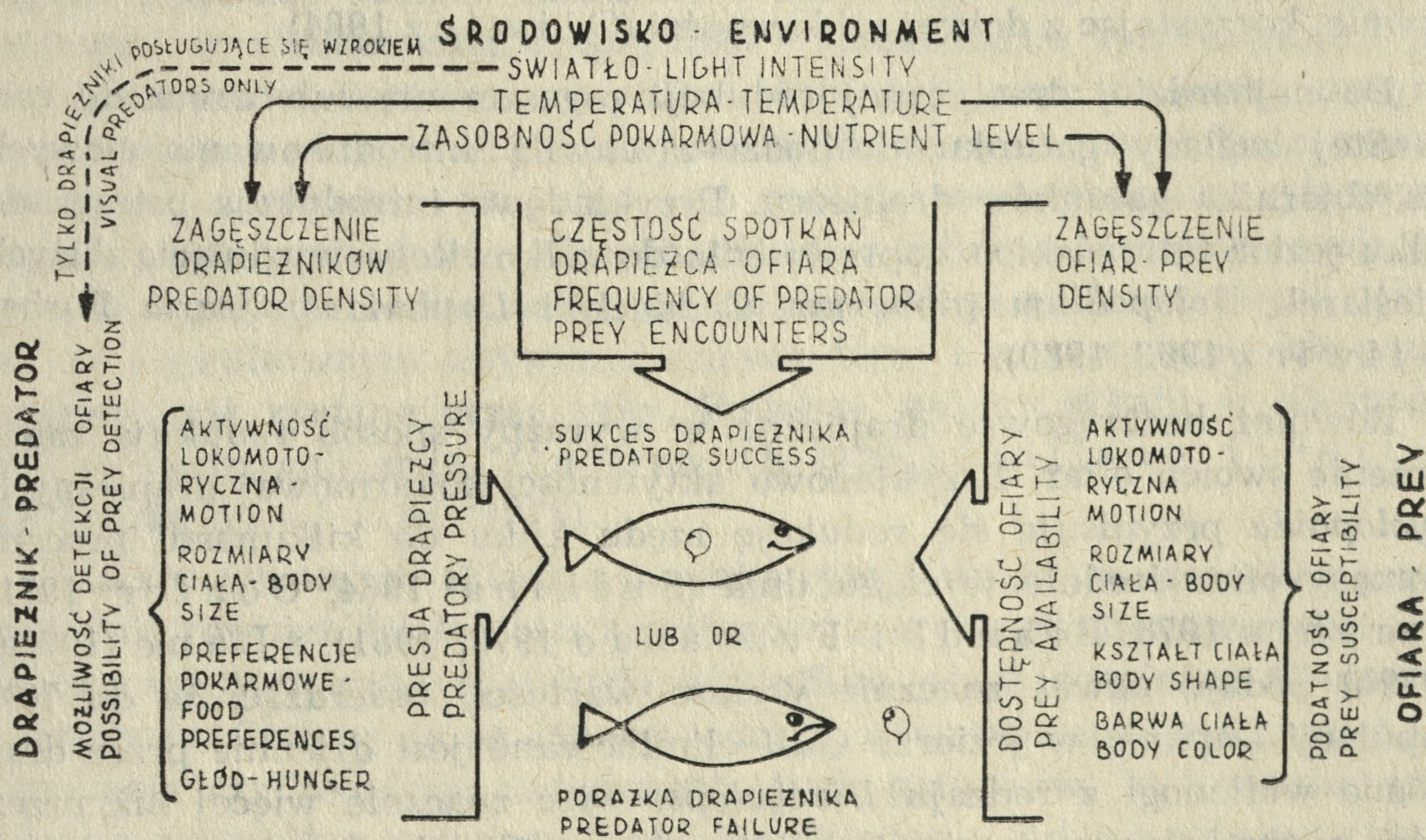
Kolejnym i ostatnim aspektem generalnej atrakcyjności ofiary, który chcę omówić, jest aktywność lokomotoryczna. Oczywiście łatwość detekcji ofiary przynajmniej dla tych drapieżników, które posługują się wzrokiem, zależy w pierwszym rzędzie od kontrastu pomiędzy ciałem ofiary a otaczającą wodą. Z chwilą jednak, kiedy ofiara znajdzie się już w polu widzenia drapieżcy, ta właśnie aktywność lokomotoryczna może znacznie zwiększyć jej atrakcyjność. Otóż większość drapieżców spośród holofagów i hemifagów odróżnia ofiary wolno pływające od szybko poruszających się, przy czym z reguły szybko pływające ofiary lokalizowane są znacznie prędzej zarówno przez ryby (Lindstrom 1955, Brooks 1968, Ingle 1968, Ware 1973, Zaret 1980), jak i bezkręgowce drapieżne (Strickler i Bal 1973, Strickler 1975, J. L. Li i H. W. Li 1979, Kerfoot, Kallogg i Strickler 1980).

Podsumowując skrótową prezentację tych właściwości potencjalnych ofiar, które są lub mogą być atrakcyjne dla drapieżcy, chcę wyraźnie

podkreślić, że o tym, jak jakościowo przedstawia się dieta drapieżców, czyli jakie ofiary padają ich łupem, decyduje z jednej strony określony charakter wybiórczości pokarmowej drapieżców, a z drugiej właściwości samej ofiary.

Obok tego oczywiste znaczenie ma tu względne zagęszczenie drapieżców i ich ofiar, które przesądza o prawdopodobieństwie i częstotliwości ich kontaktów. Zależność jest obustronna — liczba dostępnych w środowisku ofiar określa górny poziom zagęszczenia drapieżcy, a presja drapieżcy reguluje zagęszczenie ofiar. A wszystko to rzecz jasna nie dzieje się w oderwaniu od czynników zewnętrznych, a osadzone jest w konkretnych realiach warunków środowiskowych. Biorąc pod uwagę wszystkie te sprawy proponuję uproszczony schemat zależności planktonożerca-ofiara w środowisku wodnym (rys. 2).

Preferencje drapieżników w stosunku do określonych typów ofiar znajdują swoje odbicie w strukturze zespołów i populacji pozostających



Rys. 2. Zależności planktonożerca—ofiara planktonowa w środowisku wodnym. Na sukces (schwywanie ofiary) lub porażkę (ucieczka ofiary) drapieżnika składa się, obok prawdopodobieństwa ich spotkania w przestrzeni i w czasie, szeroko pojęta dostępność ofiary (a więc jej zagęszczenie w połączeniu z pewnymi atrybutami „atrakcyjności” istotnymi dla drapieżcy) i natężenie presji drapieżców będące wypadkową ich zagęszczenia i takich ich cech, które składają się na możliwość zlokalizowania i schwywania ofiary.

Relationship between planktivores and their planktonic preys

Predator success (capture of prey) or failure (prey escape) depends upon (1) the probability of predator-prey encounter both in space and time, (2) prey vulnerability (density of prey populations plus some aspects of its attractivity) and (3) total predatory pressure which depends upon predator density and his ability of prey detection and capture

okresowo czy stale pod kontrolą drapieżnika. Biorąc pod uwagę znaną już wybiórczość drapieżców w stosunku do swoich ofiar logicznie spodziewane i często rejestrowane są takie oto symptomatyczne zmiany:

1. Redukcja zagęszczenia (standing crop) ofiary ma miejsce często i to w dużym wymiarze. Ryby planktonożerne są w stanie poważnie zredukować zagęszczenie swoich ofiar. Przykładowo Werner i Hall (1974) podają, że niewielkie ryby z rodzaju *Lepomis* były w stanie skonsumować w ciągu kilku minut setki osobników *Daphnia* w warunkach laboratoryjnych. Te same ryby w małych stawach doprowadziły do całkowitej eliminacji planktonu skorupiakowego w ciągu jednego tylko sezonu letniego (Hall, Cooper i Werner 1970). W jez. Cahora Bassa liczna populacja miejscowej sardynki (*Limnothrissa miodon*) odpowiedzialna jest za redukcję rzędu 50% stanu zooplanktonu w ciągu jednej tylko doby. Tę sytuację ocenić trzeba jako ekstremalną, ma ona bowiem miejsce praktycznie raz w miesiącu, w czasie pełni księżyca, kiedy ryby żerują w strefie otwartych wód wyjątkowo intensywnie, korzystając z dobrej widoczności (Gliwicz 1984).

Do najbardziej drastycznej redukcji zagęszczenia lub wręcz do całkowitej zagłady gatunku dochodzi z chwilą introdukowania nowych dla zbiornika gatunków drapieżcy. Przykładowo introdukcja pstrąga do kilku jezior tatrzańskich doprowadziła do całkowitego wyginięcia dużych wioślarek *Holopedium gibberum* Zaddach i *Daphnia pulicaria* Forbes (Gliwicz 1963, 1980).

Również bezkręgowce drapieżne w wyraźny sposób redukują zagęszczenie swoich ofiar. Przykładowo aktywności pokarmowej drapieżnych *Cyclopoida* przypisuje się redukcję rzędu kilku do kilkunastu procent biomasy ofiar średnio w ciągu dnia (Suškina 1964, Confer 1971, Karabin 1978, Brandl i Fernando 1979, 1981), a Lane (1979a, 1979b) podaje nawet znacznie wyższe wartości, twierdząc, że do 70% populacji *Daphnia* w jeziorze Gull eliminowane jest dziennie przez drapieżne widłonogi z rodzaju *Diacyclops*, więc znacznie więcej niż przez ryby w tym samym czasie. Drapieżne larwy *Chaoborus* eliminują dziennie od kilku do kilkudziesięciu procent biomasy swoich ofiar planktonowych (Dodson 1972, Fedorenko 1975, Kajak i Rybak 1979), *Leptodora kindti* w jeziorach mazurskich do 50% biomasy zooplanktonu (Karabin 1974), a łącznej presji tej wioślarki i larw *Chaoborus* przypisuje się eliminację niemal całej biomasy ich ofiar w polskich jeziorach (Hillbricht-Ilkowska i in. 1975). I w tym wypadku do najbardziej drastycznych zmian zagęszczenia ofiar dochodzi z chwilą introdukcji nowych dla zbiornika gatunków drapieżców, tak jak przykładowo miało to miejsce w jeziorze Tahoe, gdzie introdukcja *Mysis relicta* Lovén doprowadziła do całkowitej eliminacji *Daphnia* (Richards, Goldman i Franz 1975, Goldman i in. 1979).

2. Zmiany składu i struktury dominacyjnej w zespołach zooplanktonu pod wpływem drapieżnika były rejestrowane niejednokrotnie. Wypada tu zacytować klasyczną już dzisiaj pracę Brooks'a i Dodson'a (1965), którzy opisali całkowitą przebudowę zespołów zooplanktonu w jeziorach amerykańskich po wprowadzeniu tam ryb planktonożernych. Na skutek eliminacji przez ryby liczebność dużych wioślarek planktonowych na tyle spadła, że zespół został zdominowany przez wioślarki o drobnych rozmiarach ciała. W nieobecności ryb były one tłumione wyraźną dominacją dużych wioślarek, znacznie bardziej — w myśl koncepcji obu autorów — efektywnych w wykorzystaniu zasobów siedliska. Spostrzeżenie to stanowi istotę tzw. size-efficiency hypothesis, która zapoczątkowała swoisty przewrót w poglądach na funkcjonowanie biocenoz planktonowych i zwróciła uwagę na dziś już niekwestionowaną, a do tych czasów wyraźnie niedocenianą, rolę drapieżnictwa w kształtowaniu oblicza ekosystemów wodnych. Kilka kolejnych lat zaowocowało w mnożące się potwierdzenia niemal uniwersalności tej reguły. I chociaż obecnie mechanizm dominacji dużych osobników nad drobnymi w nieobecności drapieżnika i dochodzenie tych ostatnich do roli dominantów dopiero w wyniku eliminacji przez drapieżcę dużych form wydaje się znacznie bardziej skomplikowany, a nawet budzi szereg poważnych zastrzeżeń, to jedno jest prawdą: wprowadzenie ryb zapoczątkowuje serię daleko idących zmian w składzie zespołów zooplanktonu. Z reguły pierwsza i widoczna zmiana polega na stopniowym, a bywa, że i gwałtownym ubywaniu dużych form i zastępowaniu ich przez mniejsze, nie zjadane przez ryby. Podobne zmiany składu w obecności ryb zarejestrowali m.in. Galbraith (1967), Nilsson i Pejler (1973) oraz Hall i in. (1976).

Znaczne zmiany w składzie gatunkowym i strukturze zespołów przypisuje się również działalności hemifagów, które w strefie otwartych wód jezior reprezentowane są przede wszystkim przez drapieżne *Cladocera* i *Copepoda*. Zmiany te są innego rodzaju, obserwowana jest najczęściej eliminacja czy redukcja zagęszczenia tych gatunków, których osobniki osiągają niewielkie rozmiary ciała. Przykładowo Edmondson (1979) oraz Edmondson i Litt (1982) wiążą okresowe znikanie i powawy *Daphnia* w jeziorze Waszyngton ze zmienną presją *Mysis relicta*, a Murtough (1981b) poważną przebudowę zespołu zooplanktonu w tym samym jeziorze z presją *Neomysis mercedis*. Podobnie Dodson (1974a) podaje, że *Diaptomus shoshone* Forbes po miesiącu żerowania wyklucza niemal całkowicie niewielką *Daphnia minnehaha* Herrick z zespołu wioślarek, w którym pozostaje natomiast nietknięta liczna populacja znacznie większej *Daphnia middendorffiana* Fischer. Eliminację gatunków, których osobniki osiągają niewielkie rozmiary ciała, opisują też Kerfoot (1975), Zaret (1978) i Neill (1981). Towarzyszy jej najczęściej dominacja dużych form. Rzecz jasna w zespołach pozostających pod jed-

noczesną kontrolą obu typów drapieżców zmiany składu i struktury są wypadkową ich aktywności. Ostatecznie z całą pewnością powiedzieć można, że drapieżnictwo na równi z innymi czynnikami środowiskowymi, a często w stopniu silniejszym niż pozostałe pełni wyraźną rolę strukturotwórczą w kształtowaniu zespołów zooplanktonu (m.in. Glasser 1979).

3. Zmiany struktury wieku w populacjach ofiar pod wpływem działania drapieżców rejestrowane są powszechnie. W obecności holofagów struktura wieku przesuwa się wyraźnie w kierunku dominacji młodszych klas wieku, których osobniki mają niewielkie rozmiary ciała. Tego rodzaju przesunięciom w strukturze wieku towarzyszy w oczywisty sposób zmniejszenie średniej wielkości osobnika w populacji (Hrbaček i in. 1961, Brooks i Dodson 1965, Galbraith 1967, Hall, Cooper i Werner 1970, Gliwicz, Giliarov i Pijanowska 1981). Presja hemifagów z kolei doprowadza do innego typu zmian w strukturze wieku populacji ofiar, mianowicie z reguły dochodzi do dominacji większych, a więc starszych osobników, czemu towarzyszy wzrost średnich wymiarów osobnika w populacji (Dodson 1974b, Kerfoot 1975, Zaret 1978). Prostota tych twierdzeń komplikowana jest jednak przez fakt, że w warunkach naturalnych oba typy drapieżców najczęściej współwystępują i w pewnych sytuacjach dojść może do swoistego stanu równowagi, polegającego na tym, że wszystkie klasy wieku są równie licznie (czy równie nielicznie) reprezentowane.

Natomiast z chwilą, gdy hemifagi pozostają pod kontrolą holofagów (tak jak to zwykle obserwuje się w strefie otwartych wód, gdzie bezkręgowce drapieżne licznie padają łupem ryb planktonożernych), obraz populacji ofiary jest taki, jak w wyłącznej obecności holofagów. Wyjątkiem są te pory roku i te strefy zbiornika, gdzie hemifagi wymykają się spod kontroli holofagów (m.in. Confer i Blades 1975, Kerfoot 1975).

4. Zmiany płodności w populacjach ofiar wywoływane są jedynie przez drapieżniki posługujące się wzrokiem przy tropieniu ofiar. Polegają one na selektywnej eliminacji ciężarnych samic, noszących w komorach lęgowych duże, ciemne, dobrze widoczne jaja, co prowadzi do spadku średniej liczby jaj przypadających na jednego osobnika w populacji, a więc do spadku płodności. Tego typu zmiany zarejestrowali np. Gliwicz (1981) i Piasecka (1983). Trzeba dodać, że znacznie więcej jest doniesień, z których wynikałyby opisywane już upodobania ryb w stosunku do płodnych, noszących jaja samic, niż sformułowań, że taki właśnie charakter wybiórczości pokarmowej ryb oznacza dla populacji daleko idące konsekwencje w postaci spadku potencjału rozrodczego.

Opisane zmiany, potraktowane tu w dość skrótowej formie, należą do

najważniejszych i najpowszechniej rejestrowanych zmian, zachodzących w zespołach i populacjach planktonowych pozostających pod kontrolą drapieżców. Ich powszechność i powtarzalność pozwalają z dużym prawdopodobieństwem wyrokować o rodzaju i natężeniu presji drapieżców.

3. Mechanizmy obronne u ofiar

3.1. Wprowadzenie

Mimo tego, że osobniki niemal wszystkich gatunków zooplanktonu konfrontują się w ciągu swego życia z presją licznych drapieżców, często o dużym natężeniu, to wspomniane już sytuacje, w których dochodzi do całkowitej zagłady gatunku należą do rzadkości. Dlaczego? Z jednej strony niezmiernie rzadko wśród drapieżników spotykana jest wąska specjalizacja pokarmowa; większość należy do polifagów, rzadziej stenofagów, a monofagia praktycznie nie istnieje. Jak już wspomniałam, drapieżcy nie są w większości obligatoryjnymi planktonożercami, a więc plankton stanowi nie jedyną i nie zawsze zasadniczą frakcję ich diety, a ponadto mnogość upodobań i łatwość przechodzenia z jednego na drugi rodzaj pokarmu sprawiają, że dochodzi do sezonowych czy okresowych zmian jadłospisu i zainteresowań pokarmowych w ramach istniejącej podaży ofiar planktonowych. Często podyktowane jest to koniecznością wynikającą bądź z określonej fenologii ofiary (cała populacja zapada w stan spoczynku lub znikają niektóre stadia rozwojowe), bądź z wyczerpywania się puli ofiar jednego rodzaju. Dodajmy, że w myśl hipotezy „ostrożnego drapieżnictwa” (Pianka 1974) drapieżnik nie powinien dopuścić do takiego wyczerpania się jego własnej bazy pokarmowej, by zaciążyło nad nim widmo śmierci głodowej. Jednak to nie racjonalna gospodarka drapieżnika swoją bazą pokarmową stanowi przedmiot mojego zainteresowania, a to, jak sobie radzi w obliczu zagrożenia ofiara, która tak jak każdy żywy organizm nastawiona jest na maksymalne zwielokrotnienie liczby swoich kopii w przyszłych generacjach i na maksymalną przeżywalność.

Oczywiście żadna ofiara nie jest wobec swych prześladowców zupełnie bezbronna i postaram się wykazać, że przedsięwzięte mechanizmy obronne są niejednokrotnie zadziwiająco skuteczne. Każdy gatunek ofiary konfrontuje się z wieloma różnymi drapieżnikami, co wymaga mnogości mechanizmów obronnych, gdyż specyfika każdego drapieżcy implikuje specyfikę mechanizmów obronnych, wśród których nie ma takich, które miałyby uniwersalny zasięg i zastosowanie. Większość zwierząt planktonowych cechuje wysoce ekspansywny sposób rozrodu, wynikający głównie z produkcji ogromnej liczby potomstwa, z przystępowania do rozrodu wielokrotnie w ciągu roku (iteroparity), krótkich czasów generacji i ciągłości procesów rozrodu w czasie. To wszystko sprawia, że odbudo-

wa nawet silnie zdziesiątkowanej populacji może łatwo nastąpić, szczególnie z chwilą, gdy nacisk drapieżcy osłabnie. Ta ekspansywność rozrodu kompensować może wprawdzie straty wynikłe z aktywności pokarmowej drapieżców, ale nie należy jej rozumieć jako mechanizmu zabezpieczającego przed ich presją. Gatunki, które cechuje ogromny potencjał rozrodczy, a więc gatunki uprawiające strategię typu „r” lub do niej zbliżoną inwestują wiele w produkcję liczego, lecz z reguły bezbronnego potomstwa, które powinno bilansować straty wywołane śmiertelnością. Natomiast gatunki uprawiające strategię typu „K” lub do niej zbliżoną „dbają” o zapewnienie możliwie największych szans przeżycia swojemu mniej liczemu potomstwu. U tych właśnie gatunków spodziewać by się można ewolucji wszelkiego rodzaju autentycznych mechanizmów obronnych, tymczasem zwierzęta planktonowe, z których ogromna większość uprawia strategię zbliżoną do „r”, inwestują wiele w mechanizmy obronne.

Jak przedstawiono już na rys. 2, o szeroko pojętej dostępności ofiary decyduje z jednej strony jej zagęszczenie, które determinuje prawdopodobieństwo i częstość spotkań z drapieżcą, a z drugiej szeroko pojęta podatność na presję drapieżników, wszystko więc to, co składa się na łatwość jej zlokalizowania i schwytania. Oczywiście jest tak, że gatunki, których populacje nigdy nie osiągają wysokich zagęszczeń, mogą na tej właśnie zasadzie stać poza nawiasem zainteresowań drapieżcy, u którego zgodnie z teorią „optymalnego żerowania” — optimal foraging (obszerny przegląd piśmiennictwa znaleźć można u Pyke'a, Pulliama i Charnova 1977) koszty poszukiwania ofiary nie mogą przekraczać zysków płynących z jej schwytania. Jak z tego wynika, „nieliczność” może być opłacalna, ale rzecz jasna żadnych mechanizmów służących celowemu zmniejszeniu zagęszczenia ofiar, tak by ich poszukiwanie było dla drapieżnika nieopłacalne, nie ma. Nie należy się ich spodziewać przede wszystkim dlatego, że właściwym kryterium doboru naturalnego jest dobro osobnika, definiowane jako ekspansja jego genotypu. Nic więc nie może dziać się w przyrodzie wbrew dążeniu każdego żywego organizmu do zwielokrotnienia liczby swoich kopii. Można by oczywiście założyć, że utrzymywanie zagęszczenia populacji ofiary na niskim poziomie tak, by dla drapieżcy wykrycie jej wiązało się już z kosztami energetycznymi nieproporcjonalnymi do zysków, sprzyjać będzie (wbrew zasadzie ekspansji indywidualnego genotypu) przetrwaniu całej populacji. Taka samoregulacja zagęszczenia populacji ofiary, jaką pewnie chcieliby lansować zwolennicy teorii doboru grupowego, realizowana byłaby przez regulowanie liczby produkowanego potomstwa. Samoregulację zagęszczenia populacji da się wytłumaczyć bez odwoływania się do pojęcia dobra populacji, a poprzez proste zbilansowanie rachunku strat i zysków poszczególnych osobników. Dla każdego gatunku bowiem optymalna liczba produkowanego potomstwa zależy ściśle i dostosowywana jest do zas-

bów środowiska, a nie podporządkowana interesowi populacji również w sensie utrzymywania zagęszczenia poniżej poziomu atrakcyjnego dla drapieżców.

Stąd też nie w tempie reprodukcji ani w regulacji zagęszczenia populacji tkwią zasadnicze mechanizmy obronne; kryją się one natomiast we wszelkich modyfikacjach tych cech ofiar, które z różnych względów i na różnej zasadzie przykuwają uwagę drapieżców, a więc w mechanizmach, które służyłyby zmniejszeniu ogólnej podatności ofiary na presję.

Pierwszej próby klasyfikacji tych mechanizmów dokonał Z a r e t (1975), ograniczając ich omawianie do tych, które realizowane są w stosunkowo homogenym środowisku pelagialu jezior (to zawężenie ma swoje uzasadnienie, gdyż mozaikowość środowiska litoralnego dostarcza zwierzętom różnego rodzaju kryjówek, których w strefie otwartej wody nie ma). Otóż możliwe i realizowane przez potencjalne ofiary są: (1) rozmijanie się ofiary w przestrzeni i w czasie z drapieżcą, (2) zmiany wielkości ciała, które czynią ofiarę niewidoczną dla ryb lub nieatrakcyjną dla bezkręgowców drapieżnych, (3) zmiany widoczności ciała (utożsamianej tu z pigmentacją), które czynią ofiarę niewidoczną dla ryb, oraz (4) zmiany aktywności lokomotorycznej ofiar i ich zdolności do ucieczki. Rozmijanie się w czasie i przestrzeni oraz zmiany pigmentacji ciała byłyby ważne w obliczu ryb planktonożernych, a zmiany rozmiarów ciała i reakcje behawioralne związane z ruchliwością — wobec zarówno ryb, jak i drapieżnych bezkręgowców.

Podział mechanizmów obronnych zaproponowany przez Zareta ma jednak tę wadę, że nie odzwierciedla przez niego również przyjętego (a nawet częściowo stworzonego) podziału kryteriów, według których drapieżcy selekcionują swoje ofiary. Przedstawiony już w rozdziale 2 podział tych kryteriów, jeśli można uznać go za słuszny, powinien automatycznie narzucać klasyfikację mechanizmów obronnych, a to dlatego, że właśnie te cechy ofiary, które są interesujące dla drapieżnika, powinny być i są przedmiotem najrozmaitszych modyfikacji ze strony ofiary.

Inną klasyfikację mechanizmów obronnych zaproponowali K e r f o o t, K e l l o g g i S t r i c k l e r (1980), dzieląc wszelkie strategie na te, które realizowane są po to, by nie dopuścić do kontaktu z drapieżcą (pre-encounter), i na takie, które realizowane są przez te ofiary, które nie potrafią zapobiec kontaktowi z drapieżnikiem (post-encounter). Do drugiej grupy należą wszelkie modyfikacje kształtów ciała w postaci kolców, galaretowatych otoczek, zgrubiałych ścian karapaksu, mających osłabić skuteczność ataku drapieżnych bezkręgowców.

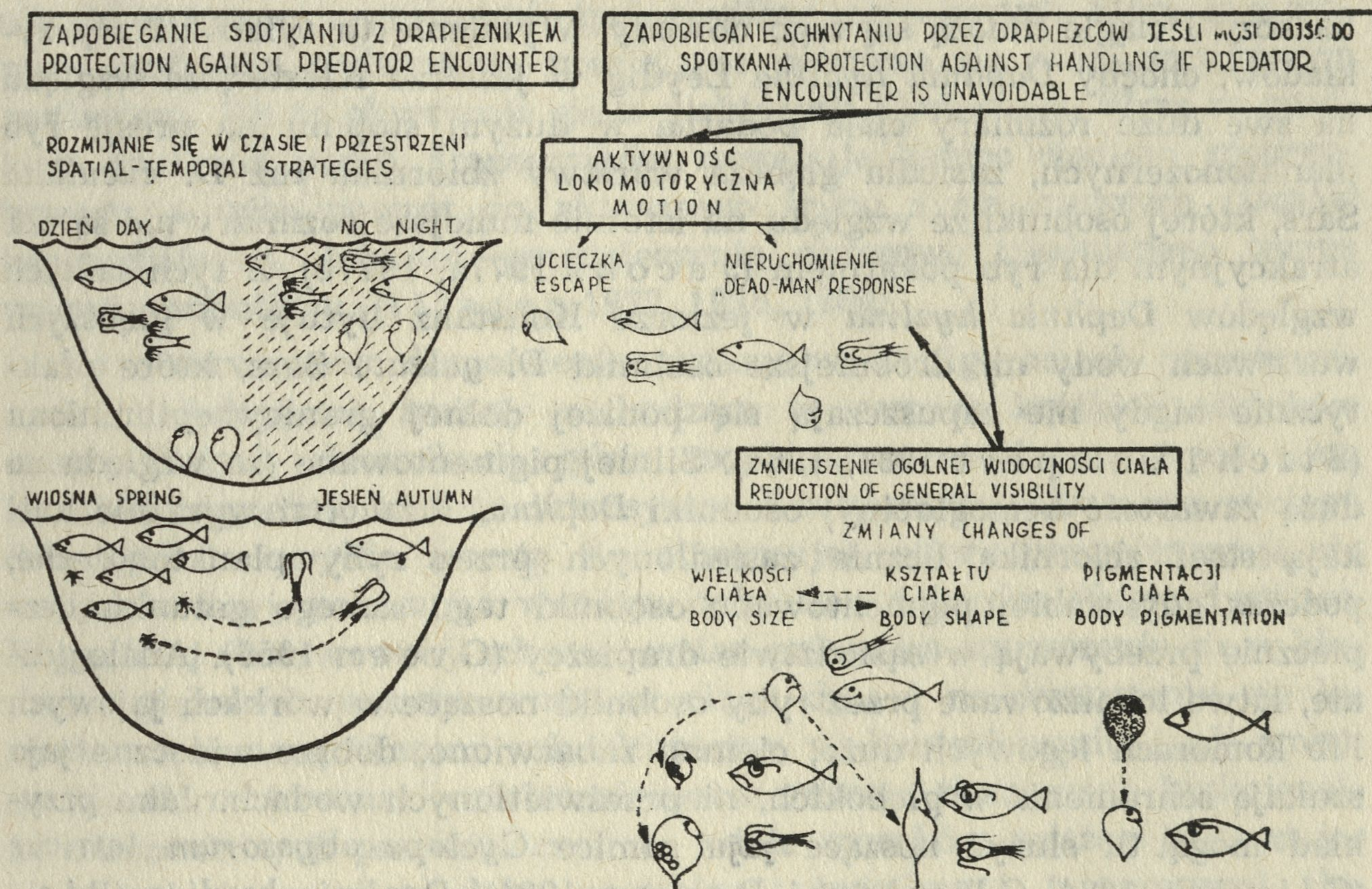
Jednak ucieczka oraz wszelkie celowe zwalnianie aktywności lokomotorycznej uruchamiane są z chwilą, gdy pojawia się realne niebezpieczeństwo. Dlatego proponowałabym włączenie ich do mechanizmów z grupy post-encounter, jeśli pod tym pojęciem rozumieć będziemy

znalezienie się ofiary w takiej bliskości drapieżcy, z której już łatwo może zostać zauważona, a nie fizyczne zetknięcie się ofiary z drapieżnikiem. Jest to chyba tym bardziej słuszne, że do tych mechanizmów cytowani powyżej autorzy zaliczyli również możliwość wymknięcia się raz schwytanej ofiary. Także w grupie mechanizmów zapobiegających kontaktowi drapieżnika z ofiarą proponowałabym jedynie umieszczenie pominiętych przez nich strategii polegających na rozmijaniu się drapieżcy i ofiary w czasie i przestrzeni. Oczywiście z pełną świadomością, że na zdolności do pokonywania dużych dystansów w słupie wody składają się również zdolności lokomotoryczne, właściwe poszczególnym gatunkom ofiar. Do drugiej grupy strategii zaliczyłabym wszelkie mechanizmy, które przydatne są z chwilą, kiedy do spotkania z drapieżnikiem musi dojść, a więc związana z generalną ruchliwością zdolność do ucieczki, zmniejszenie aktywności lokomotorycznej w pobliżu drapieżnika, zmiany kształtu, wielkości i pigmentacji ciała w kierunku takich form, które z tych przynajmniej względów przestaną być tak atrakcyjne dla drapieżcy. Wszelkie te zmiany znajdują zastosowanie wobec zarówno hololajk i hemifagów, z wyjątkiem pigmentacji, do której rozróżniania potrzebny jest zmysł wzroku, a więc wszelkie jej zmiany są celowe wobec drapieżników posługujących się wzrokiem przy lokalizowaniu ofiar. Wachlarz tych mechanizmów przedstawia rys. 3, a ich przegląd zacznę od tych, które zapobiegają spotkaniu drapieżcy i ofiary.

3.2. Rozmijanie się w przestrzeni i w czasie

U ofiar, które ze względu na swoje cechy są w szczególny sposób narażone na presję planktonożerców, niejednokrotnie ewoluują mechanizmy, które nie dopuszczają lub w każdym razie ograniczają kontakty z drapieżcą w przestrzeni i w czasie. Z jednej strony obserwuje się sezonowe zasiedlanie tych stref zbiornika, które są w mniejszym stopniu penetrowane przez drapieżniki. Z drugiej strony cykle życiowe niektórych gatunków ulegają na tyle silnym modyfikacjom, że szczytowe ich zagęszczenie (lub szczytowe zagęszczenia tych ich stadiów rozwojowych, które są szczególnie atrakcyjne dla drapieżcy) rozmija się w czasie ze szczytowym nasileniem aktywności pokarmowej drapieżnika (rys. 3).

O pionowym rozmieszczeniu zwierząt w toni wodnej decyduje szereg czynników, wśród których największą rolę przypisuje się powszechnie zmianom intensywności światła docierającego do wody, zmianom temperatury, pH, koncentracji tlenu rozpuszczonego w wodzie, poziomowi dostępnego pokarmu i zmianom charakteru i nasilenia presji drapieżców wraz z głębokością. Ostatecznie rozmieszczenie przestrzenne ofiar jest wypadkową działania wszystkich tych czynników, ale zrozumienie roli drapieżcy w kształtowaniu rozmieszczenia ofiar nastąpiło stosunkowo niedawno, tyle że dość szybko utorowało sobie drogę w świadomości



Rys. 3. Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u ofiar planktonowych

Niektóre z tych mechanizmów polegają na niedopuszczeniu do spotkania z drapieżcą w czasie i w przestrzeni, a więc z jednej strony na rozmijaniu się ofiary z drapieżcą w tych strefach zbiornika i o tych porach roku czy doby, w których ryzyko schwytania jest największe, lub z drugiej strony na dostosowaniu cyklu życiowego ofiary do zmiennego natężenia presji drapieżcy tak, by szczyty zagęszczenia tych stadiów rozwojowych, które są w szczególny sposób narażone na presję nie przypadają na okres jej szczytowego nasilenia. Mechanizmy obronne w sytuacji, gdy do spotkania z drapieżcą musi dojść polegają na zdolności do ucieczki oraz na zmniejszeniu ogólnej widoczności ciała w postaci nieruchomienia w pobliżu drapieżcy, oraz wszelkich modyfikacji wielkości, kształtu i pigmentacji ciała, które czynią ofiarę niewidoczną dla drapieżników posługujących się wzrokiem i trudną do schwytania dla pozostałych

Anti-predator defence mechanisms in zooplankton

Some of these mechanisms prevent predator-prey encounter, both in space and time: (1) the prey is not present in those parts of the reservoir, or is not active in those seasons (hours), in which the risk of being captured is highest and (2) prey life—cycle is adjusted to the seasonally changing predatory pressure in the way, that the highest abundances of those life—stages which are most vulnerable to predation don't fall into the periods of the most intensive predation. If however the prey cannot avoid the encounter with predator, the only way to save its life is (1) to escape or (2) to decrease its general vulnerability e. g. by playing dead (dead-man response), and by adapting body size, shape and pigmentation so as to make the prey invisible for visual predators and at the same time difficult to capture for blindly grasping predators

badaczy i ciągle mnożą się tego dowody. Wymienię tu tylko kilka przykładów, choćby *Daphnia hyalina* Leydig w jeziorze Kloster, ze względu na swe duże rozmiary ciała podatna w dużym stopniu na presję ryb planktonożernych, zasiedla głębsze warstwy zbiornika niż *D. cucullata* Sars, której osobniki ze względu na istotnie mniejsze rozmiary nie są tak atrakcyjnym dla ryb pokarmem (Jacobs 1977a, 1977b). Z tych samych względów *Daphnia hyalina* w jeziorze Konstanz bytuje w głębszych warstwach wody niż drobniejsze osobniki *D. galeata* Sars, które praktycznie nigdy nie zapuszczają się poniżej dolnej granicy epilimnionu (Stich i Lampert 1981, 1984). Silniej pigmentowane (ze względu na dużą zawartość hemoglobiny) osobniki *Daphnia lumholtzi* wyraźnie unikają stref zbiornika licznie zasiedlonych przez ryby planktonożerne, podczas gdy słabiej pigmentowane osobniki tego samego gatunku bezpiecznie przebywają w sąsiedztwie drapieżcy (Green 1956). Analogicznie, łatwo lokalizowane przez ryby osobniki noszące w workach jajowych lub komorach lęgowych duże, ciemno zabarwione, dobrze widoczne jaja szukają schronienia w głębokich, nieprześwietlonych wodach. Jako przykład mogą tu służyć noszące jaja samice *Cyclops abyssorum taticus* (Gliwicz 1984, Gliwicz i Rowan 1984), *Daphnia hyalina* (Piasiecka 1983), *Eurytemora hirundinoides* (Vuorinen, Rajasilta i Salo 1983) czy osobniki *Daphnia* noszące jaja spoczynkowe w ehipiach (Mellors 1975).

Presja drapieżców znajduje również swe odbicie w poziomym rozmieszczeniu ofiar w zbiorniku. Przykładem może być wyraźna przestrzena segregacja różnych morfologicznie form *Bosmina longirostris* w jez. Waszyngton (Kerfoot 1975, 1977a, 1977b). Te formy, które ze względu na duże rozmiary ciała narażone są na presję ryb, trzymają się strefy otwartej wody, gdzie ryb jest stosunkowo niewiele. Natomiast występowanie tych form, które ze względu na niewielkie rozmiary ciała narażone są na presję drapieżnych *Copepoda*, ograniczone jest do strefy przybrzeżnej, gdzie presja ich jest stosunkowo słaba i gdzie z kolei intensywnie żerują ryby, dla których jednak te drobne formy nie są atrakcyjne. Analogicznych przykładów przestrzennej segregacji form różnych morfologicznie, a więc w różnym stopniu podatnych na presję dostarcza *Ceriodaphnia cornuta* (Zaret 1969, 1972a, 1972b), *Daphnia carinata* King (O'Brien i Vinyard 1978) i *D. longiremis* Sars (O'Brien i in. 1980).

W zbiornikach strefy umiarkowanej, gdzie sezonowo zmienia się nie tylko nasilenie presji drapieżników, ale i strefy zbiornika przez nie penetrowane, obserwuje się równoległe zmiany rozmieszczenia przestrzennego ofiar, np. *Mesocyclops edax* (Forbes) (Williamson i Mangien 1982), *Daphnia hyalina* i *D. galeata* (Stich i Lampert 1981, 1984). Również cykle życiowe niektórych gatunków są zsynchronizowane z sezonowymi zmianami aktywności pokarmowej drapieżców w taki spo-

sób, że szczytowe zagęszczenie tych stadiów rozwojowych, które są z różnych względów podatne na presję, nie pokrywa się z jej szczytowym nasileniem, jak to obserwuje się u niektórych *Cyclopoida*. Wraz ze spadkiem nasilenia presji drapieżników następuje koniec stadium spoczynkowego, a więc powrót do aktywnego trybu życia starszych stadiów kopepodialnych, lub też przyspieszenie okresowo zwalnianego tempa wzrostu osobników (Nilsen 1977, 1978, 1980).

Na obserwowane długofalowe zmiany w konfiguracjach przestrzennych nakładają się zmiany zachodzące w ramach krótkich odcinków czasu. W tych zbiornikach, gdzie zooplankton znajduje się pod silną kontrolą drapieżcy, którego intensywność żerowania zmienia się w ciągu doby (jak to zwykle zresztą się obserwuje), ofiary przemieszczają się w toni wodnej, pokonując w ciągu doby nawet bardzo długie dystanse. Najczęściej obserwowany schemat zmian polega na opuszczeniu się w kierunku głębokich warstw wody w ciągu dnia i na wznoszeniu się ku powierzchni nocą. Zanim rola drapieżcy w kontrolowaniu tych zmian została sformułowana i ostatecznie potwierdzona, tłumaczono funkcjonalne znaczenie tych przemieszczeń na wiele sposobów, wiążąc je ze zmieniającymi się w ciągu doby warunkami świetlnymi, termicznymi, tlenowymi czy pokarmowymi. Oto niektóre z tych hipotez. Unikanie powierzchniowych warstw wody przez zwierzęta planktonowe w ciągu dnia tłumaczono jako adaptację do unikania szkodliwego promieniowania UV (Huntsman 1924, Hairston 1976). Wierzano też, że wzmożona aktywność pokarmowa w ciągu dnia w powierzchniowych warstwach wody, gdzie z reguły panują dobre warunki pokarmowe i temperatury są wyższe niż przy dnie, a metabolizowanie zgromadzonych rezerw nocą, w chłodnych głębokich wodach, przy minimalnej lub zerowej aktywności pokarmowej, przynosi energetyczne korzyści (McLaren 1963). Sądzone też, że pozostawanie przez część doby przynajmniej niektórych stadiów wieku w chłodnych wodach hypolimnionu jest korzystne dla tych gatunków, u których rozmiary ciała i płodność są negatywną funkcją temperatury (McLaren 1974, Enright 1977, Enright i Honneger 1977). Podkreślano jednocześnie, że tempo wzrostu takich migrantów jest większe niż osobników nie migrujących (McLaren 1963, Enright 1977). Sądzone też, że przemieszczanie się osobników w toni wodnej zwiększa możliwości i tempo wymiany genetycznej, przynajmniej u gatunków rozmnażających się płciowo (David 1961). Znaczenie migracji dobowych wiązano z optymalnym wykorzystaniem zasobów środowiska (Kerfoot 1970, Enright 1977). Przykładowo, mechanizm tzw. migracji zmrokowych (Wetzel 1975) polegać miałby na tym, że z jednej strony niskie koncentracje pokarmu w głębszych warstwach wody, gdzie zwierzęta przebywają nocą, sprawiają, że racja pokarmowa jest w tym czasie niewielka. Po zachodzie słońca, kiedy zwierzęta wędrują ku powierzchni, następuje szybkie wypełnienie przewodów

pokarmowych w warunkach obfitości pokarmu. Wysoka aktywność pokarmowa podtrzymywana jest jednak tylko do momentu osiągnięcia stanu nasycenia (Pearre 1973). Z chwilą, kiedy przewody pokarmowe są wypełnione, a więc korzyści płynące z przebywania w górnych warstwach wody maleją, następuje spadek aktywności pokarmowej i zwierzęta schodzą głębiej. Taki behavior pokarmowy opisali np. Mackasi i Bohrer (1976) dla widłonogów z rodzaju *Acartia* czy Pearre (1973) dla *Sagitta elegans* Verrill. Gdy kończy się noc, a zgromadzone rezerwy zostają zmetabolizowane, zwierzęta ponownie podchodzą ku powierzchni, by raz jeszcze, nim nastanie dzień, wzmóc aktywność pokarmową i wypełnić puste już przewody pokarmowe, tak jak choćby *Marinogammarus obtusatus* (Dahl) (MacIntosh 1973).

Wiele z tych hipotez ma dzisiaj jedynie historyczne znaczenie, niektórym z nich trudno jednak odmówić słuszności i te ciągle mają swoich zwolenników.

Pierwsza wzmianka o tym, że powtarzający się rytm dobowych zmian rozmieszczenia pionowego może być odpowiedzią na presję drapieżników, posługujących się wzrokiem dla lokalizowania swoich ofiar, pochodzi z pracy Murrya i Hjorta (1912). Spostrzeżenie to nie wywołało jednak żadnego oddźwięku i kolejne potwierdzenia jego trafności zaczęły napływać dopiero właściwie w latach siedemdziesiątych. Nawiasem mówiąc dość zdumiewający jest fakt, że zanim przekonanie o roli, jaką odgrywa drapieżca utrwaliło się na dobre, niemal wszystkie mechanizmy, o których będzie mowa w dalszym ciągu, o dziś już niekwestionowanym znaczeniu obronnym, doczekały się niejednej próby interpretacji, często od drapieżnictwa bardzo odległej. Prawdopodobnie wynika to z faktu, że przynajmniej niektóre z tych mechanizmów mają wielorakie znaczenie funkcjonalne i nie wszystkie ewoluowały dla celów obronnych. Ale to na marginesie.

Roli drapieżcy nie należy tu rozumieć w sposób taki, że sama jego obecność w określonych strefach zbiornika wypłasza stamtąd ofiary. Mechanizm ten realizuje się poprzez dobowe zmiany oświetlenia, czyli, inaczej mówiąc, poprzez behawioralną odpowiedź ofiary na zmiany intensywności światła. Dobowe zmiany oświetlenia rejestrowane mogą być przez zwierzęta poprzez wrażliwość na zmiany intensywności światła z jednej strony, a na zmiany bezwzględnych ilości światła docierającego do wody — z drugiej (Clarke 1933). Rolę dobowych zmian oświetlenia jako czynnika inicjującego migracje dobowe podkreślali również m.in. Clarke i Backus (1956), Siebeck (1960), McNaught i Hasler (1964), McNaught (1966, 1971), Daan i Ringelberg (1969). Oczywiście niekwestionowana rola dobowych zmian oświetlenia w inicjowaniu migracji ogranicza ich skuteczność tylko wobec drapieżców posługujących się wzrokiem, a więc w jeziorach praktycznie do ryb planktonożernych.

Zmiany światła prowokują wprawdzie określoną reakcję ofiary, ale same w sobie nie działają jako czynnik doboru naturalnego, bowiem właściwa reakcja na zmiany oświetlenia jest przydatna dopiero wobec drapieżnika, a działanie światła należy sprowadzić do sygnalizowania ofiarom zmian w intensywności żerowania drapieżcy.

Przekonanie o decydującej odpowiedzialności drapieżcy za charakter dobowych zmian rozmieszczenia przestrzennego wśród ich ofiar jest ze wszech miar uzasadnione, a to choćby dlatego, że: (1) Powszechnie rejestruje się, że duże, bardziej podatne na presję holofagów osobniki, nawet w obrębie jednego gatunku, migrują znacznie głębiej niż małe osobniki, które nie migrują wcale lub których amplituda przemieszczeń jest znacznie węższa (Zaret i Suffern 1976, Wright, O'Brien i Vinyard 1980). Hutchinson (1967) przytacza przykłady, kiedy to duże gatunki z rodzaju *Daphnia* intensywnie migrują, podczas gdy małe — znacznie mniej lub wcale. I (2) jeśli przekonanie o roli drapieżnictwa jest słuszne, amplituda migracji w mętnej wodzie powinna być znacznie mniejsza niż w wodzie przezroczystej. Są i na to dowody (Zaret i Suffern 1976, McNaught i Hasler 1964, 1966).

Mnożą się wręcz przykłady przemieszczania się całych populacji (lub przynajmniej dużych ich frakcji) w kierunku powierzchniowych warstw wody nocą i schodzenia w dół, w kierunku nieprześwietlonych warstw po wzejściu słońca, w silnym związku z intensywnością żerowania ryb. Słuszność szukania związku migracji z nasileniem presji drapieżców testowana jest również na modelach (Wright, O'Brien i Vinyard 1980, Iwasa 1982). Migrują osobniki tych taksonów, które w największym stopniu — przede wszystkim ze względu na duże rozmiary ciała — narażone są na presję: *Daphnia*, *Holopedium*, *Leptodora* i *Polyphemus* w przeciwieństwie do *Bosmina* i *Ceriodaphnia* w jez. Michigan (McNaught 1966), *Mesocyclops leuckarti* (Claus) w przeciwieństwie do *Bosmina longirostris* i wrotków w jez. Kariba (Begg 1976) i w jez. Cahora Bassa (Gliwicz 1984), *Daphnia hyalina* w przeciwieństwie do *D. galeata* w jez. Konstanz (Stich i Lampert 1981, 1984), *D. hyalina* w przeciwieństwie do *D. cucullata* w jez. Kloster (Jacobs 1977a, 1977b).

Różnice w rozmieszczeniu dobowym sprowadzają się nie tylko do różnic międzygatunkowych, bowiem różne stadia rozwojowe i morfologicznie różne formy w obrębie tego samego gatunku migrują inaczej. I zawsze te, które w największym stopniu narażone są na presję drapieżców, mają najszerszą amplitudę zmian dobowych. Przykładowo w obrębie niektórych gatunków *Copepoda* migrują jedynie osobniki dorosłe oraz starsze stadia kopepodialne, podczas gdy naupliusy wcale (Begg 1976, Zaret i Suffern 1976, Swift i Forward 1981). Natomiast Pennak (1944) w przeciwieństwie do znacznie późniejszego doniesienia Sufferna (1973) nie zaobserwował różnicy w sposobie przemiesz-

czania się w ciągu doby między młodymi i dorosłymi stadiami rozwojowymi *Cladocera*.

Samice różnych gatunków, które noszą w workach jajowych lub komorach lęgowych ciemne, dobrze widoczne jaja, jako w dużym stopniu narażone na presję, w ciągu dnia z reguły przebywają w głębszej wodzie, niż osobniki nie noszące jaj, a ich behawior migracyjny jest zupełnie inny (Zaret 1972b, Mellors 1975, Piasecka 1983, Vourinen, Rajasilta i Salo 1983).

Znacznie mniej liczne przykłady opisują migracje dla uniknięcia presji drapieżnych bezkręgowców, które jak wiadomo nie posługują się wzrokiem przy polowaniu. Niejednokrotnie padają one ofiarą ryb planktonożernych i z chwilą, gdy są wystarczająco liczne, atak holofagów często właśnie na nich się koncentruje, odciążając tym samym niedrapieżne ofiary spod ich presji. W takich sytuacjach migracje hemifagów mogą być odpowiedzialne za migracje ich ofiar (Kožov 1963, Cunningham 1972).

Amplituda i charakter migracji dobowych ulegają zmianom sezonowym i zbiegają się ze zmianami nasilenia presji drapieżców (Kožov 1963, Cunningham 1972, Wright, O'Brien i Vinyard 1980, Stich i Lampert 1981).

Warto tu też wspomnieć jedyną chyba sytuację, kiedy ten sam mechanizm migracji, tak skuteczny w różnych okolicznościach, obraca się przeciwko samym „wykonawcom”. Otóż w tropikalnym jeziorze Cahora Bassa, w czasie pełni księżyca, zooplankton licznie przemieszczający się nocą w kierunku powierzchniowych warstw wody, dziesiątkowany jest dosłownie przez sardynkę *Limnothrissa miodon* (Gliwicz 1984). Zdarza się to dokładnie raz w miesiącu, gdy światło księżyca docierające do wody zapewnia rybom doskonałą widoczność. Przetrzebione populacje odbudowują się w ciągu nadchodzącego miesiąca, by ta sama rzeź powtórzyła się w czasie kolejnej pełni księżyca. Mechanizm migracji pionowych, chociaż najwyraźniej ewoluował tu dla celów obronnych i jest zasadniczo skuteczny, to raz w miesiącu, w czasie pełni zawodzi całkowicie. Comiesięczne doświadczenie powtarzające się od momentu stosunkowo niedawnej introdukcji sardynki do jeziora nie spowodowało jeszcze ewolucji żadnych środków zaradczych.

3.3. Aktywność lokomotoryczna

Ruchliwość — zdolność do ucieczki i nieruchomienia, opisywana jest również jako jeden z mechanizmów obronnych (rys. 3), o dość ograniczonej jednak skuteczności. Im szybciej porusza się drapieżnik w stosunku do swojej ofiary, tym mniejszy wpływ na częstość spotkań ma szybkość poruszania się ofiary (Gerritsen i Strickler 1977). Możliwość ucieczki przed holofagami jest więc praktycznie znikoma,

nabiera znaczenia wobec presji hemifagów, chociaż i te nie zawsze uprawiają pościg za swoją ofiarą, a zadowolają się tymi, które znajdują się w ich bliskości (D z y u b a n 1937, F r y e r 1957, M o n a k o v 1959, Š č e r b i n a 1970). W ramach jednego gatunku zdolności lokomotoryczne rosną wprost proporcjonalnie do wielkości ciała; im większy osobnik, tym szybciej się porusza, jak to m.in. dla *Daphnia wykazali* D r e n n e r, S t r i c k l e r i O' B r i e n (1978).

Rotifera, z wyjątkiem kilku gatunków, które mają rozwinięte struktury służące szybkiemu poruszaniu się (w postaci choćby wiosłek u gatunków z rodzaju *Polyarthra*), mają ograniczone zdolności ucieczki. Również ograniczone zdolności lokomotoryczne mają *Cladocera*, u których jedna tylko (druga) para anten służy aktywności lokomotorycznej, a pozostałe odnóża pełnią inne funkcje (oddechowe i pokarmowe). Wyjątkiem jest tu m.in. *Diaphanosoma*, u której ta sama para anten jest silnie rozwinięta, na kształt potężnych ramion (L e h m a n 1977, K e r f o o t 1978). W przeciwieństwie do *Rotifera* i *Cladocera*, duże zdolności lokomotoryczne zarówno w sensie szybkości poruszania się, jak i ucieczki, mają *Cyclopoida*, u których silnie ewoluowały mechanizmy, uprzednio zaliczone przez Kerfoota do grupy mechanizmów nie dopuszczających do spotkania ofiary z drapieżcą. Odnóża pełnią tu rolę lokomotoryczną, w połączeniu z pierwszą parą anten, co wraz z miękkim ciałem gwarantuje dużą sprawność ruchową. Aczkolwiek więc behawior ucieczki przed drapieżcą bywa opisywany (F l e m i n g e r i C l u t t e r 1965, S z l a u e r 1965, 1968), to ma on, szczególnie z chwilą, gdy ofiara raz zostanie zlokalizowana, ograniczone znaczenie.

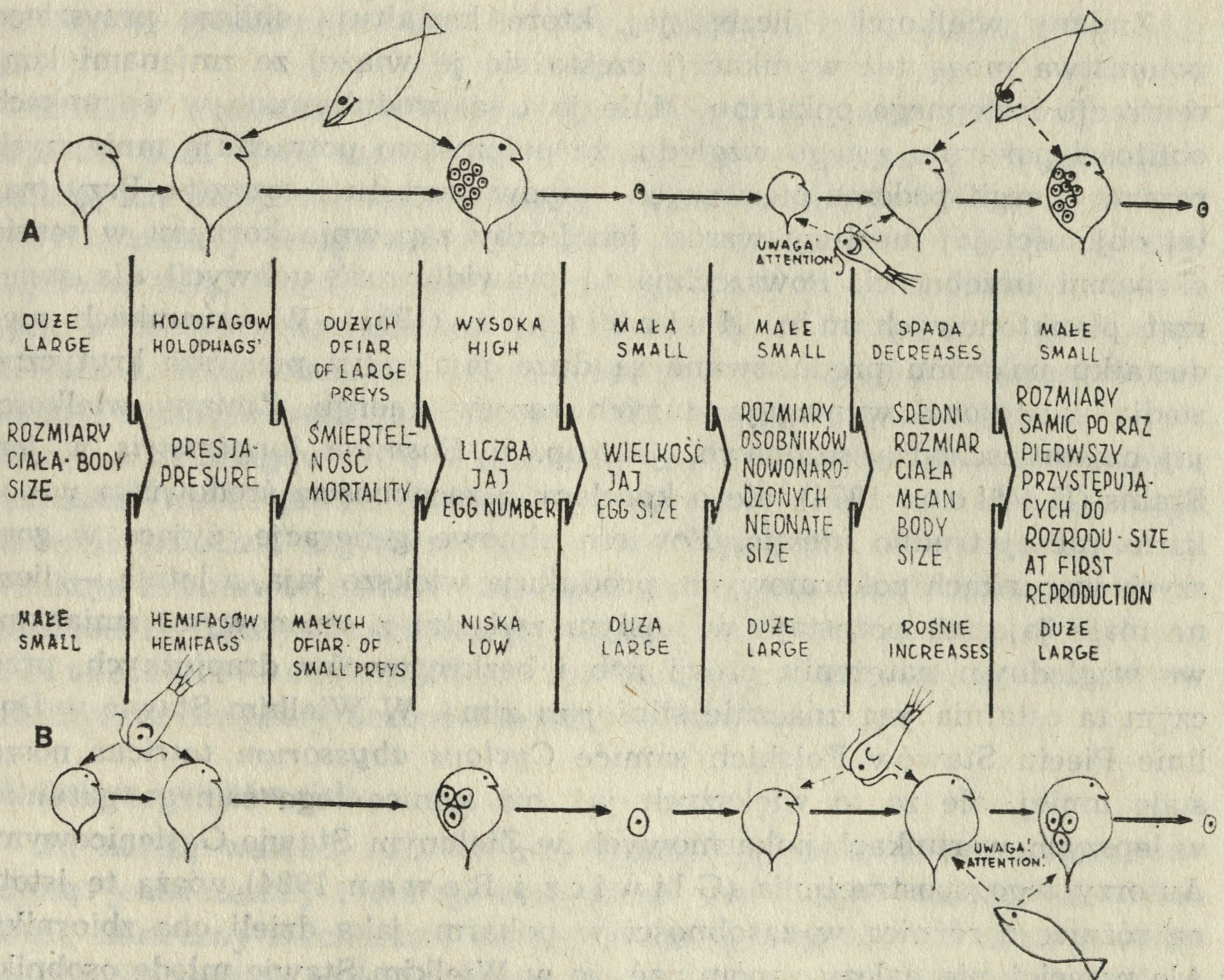
Jak już wspomniałam, niejednokrotnie opisywano (patrz rozdz. 2), że poruszające się ofiary bardziej przykuwają uwagę drapieżcy niż te, które ruszają się powoli lub wręcz potrafią osiągnąć zupełne zahamowanie aktywności lokomotorycznej. Tak więc akineza, zarówno wobec holojak i hemifagów jest faworyzowana i uprawiana przez szereg gatunków. Tak zwane udawanie trupa („dead-man response” czy „playing dead”) jest często stosowane (F r y e r 1968, S m i r n o v 1977, K e r f o o t 1977b, 1978). Duże zastosowanie znajduje tu bierne opadanie w toni wodnej, z antenami zwiniętymi pod antenulami jak u *Bosmina* (K e r f o o t 1975, 1978, J. L. L i i H. W. L i 1979) i spiralnym ruchem jak u *Daphnia* i *Ceriodaphnia* (J. L. L i i H. W. L i 1979). Interesującego przykładu dostarcza widłonóg *Diaptomus tyrelli* Poppe, którego normalnie wysoka aktywność lokomotoryczna ulega znacznemu zahamowaniu w obecności drapieżnika (*Epischura nevadensis* Lilljeborg), który poprzez wydzieloną do środowiska substancję białkową o nie poznany dotąd składzie powoduje w 60% redukcję tempa filtracji ofiary. Jest ona związana ściśle z osłabieniem aktywności lokomotorycznej i w rezultacie ofiara przestaje

być wykrywalna dla drapieżcy (Folt i Goldman 1981). Jest to jedynie przykład z tej dziedziny mechanizmów obronnych, kiedy sama obecność drapieżnika powoduje skuteczną reakcję obronną u jego ofiary.

3.4. Zmiany wielkości ciała

W obecności drapieżnika, który selektywnie wybiera ofiary kierując się ich wielkością, otwiera się szansa dla tych gatunków, które potrafią w plastyczny sposób dostosowywać swą wielkość do nasilenia i charakteru presji drapieżcy (rys. 3). Dostosowywać tak, aby z jednej strony większość populacji znalazła się poza jego zasięgiem, a z drugiej tempo wzrostu populacji nie było zahamowane. Optymalna wielkość ciała ma, rzecz jasna, nie tylko gwarantować asekurację przed drapieżnictwem, ale i możliwie skuteczne wykorzystanie zasobów siedliska, tak by tempo reprodukcji było możliwie wysokie. W nieobecności drapieżnika lub w obecności holofagów, które wybierają z populacji ofiary osobniki o największych rozmiarach, maksymalne tempo wzrostu osiągnięte jest, gdy zwierzęta wykluwają się z małych jaj i szybko osiągają dojrzałość płciową przy małych rozmiarach ciała. Trzeba więc inicjować reprodukcję w młodym wieku i maksymalizować wysiłek rozrodczy w kolejnych klasach wielkościowych (u zwierząt planktonowych istnieje ścisła korelacja między wielkością a wiekiem osobnika, a więc można śmiało powiedzieć — w klasach wieku). A zatem drobne, ale za to liczne potomstwo wychodzące z małych jaj i szybkie tempo dojrzewania, tak aby osobniki przystępujące do rozrodu miały możliwie małe rozmiary ciała, jest tu skuteczną taktyką (rys. 3 i 4) (Stearns 1976, Lynch 1977, Drazio i Lehman 1983).

Natomiast w populacjach eksponowanych na presję hemifagów, które w pierwszym rzędzie eliminują osobniki o niewielkich rozmiarach ciała, obrona przed ich presją przy zachowaniu nie zmienionego tempa wzrostu może być realizowana dwojako. Z jednej strony poprzez zwiększenie przeżywalności młodych osobników, jeśli wylęgają się one z dużych jaj, i szybkie dojrzewanie przy skróceniu okresu młodzieńczego. Z drugiej strony, choć rzadziej, poprzez wylęganie się z małych jaj i odłożenie dojrzałości do momentu osiągnięcia rozmiarów przekraczających próg zainteresowania drapieżcy (rys. 4). Dalszy wzrost po osiągnięciu dojrzałości może zachodzić i jest to opłacalne, gdyż większe samice mogą produkować więcej jaj. Wszystkie te prawidłowości zostały opisane m.in. przez Stearnsa (1976), Lyncha (1977) oraz Drazio i Lehmana (1983). Jeśli drapieżniki z obu grup są obecne i intensywnie żerują, wszystkie te zmiany muszą być wyważone, gdyż produkcja drobnego potomstwa dla asekuracji przed holofagami stanowi o jego zagrożeniu wobec hemifagów, a duże potomstwo dla ochrony przed hemifagami staje się z kolei podatne na presję holofagów (rys. 4).



Rys. 4. Zmiany wielkości ciała w populacjach ofiar pozostających pod presją holofagów (A) i hemifagów (B)

W obecności holofagów, które selektywnie wybierają ofiary o dużych rozmiarach ciała pożądane jest ich zmniejszenie poniżej progu zainteresowań drapieżcy. Osiągnięte jest to poprzez produkcję licznych, ale drobnych potomstwa, dającego początek mniejszym osobnikom, oraz wczesne przystępowanie do rozrodu samic o małych rozmiarach ciała. W obecności hemifagów, które eliminują ofiary o małych rozmiarach ciała, faworyzowane są duże osobniki, wylęgające się z nielicznie produkowanych dużych jaj. Adaptacja skuteczna wobec jednego typu drapieżcy może uczynić ofiarę bardziej podatną na presję innego rodzaju, stąd też w sytuacji, gdy oba typy drapieżców są aktywne, wszystkie opisane zmiany muszą być precyzyjnie wyważone

Changes in body size of prey populations under the holophag's (A) and hemiphag's (B) pressure

Decrease of the mean individual size below the threshold size interesting for the predator is advantageous in the presence of holophags, which selectively eliminate the large prey. It may be accomplished by producing small eggs (usually in large numbers); these eggs give rise to the generation of small adult individuals, which mature early, and at the small sizes. Under the hemiphag's pressure directed against small prey, large-sized individuals are favored; they hatch from large eggs, but usually produced in small numbers. An adaptation, quite efficient against one type of predator can make the same prey more vulnerable to another type of predator, therefore these adaptive changes must progress „carefully”, specially when both types of predators are present

Zmiany wielkości i liczby jaj, które kształtują oblicze przyszłego potomstwa mogą też wynikać (i często się je wiąże) ze zmianami koncentracji dostępnego pokarmu. Małe jaja są produkowane w warunkach obfitości pokarmu z tego względu, że potomstwo potrzebuje mniejszych rezerw energii podczas pierwszych etapów wzrostu i rozwoju. Przy małej objętości jaj możliwy wzrost ich liczby zapewnia korzyści w sensie ekspansji liczebności. Powszechną tą prawidłowość uchwycił dla zwierząt planktonowych m.in. Hutchinson (1951). W warunkach niedostatku pokarmu produkowane są duże jaja, gdyż pierwsze krytyczne stadia rozwojowe wymagają dużych rezerw energii. Zmiany wielkości jaj często zachodzą sezonowo, jak np. u *Bosmina longirostris* w jez. Frains (Kerfoot 1974), ale o korelacji z zasobnością środowiska w pokarm raczej trudno mówić. Bowiem zimowe generacje, żyjące w gorszych warunkach pokarmowych, produkują większe jaja, a letnie — liczne małe jaja, co pozostaje w ścisłym związku z sezonowymi zmianami we względnym nateżeniu presji ryb i bezkręgowców drapieżnych, przy czym ta ostatnia jest znacznie silniejsza zimą. W Wielkim Stawie w Dolinie Pięciu Stawów Polskich samice *Cyclops abyssorum taticus* noszą stale mniej, ale za to większych jaj, niż samice tego samego gatunku w lepszych warunkach pokarmowych w Zielonym Stawie Gąsienicowym. Autorzy tego spostrzeżenia (Gliwicz i Rowan 1984) wiążą tę istotną różnicę z różnicą w zasobności w pokarm, jaka dzieli oba zbiorniki. Ale przecież nie należy zapominać, że w Wielkim Stawie młode osobniki wylęgające się z jaj są pod kanibalistyczną kontrolą dojrzałych osobników tego samego gatunku. Stąd też, o ile osiągną odpowiednio duże rozmiary ciała, mogą przynajmniej częściowo tej presji uniknąć. Natomiast w Zielonym Stawie, gdzie dojrzałe osobniki *Cyclops abyssorum* są zasadniczym elementem diety pstrąga, ich presja na młodzież własnego gatunku jest siłą rzeczy osłabiona.

Również jedna z form *Daphnia lumholtzi*, która narażona jest na silną presję ryb, produkuje w okresie maksymalnego nasilenia tej presji drobne, ale za to liczne jaja. Natomiast druga forma, morfologicznie wyraźnie różniąca się od poprzedniej, która jest poza sferą zainteresowania ryb, produkuje nieliczne, duże jaja (Green 1967). Z kolei w obecności hemifagów opłacalna jest produkcja dużego potomstwa, któremu początek dają duże, chociaż nieliczne jaja. I tu nietrudno o przykłady — tak zachowuje się (obok wspomnianej już *Bosmina longirostris*) choćby *Daphnia middendorffiana* w obecności *Diaptomus shoshone* (Dodson 1974a).

Nietrudno o inne przykłady takich symptomatycznych zmian w populacjach narażonych na presję o określonym charakterze, niemal bezdyskusyjnie wywołanych presją drapieżców. Zmniejszenie minimalnych rozmiarów samic, które już przystępować mogą do rozrodu w obecności

holofagów, opisali m.in. Galbraith (1967), Wells (1970) i Lynch (1977).

Zmiany wielkości osobników sprawiające, że część populacji znajduje się poza sferą zainteresowań drapieżcy, są rzeczą jasną nie tylko funkcją ich presji, ale splotu szeregu czynników środowiskowych, wśród których zmiany temperatury i zasobności pokarmowej odgrywają niebagatelną rolę. Każdy niemal z przedstawionych mechanizmów obronnych, o ile tylko dowiedziono jego skuteczności wobec obu typów drapieżników, musi stanowić swojego rodzaju ewolucyjny kompromis pomiędzy wymaganiami, jakie stawia ofiarom presja holofagów z jednej strony, a hemifagów — z drugiej. Zmniejszenie rozmiarów ciała, jakże przydatne wobec presji holofagów, o ile posunie się zbyt daleko, może stanowić poważne zagrożenie ze strony hemifagów. Stąd też wyłączna redukcja rozmiarów ciała w obecności obu typów drapieżców należy do rzadkości i z reguły towarzyszy jej silna przebudowa kształtów (O'Brien, Kettle i Riessen 1979) po to, by drobne osobniki, ocalałe przed holofagami, nie padły bezbrinnie łupem hemifagów.

3.5. Zmiany kształtów ciała

Tu należą wszelkie przebudowy morfologii ciała, które, o ile towarzyszą jednoczesnej redukcji rozmiarów widocznych części ciała, stanowią skuteczny mechanizm obrony przed holofagami lub same w sobie na tyle komplikują pokrój ogólny ofiary, że stanowią skuteczną barierę dla hemifagów, które po schwytaniu ofiary muszą manipulować nią tak, by dostać się do jej miękkiego wnętrza. Często te zmiany zachodzą jednocześnie, tzn. wszelkim utrudnieniom dla hemifagów towarzyszy redukcja widocznych części ciała, co pełni znaną już funkcję w obliczu holofagów (rys. 3). Dobrym przykładem jest tu wioślarka *Holopedium gibberum*, której galaretowata osłonka zwiększa rozmiary ciała na tyle, że drapieżne bezkręgowce nie są w stanie jej schwytać, a jednocześnie przezroczystość osłonki czyni ją niewidoczną dla ryb (Allan 1973).

Wydłużenie części głowowej i kolca ogonowego u niektórych gatunków *Daphnia* (co przynajmniej w zbiornikach strefy umiarkowanej następuje najczęściej latem, wraz ze wzrostem intensywności drapieżnictwa) uznane jest za skuteczny mechanizm obronny (Brooks 1965, Jacobs 1966, Zaret 1972b, Dodson 1974b, O'Brien i Vinyard 1978, O'Brien, Kettle i Riessen 1979, O'Brien i in. 1980, Grant i Bayly 1981, Krueger i Dodson 1981) zarówno wobec holofagów, jak i hemifagów. Jak to się dzieje? Otóż materiałowe i energetyczne rezerwy z zapasów żółtka jajowego inwestowane są w szybko wydłużającą się głowę (hełm), niewidoczny przynajmniej dla tych drapieżników, które posługują się wzrokiem. W tym samym czasie widoczne części ciała w ramach karapaksu osiągają mniejsze rozmiary. W nieobecności hełmu wszystkie rezerwy skierowane zostałyby na wzrost całej-

go ciała. Wzrost ogólny osobników nie jest zatem zahamowany, osiągane są rozmiary wystarczające dla sprawnego funkcjonowania w środowisku, ale inwestycja przeznaczana jest na wzrost niewidocznych dla wzrokowców części ciała (Brooks 1965, Green 1967). Inwestowanie w hełm daje krótko mówiąc możliwość szybkiego wzrostu w fazie juwenilnej, bez wzrostu karapaksu do widocznych rozmiarów. Jednocześnie długi hełm (jak również wydłużony kolec ogonowy) w czysto mechaniczny sposób utrudniają manipulowanie ciałem ofiary tym drapieżnikom, które nie połykają ofiary w całości, a kruszą i odrywają smaczne jej fragmenty porcjami.

Niejednokrotnie obserwuje się wydłużanie głowy u *Daphnia* w obecności drapieżnika; nawet w ramach jednego gatunku osobniki pozostające w strefach zbiornika penetrowanych przez ryby mają silnie wydłużone głowy, a w strefach zbiornika wolnych od ryb — głowę niemal okrągłą. Zachodzi to np. u *Daphnia lumholtzi*, u której okrągłogłowa forma tak dalece różni się kształtem od formy o wydłużonej głowie, że przez długi czas wyróżniana była jako osobny gatunek (Green 1967).

Pojedyncze jak dotąd obserwacje wskazują na to, że sama obecność drapieżnika w środowisku powodować może daleko idące zmiany w kształtach ich własnych ofiar, które reagują nawet na śladowe stężenia niespecyficznego, organicznego substancji wydzielanej do środowiska przez drapieżcę. Na tej właśnie zasadzie substancja wydzielana do wody przez drapieżne larwy *Chaoborus* stymuluje zmiany kształtów u *Daphnia pulex* Leydig, co prowadzi do rozwoju morfologicznie zupełnie odmiennej formy, zwanej *minnehaha*. Warunkiem, by zmiany te zaszły jest żeby owa substancja zadziałała w określonej fazie życia embrionalnego (Krueger i Dodson 1981). Podobna zmiana kształtów (zmiany dotyczą w głównej mierze okolicy głowowej) zachodzi u *Daphnia carinata* w obecności drapieżnego pluskwiaka *Anisops calcaratus* Hale (Grant i Bayly 1981). Tutaj obecność drapieżnika może indukować znaczne zmiany okolicy głowowej nie tylko poprzez oddziaływanie na embriony; wpływ ten może realizować się również w toku wzrostu osobniczego.

Analogicznym przykładem jest wydłużanie się kolców posterolateralnych u wrotka *Brachionus calyciflorus* Pallas w obecności drapieżnych wrotków z rodzaju *Asplanchna* (Beauchamp 1952a, 1952b, Gilbert 1966, 1967, 1980, Halbach 1970, 1971). Podobnych przykładów zmian polimorficznych o charakterze niegenetycznym w obecności *Asplanchna* dostarcza również *Brachionus bidentata* Anderson (Pourriot 1974) i wrotki z rodzaju *Filinia* (Pourriot 1964). We wszystkich wypadkach te wydłużone struktury znacznie utrudniają lub wręcz uniemożliwiają *Asplanchna* schwytanie i strawienie zmienionych ofiar.

Takie przykłady wyraźnych zmian morfologicznych pod bezpośrednią kontrolą drapieżcy są dość nieliczne, a mechanizm tej bezpośredniej

kontroli nie jest bynajmniej powszechny. W każdym razie we wszystkich omówionych sytuacjach owa produkowana przez drapieżnika substancja nieznanego rodzaju jest wykrywana przez ofiary w bardzo niewielkich nawet stężeniach w warunkach naturalnych. Zawsze istnieje też ścisła zależność między zagęszczeniem drapieżcy a stopniem rozwoju struktur obronnych (Gilbert 1967, Gilbert i Waage 1967, Halbach 1969, 1970, Green i Lan 1974).

Obecność drapieżnika powoduje ponadto wyraźną segregację przestrzenną różnych morfologicznie i genetycznie form. Takiego przykładu dostarcza *Bosmina longirostris*, której przebudowa dotyczy głównie długości antenuli i mucro. W jez. Waszyngton w strefie przybrzeżnej, gdzie żerują ryby, dominującą formą są osobniki o małych rozmiarach ciała i krótkich antenulach i mucro, natomiast w strefie otwartej wody, gdzie intensywnie żerują *Epischura* i *Cyclops*, dominują duże osobniki o długich wyrostkach (Kerfoot 1975, 1977a, 1977b). Tak więc tutaj selektywna presja obu typów drapieżców eliminuje formy o określonych cechach i powoduje wyraźne rozdzielenie ich w przestrzeni podtrzymując jednocześnie polimorfizm w populacjach swoich ofiar. Identycznym zmianom podlega *Bosmina longirostris* pod presją innego drapieżnika — *Heterocope septentrionalis*. W jego obecności dominują duże formy o zgrubiałym karapaksie i o wyraźnie wydłużonych strukturach, podczas gdy w zbiornikach wolnych od *Heterocope* — małe osobniki o krótkich wyrostkach (O'Brien i Schmidt 1979).

Poza tymi zmianami o specyficznym dla poszczególnych gatunków ofiar charakterze, uważa się, że również boczne spłaszczenie ciała u wszystkich niemal wioślarek zmniejsza ogólną ich widoczność lub też pozwala im na „bezawaryjne” prześlizgnięcie się przez skrzela ryb (O'Brien 1979, Zaret i Kerfoot 1980).

Oczywiście znane są i do dzisiaj mają swoich zwolenników inne poglądy dotyczące funkcjonalnego znaczenia zmienności, że choćby wymienię poglądy z początków tego wieku, w myśl których wydłużanie się okolicy głowowej u gatunków z rodzaju *Daphnia* lub formowanie wszelkiego rodzaju wydłużonych wyrostków w miesiącach letnich miałyby służyć przeciwstawianiu się biernemu opadaniu w toni wodnej w miarę wzrostu gęstości czy lepkości wody (Wesenberg-Lund 1900). Ale w przekonujący sposób dowiedziono teoretycznie (Brooks i Hutchinson 1950) i eksperymentalnie (Jacobs 1967), że ani wydłużony hełm, ani kolec ogonowy nie opóźniają opadania w toni wodnej. Hebert (1978) kwestionując rolę drapieżnictwa podkreśla, że u *Daphnia carinata* rozwój hełmu w miesiącach letnich skorelowany jest ściśle z rozwojem mięśni anten, które w tym czasie pracują ze wzmożoną częstotliwością, oraz ze zwiększeniem powierzchni wymiany gazowej. Światowa dystrybucja różnych morfologicznie form *Daphnia* przedstawia się tak, że formy o małym stosunku długości głowy do ciała żyją w wodach chłod-

nych, formy o zmiennych wartościach tej proporcji w termicznie niestabilnych warunkach, a występowanie form o stale wysokim stosunku głowy do ciała ograniczone jest praktycznie do zbiorników strefy tropikalnej. Silne mięśnie anten zwiększają efektywność pływania i intensywność oddychania, przy czym w postaci powiększonej głowy zwierzęta zyskują dodatkową powierzchnię wymiany gazowej. Ale i taka interpretacja nie wyklucza możliwości związku między wydłużaniem okolicy głowowej a presją drapieżców, a to dlatego, że dodatkowa powierzchnia służąca wymianie gazowej, w postaci hełmu w miesiącach letnich, zastępuje częściowo hemoglobinę w jej funkcjach i nawet przy zredukowanej ilości tego widocznego dla oka ryb barwnika normalna wymiana gazowa może w niesłabnącym tempie zachodzić. Rozwój silnych mięśni anten może mieć dodatkowe znaczenie w postaci zwiększenia efektywności ucieczki. Obszerny przegląd piśmiennictwa traktującego o możliwych funkcjonalnych zastosowaniach zmienności morfologicznej odnaleźć można w innym artykule (P i j a n o w s k a 1980).

3.6. Zmiany pigmentacji ciała

3.6.1. Liczba i sposób noszenia jaj

Ze zmianami wielkości ciała wiązać się może, i często wiąże, liczba noszonych przez samice jaj, która teoretycznie wzrasta wraz z liniowymi rozmiarami osobnika. Liczba noszonych jaj, które są obiektami dużymi, ciemnymi, a więc dobrze widocznymi przynajmniej dla tych drapieżników, które posługują się wzrokiem, może być przedmiotem selekcji. Zarówno redukcja liczby jaj dla zmniejszenia ich widoczności w komorze lęgowej, jak i sam sposób noszenia jaj może mieć walory adaptatywne. Mianowicie u *Cladocera* zatrzymywanie jaj pod karapaksem tak długo, że opuszczające komorę lęgową młode osobniki są dokładną kopią organizmu matki i mogą rozpocząć samodzielne życie w toni wodnej, pozwala embrionom dorosnąć często powyżej rozmiarów krytycznych, atrakcyjnych dla hemifagów (L y n c h 1980, R a n t a i N u u t i n e n w druku). Natychmiastowe uwalnianie młodych osobników do wody kierowałoby bowiem na nie uwagę bezkręgowców drapieżnych. Noszenie jaj, jak chcą V u o r i n e n, R a j a s i l t a i S a l o (1983), można traktować jako rodzaj opieki rodzicielskiej u *Cladocera* i *Copepoda*. Z kolei zatrzymywanie ich w komorach czy workach jajowych wiąże się z lepszą ich widocznością dla tych drapieżników, które posługują się wzrokiem, a więc i ten system opieki nad potomstwem, chociaż wyraźnie faworyzowany przez dobór w obecności bezkręgowców drapieżnych nie jest pozbawiony wad. Im liczniejsze są drapieżniki posługujące się wzrokiem przy lokalizowaniu ofiary, tym mniej licznie reprezentowane są te zwierzęta planktonowe, które noszą jaja aż do momentu wyklucia się z nich osob-

ników pełnosprawnych. Na przykład *Cladocera* i *Copepoda*, jak wynika choćby z lektury Hutchinsona (1967), są liczniejsze w drobnych, bezrybnych zbiornikach niż w strefie otwartych wód jezior.

3.6.2. Wielkość oka

Redukcja powierzchni oka u form narażonych na presję drapieżców posługujących się wzrokiem ma często miejsce i zazwyczaj skorelowana jest z redukcją liniowych wymiarów ciała, a niejednokrotnie również z gruntowną przebudową kształtów. Redukcji powierzchni oka towarzyszą często zmiany okolicy głowowej, np. u *Ceriodaphnia cornuta* (Zaret 1972b), *Bosmina longirostris* (Zaret i Kerfoot 1975) czy *Daphnia lumholtzi* (Green 1971).

3.6.3. Stopień wypełnienia przewodów pokarmowych

Ani rodzaj, ani stopień wypełnienia przewodów pokarmowych nie może być regulowany w celu zmniejszenia presji drapieżników. Jedyne możliwe mechanizmy, który przychodzi mi na myśl (zresztą w pewnym sensie wtórny) jest taki, że migrujące zwierzęta, w godzinach nocnych intensywnie pobierające pokarm w powierzchniowych warstwach wody, schodzą ku głębszym warstwom w ciągu dnia, już z wypełnionymi przewodami pokarmowymi, co sprawia, że są wyraźniej widoczne dla ryb. Może to być dodatkowy powód przemawiający za opuszczeniem powierzchniowych warstw wody w ciągu dnia.

3.6.4. Zmiany barwy ciała

W obecności ryb planktonożernych posługujących się wzrokiem przy tropieniu ofiary następuje niejednokrotnie redukcja ilości hemoglobiny. Osobniki o zredukowanej ilości hemoglobiny przebywają bezpieczniej w bliskości ryb, niż osobniki o normalnej ilości tego barwnika, zmuszone do szukania schronienia w strefach zbiornika nie penetrowanych przez ryby (Green 1956). Redukcji ilości hemoglobiny powinien towarzyszyć, i często zresztą towarzyszy, rozwój struktur zastępczych w postaci np. hełmu, które zapewniają dodatkową powierzchnię oddechową (dla *Daphnia carinata* tego typu spostrzeżenia dokonał Hebert 1978). Również i określona barwa ofiary, nie tylko związana z zawartością hemoglobiny w ciele, może mieć znaczenie ochronne wobec niektórych drapieżców. Przykładem mogą tu być niektóre pelagiczne gatunki wodopójek, których odstraszające czerwone zabarwienie kojarzy się drapieżcy z ich złym smakiem (Kerfoot, Kellogg i Strickler 1980). Ochronną funkcję pełni jasna barwa ciała *Heterocope septentrionalis*, której ciemno

zabarwione osobniki dużo częściej padają ofiarą ryb (Luecke i O'Brien 1981). Podobnie jasno ubarwione osobniki *Daphnia magna* Straus i *D. longispina* (O. F. Müller) znacznie rzadziej padają ofiarą traszek, niż brązowe formy tych samych gatunków (Ranta i Nuutinen w druku). Wielu autorów skłonnych jest traktować z kolei ciemne zabarwienie ciała osobników niektórych gatunków jako ochronę przed szkodliwym wpływem intensywnego promieniowania słonecznego (m.in. Griffiths i in. 1955, Hairston 1976, 1979, 1980, Ringelberg 1980, Luecke i O'Brien 1981). Zresztą u wspomnianego już widłonoga *Heterocope septentrionalis* istnieje wyraźny polimorfizm barw, podtrzymywany z pokolenia na pokolenie dzięki temu, że jasne osobniki rzadko padające ofiarą ryb przeżywają znacznie gorzej w warunkach intensywnego operowania promieni słonecznych, niż ciemne osobniki tego samego gatunku, które z kolei dziesiątkowane są przez ryby.

4. Słów parę na zakończenie przeglądu mechanizmów obronnych

Wszelkie przedstawione mechanizmy obronne (bez względu na to, czy są, czy też nie są genetycznie zdeterminowane) służą ich nosicielom, a ich skuteczność mierzy się liczbą ocalałych dzięki nim osobników. Rzecz jasna, sukces poszczególnych osobników składa się na sukces gatunku i tym samym minimalizuje efekty presji w skali całej populacji, która może zachować nie zmienione tempo wzrostu lub wręcz rosnać wbrew przeciwnościom. Większość bowiem omówionych mechanizmów nie polega na powierzchownej przebudowie struktur i reakcji, a sięga daleko w głąb życiowych strategii, realizując się poprzez procesy wzrostu i rozwoju w kombinacji ze sposobem i tempem reprodukcji.

Na zakończenie tego skrótowego przeglądu znanych mechanizmów służących obronie przed drapieżnikami chcę powiedzieć, że wprawdzie w populacjach pozostających pod kontrolą drapieżcy w sposób powszechny i powtarzalny obserwuje się przedstawione tu mechanizmy i coraz powszechniej traktuje się je jako adaptacje służące osłabieniu presji drapieżcy, to nie zawsze z całą pewnością można rozstrzygnąć, które z obserwowanych zjawisk są rzeczywistymi adaptacjami ofiary, a które wynikają jedynie z wybiórczej eliminacji przez drapieżnika ofiar o określonych cechach czy, innymi słowy, z faworyzowania przed dobór naturalny określonych osobników. Przykładowo, obserwowane różnice w rozmieszczeniu określonych gatunków czy form ofiar w zbiorniku nie muszą być rezultatem adaptatywnych ich przemieszczeń w toni wodnej, a efektem eliminacji in situ gatunków czy form atrakcyjnych dla drapieżnika. Podobnie zmniejszenie średniej wielkości osobnika, zmniejszenie powierzchni oka czy przystępowanie coraz młodszych osobników do rozrodu w populacjach pozostających pod stałą lub okresową

kontrolą holofagów może wynikać po prostu z selektywnej eliminacji dużych osobników, o dużej powierzchni oka i dużych płodnych samic, a nie ze zmian o adaptatywnym charakterze. Takie wątpliwości można by mnożyć. We wszystkich jednak wypadkach, kiedy można zmierzyć koszty tych adaptacji, w mierzalny sposób ocenić poniesione nakłady i ponadto przesądzić genetyczne uwarunkowania obserwowanych zmian (a więc dziedziczny ich charakter, podlegający działaniu doboru naturalnego), można z dużym prawdopodobieństwem jeśli nie z całkowitą pewnością wnioskować, że są to rzeczywiste adaptacje. Raz wspomniawszy o kosztach realizowanych adaptacji, zatrzymam się chwilę przy tym zagadnieniu.

5. Koszty adaptacji

5.1 Wprowadzenie; koszty migracji

Mierzenie presji drapieżnika na populację ofiary tylko ilością eliminowanej biomasy obarczone jest poważnym błędem, nie wkalkulowuje bowiem wszelkich kosztów, które ponosi ofiara, by utrzymać drapieżnika z daleka i by przedsięwzięte środki obronne nie były wymierzone przeciwko niej samej. Koszty te są trudno mierzalne, a spodziewać się ich, choćby intuicyjnie, należy najpewniej w procesach wzrostu i reprodukcji.

Cała zasymilowana z pokarmu energia wydatkowana jest na wzrost somatyczny, reprodukcję, odkładanie zapasów, regenerację uszkodzonych fragmentów ciała i obronę (również przed pasożytami). Trzeba sobie uzmysłwić, że nakłady energetyczne przeznaczone na obronę są niedostępne dla innych szlaków metabolicznych i może się z tym wiązać redukcja zdolności konkurencyjnych w stosunku do tych osobników, które nie inwestują w mechanizmy obronne. Oczywiście lokowanie zasobów na te cele nie jest przypadkowe, a podlega regulacji przez dobór naturalny w sposób taki, by reprezentacja genetyczna organizmu była możliwie największa w przyszłych pokoleniach (Janzen 1981). Koszty adaptacji rzeczywiście są ponoszone przez zwierzęta planktonowe i, jak należało się tego spodziewać, dotyczą przede wszystkim procesów związanych ze wzrostem, rozwojem i reprodukcją. Otóż pokrótce, jak się one przedstawiają:

Koszty rozmijania się w czasie i przestrzeni (migracja) doskonale ilustruje niedawna praca Sticha i Lamperta (1984), którzy testowali w warunkach laboratoryjnych potencjał rozrodczy dwóch gatunków *Daphnia* o znanym (z pracy opublikowanej przez nich w 1981 r.) behawiorze migracyjnym. Były to: migrująca *D. hyalina* i trzymająca się epilimnionu *D. galeata*. Osobniki obu gatunków utrzymywane były zarówno w stałych wysokich temperaturach i obfitości pokarmu (tak jak

latem w epilimnionie jez. Konstanz), jak i w zmiennych warunkach termicznych i pokarmowych, z którymi w ciągu doby konfrontuje się na swojej trasie *D. hyalina*. Zgodnie z przewidywaniami osobniki obu gatunków rosną szybciej i dają więcej potomstwa w stale dobrych warunkach; nie zapewnia więc metabolicznych korzyści przebywanie w zmiennych warunkach. W stałych warunkach lepiej rosną osobniki *D. galeata*, a w zmiennych — *D. hyalina*. Czyli nie mierzona tu, lecz z pewnością wydatkowana energia zużyta na migrację, w połączeniu ze zredukowaną dostępnością pokarmu i niskimi przy dnie temperaturami w ciągu dnia sprawiają, że tempo wzrostu i potencjał rozrodczy migrujących osobników spadają. Nie migrująca *D. galeata* ma większą rozrodczość niż *D. hyalina*, tymczasem w jeziorze Konstanz *D. hyalina* latem występuje w znacznie większych zagęszczeniach, gdyż nie migrująca *D. galeata* cierpi ogromną śmiertelność na skutek silnej presji ryb planktonożernych. Chociaż więc migracje dobowe zdają się być skutecznym mechanizmem obronnym, to wyłącznie *D. hyalina* może je realizować, gdyż w zmiennych warunkach *D. galeata* gorzej rośnie i mniejszy jej sukces reprodukcyjny nie kompensowałby nawet obniżonej dzięki migracjom śmiertelności. *D. hyalina* migrując głębiej w ciągu dnia zmniejsza ryzyko eliminacji przez ryby, ale jej potencjał rozrodczy obniżony jest w stosunku do *D. galeata*, która wysoką z kolei śmiertelność kompensuje szybką propagacją. W okresach osłabionej intensywności żerowania ryb planktonożernych faworyzowane są formy nie migrujące. Analogicznie przedstawia się rachunek strat i zysków migrującej *D. hyalina* i nie migrującej *D. cucullata* w jeziorze Kloster, tyle że przy mniejszej amplitudzie migracji (Seitz 1980, Jacobs 1977a, 1977b). Ten drugi autor podkreśla zupełną odmienną strategii rozrodczych i adaptacji obronnych u dwóch gatunków o bardzo podobnych wymaganiach pokarmowych i narażonych na presję tych samych drapieżników.

Ostatecznie więc, biorąc pod uwagę tempo wzrostu, produkcję biomasy i potencjał reprodukcyjny, znacznie korzystniej byłoby pozostawać w ciepłych, bogatych w pokarm warstwach powierzchniowych. Nie może więc być mowy — wbrew przekonaniu Mc Larena (1963, 1974) — o korzyściach metabolicznych płynących z wędrownego trybu życia. Z chwilą jednak, gdy wysoka nawet rozrodczość realizująca się w dobrych warunkach panujących w powierzchniowych warstwach wody nie równoważy strat wynikłych ze śmiertelności, ewolucja behawioru migracyjnego może być kwestią „być albo nie być” dla wielu gatunków.

5.2. Koszty zmian rozmiarów ciała

U gatunków narażonych na presję hemifagów, eliminujących z populacji ofiary osobniki o niewielkich rozmiarach ciała, faworyzowane są osobniki duże. Skrócenie okresu juwenilnego i często wczesna produkcja

dużego potomstwa nie pozwala osobnikom tych gatunków na osiągnięcie rozmiarów optymalnych z punktu widzenia efektywności wykorzystania zasobów środowiska, często aż do późnego wieku lub wręcz nigdy. Możliwym rozwiązaniem jest dalsze kontynuowanie wzrostu po osiągnięciu dojrzałości. Najczęściej jednak ubezpieczanie młodych osobników przed presją drapieżcy wiąże się ze zmniejszeniem efektywności pokarmowej przynajmniej niektórych stadiów rozwojowych. Wczesne przystępowanie do rozrodu przez osobniki tych gatunków, które narażone są na presję holofagów, stwarza w gruncie rzeczy ten sam problem, a więc niemożność osiągnięcia optymalnych rozmiarów ciała. Jest to cena zachowania możliwie szybkiego tempa wzrostu w sytuacjach, kiedy ofiarą drapieżcy padają duże, płodne samice. Tu z kolei niemożność osiągnięcia optymalnych rozmiarów ciała przez samice wcześniej przystępujące do reprodukcji może być w skali całej populacji kompensowane przez produkcję liczego, choć drobnego potomstwa. Wszystkie te zasady sformułowane są m.in. w pracach Lynch'a (1977) oraz Dorazio i Lehmana (1983).

5.3. Koszty przebudowy ciała

Oslabienie potencjału rozrodczego następuje również u osobników tych gatunków, które „stawiają” na przebudowę ciała. Dotyczy to m.in. następujących gatunków: *Bosmina longirostris* (Kerfoot i Pastork 1978, Kerfoot i Peterson 1980), *Ceriodaphnia cornuta* (Zaret 1969), *Daphnia lumholtzi* (Green 1967), *D. middendoriana* (Herbert i Loaring 1980) oraz *D. longiremis* (O'Brien i in. 1980).

Produkcja hełmu u *Daphnia* wymaga nakładów energetycznych, które wycofywane są z produkcji jaj. Strat tych nie ponoszą osobniki pozbawione hełmu (Brooks 1965, Green 1967, Grant i Bayly 1981, Krueger i Dodson 1981, Dodson 1984, Riessen 1984).

U *Bosmina longirostris* w obecności drapieżnych bezkręgowców wydłużaniu antenuli i mucro towarzyszy spadek płodności; zwierzęta produkują mniej, ale większych jaj, których rezerwy żółtkowe pochłania produkcja wydłużonych struktur obronnych. Tej przebudowie towarzyszy też ogólnie niższa wydajność pobierania pokarmu i gorsza przeżywalność. W obecności ryb planktonożernych obserwuje się odwrotne zjawisko — zwierzęta produkują liczne, ale drobne potomstwo. Według Greena (1967) zmienione w obecności holofagów formy *Daphnia lumholtzi* (z głową wydłużoną w postaci hełmu) produkują mniejsze, ale za to bardzo liczne jaja; inwestowanie w rozwój hełmu daje bowiem możliwość szybkiego wzrostu osobnika w juwenilnej fazie bez wzrostu widzialnych części ciała. Wzrost hełmu może więc kompensować inicjalnie małe rozmiary nowonarodzonych osobników. Nie zmieniona okrągłogłowa forma tego samego gatunku produkuje mniej liczne, ale za to

większe jaja. Natomiast u *Brachionus calyciflorus* wydłużaniu postero-lateralnych kolców w obecności drapieżnych *Asplanchna* nie towarzyszy redukcja przeżywalności, płodności ani potencjału reprodukcyjnego, nawet w niskich koncentracjach pokarmu (Gilbert 1980). Jest to pewnego rodzaju wyjątek, bo we wszystkich znanych mi przypadkach elaboracji struktur obronnych towarzyszą straty w postaci zmniejszonej przeżywalności i utraty wysokiego potencjału rozrodczego. Tak więc, o ile tylko zmniejszona dzięki tym strukturom obronnym śmiertelność z nawiązką kompensuje zmniejszoną rozrodczość, opłacalne jest podtrzymywanie ich w obecności drapieżnika (Dodson 1974b).

Nawiasem mówiąc różnorodność mechanizmów obronnych w obrębie jednego gatunku ofiary, a więc obok polimorfizmu kształtów — wspomniany już polimorfizm barw i mnogość różnych zachowań obronnych, podtrzymywana jest w populacjach ofiar z pokolenia na pokolenie właśnie przez działalność drapieżników, które eliminują formy o gorzej rozwiniętych mechanizmach obronnych. Dobór faworyzuje zatem nosicieli skutecznych adaptacji, ale cena tych adaptacji w postaci osłabionego potencjału rozrodczego jest wysoka. Każdy spadek intensywności drapieżnictwa stwarza z kolei szansę dla tych form, które mają w niczym nie osłabiony potencjał rozrodczy, gdyż nie rozwinęły bardzo skutecznych mechanizmów obronnych. Ostatecznie o skuteczności poszczególnych mechanizmów obronnych nie można mówić wyłącznie w kategoriach minimalizowania strat wynikłych z presji drapieżników, nie rozpatrując całego rachunku zysków i strat. Polimorfizm czy mnogość zachowań defensywnych w ramach jednego gatunku sprawia więc, że populacja ofiary może trwać w czasie nawet w obliczu silnej, ale zmiennej presji drapieżców.

6. Skuteczność mechanizmów obronnych

W zasadzie nigdy nie dokonano próby wartościowania, które z przedstawionych adaptacji ocenić można jako najskuteczniejsze mechanizmy obronne. Oczywiście w pewnym sensie każda z nich jest na swój sposób skuteczna, gdyż nosiciele każdej z nich żyją, funkcjonują i reprodukują się często w szerokim spektrum zmienności warunków środowiskowych. Wielokrotnie opisywano różnice zagęszczenia i tempa reprodukcji między osobnikami tych samych gatunków, z których część w obrębie jednego zbiornika inwestuje w mechanizmy obronne, a część nie. Brakuje natomiast spostrzeżeń, które dotyczyłyby równoległej czy jednoczesnej ewolucji różnych mechanizmów obronnych u blisko spokrewnionych gatunków lub u różnych form tego samego gatunku. Próbę oceny, które mechanizmy obronne realizowane w populacjach trzech gatunków *Daphnia* w różnym stopniu narażonych na presję drapieżców uznać można za

najskuteczniejsze podjęto w innej pracy (P i j a n o w s k a 1984). Jeśli za kryterium skuteczności poszczególnych adaptacji obronnych przyjąć można powszechność, licznosc i całoroczność występowania ich nosicieli, to wygląda na to, że daleko idące zmiany wielkości i kształtu ciała u *Daphnia cucullata* stanowią znacznie skuteczniejszy mechanizm obronny, niż migracje pionowe czy zdolność ucieczki u wyraźnie mniej licznych, okresowo tylko występujących w toni wodnej *D. cristata* Sars i *D. hyalina*.

Ponoszonych kosztów nie należy oczywiście utożsamiać z efektywnością przedsięwziętych mechanizmów obronnych, bo często dużym nakładom towarzyszy mała skuteczność i odwrotnie, niewielkim nakładom — ogromna skuteczność. To ostatnie zachodzi wtedy, gdy mechanizmy służące obronie nie ewoluowały dla tych konkretnie celów. Rzeczywiście, większość omówionych adaptacji ma więcej niż jedno, to właśnie zastosowanie, i choć ich skuteczność wobec drapieżnika jest udowodniona, to w większości wypadków nie da się z całą pewnością rozstrzygnąć, które z nich ewoluują specjalnie dla celów obronnych. Skłonna jestem sądzić, że wszystkie lub niemal wszystkie, a to dlatego, że właśnie drapieżnik tę ogromną zmienność adaptacji podtrzymuje, jeśli nie kształtuje. Jeśli można się zgodzić, że większość tych mechanizmów, nawet o szerszych zastosowaniach, ewoluuje dla celów obronnych, to niezwykle rzadko się zdarza, by działało się to pod bezpośrednią kontrolą drapieżcy. Takich przykładów jest niewiele, ja jestem w stanie wskazać cztery! Mianowicie, wydłużanie głowy u *Daphnia pulex* w obecności larw *Chaoborus* (K r u e g e r i D o d s o n 1981), wydłużanie głowy u *D. carinata* w obecności *Anisops calcaratus* (G r a n t i B a y l y 1981), wydłużanie kolców posterolateralnych u *Brachionus calyciflorus* i innych gatunków wrotków w obecności *Asplanchna* (B e a u c h a m p 1952a, 1952b, G i l b e r t 1966, 1967, 1980, H a l b a c h 1970, 1971) oraz osłabienie aktywności lokomotorycznej *Diaptomus tyrelli* w obecności *Epischura nevadensis* (F o l t i G o l d m a n 1981). We wszystkich tych wypadkach zmieniona ofiara staje się znacznie trudniejsza do schwytania przez drapieżnika, który te zmiany prowokuje. Taka odpowiedź ofiary musi ewoluować w drodze specyficznej odpowiedzi na obecność jednego tylko drapieżnika, ponieważ kontrola podobnych zachowań przez kilku drapieżców byłaby niezmiernie skomplikowana. Zresztą, jak wykazały te same badania G i l b e r t a (1980), wydłużenie kolców posterolateralnych u *Brachionus* jest skuteczne jedynie wobec *Asplanchna*, a zupełnie zawodzi wobec innych drapieżników (*Mesocyclops edax*). By taka kontrola przez drapieżcę mogła być realizowana, czas generacji ofiary powinien być odpowiednio krótki. Długi czas generacji sprawiałby, że ewoluowałyby raczej reakcje na bardziej bezpośrednio działające czynniki, takie jak zmiany temperatury czy fotoperiod, które antycypują wzrost natężenia presji drapieżcy. Zdolność detekcji drapieżnika w środowisku i moż-

ność natychmiastowej reakcji na jego obecność, reakcji spowodowanej i mediowanej przez niespecyficzne substancje wydzielane przezeń do wody, jest korzystna dla ofiary, natomiast obraca się najwyraźniej przeciwko drapieżcy. Spodziewam się więc, że taki układ będzie ewoluował tym szybciej, im bardziej na tych właśnie ofiarach polegać musi drapieżca, gdyż perfekcja ofiary powinna spowodować kolejne „posunięcie” ze strony drapieżcy. We wszystkich pozostałych wypadkach nie sama obecność drapieżcy daje hasło do uruchomienia mechanizmów obronnych, a czynniki środowiskowe w postaci zmian temperatury, fotoperiodu czy ilości dostępnego pokarmu, które zwierzę może odczytać jako sygnał informujący i często wyprzedzający wzmożoną aktywność drapieżników. Właściwe odczytanie tej informacji, potraktowanie jej jako wezwanie do uruchomienia mechanizmów obronnych wyzwała serię zmian, mającą zmniejszyć podatność ofiary na presję. Żaden z tych sygnałnych czynników środowiskowych nie może działać sam w sobie jako czynnik doboru naturalnego, a jedynie jako wyzwalacz pewnych zmian, których skuteczność jest dopiero testem, czy sygnały ze strony środowiska zostały właściwie odczytane.

7. Uwagi końcowe

Na zakończenie chcę powiedzieć, że przy niewątpliwej skuteczności poszczególnych mechanizmów obronnych istnieje ich ogromna różnorodność; nie ma ani absolutnie skutecznych, ani uniwersalnych adaptacji, jednego modus vivendi czy raczej modus defendi, a cała gama najrozmaitszych reakcji. Nie należy się temu dziwić, bo gdyby ta sama adaptacja powielana była w coraz to większej liczbie kopii, to prawdopodobieństwo uporania się drapieżcy z taką monotonią reakcji ofiary (w szczególnym stopniu dotyczy to gatunków sympatrycznych) wzrosłoby niepomiaralnie. Co za tym idzie, przestałaby ona być funkcjonalna i szansa jej zaniku wraz z nosicielami byłaby ogromna lub siłą rzeczy dojść musiałyby do dalszej specjalizacji i podjęcia nowych prób.

Układ drapieżca-ofiara ewoluuje i to tym prędzej, im bardziej drapieżnik polega na niej właśnie. Specjalizacja drapieżcy nieuchronnie doprowadza do nowych pomysłów obronnych, nowe adaptacje stawiają drapieżcę wobec konieczności wypróbowywania nowych strategii myślowych, a wszystko to w ewoluującym wciąż środowisku pędzi w ewolucyjnej skali czasu, tak jak to właśnie widzi Van Valen (1973) w słynnej swojej hipotezie Czerwonej Królowej. Nie da się powiedzieć, kto: czy drapieżnik swoją ofiarę, czy ofiara swojego prześladowcę w tym wyścigu wyprzedza. Jedno jest pewne, że w tej grze — jak chce Iwasa (1982) — i na tej szachownicy, ruch jednego gracza prowokuje kolejny ze strony drugiego. Tak modne teraz traktowanie wszelkich równoległych

zmian poszczególnych komponentów układu jako przykładu zmian koewolucyjnych nie zawsze jest jednak w pełni uzasadnione. Janzen (1981) słusznie zauważa, że większość znanych organizmów nie była badana w środowiskach, gdzie ich ujawnione obecnie cechy historyczne ewoluowały, tym bardziej, że rozgrywało się to po drodze z reguły w wielu rozmaitych siedliskach. Z tego by wynikało, że przynajmniej część obserwowanych dostosowań prawdopodobnie nie ewoluowała równolegle. Z chwilą, kiedy gatunek zasiedla nowe siedlisko, musi dostosować swoje techniki myśliwskie (drapieżnik) lub mechanizmy obronne (ofiara) do zastanej sytuacji. Nowe środowisko rzuca mu wyzwanie, któremu, jeśli prędko nie sprosta — ginie, lecz jeśli sprosta — tempo jego ewolucyjnych przemian jest wg Janzena znikome. A to, co na podstawie tego dopasowania oceniamy jako koewolucję, w istocie nią nie jest, gdyż nie musiało działać się na zasadzie równoległej przebudowy mechanizmów i struktur.

Za zachętę i pomoc — Joannie i Maciejowi Gliwiczom — dziękuję.

Piśmiennictwo

- Anderson R. S. 1967 — Diaptomid copepods from two mountain ponds in Alberta — *Can. J. Zool.* 45: 1043—1047.
- Anderson R. S. 1970 — Predator-prey relationships and predation rates for crustacean zooplankters from some lakes in western Canada — *Can. J. Zool.* 48: 1229—1240.
- Allan J. D. 1973 — Competition and the relative abundances of two cladocerans — *Ecology*, 54: 484—498.
- Bainbridge V. 1958 — Some observations on *Evadne nordmanni* Loven — *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 37: 349—370.
- Beauchamp P. de 1952a — Un facteur de la variabilité chez les Rotifères du genre *Brachionus* — *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 234: 573—575.
- Beauchamp P. de 1952b — Variaton chez les Rotifères du genre *Brachionus* — *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 235: 1355—1356.
- Begg G. W. 1976 — The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba, Rhodesia — *Limnol. Oceanogr.* 21: 521—539.
- Blaxter J. H. S., Holliday F. G. T. 1963 — The behaviour and physiology of herring and other clupeids (W: *Advances in marine biology*. 1. Red. F. S. Russell) — Academic Press, New York, 261—393.
- Bosch H. F., Taylor W. R. 1973a — Distribution of the cladoceran *Podon polyphemoides* in the Chesapeake Bay — *Mar. Biol.* 19: 161—171.
- Bosch H. F., Taylor W. R. 1973b — Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in the Chesapeake Bay — *Mar. Biol.* 19: 172—182.
- Brandl Z., Fernando C. H. 1974 — Feeding of the copepod *Acanthocyclops vernalis* on the cladoceran *Ceriodaphnia reticulata* under laboratory conditions — *Can. J. Zool.* 52: 99—105.

- Brandl Z., Fernando C. H. 1979 — The impact of predation by the copepod *Mesocyclops edax* (Forbes) on zooplankton in three lakes in Ontario, Canada — *Can. J. Zool.* 57: 940—942.
- Brandl Z., Fernando C. H. 1981 — The impact of predation by cyclopoid copepods on zooplankton — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 1573—1577.
- Brooks J. L. 1959 — *Cladocera* (W: Freshwater biology. Red. W. T. Edmondson) — John Wiley and Sons, New York, 587—656.
- Brooks J. L. 1965 — Predation and relative helmet size in cyclomorphic *Daphnia* — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 53: 119—126.
- Brooks J. L. 1968 — The effects of prey size selection by lake planktivores — *Syst. Zool.* 17: 272—291.
- Brooks J. L., Dodson S. I. 1965 — Predation, body size and composition of plankton — *Science*, 150: 28—35.
- Brooks J. L., Hutchinson G. E. 1950 — On the rate of passive sinking of *Daphnia* — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 36: 272—277.
- Clarke G. L. 1933 — Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its connection with changes in submarine irradiation — *Biol. Bull.* 65: 402—436.
- Clarke G. L., Backus R. H. 1956 — Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals — *Deep Sea Res.* 4: 1—14.
- Confer J. L. 1971 — Intrazooplankton predation by *Mesocyclops edax* at natural prey densities — *Limnol. Oceanogr.* 15: 131—137.
- Confer J. L., Blades P. J. 1975 — Omnivorous zooplankton and planktivorous fish — *Limnol. Oceanogr.* 20: 571—579.
- Costa R. R., Cummins K. W. 1972 — The contribution of *Leptodora* and other zooplankton to the diet of various fish — *Amer. Midl. Nat.* 87: 559—564.
- Cummins K. W., Costa R. R., Rowe R. E., Moshiri G. A., Scanlan R. M., Zajdel R. K. 1969 — Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindti* Focke (*Cladocera*) — *Oikos*, 20: 189—223.
- Cunningham L. 1972 — Vertical migrations of *Daphnia* and copepods under the ice — *Limnol. Oceanogr.* 17: 301—304.
- Daan H., Ringelberg J. 1969 — Further studies on the positive and negative phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus — *Neth. J. Sea Res.* 4: 525—540.
- David P. H. 1961 — The influence of vertical migration on speciation in the oceanic plankton — *Syst. Zool.* 10: 10—16.
- De Bernardi R., Giussani G. 1975 — Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore relates to predation pressure by a planktophagous fish — *Verh. int. Verein. Limnol.* 19: 2906—2912.
- Dodson S. I. 1970 — Complementary feeding niches sustained by size-selective predation — *Limnol. Oceanogr.* 15: 131—137.
- Dodson S. I. 1972 — Mortality in a population of *Daphnia rosea* — *Ecology*, 49: 1188—1190.
- Dodson S. I. 1974a — Zooplankton competition and predation: An experimental test of size-efficiency hypothesis — *Ecology*, 55: 605—613.
- Dodson S. I. 1974b — Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis — *Limnol. Oceanogr.* 19: 721—729.
- Dodson S. I. 1984 — Predation of *Heterocope septentrionalis* on two species of *Daphnia*: morphological defenses and their cost — *Ecology*, 65: 1249—1257.
- Dodson S. I., Egger D. L. 1980 — Selective feeding of red phalaropes on zooplankton of arctic ponds — *Ecology*, 61: 755—763.

- Dorazio R. M., Lehman J. T. 1983 — Optimal reproductive strategies in age-structured populations of zooplankton — *Freshwat. Biol.* 13: 157—175.
- Drenner R. W., Strickler J. R., O'Brien W. J. 1978 — Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish — *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1370—1373.
- Dzyuban N. A. 1937 — On the nutrition of some *Cyclopidae* (Crustacea) — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 17: 319—322.
- Edmondson W. T. 1979 — Lake Washington and the predictability of limnological events — *Arch. Hydrobiol.* 13: 234—241.
- Edmondson W. T., Litt A. H. 1982 — *Daphnia* in Lake Washington — *Limnol. Oceanogr.* 27: 272—293.
- Eggers D. H. 1977 — The nature of prey selection by planktivorous fish — *Ecology*, 58: 46—59.
- Enright J. T. 1977 — Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage: A metabolic model — *Limnol. Oceanogr.* 22: 856—872.
- Enright J. T., Honneger H. W. 1977 — Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part 2. Test of the model: Details of timing — *Limnol. Oceanogr.* 22: 873—886.
- Fedorenko A. Y. 1975 — Feeding characteristics and predation impact of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) larvae in a small lake — *Limnol. Oceanogr.* 20: 250—258.
- Fleminger A., Clutter R. I. 1965 — Avoidance of towed nets by zooplankton — *Limnol. Oceanogr.* 10: 96—104.
- Folt C., Goldman G. R. 1981 — Allelopathy between zooplankton — a mechanism for interference competition — *Science*, 213: 1133—1135.
- Fryer G. 1957 — The feed mechanism of some freshwater cyclopoid copepods — *Proc. Zool. Soc. Lond.* 129: 1—25.
- Fryer G. 1968 — Evolution and adaptive radiation in the *Chydoridae* (Crustacea: Cladocera); A study in comparative functional morphology and ecology — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 254: 221—385.
- Galbraith M. G., Jr. 1967 — Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch — *Trans. Amer. Fish. Soc.* 96: 1—10.
- Gerritsen J., Strickler J. R. 1977 — Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model — *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 73—82.
- Gilbert J. J. 1966 — Rotifer ecology and embryological induction — *Science*, 151: 1234—1237.
- Gilbert J. J. 1967 — *Asplanchna* and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus* — *Arch. Hydrobiol.* 64: 1—62.
- Gilbert J. J. 1980 — Further observations on developmental polymorphism and its evolution in the rotifer *Brachionus calyciflorus* — *Freshwat. Biol.* 10: 281—294.
- Gilbert J. J., Waage J. K. 1967 — *Asplanchna*, *Asplanchna*-substance and posterolateral spine length variation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a natural environment — *Ecology*, 48: 1027—1031.
- Glasser J. W. 1979 — The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities — *Amer. Nat.* 113: 631—641.
- Gliwicz Z. M. 1963 — Wpływ zarybienia na biocenozy jezior tatrzańskich — *Chrońmy Przyr. ojcz.* 5: 27—35.
- Gliwicz Z. M. 1980 — Extinction of planktonic cladoceran species from alpine lakes stocked with fish planktivores (W: *Paleolimnology of Lake Biva and the Japanese Pleistocene*. Red. S. Horie) — *Kyoto University*, 3—22.
- Gliwicz Z. M. 1981 — Food and predation in limiting clutch size of cladocerans — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 1562—1566.

- Gliwicz Z. M. 1984 — Limnological study of Cahora Bassa Reservoir with special regard to sardine fishery expansion — Raport dla Research and Development of Inland Fisheries Project FAO, ss. 71.
- Gliwicz Z. M., Ghilarov A. M., Pijanowska J. 1981 — Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars — *Hydrobiologia*, 80: 205—218.
- Gliwicz Z. M., Rowan M. G. 1984 — Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lake stocked with planktivorous fish — *Limnol. Oceanogr.* 29: 1290—1299.
- Goldman C. R., Morgan M. D., Threlkeld S. T., Angeli N. 1979 — A population dynamics analysis of the cladoceran disappearance from Lake Tahoe, California-Nevada — *Limnol. Oceanogr.* 24: 289—297.
- Gophen M., Harris R. P. 1981 — Visual predation by a marine cyclopoid copepod, *Corycaeus anglicus* — *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 61: 391—399.
- Grant J. W. G., Bayly I. A. E. 1981 — Predator induction of crests in morphs of the *Daphnia carinata* King complex — *Limnol. Oceanogr.* 26: 201—218.
- Green J. 1956 — Variation in the haemoglobin content of *Daphnia* — *Proc. R. Soc. Lond. B*, 145: 214—232.
- Green J. 1967 — The distribution and variation of *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa — *J. Zool.* 151: 181—197.
- Green J. 1971 — Associations of Cladocera in the zooplankton of the lake sources of the White Nile — *J. Zool.* 165: 373—414.
- Green J., Lan O. B. 1974 — *Asplanchna* and the spines of *Brachionus calyciflorus* in two Javanese sewage ponds — *Freshwat. Biol.* 4: 223—226.
- Greenwood P. H. 1953 — Feeding mechanisms of the cichlid fish, *Tilapia esculenta* Graham — *Nature*, 172: 207—208.
- Griffiths M., Siström W. R., Cohen-Bazire G., Stanier R. Y. 1957 — Function of carotenoids in photosynthesis — *Nature*, 176: 1211—1215.
- Hairston N. G., Jr. 1976 — Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis* — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 73: 971—974.
- Hairston N. G., Jr. 1979 — The adaptive significance of color polymorphism in two species of *Diaptomus* (Copepoda) — *Limnol. Oceanogr.* 24: 15—37.
- Hairston N. G., Jr. 1980 — The vertical distribution of diaptomid copepods in relation to body pigmentation (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Ed. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 98—111.
- Halbach U. 1969 — Räuber und ihre Beute: der Anpassungswert von Dornen bei Rädertieren — *Naturwissenschaften*, 59: 142—143.
- Halbach U. 1970 — Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria) — *Oecologia*, 4: 262—318.
- Halbach U. 1971 — Zum Adaptivwert der zyklomorphen Dornenbildung von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). I. Räuber — Beute — Beziehung in Kurzzeit — Versuchen — *Oecologia*, 6: 267—288.
- Hall D. J. 1964 — An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae* — *Ecology*, 45: 94—112.
- Hall D. J., Cooper W. E., Werner E. E. 1970 — An experimental approach to the production, dynamics and structure of freshwater animal communities — *Limnol. Oceanogr.* 15: 839—928.
- Hall D. H., Threlkeld S. T., Burns C. W., Crowley P. H. 1976 — The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177—208.

- Hebert P. D. N. 1978 — The adaptive significance of cyclomorphosis in *Daphnia*: more possibilities — *Freshwat. Biol.* 8: 313—320.
- Hebert P. D. N., Loaring J. M. 1980 — Selective predation and the species composition of arctic ponds — *Can. J. Zool.* 58: 422—426.
- Hillbricht-Ilkowska A., Kajak Z., Ejsmont-Karabin J., Karabin A., Rybak J. 1975 — Ecosystem of the Mikołajskie Lake. The utilization of the consumers production by invertebrate predators in pelagic and profundal zones — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22: 53—64.
- Hrbáček J. 1962 — Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock — *Rozpr. Čsl. Akad. Ved, Ser. mat. nat. Sci.* 72: 1—117.
- Hrbáček J., Dvořáková M., Kořínek V., Procházková L. 1961 — Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association — *Verh. int. Verein. Limnol.* 14: 192—195.
- Huntsman A. G. 1924 — Limiting factors for marine animals — *Contr. Can. Biol.* 2: 83—88.
- Hutchinson G. E. 1951 — Copepodology for the ornithologist — *Ecology*, 32: 571—577.
- Hutchinson G. E. 1957 — Concluding remarks — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415—427.
- Hutchinson G. E. 1967 — A treatise on limnology. Vol. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton — John Wiley and Sons, New York, ss. 1115.
- Ingle D. 1968 — Spatial dimensions of vision in fish (W: The central nervous system and fish behaviour. Red. W. Ingle) — University of Chicago Press, 51—59.
- Iwasa J. 1982 — Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey — *Amer. Nat.* 120: 171—180.
- Jacobs J. 1966 — Predation and rate of evolution in cyclomorphotic *Daphnia* — *Verh. int. Verein. Limnol.* 16: 1645—1652.
- Jacobs J. 1967 — Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische — *Arch. Hydrobiol.* 62: 467—541.
- Jacobs J. 1977a — Coexistence in similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. I. A model — *Oecologia*, 29: 233—247.
- Jacobs J. 1977b — Coexistence in similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. II. Field data analysis of *Daphnia* — *Oecologia*, 30: 313—329.
- Janssen J. 1976 — Feeding models and prey selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*) — *J. Fish. Res. Bd Can.* 33: 1972—1975.
- Janssen J. 1978 — Feeding-behaviour repertoire of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, and the ciscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii* — *J. Fish. Res. Bd Can.* 35: 249—253.
- Janzen D. H. 1981 — Evolutionary physiology of personal defence (W: Physiological ecology: An evolutionary approach to resource use. Red. C. R. Townsend i P. Calow) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 145—165.
- Johnson D. M., Akre B. G., Crowley P. H. 1975 — Modelling arthropod predation: wasteful filling by damselfly naiads — *Ecology*, 56: 1081—1093.
- Johnson D. M., Crowley P. H. 1980 — Odonate „hide and seek”: Habitat — specific rules? (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, London, 569—580.

- Kajak Z., Rybak J. 1979 — The feeding of *Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera, Chaoboridae) and its predation on lake zooplankton — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 64: 361—378.
- Karabin A. 1974 — Studies on the predatory role of the cladoceran *Leptodora kindti* (Focke) in secondary production of two lakes with different trophic — Ekol. pol. 22: 295—310.
- Karabin A. 1978 — The pressure of pelagic predators of the genus *Mesocyclops* (Copepoda, Crustacea) on small zooplankton — Ekol. pol. 26: 241—257.
- Kerfoot W. C. 1970 — Bioenergetics of vertical migration — Amer. Nat. 104: 529—546.
- Kerfoot W. C. 1974 — Egg-size cycle of a cladoceran — Ecology, 55: 1259—1270.
- Kerfoot W. C. 1975 — 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. 1978 — Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura* and *Bosmina* — Limnol. Oceanogr. 23: 1089—1102.
- Kerfoot W. C., Kellogg D. L., Jr., Strickler J. R. 1980 — Visual observations of live zooplankters: Evasion, escape, and chemical defenses (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Ed. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 10—28.
- Kerfoot W. C., Pastorok R. A. 1978 — Survival versus competition: evolutionary compromises and diversity in the zooplankton — Verh. int. Verein. Limnol. 20: 362—374.
- Kerfoot W. C., Peterson C. 1980 — Predatory copepods and *Bosmina* replacement cycles and further influences of predation upon prey reproduction — Ecology, 61: 417—431.
- Kořov M. 1963 — Lake Baikal and its life — W. Junk Publishers, The Hague, ss. 344.
- Krueger D. A., Dodson S. I. 1981 — Embriological induction and predation ecology in *Daphnia pulex* — Limnol. Oceanogr. 26: 219—223.
- Lane P. A. 1979a — Role of invertebrate predation in structuring zooplankton communities — Verh. int. Verein. Limnol. 20: 480—485.
- Lane P. A. 1979b — Vertebrate and invertebrate predation intensity on freshwater zooplankton intensity — Nature, 280: 391—393.
- Lehman J. T. 1977 — On calculating drag characteristics for decelerating zooplankton — Limnol. Oceanogr. 22: 170—172.
- Leong R. J. H., O'Connell C. P. 1969 — A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) — J. Fish. Res. Bd Can. 26: 557—582.
- Li J. L., Li H. W. 1979 — Species-specific factors affecting predator-prey interactions of the copepod *Acanthocyclops vernalis* with its natural prey — Limnol. Oceanogr. 24: 613—626.
- Lindstrom T. 1955 — On the relation food size-fish size — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 36: 133—147.
- Luecke Ch., O'Brien W. J. 1981 — Phototoxicity and fish predation: Selective factors in color morphs in *Heterocope* — Limnol. Oceanogr. 26: 454—460.
- Lynch M. 1977 — Fitness and optimal body size in zooplankton populations — Ecology, 58: 763—774.
- Lynch M. 1979 — Predation, competition, and zooplankton community structure — Limnol. Oceanogr. 24: 253—272.

- Lynch M. 1980 — The evolution of cladoceran life histories — *Quart. Rev. Biol.* 55: 23—42.
- Lynch M., Monson B., Sandheinrich M., Weider L. 1981 — Size specific mortality rates in zooplankton populations — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 363—368.
- Mac Intosh J. 1973 — The effect of hunger and satiety on swimming activity in the amphipod *Marinogammarus obtusatus* (Dahl) — *Comp. Biochem. Physiol.* 45B: 483—487.
- Mackas D. L., Bohrer R. 1976 — Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns — *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25: 77—85.
- Mc Laren I. A. 1963 — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration — *J. Fish. Res. Bd Can.* 20: 685—727.
- Mc Laren I. A. 1974 — Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod — *Amer. Nat.* 108: 91—102.
- Mc Naught D. C. 1966 — Depth control by planktonic cladocerans in Lake Michigan — Publ. no. 15, Great Lakes Res. Division, The University of Michigan, 98—108.
- Mc Naught D. C. 1971 — Plasticity of cladoceran visual systems to environmental changes — *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 90: 113—114.
- Mc Naught D. C., Hasler A. D. 1964 — Rate of movement of populations of *Daphnia* in relation to changes in light intensity — *J. Fish. Res. Bd Can.* 21: 291—318.
- Mc Naught D. C., Hasler A. D. 1966 — Photoenvironments of planktonic Crustacea in Lake Michigan — *Verh. int. Verein. Limnol.* 16: 194—203.
- Mellors W. K. 1975 — Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion — *Ecology*, 56: 974—980.
- Monakov A. V. 1959 — Chiščnoe pitanie *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (Copepoda, Cyclopoida) — *Trudy Inst. Biol. Vodochran. Akad. Nauk SSSR*, 2: 117—127.
- Moriarity C. M., Moriarity D. J. W. 1973 — Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda — *J. Zool. Lond.* 171: 15—23.
- Murray J., Hjort J. 1912 — *The depth of the ocean* — Macmillan, London.
- Murtaugh P. A. 1981a — Size selective predation on *Daphnia* by *Neomysis mercedis* — *Ecology*, 62: 894—900.
- Murtaugh P. A. 1981b — Selective predation by *Neomysis mercedis* in Lake Washington — *Limnol. Oceanogr.* 26: 445—453.
- Neill W. E. 1981 — Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community — *Oecologia*, 48: 164—177.
- Nilsson N., Pejler B. 1973 — On the relation between fish fauna and zooplankton composition in north Swedish lakes — *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 53: 51—77.
- Nilssen J. P. 1977 — Cryptic predation (and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 34: 187—196.
- Nilssen J. P. 1978 — On the evolution of life histories of limnetic cyclopoid copepods — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 36: 193—214.
- Nilssen J. P. 1980 — When and how to reproduce: A dilemma for limnetic cyclopoid copepods (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 418—426.
- O'Brien W. J. 1979 — The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton — *Amer. Scient.* 67: 572—581.

- O'Brien W. J., Buchanan C., Haney J. F. 1979 — Arctic zooplankton community structure: Exceptions to some general rules — *Arctic*, 32: 237—247.
- O'Brien W. J., Kettle D., Riessen H. 1979 — Helmets and invisible armor: Structures reducing predation from tactile and visual planktivores — *Ecology*, 60: 287—294.
- O'Brien W. J., Kettle D., Riessen H., Schmidt D., Wright D. 1980 — Dimorphic *Daphnia longiremis*: Predation and competitive interactions between the two morphs (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 497—505.
- O'Brien W. J., Schmidt D. 1979 — Arctic *Bosmina* morphology and copepod predation — *Limnol. Oceanogr.* 24: 564—568.
- O'Brien W. J., Slade N. A., Vinyard G. L. 1976 — Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) — *Ecology*, 57: 1304—1310.
- 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.
- O'Connell C. P. 1972 — The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) — *J. Fish. Res. Bd Can.* 29: 285—293.
- Pastorok R. A. 1978 — Predation by *Chaoborus* larvae and its impact on the zooplankton community — Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle, ss. 238.
- Pastorok R. A. 1981 — Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae — *Ecology*, 62: 1311—1325.
- Pearre S., Jr. 1973 — Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verrill — *Ecology*, 54: 300—314.
- Pennak R. W. 1944 — Diurnal movement of zooplankton organisms in some Colorado mountain lakes — *Ecology*, 25: 387—403.
- Pianka E. R. 1974 — Evolutionary ecology — Harper and Row Publishers, New York, Evanston, San Francisco, London.
- Piasecka A. 1983 — Wybiórczość pokarmowa ryb a płodność i struktura wielkości osobników w populacjach niektórych gatunków *Cladocera* — Pr. magist., Zakł. Hydrobiol. IZ UW, ss. 35.
- Pijanowska J. 1980 — Podłoże, przyczyny i znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych — *Wiad. ekol.* 26: 3—23.
- Pijanowska J. 1984 — Zmienność morfologiczna i inne mechanizmy obrony przed drapieżnictwem w populacjach trzech gatunków *Daphnia* — Pr. dokt., Zakł. Hydrobiol. IZ UW, ss. 70.
- Pourriot R. 1964 — Etude expérimentale de variations morphologiques chez certaines espèces de Rotifères — *Bull. Soc. Zool. Fr.* 89: 55—561.
- Pourriot R. 1974 — Relations prédateur-proie chez les Rotifères: Influence du prédateur (*Asplanchna brightwelli*) sur la morphologie de la proie (*Brachionus bidentata*) — *Ann. Hydrobiol.* 5: 43—55.
- Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. 1977 — Optimal foraging: a selective review of theory and tests — *Quart. Rev. Biol.* 52: 137—154.
- Rajasilta M., Vourinen J. 1983 — A field study of prey selection in planktivorous fish larvae — *Oecologia (Berl.)*, 59: 65—68.
- Ranta E., Nuutinen V. w druku — Non-selective predation on gravid vs. non-gravid *Daphnia* by the smooth newt (*Triturus vulgaris* L.) — *Oecologia (Berl.)*.

- Richards R. C., Goldman C. R., Franz T. C. 1975 — Where have all the *Daphnia* gone? The decline of a major cladoceran in Lake Tahoe, California—Nevada — Verh. int. Verein. Limnol. 19: 835—842.
- Riessen H. P. 1984 — The other side of cyclomorphosis: Why *Daphnia* lose their helmets? — Limnol. Oceanogr. 29: 1123—1127.
- Ringelberg J. 1980 — Aspect of red pigmentation in zooplankton, especially copepods (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 65—69.
- Roberts T. R. 1972 — Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 143: 117—147.
- Rosenthal H., Hempel G. 1970 — Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.) (W: Marine food chains. Red. J. H. Steel) — University of California Press, Berkeley, 344—364.
- Sandström O. 1980 — Selective feeding by Baltic herring — Hydrobiologia, 69: 199—207.
- Ščerbina T. V. 1970 — Novye dannye po pitaniju *Eucyclops* (s. str.) *serrulatus* (Fisch.) — Hidrobiol. Ž. 6: 45—49.
- Seitz A. 1980 — The coexistence of three species of *Daphnia* in the Klostersee. II. The stabilizing effect of selective mortality and the conclusions for the stability of the system — Oecologia (Berl.), 47: 333—339.
- Siebeck O. 1960 — Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45: 381—454.
- Smirnov N. N. 1977 — Morfo-funkcional'nye osnovy obraza žizni vetvistousych rakoobraznych. VII. Akinez u *Cladocera* — Zool. Ž. 56: 471—472.
- Sprules W. G. 1972 — Effects of size-selective predation and food consumption on high altitude zooplankton communities — Ecology, 53: 375—386.
- Stearns S. C. 1976 — Life-history tactics: a review of the ideas — Quart. Rev. Biol. 51: 3—47.
- Stenson J. A. E. 1978 — Differential predation by fish on two species of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) — Oikos, 31: 98—101.
- Stenson J. A. E. 1980 — Predation pressure from fish on two *Chaoborus* species as related to their visibility (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 618—622.
- Stich H. B., Lampert W. 1981 — Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton — Nature, 293: 396—398.
- Stich H. B., Lampert W. 1984 — Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration — Oecologia (Berl.), 61: 192—196.
- Strickler J. R. 1975 — Intra- and interspecific information flow among planktonic copepods: receptors — Verh. int. Verein. Limnol. 19: 2951—2958.
- Strickler J. R., Bal A. K. 1973 — Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 70: 2656—2659.
- Suffern J. S. 1973 — Experimental analysis of predation in a freshwater system — Ph. D. Thesis, Yale University.
- Suškina E. A. 1964 — Raciony pitaniya populacij ciklopov v ozernom planktone — Nauč. Dokl. Vyssh. Škol. Biol. Nauki, 4: 25—31.
- Swift M. C., Forward R. B., Jr. 1981 — *Chaoborus* prey capture efficiency in the light and dark — Limnol. Oceanogr. 26: 461—466.

- Szlauer L. 1965 — The refuge ability of plankton animals before plankton eating animals — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 13: 89—95.
- Szlauer L. 1968 — Investigations upon ability in plankton *Crustacea* to escape the net — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 16: 79—86.
- Van Valen L. 1973 — New evolutionary law — *Evolutionary Theory*, 1: 1—33.
- Vinyard G. L., O'Brien W. J., 1975 — Dorsal light response as an index of prey preference in bluegill sunfish (*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.
- Vuorinen J., Rajasilta M., Salo J. 1983 — Selective predation and habitat shift in a copepods species — support for the predation hypothesis — *Oecologia (Berl.)*, 59: 62—64.
- Ware D. M. 1973 — Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) — *J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 787—797.
- Wells L. 1970 — Effects of alewife predation on zooplankton populations in Lake Michigan — *Limnol. Oceanogr.* 15: 556—565.
- Werner E. E., Hall D. J. 1974 — Optimal foraging and the size-selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) — *Ecology*, 55: 1042—1052.
- Wesenberg-Lund C. 1900 — Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Plankton-Organismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers — *Biol. Zbl.* 20.
- Wetzel R. G. 1975 — *Limnology* — Saunders, Philadelphia, ss. 743.
- Williamson C. E., Mangien R. E. 1982 — Diel vertical migration in *Mesocyclops edax*, implications for predation rate estimates — *J. Plankton Res.* 4: 329—339.
- Wong B., Ward F. J. 1972 — Size selection of *Daphnia pulicaria* by yellow perch (*Perca flavescens*) fry in West Blue Lake, Manitoba — *J. Fish. Res. Bd Can.* 29: 1761—1764.
- Wright D., O'Brien W. J., Vinyard G. L. 1980 — Adaptive value of vertical migration: a simulation model argument for the predation hypothesis (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 138—147.
- Zaret R. E., Kerfoot W. C. 1980 — The shape and swimming technique of *Bosmina longirostris* — *Limnol. Oceanogr.* 25: 126—133.
- 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. 1975 — Strategies for existence of zooplankton prey in homogenous environment — *Verh. int. Verein. Limnol.* 19: 1484—1489.
- Zaret T. M. 1978 — A predation model of zooplankton community structure — *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 2496—2500.
- Zaret T. M. 1980 — *Predation and freshwater communities* — Yale University Press, New Haven, London, ss. 187.
- Zaret T. M., Kerfoot W. C. 1975 — Fish predation on *Bosmina longirostris*. Body size selection versus visibility selection — *Ecology*, 56: 232—237.
- Zaret T. M., Suffern J. S. 1976 — Vertical migrations in zooplankton as a predator avoidance mechanism — *Limnol. Oceanogr.* 21: 804—813.

Summary

The relationships between planktivores and their planktonic prey are presented in this paper, with special regard to anti-predator defence strategies evolving in prey populations under the predatory pressure. Planktonic animals fall as a prey of numerous predators, e.g. fishes, amphibians, water fowl, water insects, crustaceans, molluscs, water mites, turbellarians and rotifers. These predators differ in many aspects, the character of food electivity being the most important. In 1980 Thomas Zaret first distinguished two types of predators: gape-limited predators (*GLP*, which de facto are not limited by the upper size of their potential prey) and size-dependent predators (*SDP*, for whom the largest prey in the reservoir is not available). This classification has some weak points, i.e., very few predators from *GLP* group are truly gape-limited (only very young fish larvae, and fish filter-feeders, but the filter-feeding in fish is an adaptation for feeding not on zooplankton, but on phytoplankton); perhaps it would be better to call this group of predators size-independent predators (*SIndP*).

For the purpose of this paper I propose to distinguish the predators who swallow their prey in whole (holophags) and the predators who suck, shred and crush their prey (hemiphags). Taking into consideration one of the most important aspect of prey vulnerability to predation — the body size, the electivity curves for both holophags and hemiphags precisely fit with the electivity curves for *GLP* and *SDP*, respectively (Fig. 1). For the holophags (fishes, amphibians, birds and water-striders — *Notonectidae*) the upper size limit of ingested prey practically doesn't exist, and the larger the prey, the more likely it will be taken.

Predators do not select their prey according to prey body-size alone, but also to its total visibility, to which all aspects of prey motion and morphology can contribute. Beside the body size, also the body shape, pigmentation (the content of various pigments, i.e., carotenoids and haemoglobin, number and size of carried eggs, eye and gut pigmentation) and prey general mobility are of great interest to predator. Generally predator success or failure depend upon some predator characteristics (locomotory activity, body size, food preferences and hunger), upon some prey characteristics (general prey vulnerability) and upon both predator and prey densities, which determine the frequency of predator-prey encounters in space and time (Fig. 2).

Predator preferences often result in a major changes in prey communities and populations. Strong reduction in prey standing crop often dramatic changes in zooplankton composition, changes in age-structure and reproductive potential are frequently observed.

Despite the usually strong predatory pressure, most of planktonic animals are not totally defenceless in the presence of predator. The expansive type of reproduction in most of planktonic species may compensate the losses due to predation, but the high reproductive potential is not treated here as anti-predator defence mechanism. The true defensive mechanisms are connected with all the changes in those prey attributes, which are the subject of predator selection, i.e., changes of body size, shape, pigmentation and motion. I propose another classification of anti-predator defences (Fig. 3), different from those proposed by Zaret (1975) and Kerfoot, Kellogg and Strickler (1980). Some of these mechanisms prevent prey-predator encounter in space and time — the presence of prey is restricted to those parts of a reservoir or to those seasons (hours) in which the risk of being captured by predator is lowest or (and) the prey life-cycle is adjusted to the seasonally or periodically changing predatory pressure in the way, that the highest abundances of those developmental stages which are most

vulnerable to predation do not overlap with the periods of highest predatory impact. If however the prey-predator encounter is unavoidable, other mechanisms have to evolve — i.e., those increasing the escape abilities or decreasing general prey vulnerability to predation, e.g. playing dead (dead-man response), modifications of body size (Fig. 4), body shape and pigmentation which decrease the prey conspicuousness for visual predators (most of holophags) and at the same time for blindly grasping predators (most of hemiphags). All the mechanisms presented here have been shown to be anti-predator defences, but usually they have more than one application. It is not always necessary to invoke predation as the only final cause of these adaptations, because other environmental factors as temperature or light may induce these changes not necessarily adaptive to the temperature and light changes. The environmental cue need only be a predictor of the condition to which these changes are really adaptive.

The possible costs of evolving anti-predator defences are discussed. The energy channeled into defence mechanisms is unavailable for other metabolic compartments and this may therefore reduce the ability to compete with undefended individuals.

The variety of predators results in the diversity of anti-predator mechanisms; there is no one, universal defence, but the multiplicity of different adaptations, which considerably decrease the mortality rates due to predation.