

**Joanna Pijanowska**Zakład Hydrobiologii  
Uniwersytetu Warszawskiego  
ul. Banacha 2  
02-097 Warszawa**Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem  
u zwierząt planktonowych –  
co nowego po latach?**Anti-predator defence  
in zooplankton revisited**1. Wstęp**

Wiele nowego zdarzyło się w ekologii planktonu od chwili ukazania się w „Wiadomościach Ekologicznych” artykułu przeglądowego o mechanizmach obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych (P i j a n o w s k a 1985) i artykułu o mechanizmach obronnych w układach eksploatacyjnych typu roślinożerca–roślina, drapieżca–ofiara i pasożyt–żywiciel (K a l i n o w s k a i P i j a n o w s k a 1987). Interakcje drapieżca–ofiara stały się przedmiotem interdyscyplinarnych badań na pograniczu ekologii ewolucyjnej, etologii, ekologii populacji i zespołów, a nawet ekologii stosowanej (np. próby regulacji biomasy na niższych piętrach troficznych przez konsumentów wyższego rzędu). Powracam do tych artykułów z dwóch powodów: pewne ich fragmenty wymagają rewizji wobec ciągłego dopływu nowych informacji, a z kolei pewne prawidłowości, wówczas nieśmiało sygnalizowane, dzisiaj należą do kategorii obowiązujących paradygmatów. Zaproponowana wówczas klasyfikacja mechanizmów obronnych „stosowanych” przez zwierzęta planktonowe w obliczu zagrożenia ze strony drapieżców nie wyczerpuje listy poznanych mechanizmów obronnych; pomija np. tworzenie gęstych skupień (ang. *patches* lub *swarms*), czy też traktując o zmianach wielkości ciała i liczby noszonych przez samice jaj nie nawiązuje do koncepcji plastyczności historii życia i, krótko mówiąc, zasługuje na pewne odświeżenie. Cechy, które stanowią o atrakcyjności zwierząt planktonowych jako potencjalnych ofiar dla ich drapieżców podlegają często daleko idącym modyfikacjom obronnym, które w efekcie zmniejszają ryzyko spotkania z drapieżcą (ang. *pre-encounter*) lub prawdopodobieństwo śmierci tych osobników, które już znajdują się w niebezpiecznej bliskości drapieżcy (ang. *post-encounter*). Szansę przeżycia zwiększa przerwanie na jak najwcześniejszym etapie sekwencji wydarzeń poprzedzających atak drapieżcy i zmierzających do konsumpcji ofiary (B r o d i e i in. 1991, E n d l e r 1991). Dlatego też wczesna obrona powinna być (i jest) częstsza niż mechanizmy obronne wykorzystywane już w bezpośredniej bliskości drapieżcy, zwłaszcza u organizmów, które, tak jak zwierzęta planktonowe, nie mogą całkowicie polegać na zdolności do ucieczki. Dzisiaj zaproponowałabym prostszy, zresztą samonarzucający się podział mechanizmów obronnych na **behavioralne** (w tym dobowe migracje pionowe i poziome, tworzenie agregacji, ruchliwość, a ściślej tempo poruszania się i ucieczki),

**morfolologiczne** (zmiany proporcji i kształtów ciała), **fizjologiczne** (w tym zmiany zawartości barwników w tkankach, które decydują o przezroczystości ciała, a tym samym o ogólnej widoczności osobnika) oraz **modyfikacje historii życia** (najczęściej manifestujące się w postaci zmian alokacji energii pomiędzy wzrost a reprodukcję). Zainteresowanych klasyfikacją i przeglądem mechanizmów obronnych odsyłam do nowszych przeglądów piśmiennictwa (m. in. Havel 1987, O'Brien 1987, Ohman 1988, Harvell 1990).

Myślę, że można poprawnie zaproponować rozszerzenie kategorii *pre-encouter* o te mechanizmy, które nie tylko zapobiegają spotkaniu z drapieżcą w czasie i w przestrzeni, ale również zmniejszają atrakcyjność zmienionej ofiary dla drapieżcy lub umożliwiają propagowanie własnego genotypu przy takich rozmiarach ciała, które przynajmniej okresowo znajdują się poza zakresem zainteresowania drapieżcy. Zatem jakiegokolwiek sposoby uniknięcia spotkania z drapieżcą i wszelka mobilizacja mechanizmów obronnych poprzedzająca konfrontację z drapieżcą należałyby do mechanizmów kategorii *pre-encounter* (nawet, jeśli ich funkcja obronna miałaby ujawnić się dopiero na etapie konfrontacji z drapieżcą); w konwencji tej jedynym *sensu stricte* mechanizmem *post-encounter* byłaby ucieczka przed drapieżcą.

## 2. Mechanizm rozpoznawania zagrożenia przez zwierzęta planktonowe

### 2.1. Wprowadzenie

Opisany na łamach „Wiadomości Ekologicznych” (Pijanowska 1985) mechanizm bezpośredniego rozpoznawania niebezpieczeństwa przez organizmy planktonowe za pośrednictwem chemicznej substancji uwalnianej do wody przez drapieżcę działa na znacznie większą skalę, niż wówczas można było przypuszczać („... przykłady wyraźnych zmian morfolologicznych pod bezpośrednią kontrolą drapieżcy są dość nieliczne, a mechanizm tej bezpośredniej kontroli nie jest bynajmniej powszechny”). Od czasu, kiedy po raz pierwszy pokazano mechanizm indukowania zmian morfolologicznych u wrotków planktonowych pod wpływem pewnych związków uwalnianych do wody przez drapieżne wrotki z rodzaju *Asplanchna* (Gilbert 1966, 1967) upłynęło kilka lat, zanim nastąpił renesans zainteresowania tymi mechanizmami i zanim opisano analogiczny mechanizm indukowania zmian morfolologicznych u wioślarek planktonowych w obecności bezkręgowców drapieżnych (m. in. Grant i Bayly 1981, Krueger i Dodson 1981, Barry i Bayly 1985, Hebert i Grewe 1985, Black i Dodson 1990, Parejko i Dodson 1990, Hanazato 1991) oraz u orzęsków w obecności drapieżnych orzęsków i wirków (Kusch i Heckmann 1992, Kusch 1993). Trudno się powstrzymać od zdziwienia, że mimo rozpoznania takiego mechanizmu indukującego przebudowę struktur morfolologicznych, potrzeba było jeszcze kilku lat, żeby pójść, jak się dzisiaj wydaje, oczywistym tropem

i poszukać dalszych analogii, przede wszystkim w grupie behawioralnych mechanizmów obronnych. To zdziwienie wynika z faktu, że wśród reakcji behawioralnych przynajmniej niektóre stanowią doraźną odpowiedź na bliskość zagrożenia i od chwili zadziałania bodźca do momentu ujawnienia się nań reakcji upływa z reguły niewiele czasu. Są one też odwracalne, tak jak np. zachowania migracyjne *Daphnia* (Bollens i Frost 1989, 1991, Stich i Lampert 1981, Stich 1989), które ustają po ustąpieniu silnej presji ryb. Wówczas skuteczność takiej reakcji powinna zasadzać się na bezpośrednim rozpoznaniu momentu wzrostu zagrożenia i momentu ustania niebezpieczeństwa. Poleganie na sygnałach środowiskowych (ang. *cues*), które zmieniają się w rytmie sezonowym albo dobowym (fotoperiod i temperatura) i zwiastują sezonowe lub dobowe zmiany natężenia presji drapieżców, musi być zawodne. Zmiany te zachodzą bowiem znacznie wolniej, niż lokalne zmiany w presji drapieżców, które mogą z perspektywy potencjalnych ofiar zachodzić w skali ich krótkiego życia zgoła nieprzewidywalnie (Gliwicz i Pijanowska 1989).

## 2.2. Zmiany behawioru, historii życia i sposobu rozrodu wywołane obecnością drapieżcy

### 2.2.1. Behawior

Jedną z pierwszych udanych prób sprawdzenia, czy sama obecność drapieżcy może inicjować zmiany behawioru u osobników stanowiących ich potencjalne ofiary była dokonana na modelu zachowań migracyjnych larw muchówki (IV stadium larwalne *Chaoborus flavicans* znane z regularnych dobowych wędrówek w jeziorach, w których występują ryby) (Dawidowicz i in. 1990). Larwy były eksponowane na obecność drapieżcy w kolumnach szklanych o wysokości 1 m, ze stratyfikacją termiczną i pokarmową, zwieńczonych klatką z gazy, w której stale pływała ryba planktonożerna (ciernik), nie mając bezpośredniego dostępu do „toni wodnej”, a więc nie mając możliwości polowania na larwy w słupie wody. Larwy migrowały regularnie w cyklu dobowym według znanego z jezior schematu (dzień – bliżej dna, noc – bliżej powierzchni) tylko w obecności drapieżcy. W tym samym niemal okresie ukazały się dwie inne prace, zupełnie inaczej rozwiązane metodycznie, które niezależnie potwierdziły indukowanie przez ryby zachowań migracyjnych u *Daphnia* (Dodson 1988) i u *Chaoborus* (Tjossem 1990), oraz praca demonstrująca możliwość indukowania przez drapieżne bezkręgowce zachowań migracyjnych u widłonogów planktonowych (Neill 1990). W ślad za nimi pojawiły się i dalsze (Dawidowicz i Loose 1992a, 1992b, Dawidowicz 1993, 1994, Loose i Dawidowicz 1994). U podstaw zachowań migracyjnych leży ujemna fototaksja, skłonność do unikania prześwieconych warstw wody, która nasila się w obecności chemicznej informacji

pochodzącej od drapieżcy (Ringelberg 1991, Van Gool i Ringelberg 1995).

Obecność drapieżcy za pośrednictwem pewnej, ciągle nie znanej, substancji wydzielanej do wody (por. rozdział 3) indukuje, obok dobowych zmian rozmieszczenia pionowego, także skłonność do tworzenia agregacji. Eksperymentalnie wykazano, że skłonność wioślarek do skupiskowego rozmieszczania się potęgowana jest niezmiennie obecnością drapieżcy (zarówno ryb planktonożernych, jak i niektórych bezkręgowców, np. chrząszcza *Dytiscus marginalis*, pluskwiaka *Notonecta glauca* i larw muchówek *Chaoborus flavicans* i *Ch. crystallinus*) (Pijanowska i Kowalczewski 1997a). Pozostawaniu w agregacji w obecności drapieżcy towarzyszy ogólne zwolnienie aktywności lokomotorycznej, lecz zarazem te same wolno pływające osobniki, gdy nieoczekiwanie potraktowane zostaną dodatkowym bodźcem, mechanicznym lub świetlnym, wykazują rodzaj pobudzenia ruchowego, któremu często towarzyszy specyficzny sposób pływania (manewry w nieprzewidywalnym kierunku – koziółkowanie, ang. *somersaulting*; Pijanowska i Kowalczewski 1997a). Rodzaj nadwrażliwości na światło manifestującej się w postaci panicznych, konwulsyjnych ruchów (ang. *panic response*) obserwowany był również u larw *Chaoborus* eksponowanych na obecność drapieżcy (Dawidowicz i in. 1990).

### 2.2.2. Historie życia

W obecności drapieżców (tj. pod wpływem kairomonów uwalnianych przez nie do środowiska) dokonują się u wioślarek planktonowych znaczące zmiany historii życia (ang. *life history*) na kluczowych jej etapach. Dochodzi mianowicie do obniżenia tempa wzrostu somatycznego, wcześniejszego osiągnięcia dojrzałości i przyspieszenia pierwszej i kolejnych reprodukcji, które zachodzą przy małych rozmiarach ciała w obecności ryb planktonożernych (Macháček 1991, Stibor 1992, Weider i Pijanowska 1993), wobec przyspieszenia tempa wzrostu i opóźnienia reprodukcji, która odbywa się przy większych rozmiarach ciała w obecności drapieżnych bezkręgowców: pluskwiaków (Stibor 1992, Weider i Pijanowska 1993) i widłonogów (Pijanowska i Kowalczewski 1997b).

Okazuje się, że odpowiedź na różne sygnały oznaczające działanie przeciwstawnych presji selekcyjnych może być identyczna (tworzenie agregacji zarówno w obecności ryb planktonożernych, jak i bezkręgowców drapieżnych, Pijanowska i Kowalczewski 1997a) lub odwrotna (przyspieszenie lub opóźnienie rozrodu, Weider i Pijanowska 1993). Różne sygnały mogą zapewne indukować tę samą reakcję, o ile jej skuteczność jest podobna w warunkach różnej presji drapieżców, a różne reakcje – jeśli konfrontacja z drapieżcą wymaga odmiennej ich ekspresji. Poza tym wioślarki mogą jednocześnie interpretować

sygnały pochodzące od dwóch drapieżców i reagować unikatową kombinacją cech historii życia (Black 1993).

### 2.2.3. Rozród – odwrót od partenogenezy

W obecności ryb planktonożernych (tj. pod wpływem uwalnianego przez nie kairomonu) następuje u wioślarek planktonowych przejście od reprodukcji partenogenetycznej do rozmnażania płciowego i wytwarzania jaj spoczynkowych (Ślusarczyk 1995, Pijanowska i Stolpe 1996). Efekt ten został uzyskany w warunkach symulujących sytuację panującą w jeziorze latem (długi dzień i wysoka temperatura), zarówno w dobrych, jak i w złych warunkach pokarmowych, ponieważ więc w sytuacji środowiskowej zgoła odmiennej od kombinacji warunków abiotycznych i biotycznych, którą dotąd uznawano jako sprzyjającą diapauzie (krótki dzień, niska temperatura, przegęszczenie, niedobór pokarmu). Były to pierwsze próby skojarzenia „diapauzy letniej” z działaniem selektywnej presji ryb planktonożernych.

## 3. Magiczna substancja?

### 3.1. Postęp w identyfikacji kairomonu

Standardowa procedura symulowania obecności drapieżcy, która przyjęła się zresztą w wielu laboratoriach, polega na 24-godzinnej (czasem krótszej) inkubacji drapieżcy (jednego lub kilku osobników) w określonej objętości czystej wody, która następnie przesączana jest przez filtry 0,2  $\mu\text{m}$ , w celu pozbycia się cząstek organicznych, które mogłyby w niekontrolowany sposób zmieniać sytuację pokarmową eksponowanych w niej później zwierząt planktonowych.

Istnienie mechanizmu bezpośredniego indukowania struktur i zachowań obronnych prowokuje nieodmiennie pytanie o naturę substancji, która je indukuje. Otóż, mimo wieloletnich poszukiwań prowadzonych w kilku interdyscyplinarnych zespołach, postęp w jego identyfikacji jest bardzo powolny. Wiadomo tyle, że kairomon wydzielany przez ryby (podobnie zresztą przez drapieżne larwy *Chaoborus*) jest związkami niebiałkowym o niskim ciężarze cząsteczkowym (< 500 D), nielotnym, stabilnym w szerokim zakresie temperatury (od  $-20$  do  $+120^{\circ}\text{C}$ ) i pH (od 0,8 do 14), nie tracącym aktywności pod wpływem enzymów proteolitycznych, podatnym natomiast na degradację mikrobiologiczną, zwłaszcza w wysokiej temperaturze (Loose i in. 1993, Tollrian i von Elert 1994, von Elert i Loose 1996).

Znajomość składu tej substancji nie jest niezbędna dla wyjaśnienia istoty zjawiska ewolucji mechanizmów obrony przed drapieżnictwem. Natomiast nieznanie jej składu nie stanowi żadnej przeszkody, by posługiwać się nią jako informacją o natężeniu presji drapieżców. Jednocześnie jednak, poznanie chemicznej natury kairomonu (kairomonów?), zwłaszcza gdyby udało się otrzymać

jego syntetyczny odpowiednik, ułatwiłoby zachowanie standardowych warunków eksperymentu, poznanie fizjologicznego mechanizmu jego działania, zdefiniowanie receptorów i szlaków przewodzenia informacji, jak też pozwoliłoby dokonać oceny jego stężenia i dynamiki przemian w jeziorze, otwierając nowe perspektywy badawcze.

Lista interakcji eksploatacyjnych w środowisku wodnym, w których działa mechanizm bezpośredniego rozpoznawania konsumentów przez organizmy potencjalnie stanowiące ich pokarm jest coraz dłuższa (Larsson i Dodson 1993). Przybywają kolejne przykłady, z innymi bohaterami tej interakcji, nie tylko ze środowiska pelagialu jeziornego, ale także z profundalu (por. przegląd Dodsona i in. 1994) i litoralu jeziornego, gdzie mechanizm ten testowany jest w skomplikowanych systemach zależności eksploatacyjnych (Koperski 1998). Co więcej, lista ta poszerza się także o inne zależności eksploatacyjne w środowisku wodnym, mianowicie zależności roślinożerca-roślina (m. in. Van Alstyne 1988, Jeffries 1990, Cronin i Hay 1996, Lürling i Van Donk 1997, Lürling i in. 1997).

Lista ta nieprędko zostanie zamknięta, a natura „magicznej substancji” pozostanie pewnie przez jakiś jeszcze czas nie znana. Poznawcza wartość rozbudowywania tej listy jest niewątpliwa, ale rzeczywisty jej walor polega zgoła na czymś innym. Możemy oto eksperymentalnie symulować działanie jednego z najpotężniejszych czynników doboru naturalnego, jakim jest presja drapieżców (czynnik ultymatywny), który z natury swojej jest jednocześnie nośnikiem chemicznej informacji o skali zagrożenia (a więc czynnikiem proksymalnym). Abstrahując od nieuchronnie stowarzyszonej z nią w warunkach naturalnych śmiertelności można, dowolnie kreując ilościowy gradient presji drapieżców, testować reaktywność rozmaitych genotypów i fenotypów na jej działanie i podejmować próby rozwiązania wielu fascynujących problemów z pogranicza ekologii i teorii ewolucji. Możliwość indukcji mechanizmów obronnych za pośrednictwem kairomonów staje się zatem nieocenionym narzędziem badawczym, co postaram się pokrótce w kolejnych rozdziałach wykazać, pokazując perspektywy ich wykorzystania w badaniach mikroewolucyjnych (3.3), w rozstrzygnięciu, czy cechy obronne mają charakter konstytutywny czy indukowany (3.4), w odróżnieniu w warunkach naturalnych demograficznych efektów oddziaływania drapieżcy na populację ofiary od reakcji (w tym adaptatywnych) na poziomie osobniczym (3.5) i wreszcie w ocenie adaptatywnej wartości (3.6) i kosztów (3.7) zmian indukowanych przez drapieżcę.

### 3.3. Dobór cech behawioralnych – zmiany mikroewolucyjne

Jako główne źródło śmiertelności w wielu naturalnych populacjach, drapieżnictwo jest potężną siłą doboru, selekcionującą w populacjach ofiar genotypy (lub fenotypy) o cechach zapewniających skuteczną obronę (Sih 1987, Lima i

Dill 1990). Genetyczne różnice pod względem wrażliwości i reaktywności na informację o drapieżcy mogą decydować o doraźnych różnicach w prawdopodobieństwie przeżycia rozmaitych osobników (genotypów) i jako takie mogą być przedmiotem selekcji.

Chociaż drapieżnictwo bywa wielokrotnie przywoływane jako czynnik doboru powodujący mikroewolucyjne zmiany w populacjach ofiar (Ender 1986) i chociaż zmiany frekwencji genotypów różniących się pod względem ekspresji mechanizmów defensywnych postulowane były wcześniej (Gliwicz 1986), to doraźny mechanizm selekcji behawioralnych cech obronnych nie został na dobrą sprawę w sposób przekonujący zademonstrowany (ale zob. Fawcett 1984, Dickman 1992). Procesy mikroewolucyjne zamykają się w tej samej skali czasu co procesy ekologiczne, zatem postuluje się, by studia ewolucyjne obejmowały oba komponenty – elementy ekologii i genetyki (van Noordwijk 1989). Trzeba jednak zdawać sobie sprawę z pewnego ograniczenia, mianowicie stwierdzenie genetycznych różnic między klonami (osobnikami) na podstawie np. markerów enzymatycznych nie oznacza jeszcze, że odmiennosc zachowań lub struktur obronnych wynika z różnic genetycznych; przestać należy na tym etapie na stwierdzeniu korelacji pomiędzy różnicami genetycznymi a różnicami behawioralnymi (czy morfologicznymi), dopóki zestaw właściwych genów odpowiedzialnych za ekspresję struktur lub zachowań defensywnych nie zostanie wyizolowany.

Postulat fuzji metod genetycznych i ekologicznych w ostatnich latach coraz częściej bywa spełniany. I tak np. poddając w warunkach eksperymentalnych osobniki dwóch genetycznie różniących się, lecz morfologicznie identycznych klonów (w wyjściowej proporcji 1:1) selektywnemu działaniu presji drapieżcy, zdołano w krótkim czasie (18 godzin) doprowadzić do drastycznej zmiany we względnej frekwencji genotypów (Pijanowska i in. 1993). Różna wrażliwość na obecność drapieżcy (lub różna zdolność do plastycznego reagowania na jego obecność i, co za tym idzie, odmienna ekspresja strategii obronnych) może odpowiadać za względne zmiany ich frekwencji, a więc mikroewolucyjne zmiany w populacji ofiary. Kompletnie eksperymenty selekcyjne powinny brać pod uwagę nie tylko doraźną skuteczność, ale i koszty indukowanych reakcji obronnych (por. rozdział 4.2), które przekładają się na dostosowanie osobników i/lub ich potomstwa; postulat ten został zresztą spełniony w eleganckim eksperymencie przeprowadzonym z udziałem trzech klonów *Daphnia hyalina* × *D. galeata* o różnej morfologii i zachowaniach migracyjnych (De Meester i in. 1995).

#### 3.4. Obrona konstytutywna czy indukowana?

W warunkach naturalnych obserwuje się sezonowe zmiany behawioru (np. migracyjnego), morfologii (cyklomorfoza) i parametrów historii życia (zmiany

wielkości ciała, wielkości przy pierwszej reprodukcji, liczby noszonych jaj) zwierząt planktonowych, kojarzone w dużej mierze z sezonową zmiennością natężenia presji drapieżców, która jest potężnym czynnikiem, współdecydującym (obok poziomu dostępnego pokarmu) o występowaniu, rozmieszczeniu i historii życia organizmów planktonowych. Na dobrą sprawę do lat osiemdziesiątych przeważał pogląd, że mechanizmy obrony przed drapieżnictwem są raczej konstytutywną, utrwaloną cechą genotypu (ang. *fixed* lub *hard-wired*), wykazując niewiele plastyczności w odpowiedzi na zaburzenia w lokalnym ryzyku ze strony drapieżców (m. in. Sih 1987, Flecker 1992). Wcześniejsze prace traktujące o ewolucji mechanizmów obrony przed drapieżnictwem zwierząt planktonowych albo nie doceniały znaczenia plastyczności fenotypowej, albo wręcz ją ignorowały (Stich i Lampert 1981, Gliwicz 1986). Przestrzenna i sezonowa zmienność struktur i zachowań obronnych miała więc raczej wynikać z geograficznych lub sezonowych zmian frekwencji klonów o odmiennych, genetycznie utrwalonych reakcjach obronnych (np. migrujących i niemigrujących – Weider 1984, 1985, Gliwicz 1986, Young i Watt 1994, dodatkowo i ujemnie fototaktycznych – De Meester 1991, 1993, czy morfologicznie różnych – Black 1980). Nowsze badania rzuciły temu pogładowi wyzwanie i im to zawdzięczamy renesans zainteresowania fenotypem w ekologii ewolucyjnej (Scharloo 1989, Stearns 1989). Zostało ponad wszelką wątpliwość dowiedzione, że bezkręgowce wodne są w stanie ocenić zmiany w reżimie drapieżnictwa i stosownie do ich skali fakultatywnie manifestować rozmaite warianty zachowań, morfologii i historii życia. Osobniki należące do jednego klonu, a więc genetycznie identyczne, w różnych warunkach presji drapieżcy odmiennie wyglądają (m. in. Lüning 1992, Tollrian 1993, 1994), inaczej zachowują się (cytowane już prace Dawidowicza i współautorów, Pijanowska 1994, Pijanowska i Kowalczewski 1997a, 1997b) oraz mają odmienne biografie (Macháček 1991, Stibor 1992, Weider i Pijanowska 1993, Pijanowska i Kowalczewski 1997b) i sposób rozrodu (Ślusarczyk 1995, Pijanowska i Stolpe 1996). Wiara w powszechność utrwalonych, konstytutywnych mechanizmów obronnych zastąpiona została udokumentowanym przekonaniem o co najmniej równoprawnym znaczeniu plastyczności genotypu, z którego szerokiej normy reakcji wyłaniają się różne fenotypy, zależnie od rodzaju i natężenia presji drapieżcy. Różnicom genetycznym w strukturach i mechanizmach obronnych, które bez wątpienia istnieją między klonami, towarzyszy plastyczność genotypu, a względne znaczenie obu komponentów (środowiskowego i genetycznego) jest przedmiotem intensywnych badań (m. in. Ebert 1991, 1993, Yampolsky i Kalabushkin 1991, Ebert i in. 1993).



Utrwalone, konstytutywne mechanizmy są, nawiasem mówiąc, trudne do zademonstrowania i słabo udokumentowane. Prezentacja dobrego przykładu utrwalonych mechanizmów obronnych wymaga powiązania badań eksperymentalnych polegających na manipulacji presją drapieżcy ze studiami dokumentującymi zachowania potencjalnych ofiar w środowiskach reprezentujących gradient natężenia presji drapieżców (D o u g l a s i in. 1994), a to nie zawsze jest łatwe. Pewnym potwierdzeniem na rzecz tego, czy określona cecha jest genetycznie utrwalona, jest brak reakcji na usunięcie drapieżcy (względnie informacji o drapieżcy) z układu eksperymentalnego (m. in. S i h 1987); nieodwracalność indukowanych zmian byłaby więc wskaźnikiem trwałości mechanizmu obronnego. Utrwalonych cech obronnych należy spodziewać się w warunkach silnej presji drapieżców, gdy prawdopodobieństwo ucieczki przed drapieżcą jest nieznaczne i/lub gdy akces do refugium jest ograniczony.

Można pośrednio wnosić, że stopień plastyczności (różnice między genotypami pod względem szerokości normy reakcji), o ile implikuje różnice w przeżywalności, może jako taki być przedmiotem doboru. Niewiele wiadomo o genetycznych podstawach dziedziczenia i zmienności cech ilościowych, a wiedza o genetycznych podstawach reakcji plastycznych jest jeszcze uboższa. Zasadniczy postęp w rozumieniu genetycznych podstaw plastyczności dokonał się w ostatnich latach (por. artykuły przeglądowe: S c h l i c h t i n g 1986, V i a 1987, 1993, S c h e i n e r 1993, V i a i in. 1995). Rozróżnia się dwie klasy mechanizmów genetycznych, które kształtują plastyczne reakcje w odpowiedzi na zmiany w środowisku. Po pierwsze, niektóre allele mogą ulegać różnej ekspresji w różnych warunkach środowiskowych („wrażliwość alleliczna”, ang. *allelic sensitivity*), a po drugie loci regulatorowe mogą powodować, że czynność różnych genów może być „włączana” lub „wyłączana” w określonych sytuacjach środowiskowych (regulacja genetyczna, ang. *gene regulation*). Ponieważ oba te mechanizmy genetyczne mogą powodować plastyczne zmiany fenotypu, to tak „wrażliwe allele” jak i geny regulatorowe o środowiskowo-specyficznej akcji mogą być traktowane jako geny plastyczności. Przewija się także i inny, równouprawniony pogląd, lansujący istnienie „genów plastyczności”, które wpływają na zmienność fenotypu w różnych środowiskach, niezależnie od genów, które determinują przeciętną ekspresję określonych cech fenotypowych (B r a d s h a w 1965, S c h e i n e r i L y m a n 1991).

### 3.5. Efekty demograficzne a reakcje osobnicze

W warunkach naturalnych trudność śledzenia losów pojedynczych osobników uniemożliwia rozróżnienie demograficznego efektu oddziaływania drapieżcy na populację ofiary od zmian, jakie dokonują się w zachowaniach i historii życia pojedynczych osobników w obecności drapieżcy. Cechy i parametry, które mogą podlegać modyfikacjom w warunkach zmiennego natężenia presji drapieżców,

ocenia się na poziomie populacji (lub, częściej, jej losowej reprezentacji), w postaci np. średniego zagęszczenia na różnych głębokościach w jeziorze albo średniej wielkości ciała czy liczby noszonych jaj. Tymczasem jednak różnice między jeziorami lub sezonowe różnice w obrębie tego samego zbiornika w sposobie rozmieszczenia osobników w toni wodnej lub średniej wielkości ciała osobników mogą wynikać tak z geograficznych różnic i sezonowych zmian natężenia presji selekcyjnej, jak i z aktywnego przemieszczania się osobników w toni wodnej czy zmian tempa wzrostu zależnie od natężenia presji drapieżców. Eksperymenty laboratoryjne prowadzone z udziałem aktywnych drapieżców natrafiają na to samo ograniczenie. Dopiero zastąpienie obecności drapieżcy samą informacją, która tę obecność symuluje bez powodowania śmiertelności, pokazuje, jakie cechy osobnicze i w jakim stopniu ulegać mogą modyfikacjom o charakterze defensywnym. Mając takie narzędzie w rękach można dokonać na poziomie osobniczym prób rozstrzygnięcia m. in. (1) czy reakcja na obecność drapieżcy jest odpowiedzią typu „wszystko albo nic”, czy też stopniowaną, zależną od siły bodźca (m. in. Loose i Dawidowicz 1994), (2) które stadia w rozwoju ontogenetycznym wioślarek są najbardziej wrażliwe na obecność drapieżcy i dlaczego (Macháček 1995, Lipowska 1997), (3) czy i które zmiany wywołane obecnością drapieżcy są odwracalne (Dawidowicz i in. 1990, Pijanowska i Kowalczewski 1997a, Czernik 1998), (4) które spośród możliwych reakcji obronnych ujawniają się niezależnie, a które wspólnie jako cechy sprzężone (ang. *coupled defenses*, De Meester i Pijanowska 1997), (5) czy ewolucyjna przeszłość i historyczne doświadczenie drapieżnictwa decydują o reaktywności na obecność drapieżcy i skali manifestowania się różnych reakcji obronnych (Pijanowska i in. 1993, Weider i Pijanowska 1993).

### 3.6. Adaptatywność zmian wywołanych przez drapieżcę

Niektóre spośród nieletalnych efektów drapieżnictwa nie są adaptatywne, a stanowić mogą po prostu koszt życia w zagrożeniu. Często bowiem różne fenotypy powstają jako nieuniknione następstwo zmian zachodzących w środowisku i nawet istnienie kosztów takiej zmiany nie jest jednoznacznym wskaźnikiem adaptatywności (Gotthard i Nylin 1995). O adaptatywności indukowanych przez drapieżcę zmian najczęściej wnioskuje się tylko pośrednio. Zmiany takie kojarzone są z danymi pochodzącymi na ogół z innych prac, które intuicyjnie sugerują lub eksperymentalnie demonstrują adaptacyjny ich charakter (Dawidowicz i in. 1990). Drugą przesłanką pozwalającą wnioskować o adaptacyjnym charakterze wywołanych przez drapieżcę zmian może być scenariusz, w którym informacja o drapieżcy powoduje określoną reakcję dopiero w skojarzeniu z tym czynnikiem środowiskowym, który sprzyja faktycznej selekcji (np. dzienne światło czy wysoka temperatura), podczas gdy w innej konfiguracji

warunków eksperymentalnych ta sama informacja jest ignorowana (Havel 1985, Dawidowicz i in. 1990). Idealny schemat eksperymentu, który weryfikowałby hipotezę o adaptatywności indukowanych przez drapieżcę zmian, powinien zawierać próbę jednoczesnego poddawania autentycznej presji selekcyjnej form zmienionych, które wcześniej doświadczyły obecności drapieżcy, i nie zmienionych (Gilbert 1980, Havel i Dodson 1984, Lüning 1995, Tollrian 1995). Proste eksperymenty polegające na losowym chwytaniu pipetą osobników eksponowanych (na okres od kilku do kilkunastu godzin) i nie eksponowanych na obecność drapieżcy („naiwnych”) pokazują, że te pierwsze przejawiają rodzaj pobudzenia ruchowego i nadwrażliwości na bodźce mechaniczne i świetlne (ang. *alertness*) i chwytane są rzadziej, a więc należy domniemywać, że również w warunkach naturalnych rzadziej padają ofiarą drapieżcy (De Meester i Pijanowska 1997). Analogiczny wynik przyniosły trudniejsze metodycznie eksperymenty, w których aktywnie żerującym drapieżcom oferowano „naiwne” i doświadczone osobniki należące do tego samego klonu (Pijanowska 1997, Pijanowska i Weider, mat. niepubl.) lub mieszaninę (1:1) receptywnych i niereceptywnych genotypów, morfologicznie identycznych (Pijanowska i in. 1993). W odpowiednio dobranej kombinacji warunków eksperymentu (tj. sposobu karmienia drapieżców, czasu ekspozycji zwierząt eksperymentalnych na działanie kairomonu, czasu trwania właściwego eksperymentu) wioślarki uprzednio eksponowane na działanie kairomonu rzadziej padają ofiarą zarówno ryb planktonożernych, jak i bezkręgowców drapieżnych niż osobniki „naiwne”, które wcześniej nie zetknęły się z drapieżcą. Czas trwania takich eksperymentów musi być krótki, bowiem przedłużająca się ekspozycja na obecność drapieżcy może wywołać analogiczne zmiany u osobników „naiwnych”, o ile należą one do receptywnego klonu; potrzeba na to zaledwie od kilku do kilkunastu godzin.

### 3.7. Koszty obrony

Symulowanie presji drapieżcy bez stowarzyszonej z nią śmiertelności, chociaż stanowi oczywiste uproszczenie w stosunku do warunków naturalnych, ma jeszcze jeden walor, umożliwia mianowicie ocenę konsekwencji, jakie oznacza dla historii życia i w efekcie dla dostosowania osobnika, uruchomienie rozmaitych mechanizmów obronnych, lub jakie koszty somatyczne względnie reprodukcyjne niesie zmiana alokacji energii pomiędzy wzrost i reprodukcję (ang. *trade-off*).

Często indukowaną przez obecność drapieżcy reakcję kwalifikuje się jako energetycznie kosztowną, odwołując się do intuicji (np. podejrzewając koszty respiracyjne związane ze stanem „pogotowia”) lub do wyników innych prac (np. kojarząc z dobowymi migracjami pionowymi utratę możliwości przebywania w optymalnych warunkach termicznych i pokarmowych). Bardziej wiarygodną, choć pośrednią przesłanką pozwalającą podejrzewać istnienie kosztów obrony jest

odwracalność reakcji obronnych z chwilą ustąpienia presji drapieżcy albo czynnika, który z nią jest stowarzyszony (jak światło z presją posługujących się wzrokiem ryb planktonożernych). W bardziej złożonym protokole eksperymentalnym porównuje się historię życia i dostosowanie osobników eksponowanych i nie eksponowanych wcześniej na działanie kairomonu. Jeśli zmianom behawioru czy morfologii towarzyszy modyfikacja historii życia, nie związana wszakże ze spadkiem dostosowania zwyczajowo mierzonego wartością  $r$  z równania Eulera (Weider i Pijanowska 1993, mat. niepubl.), to można wnioskować, że indukowane wraz ze zmianami morfologicznymi lub behawioralnymi zmiany w historii życia nie muszą być kosztami, lecz formą alternatywnej ekspresji reakcji obronnej. Wówczas należy spodziewać się, że ewentualne koszty mogą ujawnić się w kolejnych reprodukcjach lub nawet w kolejnych generacjach, w postaci np. spadku dostosowania potomstwa (Sakwínska 1996, Mikulski i Pijanowska, mat. niepubl.).

#### **4. Warunki, w których opłacalna jest plastyczność fenotypowa w reakcji na drapieżcę**

##### **4.1. Nieprzewidywalność drapieżnictwa**

W ciągu roku zmiany presji drapieżców skorelowane są z sezonowo zmieniającymi się warunkami abiotycznymi środowiska, przede wszystkim termicznymi i świetlnymi. W tym sensie np. wzrost temperatury wody wiosną wraz z wydłużaniem się dnia i zmiana kąta padania promieni słonecznych jest zapowiedzią wzrostu presji drapieżców (tak ich liczebności, jak i intensywności żerowania). Tymczasem jednak te sezonowe zmiany czynników abiotycznych, które rzeczywiście są nieuchronną zapowiedzią rytmicznych zmian w natężeniu presji drapieżców, nie mogą być rejestrowane w perspektywie krótkiego, zaledwie kilkudniowego (w jeziorach, w których występują ryby) życia wioślarek planktonowych. Przestrzenna zmienność określonych czynników środowiskowych doświadczana w ciągu życia jest większa, niż kierunkowe zmiany sezonowe, które mogłyby zostać zarejestrowane za życia pojedynczego osobnika. Znaczna część zmian presji drapieżców w perspektywie życia jednego osobnika zachodzi więc w sposób nieprzewidywalny, zarówno w czasie jak i w przestrzeni (Gliwicz i Pijanowska 1989).

Nieprzewidywalność drapieżnictwa i związana z tym niemożność polegania na sygnałach środowiskowych, zapowiadających sezonowe zmiany presji drapieżców, to pierwsza okoliczność faworyzująca ewolucję indukowanych reakcji. Jednocześnie czas potrzebny do zmanifestowania reakcji obronnej musi być relatywnie krótki w stosunku do długotrwałości zmiany w środowisku (Pijanowska 1993). O ile skomplikowana i czasochłonna przebudowa morfologii i historii życia teoretycznie mogłaby dokonywać się w odpowiedzi na

zmiany w środowisku poprzedzające zmiany presji drapieżców, o tyle zmiany behawioralne powinny dokonywać się w odpowiedzi na informację, która w sposób bezpośredni anonsuje zmiany zagrożenia. Ta ostatnia hipoteza wymaga dzisiaj rewizji: przeczą jej choćby wyniki badań nad możliwością indukcji diapauzy (Ślusarczyk 1995, Pijanowska i Stolpe 1996) oraz zmian w historii życia (Stibor 1992, Weider i Pijanowska 1993). W czasie krótkiego życia wioślarki planktonowej wszystkie wydarzenia są na dobrą sprawę nieprzewidywalne i poleganie na mechanizmach innych niż bezpośrednie rozpoznanie zagrożenia jest zawodne.

#### **4.2. Wysokie koszty utrwalonych mechanizmów obronnych w warunkach zmiennej presji drapieżców**

Znaczna większość reakcji obronnych oznacza koszty energetyczne, częściowo monopolizując energię, która mogłaby być przeznaczona na wzrost i reprodukcję (m. in. Clark i Harvell 1992). Odwracalność indukowanych przez drapieżcę zmian po ustaniu zagrożenia jest pośrednim, chociaż nie zawsze rozstrzygającym argumentem na rzecz istnienia kosztów związanych z manifestacją reakcji obronnej (Riessen 1984). Kolejną okolicznością faworyzującą indukowane mechanizmy obronne jest możliwość zaniechania reakcji z chwilą, kiedy zagrożenie mija (Harvell 1990, Pijanowska 1993). Konstytutywne mechanizmy wymagają stałego ponoszenia tych kosztów, bez względu na skalę zagrożenia; gdy zagrożenie mija, kosztowne zyski z tytułu permanentnej gotowości obronnej nie są realizowane. Indukowane mechanizmy obronne, przynajmniej te behawioralne, są odwracalne, i odpowiedź może być każdorazowo dostosowywana do rodzaju (Weider i Pijanowska 1993, Pijanowska i Kowalczewski 1997b) i siły działania bodźca (Loose i Dawidowicz 1994).

Bezpośrednie koszty tworzenia struktur obronnych polegają na wydatkach energetycznych związanych z rozbudową powierzchni ciała (Grant i Bayly 1981) i/lub z towarzyszącym wzrostem kosztów pływania (Jacobs 1967). Koszty behawioru migracyjnego polegają na utracie możliwości korzystania z obfitych rezerw pokarmowych (Gliwicz i Pijanowska 1987, Pijanowska i Dawidowicz 1987) i wysokich temperatur epilimnionu (Dawidowicz 1994), koszty tworzenia gęstych skupień na szybkim wyczerpywaniu zasobów pokarmowych w granicach agregacji (Jakobsen i Johnsen 1988). Koszty obronnej przebudowy morfologicznej lub zmian behawioru często, na skutek zmiany w tempie akwizycji lub sposobie alokacji zasobów, implikują zmiany historii życia, polegające albo na spadku tempa wzrostu somatycznego, albo na spadku płodności (Harvell 1986, Stemberger 1988, Black i Dodson 1990, Riessen i Sprules 1990). Historię życia zmienionej morfologicznie (lub behawioralnie) formy, której towarzyszy spadek dostosowania w stosunku do form nie

zmienionych, interpretuje się właśnie jako koszt indukowanej obrony (Stemberger 1988, Walls i Matti 1989, Black i Dodson 1990, Riessen i Sprules 1990). Nie zawsze jednak koszt taki udaje się stwierdzić (m. in. Gilbert 1980, Black 1993). Jeśli indukowanym zmianom (morfologicznym lub behawioralnym) towarzyszą zmiany historii życia, wszakże bez mierzalnego spadku dostosowania, może to oznaczać, że zmiany historii życia stowarzyszone ze zmianami morfologicznymi nie muszą być kosztami, lecz alternatywną lub sprzężoną formą manifestacji reakcji obronnej.

Podobnie, nie zawsze mierzalne są koszty samej przebudowy historii życia (Weider i Pijanowska 1993, mat. niepubl.), zwłaszcza jeśli mierzone są tradycyjnie ( $r$  z równania Eulera); *trade-off* pomiędzy wzrostem a reprodukcją u wioślarek planktonowych jest, nawiasem mówiąc, zazwyczaj trudny do zademonstrowania i nie musi się ujawnić, o ile obie cechy zależą od tych samych zasobów i o ile międzyosobnicza zmienność frakcji biomasy przeznaczanej na reprodukcję jest stosunkowo większa niż zmienność w obrębie całkowitej akwizycji zasobów (van Noordwijk i de Jong 1986, Yampolsky i Ebert 1994). Inna rzecz, że coraz częściej postuluje się, by kosztów tych szukać na późniejszych etapach historii życia, tj. na etapie kolejnych reprodukcji lub wręcz w historii życia osobników potomnych, a tak pomyślane eksperymenty są uciążliwe i czasochłonne.

Osobną kwestią, lecz słabo rozpoznaną i wymagającą dalszych studiów, są koszty obrony indukowanej (lub nawet szerzej, koszty plastyczności fenotypowej), związane z utrzymywaniem w pogotowiu aparatu detekcji i nie znane koszty okolicznościowej „mobilizacji” obronnej (Via i in. 1995, DeWitt 1998, DeWitt i in. 1998, Scheiner i Berrigan 1998).

#### 4.3. Dostępność wiarygodnych sygnałów

Skuteczność reakcji obronnych z jednej strony, a z drugiej ich energetyczne koszty wymagają bezbłędnego rozpoznania niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy: w środowisku powinny być dostępne sygnały (ang. *cues*), które wzrost i spadek zagrożenia anonsują w sposób wiarygodny i na czas (Pijanowska 1993). Ten postulat spełniają (w sposób niewątpliwie bardziej wiarygodny niż bodźce wzrokowe i mechaniczne) właśnie kairomony, które pojawiają się w „czytelnych” stężeniach już po 60-minutowej obecności drapieżcy w wodzie i ulegają szybkiej mikrobiologicznej degradacji (już po 24 godzinach w temperaturze 37°C całkowicie tracą aktywność, a w połowie – w 25°C).

#### 4.4. Sygnały alarmowe – jeszcze jedno źródło informacji o zagrożeniu

Obecność drapieżcy w środowisku nie musi oznaczać realnego zagrożenia dla każdego pojedynczego osobnika. Prawdopodobieństwo znalezienia się w sferze zainteresowań drapieżcy jest funkcją wielkości drapieżcy i ofiary, zmieniając się

dynamicznie wraz ze względnym wzrostem rozmiarów ciała ofiary i drapieżcy i z tym związanymi zmianami ontogenetycznymi w składzie gatunkowym i wielkościowym diety drapieżcy oraz zmianami ontogenetycznymi podatności na drapieżnictwo w cyklu życiowym ofiary. Zależy też od stopnia specjalizacji pokarmowej drapieżcy – im jest ona węższa, tym bardziej prawdopodobne, że „ulubiony” gatunek ofiary będzie poszukiwany, nawet przy niskim zagęszczeniu populacji, im jest natomiast szersza, tym bardziej zmniejsza się prawdopodobieństwo stania się jego łupem z perspektywy pojedynczych osobników. Większość drapieżnych zwierząt pelagicznych to generaliści, o szerokim spektrum gatunkowym zjadanych ofiar. Wybiórczość w stosunku do gatunku (rzadka) i wielkości ofiary (częstsza) bywa zastępowana oportunistycznym korzystaniem z całej podaży ofiar i wybiórczości pokarmowej często skierowanej w stosunku do najliczniejszej ofiary. Zgodnie z koncepcją optymalizacji żerowania (Pyke i in. 1977, Pyke 1984), względnie bezpieczne powinny być np. osobniki należące do nielicznych populacji, jeśli koszt poszukiwania takich osobników przekracza zyski z ich ewentualnego znalezienia, lub wykraczające swoją wielkością poza granice spektrum zainteresowań drapieżcy. Stąd też reakcja na sygnał pochodzący od drapieżcy może być nieprzystosowawcza (ang. *maladaptive*), w tym sensie, że sama obecność drapieżcy w środowisku nie oznacza jednakowego zagrożenia dla pojedynczych osobników w populacjach potencjalnych ofiar. Pełna informacja o realnym zagrożeniu z punktu widzenia pojedynczych osobników zawierać więc powinna jeszcze jeden komponent, świadczący o zainteresowaniu drapieżcy osobnikami blisko spokrewnionymi, należącymi do tego samego gatunku. O tym zainteresowaniu świadczyć może obecność w wodzie innej informacji chemicznej – uwalnianej do wody na skutek zranienia ofiary podczas ataku lub ze strawionych przez drapieżcę tkanek. Udało się stwierdzić, że substancja taka istotnie wywołuje reakcje obronne w postaci zmian rozmieszczenia pionowego (Pijanowska 1997), tworzenia agregacji, wzrostu pobudzenia ruchowego i efektywności ucieczki (Pijanowska 1997, Pijanowska i Kowalczewski 1997a) oraz zmian historii życia (Pijanowska i Kowalczewski 1997b). Niektóre z tych reakcji przebiegają inaczej, niż pod wpływem kairomonów (np. stałe przebywanie w głębokich warstwach wody, bez powrotu na noc do epilimnionu, lub jednoczesna supresja wzrostu i reprodukcji w historii życia). Substancja pochodząca z uszkodzonych ofiar niesie bowiem informacje o dwojakim zagrożeniu, gdyż do zranienia dojść może zarówno w wyniku ataku ryb, jak i bezkręgowców. Sama ta substancja nie stowarzyszona z informacją co do źródła zagrożenia jest pewną „abstrakcją” i jej obecność może być odczytana niewłaściwie lub też interpretowana jako jednoczesne zagrożenie z obu źródeł.

W większości eksperymentów, których wyniki ogłoszono drukiem, reaktywna substancja była zapewne kombinacją materii pochodzącej ze strawionych (lub zranionych) wioślarek i kairomonu. Kairomony wydzielane przez drapieżcę głodzonego lub karmionego innym pokarmem najczęściej (L o o s e i in. 1993), choć nie zawsze (S t i r l i n g 1995) wywołują reakcje behawioralne, ale nie powodują np. indukcji diapauzy (Ś l u s a r c z y k w druku). Może to wynikać z faktu, że często kosztowne i w zasadzie nieodwracalne modyfikacje historii życia i sposobu rozrodu wymagają bardzo wiarygodnych sygnałów, a behawioralne, jako mniej kosztowne i łatwiej odwracalne mogą być podejmowane w razie rozpoznania drapieżcy, bez orientacji co do jego aktualnego składu diety.

## 5. Zakończenie

Organizmy planktonowe są coraz powszechniej wykorzystywane jako dogodny obiekt eksperymentalny, nie tylko w badaniach interakcji eksploatacyjnych, ale i w interdyscyplinarnych studiach z pogranicza ekologii ewolucyjnej, etologii, ekologii zespołów, ekologii i genetyki populacji. Nie przesadzę chyba twierdząc, że *Daphnia* spełnia w nich funkcję organizmu modelowego, słodkowodnego odpowiednika muszki owocowej *Drosophila*. Dzieje się tak ze względu przede wszystkim na centralną pozycję wioślarek planktonowych w słodkowodnych łańcuchach troficznych, częsty partenogenetyczny tryb rozrodu (który sprawia, że osobniki potomne są wiernymi kopiami swoich matek), krótki czas generacji i łatwość hodowli w warunkach laboratoryjnych (L a r s s o n i W e i d e r 1995, G l i w i c z w druku) oraz znaczną plastyczność reakcji na zmienność warunków środowiskowych. To w dużej mierze wkład ekologii planktonu w rozumienie generalnych prawidłowości i mechanizmów ekologicznych sprawia, że limnologia (czy „limnoekologia”, jak chcą L a m p e r t i S o m m e r 1996) zaczyna zajmować znaczące miejsce w naukach przyrodniczych. Najnowszy jej dorobek powinien rozproszyć niepokój H a i r s t o n a (1990), znacznie wcześniej zresztą artykułowany przez H u t c h i n s o n a (1951), co do faktu, że badania zooplanktonu nie cieszą się estymą wśród ekologów lądowych i nie zasilają w dostatecznym stopniu renomowanych podręczników ekologii. Postawa ta z wolna ustępuje, podobnie zresztą jak niejaka rezerwa limnologów w stosunku do dorobku ekologii lądowej (L a m p e r t 1997).

**Podziękowanie:** Za krytyczny komentarz do wcześniejszej wersji tego tekstu – wielkie podziękowania dla Profesora Macieja Gliwicza.

## Piśmiennictwo

B a r r y M. J., B a y l y I. A. E. 1985 – Further studies on predation induction of crests in Australian *Daphnia* and the effects of crests on predation – Aust. J. Mar. Freshw. Res. 36: 519–535.



- Black R.W. 1980 – The nature and causes of cyclomorphosis in a species of the *Bosmina longirostris* complex – *Ecology*, 61: 1122–1132.
- Black A. R. 1993 – Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: Life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus* – *Limnol. Oceanogr.* 38: 986–996.
- Black A. R., Dodson S. I. 1990 – Demographic costs of *Chaoborus*-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex* – *Oecologia*, 83: 117–122.
- Bollens S. M., Frost B. W. 1989 – Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* – *Limnol. Oceanogr.* 34: 1072–1083.
- Bollens S. M., Frost B. W. 1991 – Diel vertical migration in zooplankton: rapid individual response to predators – *J. Plankton Res.* 13: 1359–1365.
- Bradshaw A. D. 1965 – Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants – *Adv. Genet.* 13: 115–155.
- Brodie E. D., Formanowicz D. R., Brodie E. D. 1991 – Predator avoidance and antipredator mechanism: distinct pathways to survival – *Ethol. Ecol. Evol.* 3: 73–77.
- Clark C. W., Harvell C. D. 1992 – Inducible defenses and the allocation of resources: a minimal model – *Am. Nat.* 139: 521–539.
- Cronin G., Hay M. E. 1996 – Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing – *Ecology*, 77: 2287–2301.
- Czernik M. 1998 – Zmiany historii życia *Daphnia magna* indukowane przez drapieżcę na kolejnych etapach ontogenezy oraz odwracalność tych zmian – Pr. magist., Zakład Hydrobiologii UW.
- Dawidowicz P. 1993 – Diel vertical migration in *Chaoborus flavicans*: Population patterns vs. individual tracks – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 19–28.
- Dawidowicz P. 1994 – Which is the most costly component in diel vertical migration of zooplankton? – *Verh. Int. Verein. Limnol.* 25: 2396–2399.
- Dawidowicz P., Loose C. J. 1992a – Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration of *Daphnia* – *Limnol. Oceanogr.* 37: 1589–1595.
- Dawidowicz P., Loose C. J. 1992b – Cost of swimming by *Daphnia* during diel vertical migration – *Limnol. Oceanogr.* 37: 665–669.
- Dawidowicz P., Pijanowska J., Ciechomski K. 1990 – Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish – *Limnol. Oceanogr.* 35: 1631–1637.
- De Meester L. 1991 – An analysis of phototactic behaviour of *Daphnia magna* clones and their sexual descendants – *Hydrobiologia*, 225: 217–227.
- De Meester L. 1993 – The vertical distribution of *Daphnia magna* genotypes selected for different phototactic behaviour: outdoor experiments – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 137–155.
- De Meester L., Pijanowska J. 1997 – On the trait-specificity of the response of *Daphnia* genotypes to the chemical presence of a predator [W: *Zooplankton: sensory ecology and physiology – (Marine & Freshwater Behaviour and Physiology)*. Red. P. H. Lenz, D. H. Hartline, J. E Purcell, D. L. Macmillan] – Gordon & Breach Publishers, Amsterdam, 407–417.
- De Meester L., Weider L. J., Tollrian R. 1995 – Alternative antipredator defences and genetic polymorphism in a pelagic predator–prey system – *Nature*, 378: 483–485.
- DeWitt T. J. 1998 – The costs of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail – *J. Evol. Biol.* 11: 465–481.
- DeWitt T. J., Sih A., Wilson D. S. 1998 – Costs and limits to benefits as constraints on the evolution of phenotypic plasticity – *TREE*, 13: 77–81.
- Dickman C. R. 1992 – Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus* – *Ecology*, 73: 313–322.

- Dodson S. I. 1988 – The ecological role for chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia* – *Limnol. Oceanogr.* 33: 1431–1436.
- Dodson S. I., Crowl T. A., Peckarsky B., Kats L. B., Covich A. P., Culp J. M. 1994 – Non-visual communication in freshwater benthos: an overview – *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13: 268–282.
- Douglas P. L., Forrester G. E., Cooper S. D. 1994 – Effects of trout on the diel periodicity of drifting baetid mayflies – *Oecologia*, 98: 48–56.
- Ebert D. 1991 – The effect of size at birth, maturation threshold and genetic differences on the life-history of *Daphnia magna* – *Heredity*, 33: 327–337.
- Ebert D. 1993 – The trade-off between offspring size and number in *Daphnia magna*: the influence of genetic, environmental and maternal effects – *Arch. Hydrobiol.* 90: 453–473.
- Ebert D., Yampolsky L. Y., Stearns S. C. 1993 – Genetics of life-history in *Daphnia magna*. I. Heritability in two food levels – *Heredity*, 70: 335–343.
- Ender J. A. 1986 – Natural selection in the wild – Princeton University Press, Princeton.
- Ender J. A. 1991 – Interactions between predators and prey (W: Behavioural ecology. Red. J. R. Krebs, N. B. Davies) – Blackwell Scientific Publications, Oxford, 169–201.
- Fawcett M. H. 1984 – Local and latitudinal variation in predation on a herbivorous marine snail – *Ecology*, 65: 1214–1230.
- Flecker A. S. 1992 – Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams – *Ecology*, 73: 438–448.
- Gilbert J. J. 1966 – Rotifer ecology and embryological induction – *Science*, 151: 361–367.
- 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* – *Freshw. Biol.* 10: 281–294.
- Gliwicz Z. M. 1986 – Predation and the evolution of vertical migration behavior in zooplankton – *Nature*, 320: 746–748.
- Gliwicz Z. M. (w druku) – Zooplankton (W: The lakes handbook. Vol. 1. Red. C. Reynolds) – Blackwell Science, Oxford.
- Gliwicz Z. M., Pijanowska J. 1987 – Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton – *Bull. Mar. Sci.* 43: 695–709.
- Gliwicz Z. M., Pijanowska J. 1989 – The role of predation in zooplankton succession (W: Plankton ecology. Succession in plankton communities. Red. U. Sommer) – Springer-Verlag, Berlin, 253–295.
- Gotthard K., Nylin S. 1995 – Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history – *Oikos*, 74: 3–17.
- 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.
- Hairston N. G., jr. 1990 – Problems with perception of zooplankton research by colleagues outside aquatic sciences – *Limnol. Oceanogr.* 35: 1214–1216.
- Hanazato T. 1991 – Induction of development of high helmets by a *Chaoborus*-released chemicals in *Daphnia galeata* – *Arch. Hydrobiol.* 122: 167–175.
- Harvell C. D. 1986 – The ecology and evolution of inducible defenses in a marine bryozoan: Cues, costs and consequences – *Am. Nat.* 128: 810–823.
- Harvell C. D. 1990 – The ecology and evolution of inducible defenses – *Q. Rev. Biol.* 65: 323–340.
- Havel J. E. 1985 – Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs – *Limnol. Oceanogr.* 30: 853–861.

- Havel J. E. 1987 – Predator-induced defenses: A review (W: Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. Red. W. C. Kerfoot, A. Sih) – University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 263–279.
- Havel J. E., Dodson S. I. 1984 – *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: behavioral observations – Limnol. Oceanogr. 29: 487–494.
- Hebert P. D. N., Grewe P. M. 1985 – *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua* – Limnol. Oceanogr. 30: 1291–1297.
- Hutchinson G. E. 1951 – Copepodology for the ornithologist – Ecology, 32: 571–577.
- Jacobs J. 1967 – Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische – Arch. Hydrobiol. 62: 467–541.
- Jakobsen P. J., Johnsen G. H. 1988 – The influence of food limitation on swarming behaviour in the waterflea *Bosmina longispina* – Anim. Beh. 36: 991–995.
- Jeffries M. 1990 – Evidence of induced plant defences in a pondweed – Freshw. Biol. 23: 265–269.
- Kalinowska A., Pijanowska J. 1987 – Jak się nie dać zjeść? „Żywy pokarm” w kontrataku – Wiad. Ekol. 33: 3–20.
- Koperski P. 1998 – Feeding in epiphytic, carnivorous insects: resource partitioning and the avoidance of intraguild predation – Arch. Hydrobiol. 142: 467–483.
- Krueger D. A., Dodson S. I. 1981 – Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex* – Limnol. Oceanogr. 26: 219–223.
- Kusch J. 1993 – Predator-induced morphological changes in *Euplotes* (Ciliata): Isolation of the inducing substance released from *Stenostomum spagatorium* (Turbellaria) – J. Exp. Zool. 265: 613–618.
- Kusch J., Heckmann K. 1992 – Isolation of the *Lembadion* factor, a morphogenetically active signal, that induces *Euplotes* cells to change from their ovoid form into a larger lateral winged morph – Develop. Genet. 13: 241–246.
- Lampert W. 1997 – Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms – Aquat. Ecol. 31: 19–27.
- Lampert W., Sommer U. 1996 – Ekologia wód śródlądowych – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Larsson P., Dodson S. I. 1993 – Chemical communication in planktonic animals – Arch. Hydrobiol. 129: 129–155.
- Larsson P., Weider L. J. (red.) 1995 – Cladocera as model organisms in biology – Hydrobiologia, 307: 1–307.
- Lima S. L., Dill L. M. 1990 – Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus – Can. J. Zool. 68: 619–640.
- Lipowska D. 1997 – Możliwość indukowania przez drapieżcę adaptatywnych zmian w historii życia na różnych etapach rozwoju *Daphnia magna* – Pr. magist., Zakład Hydrobiologii UW.
- Loose C. J., Dawidowicz P. 1994 – Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance – Ecology, 75: 2255–2263.
- Loose C. J., von Elert E., Dawidowicz P. 1993 – Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: A new bioassay for kairomone exuded by fish – Arch. Hydrobiol. 126: 329–337.
- Lüning J. 1992 – Phenotypic plasticity of *Daphnia pulex* in the presence of invertebrate predators: morphological and life history responses – Oecologia, 92: 383–390.
- Lüning J. 1995 – How do predator-induced changes affect prey vulnerability? Larvae of *Chaoborus flavicans* (Diptera: Chaoboridae) feeding on *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera) – Freshw. Biol. 34: 523–530.

- Lürling M., De Lange H. J., Van Donk E. 1997 – Changes in food quality of the green alga *Scenedesmus* induced by *Daphnia* infochemicals: biochemical composition and morphology – *Freshw. Biol.* 38: 619–628.
- Lürling M., Van Donk E. 1997 – Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released *in situ* from zooplankton grazers – *Limnol. Oceanogr.* 42: 783–788.
- Macháček J. 1991 – Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata* – *Hydrobiologia*, 225: 193–198.
- Macháček J. 1995 – Inducibility of life history changes by fish kairomone in various developmental stages of *Daphnia* – *J. Plankton Res.* 17: 1513–1520.
- Neill W. E. 1990 – Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation – *Nature*, 345: 524–526.
- O'Brien W. J. 1987 – Planktivory by freshwater fish: Thrust and parry in the pelagia (W: Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. Red. W. C. Kerfoot, A. Sih) – University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 3–17.
- Ohman M. D. 1988 – Behavioral responses of zooplankton to predation – *Bull. Mar. Sci.* 43: 530–550.
- Parejko K., Dodson S. I. 1990 – Progress towards characterization of a predator/prey kairomone: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus* – *Hydrobiologia*, 198: 51–59.
- Pijanowska J. 1985 – Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych – *Wiad. Ekol.* 31: 123–172.
- Pijanowska J. 1993 – Diel vertical migration in plankton: fixed or inducible behavior? – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 89–97.
- Pijanowska J. 1994 – Fish-enhanced patchiness in *Daphnia* distribution – *Verh. Int. Verein. Limnol.* 25: 2366–2368.
- Pijanowska J. 1997 – Alarm signals in *Daphnia*? – *Oecologia*, 112: 12–16.
- Pijanowska J., Dawidowicz P. 1987 – The lack of vertical migration in *Daphnia*: the effect of homogenously distributed food – *Hydrobiologia*, 148: 175–181.
- Pijanowska J., Kowalczewski A. 1997a – Predators can induce swarming behaviour and locomotory response in *Daphnia* – *Freshw. Biol.* 37: 649–656.
- Pijanowska J., Kowalczewski A. 1997b – Cues from injured *Daphnia* and from cyclopoids feeding on *Daphnia* can modify life histories of conspecifics – *Hydrobiologia*, 350: 99–103.
- Pijanowska J., Stolpe G. 1996 – Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish – *J. Plankton Res.* 18: 1407–1412.
- Pijanowska J., Weider L. J., Lampert W. 1993 – Predator-mediated genotypic shifts in a prey population: experimental evidence – *Oecologia*, 96: 40–42.
- Pyke G. H. 1984 – Optimal foraging theory: a critical review – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523–575.
- Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. 1977 – Optimal foraging: a selective review of theory and tests – *Q. Rev. Biol.* 52: 137–154.
- Riessen H. P. 1984 – The other side of cyclomorphosis: why *Daphnia* lose their helmets? – *Limnol. Oceanogr.* 29: 1123–1127.
- Riessen H. P., Sprules W. G. 1990 – Demographic costs of antipredator defences in *Daphnia pulex* – *Ecology*, 71: 1536–1546.
- Ringelberg J. 1991 – Enhancement of the phototactic reaction in *Daphnia hyalina* by a chemical mediated by juvenile perch (*Perca fluviatilis*) – *J. Plankton Res.* 13: 17–25.
- Sakwińska O. 1996 – The effect of temperature and fish kairomones on the life history of a freshwater cladoceran – M. Sc. Thesis, Department of Ecology, University of Lund.

- Scharloo W. 1989 – Developmental and physiological aspects of reaction norms – *BioScience*, 39: 465–471.
- Scheiner S. M. 1993 – Genetics and evolution of phenotypic plasticity – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35–68.
- Scheiner S. M., Berrigan D. 1998 – The genetics of phenotypic plasticity. VIII. The cost of plasticity in *Daphnia pulex* – *Evolution*, 52: 368–378.
- Scheiner S. M., Lyman R. F. 1991 – The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability – *J. Evol. Biol.* 2: 95–107.
- Schlichting C. D. 1986 – The evolution of phenotypic plasticity in plants – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667–693.
- Sih A. 1987 – Predator and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview (W: Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Red. W. C. Kerfoot, A. Sih) – University Press of New England, 203–224.
- Stearns S. C. 1989 – The evolutionary significance of phenotypic plasticity – *BioScience*, 39: 436–445.
- Stemberger R. S. 1988 – Reproductive costs and hydrodynamic benefits of chemically induced defenses in *Keratella testudo* – *Limnol. Oceanogr.* 33: 593–606.
- Stibor H. 1992 – Predator-induced life-history shifts in a freshwater cladoceran – *Oecologia*, 192: 162–165.
- Stich H. B. 1989 – Seasonal changes of diel vertical migrations of crustacean plankton in Lake Constance – *Arch. Hydrobiol.* 3: 355–405.
- Stich H. B., Lampert W. 1981 – Predation evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton – *Nature*, 293: 396–398.
- Stirling G. 1995 – *Daphnia* behaviour as a bioassay of fish presence or predation – *Funct. Ecol.* 9: 778–784.
- Ślusarczyk M. 1995 – Predator-induced diapause in *Daphnia* – *Ecology*, 76: 108–113.
- Ślusarczyk M (w druku) – Predator-induced diapause in *Daphnia magna* requires two chemical cues – *Oecologia*.
- Tjosssem S. F. 1990 – Effects of fish chemical cues on vertical migration behavior of *Chaoborus* – *Limnol. Oceanogr.* 35: 1456–1468.
- Tollrian R. 1993 – Neckteeth formation in *Daphnia pulex* as an example of continuous phenotypic plasticity: morphological effects of *Chaoborus* kairomone concentration and their quantification – *J. Plankton Res.* 15: 1309–1318.
- Tollrian R. 1994 – Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars) – *Arch. Hydrobiol.* 120: 69–75.
- Tollrian R. 1995 – *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*: Can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability? – *Oecologia*, 101: 151–155.
- Tollrian R., von Elert E. 1994 – Enrichment and purification of *Chaoborus* kairomone from water: Further steps toward its chemical characterization – *Limnol. Oceanogr.* 39: 788–796.
- Van Alstyne K. L. 1988 – Herbivore grazing increases polyphenolic defences in the intertidal brown alga *Fucus distichus* – *Ecology*, 69: 655–663.
- Van Gool E., Ringelberg J. 1995 – Swimming of *Daphnia galeata* × *hyalina* in response to changing light intensities: influence of food availability and predator kairomone – *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 26: 259–265.
- Van Noordwijk A. J. 1989 – Reaction norms in genetical ecology – *BioScience*, 39: 453–458.
- Van Noordwijk A. J., de Jong G. 1986 – Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life-history tactics – *Am. Nat.* 128: 137–142.

- Via S. 1987 – Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity (W: Genetic constraints on adaptive evolution. Red. V. Loeschke) – Springer-Verlag, Berlin, 47–71.
- Via S. 1993 – Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? – *Am. Nat.* 142: 352–365.
- Via S., Gomulkiewicz R., de Jong G., Scheiner S. M., Schlichting C. D., van Tienderen P. H. 1995 – Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy – *TREE*, 10: 212–217.
- Von Elert E., Loose C. J. 1996 – Predator-induced diel vertical migration in *Daphnia*: enrichment and preliminary chemical characterization of a kairomone exuded by fish – *J. Chem. Ecol.* 22: 885–895.
- Walls M., Matti K. 1989 – Effects of predator-induced spines on individual fitness in *Daphnia pulex* – *Limnol. Oceanogr.* 24: 601–612.
- Weider L. J. 1984 – Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: vertical migration and habitat partitioning – *Limnol. Oceanogr.* 29: 225–235.
- Weider L. J. 1985 – Spatial and temporal genetic heterogeneity in a natural *Daphnia* population – *J. Plankton Res.* 7: 101–235.
- Weider L. J., Pijanowska J. 1993 – Plasticity of *Daphnia* life histories in response to chemical cues from predators – *Oikos*, 67: 385–392.
- Yampolsky L. Y., Ebert D. 1994 – Variation and plasticity of biomass allocation in *Daphnia* – *Funct. Ecol.* 8: 435–440.
- Yampolsky L. Y., Kalabushkin B. A. 1991 – The components of life-history variation in *Daphnia magna* population – *Hydrobiologia*, 225: 255–261.
- Young S., Watt P. J. 1994 – Behavioural and genetic differences in populations of *Daphnia* subjected to different levels of predation – *Freshw. Biol.* 32: 479–487.

## Summary

Behavioural, morphological and life-history responses of planktonic prey to predation can be directly induced by kairomones from fish and invertebrate predators. Within last years, the inducibility of anti-predator defences by chemicals released by a predator to the environment was proved to be a more common phenomenon than one could earlier expect. The chemical nature of these substances remains unknown, despite concerted studies conducted in many laboratories all over the world. Without causing mortality in prey population, this substance simulates predator presence and gives a unique opportunity to approach major ecological and evolutionary problems. Few examples or surveys based on such an approach are given, from estimating the rate of microevolutionary change in a prey population (3.3), through assessing whether defensive traits are fixed or inducible (3.4) and discriminating the demographic effects of predation in a prey population from the adaptive responses of an individual prey (3.5), to estimating the adaptive character (3.6) and possible costs (3.7) associated with induced responses.

The inducibility of anti-predator defence is favoured under unpredictable predation regime. Short living planktonic animals cannot rely on environmental cues, which precede the major changes in predatory pressure, because changes in their abiotic environment occur at slower rate than local changes in predation pressure. Under changing predation regime, phenotypic plasticity is also favoured if high costs are associated with displaying fixed defensive behaviours or structures. Unnecessary costs of constitutive defences may then be avoided. Costs associated with displaying facultative defensive responses, related to

maintaining the detection apparatus and mobilising defence while necessary are poorly recognised, though, and call for further measures. For an induced response to be efficient, reliable cues have to be available in the environment. The waterborne stimuli from predators meet these demands better than any other cues. Besides the cues from predators, also the chemical signals from injured or digested conspecifics provide a second, important cue to indicate the level of a real danger.

(wpłynęło: 22 VII 1998 r.)