

Z. MACIEJ GLIWICZ

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii

Uniwersytet Warszawski

Banacha 2, 02-097 Warszawa

e-mail: Gliwicz@hydro.biol.uw.edu.pl

POMIĘDZY PERSPEKTYWĄ GŁODU A ZAGROŻENIEM ZE STRONY DRAPIEŻCY: EKOLOGIA ZWIERZĘCIA WÓD OTWARTYCH

WSTĘP

Środowisko wód otwartych jest odmienne od innych środowisk wodnych i od środowisk lądowych, a zamieszkujące je zwierzęta wydają się o wiele bardziej bezimienne niż zajęte budową nowego gniazda ptaki, podchodzone przez głodne lwice antylopy i zebry czy wielobarwne ryby rafy koralowej. A przecież każde zwierzę zamieszkujące otwartą toń jeziora czy oceanu ma do rozwiązania te same problemy, które każdego dnia rozwiązywać muszą zwierzęta lasu, sawanny i rafy koralowej. Jednym z najważniejszych jest umiejętne pogodzenie konieczności zaspokojenie głodu z koniecznością zapewnienia sobie bezpieczeństwa. Bez pożywienia nie można rosnąć i dojrzewać, by zgromadzone zasoby przeznaczyć na potomstwo. Bez przeżycia do wieku dojrzałości nie można zapewnić sobie potomstwa. By pogodzić te dwie konieczności niezbędny jest rozsądny kompromis, bo tylko on umożliwi pozostawienie swych własnych genów w przyszłych generacjach. A przecież tylko to liczy się w ostatecznym rachunku, ponieważ właśnie w ten sposób dobór naturalny doskonali umiejętności kontynuacji linii rodowych. Jedynie najsprawniejsi w tej niekończącej się nigdy grze stworzą dla swego potomstwa możliwość wypełnienia miejsc uwalnianych przez starców. To ich potomstwo, potomstwo tych najsprawniejszych, posługiwać się będzie w przyszłości odziedziczoną po rodzicach umiejętnością odnajdowania najlepszych rozwiązań i to spośród tego potomstwa wybrani zostaną najsprawniejsi przyszłych pokoleń.

Niekończąca się nigdy konieczność poszukiwania kompromisu, tego najlepszego z możliwych, codzienna optymalizacja zachowań oraz

stała modyfikacja tak ważnych cech historii życia, jak choćby wiek i rozmiary ciała w chwili osiągnięcia dojrzałości płciowej, jest więc główną siłą sprawczą bogactwa rytuałów i zwyczajów w codziennym życiu każdego zwierzęcia. Zwrócenie uwagi na to zjawisko jest głównym celem tego artykułu. Zjawisku temu poświęcam rozdział „Dlaczego zwierzęta są zazwyczaj głodne?”.

Bogactwo rytuałów bez trudu dostrzegamy w zachowaniach ptaków czy ssaków lądowych, ale nie znaczy to wcale byśmy mogli bez trudu zrozumieć je jako przejaw poszukiwania optymalnych rozwiązań dla pogodzenia obu konieczności. Tym bardziej, że kompromis pomiędzy perspektywą głodu i niebezpieczeństwem przedwczesnej śmierci bywa często przysłonięty poszukiwaniem optymalnych rozwiązań w innych zgoła kwestiach, przede wszystkim grą o najlepszego partnera do rozrodu, konkutowaniem o zasoby pożywienia poprzez obronę terytorium i ochronę przed niebezpieczeństwem ze strony drapieżcy poprzez wykorzystywanie złożonej struktury środowiska i konkutowanie o najlepsze kryjówki.

Zachowania i historie życia rozpowszechnione wśród zwierząt wód otwartych są niewątpliwie mniej barwne i nie tak różnorodne, jednak to właśnie dlatego łatwiej je obserwować. Łatwiej też je opisać. Łatwiej wreszcie wyjaśnić je jako wyraz poszukiwania optymalnego kompromisu pomiędzy koniecznością zdobywania pożywienia i koniecznością unikania niebezpieczeństwa przedwczesnej śmierci. Wynika to oczywiście ze specyfiki sytuacji życiowej zwierząt wód otwartych. Pokazanie tej specyfiki jest

drugim celem tego artykułu, któremu poświęcony jest rozdział „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”.

Z mojego wieloletniego doświadczenia wynika, że ta optymalizacja bywa łatwiejsza do zaobserwowania u drapieżników, niż zwierząt roślinożernych, a to dlatego, że drapieżca częściej niż roślinożerca bywa głodny. Próba uzasadnienia tej tezy, a także zwrócenie uwagi na specyficzne cechy drapieżcy w porównaniu z roślinożercą w środowisku wód otwartych stanowi trzeci cel tego artykułu i wypełnia rozdział „Specyfika działania drapieżcy”.

Specyfika wód otwartych z jednej strony, zaś specyfika drapieżnictwa z drugiej sprawiają, że trudno nam nasze obserwacje zachowań drapieżcy działającego w toni wodnej wykorzystać dla konstruowania teorii o znaczeniu bardziej ogólnym. A jednak takie ekstrapolacje zdarzały się w przeszłości: zasada konkurencyjnego wykluczenia HARDINA (1960) wyrosła przecież z reguły Gausego wynikającej z eksperymentów prowadzonych z dwoma gatunkami *Paramecium* tworzącymi populacje w toni wodnej, powtórzoną bez trudu na różnych gatunkach *Daphnia*. I dziś zdarzają się podobne ekstrapolacje i nie należy się zatem dziwić, że niejedna ważna zasada ekologii ma swoje korzenie w ekologii drapieżników planktonowych i ryb pelagialu (jest o tym również mowa w rozdziale

„Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”). Dotyczy to zwłaszcza pokarmu i drapieżnictwa, dwóch podstawowych, wysoce selektywnych i zależnych od zagęszczenia czynników doboru naturalnego, których działanie lepiej niż w jakimkolwiek innym środowisku widoczne jest właśnie w otwartych wodach pelagialu. Ilustracją tej tezy ma być przykład naszego niedawnego spostrzeżenia, które modyfikować może nieco tradycyjne spojrzenie na działanie pokarmu i drapieżnictwa, i wyjaśnić dlaczego nie należy oczekiwać pełnej symetrii w oddziaływaniach od podstawy ku górze i oddziaływaniach od szczytu w dół, ku podstawie Eltonowskiej piramidy troficznej. Ta nazbyt może trywialna ale za to własna obserwacja stanowi kanwę rozdziału „Pomiędzy głodem i zagrożeniem ze strony drapieżcy – kwestia symetrii”.

W ostatnim rozdziale „Zakończenie: pochwała kompromisu” postanowiłem podzielić się dwiema uwagami dotyczącymi metod badawczych, które wynikają z wieloletnich doświadczeń i nierozstrzygniętych dotąd wątpliwości, jakie towarzyszą mi zazwyczaj wobec konieczności dokonania wyboru pomiędzy pokusą pracy eksperymentalnej i pokusą pracy w terenie. I one, jak sądzę, wiążą się w jakiś sposób z dylematem „pokarm czy drapieżnictwo”.

DLACZEGO ZWIERZĘTA SĄ ZAZWYCZAJ GŁODNE?

Zwierzęta, które znamy najlepiej, na ogół nie bywają głodne. Zwierzęta udomowione karmimy po to, by były zdrowe i ładne albo też po to, by szybciej rosły i produkowały więcej na nasze własne potrzeby spożywcze. Nie mniej dbamy też o zwierzęta hodowane w ogrodach zoologicznych, w terrariach i akwariach, w domu lub w laboratorium. Karmimy je zwykle jak najlepiej, by utrzymać je w dobrej formie, starając się nie tyle o obfitość podawanego im pożywienia, co raczej o jego odpowiedni skład zaspokajający podstawowe wymagania organizmu.

Zwierzęta żyjące na wolności same dbać muszą o zaspokojenie swych potrzeb pokarmowych i zabiera to im zazwyczaj znaczną większość czasu od chwili usamodzielnienia się, aż do czasu osiągnięcia dojrzałości płciowej, gdy zadbać muszą również o właściwego partnera do rozrodu. Później jednak znowu poświęcić się muszą zaspokajaniu potrzeb pokarmowych, swoich własnych lub też również swego potomstwa, jeśli cechą gatunku jest opieka nad potomstwem. O tym, jak bardzo liczyć się muszą z możliwościami wykarmienia potomstwa,

świadczy precyzyjna liczba potomstwa u ptaków i ssaków, dopasowana do aktualnych warunków pokarmowych środowiska.

O tym, jak bardzo zwierzęta żyjące na wolności ograniczone są poprzez niedostatek pokarmu, świadczy najlepiej powolne tempo wzrostu ciała u tych zwierząt, w porównaniu ze zwierzętami laboratoryjnymi. Wolniejszy wzrost i opóźnione dojrzewanie staje się też zazwyczaj przyczyną zmniejszonego tempa rozrodu stwierdzanego w dziko żyjących populacjach zwierząt, u których maksymalne tempo wzrostu populacji jest zazwyczaj wielokrotnie niższe, niż w dobrze karmionych populacjach laboratoryjnych.

Pytanie, dlaczego zwierzęta są zazwyczaj głodne, a przynajmniej zwykle nie najadają się do syta, wydaje się na pierwszy rzut oka dość trywialne, a odpowiedź na nie aż nazbyt oczywista. Zwierzęta są zazwyczaj głodne, ponieważ w przyrodzie pokarmu zazwyczaj brakuje. Brakuje go z co najmniej dwóch powodów. Po pierwsze, ubiegają się oń konkurenci i zasoby pokarmu znajdują się wobec tego pod stałą presją

ze strony osobników tego samego gatunku i osobników innych gatunków o podobnej niszy ekologicznej, często silniejszych konkurencyjnie. Po drugie, presja selekcyjna sprawia, że do zjedzenia pozostają te żywe zasoby pokarmu, te gatunki i te osobniki, które skuteczniej potrafią uchronić się przed niebezpieczeństwem ze strony potencjalnego na nie amatora, czy to roślinożercy czy drapieżcy. Pokarm staje się zatem nie tylko mniej obfity, lecz również mało dostępny lub trudny do schwytania, bo chroniony przez twarde osłony, skorupy i kolce lub umiejętność chyżej ucieczki, trudny do przyswojenia, a nawet niekiedy trujący lub swą toksycznością udający odrażającym smakiem lub zapachem. Zagadnienia te zostały szeroko zaprezentowane na łamach Wiadomości Ekologicznych w artykułach przeglądowych Joanny Pijanowskiej (PIJANOWSKA 1985 i w tym numerze KOSMOSU; KALINOWSKA i PIJANOWSKA 1987).

Pierwsze rozumowanie jest niewątpliwie bardziej oczywiste dla ekologa populacji, drugim zaś posłużyłby się chętniej raczej ekolog ewolucyjny. Choć zapewne każdy z nich miałby rację (przekona nas o tym przykład z rozdziału „Specyfika działania drapieżcy”), to jednak nie wyczerpuje to problemu ponieważ nader często obserwujemy w przyrodzie takie sytuacje, gdy zwierzęta głodują pomimo tego, że ich środowisko obfituje w zasoby łatwo dostępnego pokarmu.

Po raz pierwszy zjawisko głodowania w obfitości pokarmu zwróciło moją uwagę wiele lat temu, gdy wspólnie z magistrantami odłowiliśmy olbrzymim nakładem sił i środków tysiące młodocianych ryb, by porównać skład pokarmu tych ryb w jeziorach o różnej żyzności i zróżnicowanej wobec tego ofercie pokarmowej. Była to stynka (*Osmerus eperlanus* L.), która jest najpowszechniejszym w otwartych wodach Wielkich Jezior Mazurskich gatunkiem ryby typowo planktonożernej. Ku mojemu największemu zdumieniu okazało się, że choć około 5% osobników miało przewody wypełnione skorupiakami planktonowymi, to jednak ponad 90% przewodów pokarmowych ryb złowionych w każdym z ośmiu jezior było całkowicie pustych, nawet wśród tych złowionych w najbardziej żyznych i najbogatszych w pokarm jeziorach, i większość zebranego wielkim nakładem czasu i środków materiału nadawała się wobec tego do wyrzucenia za burtę.

Od tamtego czasu nie dziwią mnie już puste przewody pokarmowe zwierząt zamieszkujących wody otwarte, szczególnie drapieżników (patrz rozdział „Specyfika działania drapieżcy”). Wydaje mi się dziś dość oczywiste, że w warunkach naturalnych zwierzęta są zazwyczaj głod-

ne nawet wtedy, gdy pokarmu wokół nie brakuje. Prawdopodobnie tę całkiem łatwo możemy dostrzec w zachowaniach spotkanych na wolności zwierząt, które zazwyczaj z największą nieufnością decydują się przyjąć oferowane im pożywienie. Dotyczy to również dzikich zwierząt spotykanych coraz częściej w parkach miejskich, takich jak kaczki krzyżówki, które co prawda na stawach parkowych bez żadnego wahania zjadają herbatniki czy też przynieszone z naszych domów czerstwe pieczywo, ale jednak nigdy tego nie uczynią, gdy spotykamy je w ich naturalnym środowisku. To samo zaobserwować możemy przy próbie nakarmienia wiewiórek. To właśnie obserwacje na wiewiórkach, a konkretnie na amerykańskiej wiewiórce szarej (*Sciurus carolinensis*), stały się przed 15 laty podstawą jednej z pierwszych publikacji pozwalającej odpowiedzieć na pytanie, dlaczego nawet w obfitości pokarmu zwierzęta bywają głodne (LIMA i współaut. 1985).

Obserwacje Limy były w rzeczywistości całkiem trywialne, ale udowodniły, że zachowania pokarmowe wiewiórek nie mieściły się w obowiązujących wówczas kanonach Odumowskiej bioenergetyki ekologicznej, ani też nie dawały się wyjaśnić najnowszymi w tamtych czasach teoriami optymalizacji żerowania (KREBS i DAVIS 1984). W myśl tych teorii, koszt zdobywania pokarmu ulegać musi minimalizacji w celu maksymalizacji zysku netto, czyli różnicy pomiędzy energią zasymilowanej porcji pokarmu i energią wydatkowaną na jego zdobycie. Tymczasem jednak amerykańska wiewiórka szara postępowała wbrew tej zasadzie. Z pokruszonych herbatników pozostawianych na ziemi przez Limę w pewnej odległości od drzewa, na którym znajdowało się jej gniazdo, wybierała największy kęs i chwyciła go w zęby, by pośpiesznie umknąć z nim w konary swego drzewa i tam dopiero go schrupać, a następnie po chwili powrócić po kolejny kęs, największą z pozostałych kruszyn, i znowu powrócić w pobliże gniazda, czynność tę powtarzając dopóty, dopóki nie spalałowała ostatniej, najmniejszej kruszyny. Dlaczego wiewiórka nie zjadła wszystkiego na miejscu za jednym zamachem, bez kłopotliwego powracania z każdym kolejnym kęsem do gniazda? Wydatkowanie zasobów energii na wielokrotne wyprawy po pokarm wydały się z ekonomicznego punktu widzenia czystym absurdem.

Ekonomicznie nedorzeczne wydawały się wtedy również zachowania obserwowane u ryb. Na przykład już kilka lat przed publikacją Limy i współaut (1985) ukazała się słynna potem praca MILINSKIEGO i HELLERA (1978) z wynikami ciekawego w swej prostocie eksperymentu

pokazującego, że cierniki (*Gasterosteus aculeatus* L.) rezygnują z żerowania w agregacjach wioślarek z rodzaju *Daphnia* przechodząc na znacznie mniej opłacalne żerowanie na pojedynczych wioślarkach, gdy eksperymentator straszy je makieta zimorodka pokazywaną ponad powierzchnią wody w akwarium eksperymentalnym. Jak wykazał Milinski, obecność makiety, interpretowana przez ryby jako pojawienie się prawdziwego zagrożenia ze strony drapieżcy, odbierała rybom możliwość koncentracji niezbędnej dla żerowania w dezorientującej swą rozedrganą masą agregacji potencjalnych ofiar. Wkrótce potem ukazała się publikacja WERNERA i współautorów (1983), którzy pokazali, że zachowania pokarmowe młodych ryb karpiowatych uzależnione są od zagęszczenia ryb drapieżnych w jeziorze. Gdy drapieżniki są liczne, młode ryby nie opuszczają litoralu, gdzie kryjówki wśród roślinności zwiększają ich bezpieczeństwo, gdzie jednak nie mogą się nigdy do syta najeść, ponieważ zagęszczenie dużych wioślarek, ich ulubionego pożywienia zooplanktonowego, jest znacznie mniejsze niż w wodach otwartych jeziora (dlatego właśnie, że ryby planktonożerne boją się tam wychodzić na żer). Wycieczki do wód otwartych podejmują albo wtedy, gdy drapieżców jest mniej, albo też wtedy, gdy dorosną i stają się dla swych drapieżców niedostępne ze względu na zbyt wielkie rozmiary ciała (więcej na ten temat dowiedzieć się można z artykułów JACHNER i SŁONIA w tym numerze KOSMOSU).

Analogicznych przykładów nie brakuje dziś również dla zwierząt planktonowych (artykuł DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU), a ostatnio pojawiły się one również dla bezkręgowych zwierząt litoralnych (artykuł RUTKOWSKIEGO w tym numerze KOSMOSU). Ich główne przesłanie można by, jak sądzę, lapidarnie streścić oczywistym dla dobrych gospodyń twierdzeniem, że myszy są głodne nie dlatego, że w stodole brakuje pożywienia, lecz dlatego, że na buszowanie wśród nieograniczonych zasobów nie pozwala obecność głodnego kota (dobre gospodynie nigdy nie przekarmiają swych kotów). Identyczne rozumowanie wyjaśnia, dlaczego z bogatych w pokarm Wielkich Jezior Mazurskich odławialiśmy kiedyś setki młodych stynek z pustymi przewodami pokarmowymi. Dziś wydaje mi się dość oczywiste, że tylko nieliczne decydowały się wtedy na podjęcie ryzyka żerowania w pobliżu powierzchni, gdzie dzięki lepszym warunkom świetlnym mogły akurat przed odłowem napełnić zooplanktonem swe przewody pokarmowe, gdy innym nie udało się pokonać lęku przed niebezpieczeństwem ze strony drapieżców, ryb drapieżnych i ptaków

rybożernych, którym dla skutecznych łowów również potrzeba dobrych warunków świetlnych.

Każdy z opisanych wyżej przykładów pokazuje, że zachowanie zwierzęcia wynika z potrzeby pogodzenia ze sobą dwóch imperatywów: konieczności zdobycia jak najmniejszym kosztem jak największej ilości pokarmu niezbędnego dla wzrostu i reprodukcji z jednej strony, z drugiej zaś — konieczności utrzymania się przy życiu aż do chwili szczęśliwego wyprowadzenia w świat potomstwa. W każdej chwili zwierzę znajduje się zatem pomiędzy pokarmem a drapieżcą, a ściślej: pomiędzy perspektywą głodu, zwolnionego wzrostu, opóźnionego dojrzenia oraz wydania na świat mniejszej liczby potomstwa, a perspektywą śmierci zanim potomstwo zostanie wydane. Nie do pomyślenia jest taki scenariusz, że jednego dnia zwierzę zajmuje się zdobywaniem pokarmu, a drugiego unikaniem niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy, choć przyznać trzeba, że mój przykład młodej stynki na takie właśnie zachowania wskazywał.

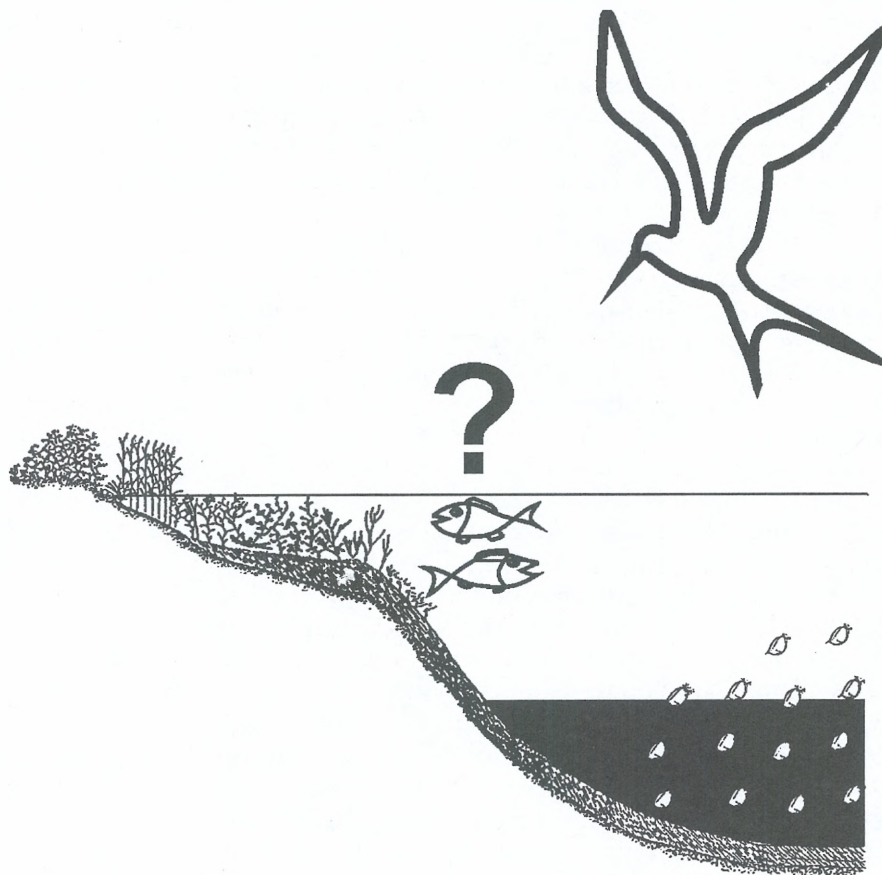
Tymczasem jednak, zarówno tradycja ekologii populacyjnej, jak też tradycja biologii ewolucyjnej, narzuca rozłączne traktowanie pokarmu i drapieżnictwa. O ile w ekologii tradycja ta wiąże pokarm z rozrodczością w populacjach roślin i zwierząt, a drapieżnictwo ze śmiertelnością w tych populacjach, o tyle w biologii ewolucyjnej pokarm kojarzy z tempem wzrostu osobnika i jego płodnością, a drapieżnictwo z prawdopodobieństwem przeżycia do chwili osiągnięcia dojrzałości i rozpoczęcia rozrodu. I chociaż zazwyczaj intuicyjnie zdajemy sobie sprawę z tego, że zwierzę wygłodzone łatwiej pada łupem drapieżcy, a zwierzę odczuwające niebezpieczeństwo ze strony drapieżcy nie jest w stanie spokojnie i wydajnie żerować nawet wtedy, gdy pokarm jest w nadmiarze, to jednak często stawiamy pytanie, czy w konkretnych warunkach o zagęszczeniu populacji decyduje niedobór zasobów pokarmowych, czy też odpowiada za nie silna presja drapieżcy. Innymi słowy, czy zagęszczenie populacji kontrolowane jest przez ograniczoną niedoborem pokarmu rozrodczość, czy też raczej przez wysoką śmiertelność wywołaną aktywnością drapieżcy?

A przecież pytanie takie wydaje się pozbawione sensu, ponieważ zagęszczenie populacji uzależnione jest od obu czynników równocześnie (o tym, że nie jest tak do samego końca, traktuje rozdział „Pomiędzy głodem i zagrożeniem ze strony drapieżcy — kwestia symetrii”). Spadek obfitości pokarmu doprowadzić może przecież do zwiększonej śmiertelności wskutek tego, że wygłodzone zwierzęta padają częściej

ofiarami drapieżcy ponieważ podejmują większe ryzyko, by zdobyć niezbędny dla wzrostu i rozrodu pokarm. A wzrost intensywności drapieżnictwa zatrzymać może reprodukcję wskutek zmniejszenia racji pokarmowej i asymilacji pokarmu u zwierząt, które nie podejmują ryzyka zdobywania pokarmu w bardziej wydajny sposób i w miejscach o większym natężeniu drapieżnictwa, gdzie pokarmu jest z reguły więcej, ponieważ zasoby pokarmowe są tam mniej wyeksploatowane (Ryc. 1).

Od równoczesnego radzenia sobie z niedomiarem pokarmu i zagrożeniem ze strony drapieżcy zależy też indywidualny sukces rozrodczy osobnika; tymczasem, w biologii ewolucyjnej, szczególnie zaś w ekologii behawioralnej, każdy z tych czynników traktuje się na ogół rozłącznie.

Bywa tak być może dlatego, że trudno jest znaczenie obu czynników, pokarmu i drapieżcy, wymierzyć tą samą miarą. Wiemy, że wobec zwiększonego niebezpieczeństwa ze strony dra-



Ryc. 1. Pomiędzy głodem a drapieżcą.

Jak w świetle dnia, przed zapadnięciem zmierzchu, przedstawia się sytuacja zwiarcia zmuszonego do wybierania pomiędzy perspektywą głodu a zagrożeniem ze strony drapieżcy, lub też poszukiwania optymalnego kompromisu (mam nadzieję, że Czytelnik wybaczy mi zaniechanie zasad utrzymania właściwych proporcji w wymiarach)?

Jeśli jest się rybą karpowatą, na przykład płocią (*Rutilus rutilus* L.), to trzeba podjąć decyzję, kiedy jeszcze nie można i kiedy już naprawdę należy opuścić dzienne refugium wśród roślinności litoralnej by zdążyć do odległych stref otwartej wody jeziora, by jeszcze przed zapadnięciem całkowitej ciemności najeść się skorupiakami planktonowymi takimi jak *Daphnia hyalina*, której liczebności są większe z dala od brzegu, ponieważ nie wszystkie płocie podejmują ryzyko wystarczająco wczesnej wyprawy łowieckiej ku oddalonym od brzegu strefom pelegiału zanim ciemność uniemożliwi dostrzeżenie *Daphnia*.

Jeśli jest się planktonowym roślinojercą takim jak *Daphnia hyalina*, to też trzeba podjąć analogiczną decyzję, by ani nie zbyt wcześnie, ale też nie nazbyt późno, opuścić dzienne refugium w nie doświetlonych warstwach głębinowych wyruszając ku bogatym zasobom pokarmu, i ku wyższej temperaturze, w której dorasta się szybciej.

Czasem lepiej pozostać głodnym ale żywym, niż najedzonym ale... kto wie czy przypadkiem nie...martwym. Nawet jeśli to przypadek jeden na dziesięć (około dziesięciu dni od urodzenia potrzebuje *Daphnia* na dochowanie się potomstwa) lub nawet jeden na tysiąc (na dochowanie się potomstwa u płoci trzeba około trzech lat, w tym czasie takich cowieczornych wypraw po pokarm można by więc zrobić około tysiąca).

pieńczy obniża się ilość zaoszczędzonej energii, którą przeznaczyć można na wzrost i rozród, albo dlatego, że wzrasta nakład energii na zdobycie pokarmu (jak u wiewiórki z obserwacji Limy), albo też dlatego, że zwierzę nie może się najeść do syta, wobec czego maleje racja pokarmowa i w konsekwencji też ilość energii zasymilowanej (jak u ciernika z eksperymentów Milinskiego). Kiedy jednak chcemy porównać tempo wzrostu i płodność osobników hodowanych w identycznych warunkach pokarmowych w obecności i w nieobecności drapieżcy, napotykamy na poważne trudności wynikające z tego, że zanim osobniki hodowane w obecności drapieżcy urosną wystarczająco, by określić ich tempo wzrostu, drapieżca zjada swe ofiary.

Trudność tę udało się przezwyciężyć dopiero wtedy, gdy fizyczna obecność drapieżcy mogła zostać zastąpiona przez obecność chemicznego sygnału informującego o jego obecności (woda z hodowli drapieżcy) lub nawet o jego aktywności pokarmowej (woda z hodowli drapieżcy karmionego ofiarą tego samego gatunku). Sygnału, który, podobnie jak makieta zimorodka z eksperymentu Milinskiego, wywoływał identyczne reakcje ofiary jak te manifestowane przez ofiarę, w odpowiedzi na obecność realnego drapieżcy. Wśród pionierów byli tu moi zakładowi Koledzy, Piotr DAWIDOWICZ i Joanna PIJANOWSKA, którym już lat temu dziesięć udało się tego dokonać dla indukowania dobowych migracji zwierząt planktonowych (DAWIDOWICZ i współaut. 1990). Wkrótce potem ukazały się również prace z wynikami indukcji przed drapieżcą innych mechanizmów obronnych, zarówno innych mechanizmów obrony behawioralnej, w tym również formowania agregacji (by taki drapieżca, jak ciernik z eksperymentów Milinskiego miał więcej kłopotu z takimi potencjalnymi ofiarami jak *Daphnia*), jak też modyfikacji historii życia w celu redukcji niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy, w tym nie tylko przyspieszenia reprodukcji by uniknąć drapieżcy wybierającego z populacji ofiary większe osobniki (PIJANOWSKA 1998), ale też „ucieczki w diapauzę”, by przeżyć okres wysokiej presji drapieżcy (ŚLUSARCZYK 1998). Ukazała się również bogata literatura na temat indukcji zmian morfologicznych jako reakcji na informację o zagrożeniu ze strony drapieżcy (artykuł RUTKOWSKIEJ i PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU).

Ukazały się też wyniki prac nad indukcją analogicznych mechanizmów obronnych u ryb w warunkach eksperymentu akwariowego (artykuł JACHNER w tym numerze KOSMOSU). Próby indukowania zachowań obronnych u ryb w warunkach naturalnych poprzez wprowadzenie do wód jeziornych naturalnych i syntetycznych

sygnałów chemicznych informujących o zagrożeniu ze strony drapieżcy (substancji alarmowej ze skóry ryb karpowatych oraz tlenku hypoksantyny, który stanowi główny aktywny składnik tej substancji) nie przyniosły jednak dotąd jednoznacznych wyników. Taka „fałszywa informacja o zagrożeniu ze strony drapieżcy” wywoływała co prawda w wodach jeziornych niewielkie zmiany w rozmieszczeniu ryb karpowatych, szczególnie płoci (*Rutilus rutilus* L.), która tworzyła większe agregacje i trzymała się większych głębokości na obszarach poddanych działaniu tej informacji chemicznej, ale zmiany te były jednak zbyt krótkotrwałe, by doprowadzić do istotnego zmniejszenia racji pokarmowej przestraszonych ryb. A to właśnie było celem tych manipulacji. Poprzez zmniejszenie intensywności żerowania dominujących w naszych jeziorach gatunków ryb planktonożernych próbowaliśmy uzyskać ten sam efekt, o jaki chodzi w koncepcji „biomanipulacji”, a więc efekt poprawy przezroczystości wody w wyniku powiększenia presji roślinożerców planktonowych na fitoplankton (GLIWICZ i JACHNER 1993).

Sądzę, że odpowiedzi na pytanie, dlaczego zastosowanie chemicznej informacji o niebezpieczeństwie ze strony drapieżcy przyniosło wielkie sukcesy w warunkach eksperymentu laboratoryjnego, a porażki w eksperymentowaniu w warunkach naturalnych znaleźć można w pewnej, zaskakującej dla mnie konstatacji, którą zawdzięczam Kazimierzowi Dobrowolskiemu, naszemu uniwersyteckiemu koledze, który przed wielu laty, na jednym z seminariów, skrytykował metody naszych eksperymentów nad indukowaną obroną przed drapieżcą. Metodologiczna tradycja tych badań każe potraktować wariant z drapieżcą (lub informacją o zagrożeniu z jego strony) jako wariant eksperymentalny, wariant bez drapieżcy (lub informacji) natomiast jako wariant kontrolny. Kazimierz Dobrowolski zasugerował, że powinno być na odwrót. I chyba miał rację. W warunkach naturalnych nasze zwierzęta eksperymentalne, czy to płoc czy to *Daphnia*, żyją na co dzień w stałym zagrożeniu ze strony drapieżcy i wśród chemicznej informacji o tym zagrożeniu. Przenosząc je do laboratoryjnych mediów, które tej informacji są pozbawione, stwarzamy im sytuację przeciwną do tej naturalnej z jeziora (wyjątkowość środowisk bezrybnych omówiona jest w rozdziale „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”). Przenosząc je z kolei do naszego „wariantu eksperymentalnego”, stwarzamy im na powrót sytuację naturalną z jeziora. Sukces eksperymentu laboratoryjnego wynika zatem ze stworzenia dwóch sytuacji kontrastowych — środo-

wiska całkowicie wolnego od informacji o drapieżcy oraz środowiska z informacją silnie wzmocnioną. Niepowodzenie eksperymentów prowadzonych w warunkach naturalnych wynika z niemożliwości wykreowania tak silnego kontrastu. Poprzez dodanie wielkiej porcji chemicznej informacji o drapieżcy tworzymy nasz „wariant eksperymentalny”, który od „wariantu kontrolnego” (strefy jeziora nie poddanej naszej manipulacji) różni się jedynie ilościowo. Potencjalna ofiara ma w jednym wariancie większe natężenie informacji o zagrożeniu ze strony drapieżcy niż w drugim i wcale niekoniecznie „interpretuje” tę różnicę jako wystarczającą, by zmienić swoje zachowania, od których zależeć będzie racja pokarmowa.

Przy pomocy hydroakustyki oraz odłowów włokiem pelagicznym, od wielu lat prowadzimy obserwacje dobowych zmian rozmieszczenia ryb w otwartych wodach jeziornych. Od wielu lat analizujemy również przewody pokarmowe ryb odławianych o różnych porach doby w różnych miejscach jeziora, by dowiedzieć się co jest przyczyną dobowych zmian rozmieszczenia takich planktonożerców, jak stynka czy płoć. Wyniki tych obserwacji nie pozostawiają cienia wątpliwości co do tego, że każdy osobnik rozwiązywać musi na co dzień zadanie odnalezienia najkorzystniejszego kompromisu pomiędzy koniecznością zdobycia zasobów na wzrost i reprodukcję, i koniecznością utrzymania się przy życiu. Wiele przykładów takich zachowań,

które są wyrazem tego kompromisu, zostało już opublikowanych, wiele innych stanie się wkrótce podstawą kolejnych publikacji (np. artykuł SŁONIA w tym numerze KOSMOSU). Przykłady odnajdywania tego kompromisu pochodzą też z naszych obserwacji nad dobowymi zmianami rozmieszczenia zwierząt planktonowych w jeziorach, szczególnie nad dobowymi migracjami pionowymi skorupiaków planktonowych (artykuł DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU).

Choć zwierzę w czasie swego życia rozwiązywać musi wiele różnorodnych kompromisów (więcej na ten temat znaleźć można również w artykule DAWIDOWICZA 1999), to jednak kompromis pomiędzy koniecznością zaspokojenia głodu i koniecznością uniknięcia ryzyka śmierci wydaje się najbardziej istotny zarówno w kontekście maksymalizacji wartości reprodukcyjnej osobnika, jak również w aspekcie demograficznym. Jego optymalne rozwiązanie zapewnia osobnikowi liczniejsze potomstwo przeżywające do momentu swej własnej reprodukcji, a populacji większy udział w wypełnianiu środowiska aż do jego granic pojemności. To ten właśnie kompromis wydaje się jednocześnie najbardziej wdzięcznym dla badacza, a szczególnie dla badacza organizmów wód otwartych. Dlaczego właśnie dla badacza wód otwartych? Bo specyfika wód otwartych i zamieszkujących je zwierząt stwarza łatwiejsze niż gdzie indziej warunki do badań i eksperymentów.

SPECYFIKA ŚRODOWISKA WÓD OTWARTYCH I ZAMIESZKUJĄCYCH JE ORGANIZMÓW

Specyfika wód otwartych pelagialu morskiego czy jeziornego to:

1) większa niż gdziekolwiek indziej w wodzie czy na lądzie przestrzenna jednorodność środowiska,

2) to dynamiczna organizacja struktury przestrzennej, nie oparta o architekturę żywej masy organizmów, lecz o chemiczne ślady ich aktywności życiowej w postaci wyczerpanych zasobów tlenu rozpuszczonego w wodzie czy też lokalnego wzrostu stężenia specyficznych związków organicznych, a więc wszystkie te parametry zmieniające się raczej nie według dwóch współrzędnych wyznaczających powierzchnię, lecz wzdłuż pojedynczej osi pionowej z jej najważniejszym parametrem w postaci natężenia światła malejącego wraz z głębokością,

3) to małe rozmiary i krótkie cykle życiowe organizmów, w tym również producentów, roślin i cyanobakterii, co zapewnia długie łańcuchy pokarmowe oraz wysoką wydajność przepływu energii i materii z niższego na wyższy

poziom troficzny i wynikającą z tego wyjątkowo silną presję drapieżców (w tym również roślinożerców, którzy z punktu widzenia eksploatawanych przez nich roślin są również drapieżcami powodującymi śmiertelność w populacjach roślin planktonowych),

4) to wynikające z przestrzennej jednorodności środowiska oraz małych rozmiarów producentów specyficzne trudności w zdobywaniu zasobów pokarmowych, w tym również kwestia nakładania się nisz pokarmowych oraz problem silnej konkurencji o zasoby raczej niż o miejsce,

5) to nieznana w innych środowiskach permanentna ekspozycja zwierzęcia na niebezpieczeństwo ze strony drapieżcy — z jednej strony, a z drugiej — odmienne niż w innych środowiskach sposoby działania drapieżcy, częściej zbieracza niż myśliwego, o czym współdecydują niewielkie wymiary ciała potencjalnych ofiar oraz bardziej ich homogenne rozmieszczenie niż w innych środowiskach.

Fauna wód otwartych, małe zwierzęta planktonowe (zwane zooplanktonem) i większe od nich ryby (zwane nektonem), jest zdumiewająco podobna w wodach słodkich i słonych, szczególnie, gdy popatrzymy na nią nie od strony taksonomicznej, lecz ekologicznej. Nawet wtedy, gdy różnice taksonomiczne będą większe, rzuci się nam w oczy podobieństwo morfologiczne gatunków słodko- i słonowodnych, szczególnie podobieństwo aparatów lokomotorycznych oraz aparatów służących do zbierania pokarmu. Podobieństwo to jest prawdopodobnie wyrazem homologicznych lub analogicznych przystosowań do trybu życia, czyli przede wszystkim sposobów zaspokajania głodu i sposobów unikania niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy. Zarówno zwierzęta planktonowe, jak też ryby, są wiecznymi tułaczami, lepiej (ryby) lub gorzej (zooplankton) przeciwstawiającymi się prądom wody, wolniej lub szybciej, w mniejszej lub większej skali przestrzennej, przemieszczającymi się z miejsca na miejsce.

Tego miejsca nie da się jednak określić w taki sposób, w jaki to tradycyjnie czynimy w stosunku do każdego zwierzęcia zamieszkującego inne środowiska, lądowe czy wodne, których strukturę przestrzenną tworzy roślinność (jak w lesie czy litoralu jeziornym) lub „zwierzęcość” (jak na rafie koralowej). Struktura przestrzenna wód otwartych nie jest bowiem wynikiem trwałych konstrukcji żywych lub obumarłych tkanek roślinnych czy zwierzęcych, które trwają poprzez stulecia wskutek stopniowej wymiany osobników populacji tych samych gatunków (klimaks) lub też wymianę całych populacji, wymianę jednych gatunków na drugie (sekalne stadia sukcesji).

Struktura przestrzenna ekosystemów lądowych, chociaż — przynajmniej w ekosystemach leśnych — niewątpliwie trójwymiarowa, opisywana jest na ogół w planie płaszczyzny, jako mapy roślinności, areały osobnicze zwierząt, czy zasięgi geograficzne gatunków. Nic w tym dziwnego zważywszy, że pojemność środowiska (K) jest pochodną powierzchni gleby, z której kiełkują, w której się zakorzeniają i z której pobierają podstawowe składniki pokarmowe rośliny, i na której bronią swych areałów pokarmowych zwierzęta. Nikomu nie przyszłoby chyba do głowy, by zagęszczenie sosny (*Pinus silvestris* L.) lub nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus* L.) przedstawić w liczbie osobników na metr sześcienny. Tymczasem właśnie liczba osobników na metr sześcienny czy na litr jest podstawową miarą liczebności populacji rośliny planktonowej czy też planktonowego zwierzęcia, takiego jak *Daphnia*.

O ile więc w ekosystemach lądowych życie organizuje się głównie według dwóch współrzędnych wyznaczających powierzchnię, o tyle w ekosystemach wód otwartych podporządkowane jest ono pojedynczej osi pionowej, wzdłuż której zmieniają się wszystkie podstawowe czynniki środowiskowe tego trójwymiarowego oczywiście środowiska, a szczególnie natężenie światła obniżające się wraz ze wzrostem głębokości. Światło słoneczne jest dla życia w toni wodnej istotne aż w trzech odmiennych aspektach:

1) to podczerwona część jego widma decyduje w różnych porach roku, a szczególnie latem, o temperaturze wody na różnych głębokościach, o stratyfikacji termicznej i o przebiegu gradientu termicznego oddzielającego ciepłe wody powierzchniowe (epilimnion) od zimnych wód głębinowych (hypolimnionu) warstwą metalimnionu, czyli warstwą bardziej lub mniej ostrego skoku temperatury (termokliny), a co za tym idzie, również skoku w gęstości i lepkości wody. Dla małych organizmów planktonowych gradient ten, szczególnie zaś gradient lepkości, stanowi olbrzymi, niedoceniany do dziś problem (więcej na ten temat w artykule Abrusána w tym numerze KOSMOSU),

2) widzialna część widma słonecznego decyduje o natężeniu fotosyntezy, które maleje wraz ze spadkiem natężenia światła w głąb, aż do granicznej wartości wyznaczającej zasięg warstwy eufotycznej, tym samym więc wyznaczającej kolejny podział słupa wody na jego bogatą w pokarm roślinny powierzchniową warstwę eufotyczną i ubogą w pokarm, choć zasobniejszą w mineralne sole pokarmowe warstwę głębinową,

3) ta sama widzialna część widma, „widzialna” przecież nie tylko dla chlorofilu chloroplastów, ale również dla w znacznym stopniu homologicznego pigmentu oka *Daphnia* czy płoci, decyduje o poziomie oświetlenia wody, malejącym oczywiście wraz z głębokością aż do pewnej określonej wartości granicznej. Głębokość tego granicznego natężenia światła dzieli słup wody w jeszcze inny sposób. Poniżej tej głębokości płoc nie jest w stanie dojrzeć *Daphnia*, a sandacz czy duży okoń, ani też perkoz, kormoran, zimorodek czy rybitwa, nie jest w stanie dojrzeć płoci. Oczywiście głębokość ta może być odmienna w przypadku *Daphnia* i płoci, czy dwóch gatunków tego samego rodzaju *Daphnia* lub nawet dwóch osobników tego samego gatunku *Daphnia*. Odmienna jest oczywiście również przy różnej przezroczystości wody, a także przy różnym natężeniu światła na powierzchni, na przykład w samo południe i o

północy, i stąd właśnie dobowe migracje *Daphnia* (artykuł DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU) i dobowe zmiany rozmieszczenia płoci (artykuł SŁONIA w tym numerze KOSMOSU) jako wyraz poszukiwania kompromisu pomiędzy korzyścią z żerowania w bogatej w pokarm warstwie powierzchniowej (oraz szybszego wzrostu w tej warstwie z uwagi na wyższą jej temperaturę) i korzyścią z chronienia się w refugium głębokich warstw wody (Ryc. 1).

Zwierzę wód otwartych żyje więc „wzdłuż osi pionowej”, bez poświęcania nadmiernej uwagi stronom świata. Oczywiście nie tylko większe ryby, ale również bezkręgowce zwierzęta planktonowe, potrafią pokonywać przestrzeń w płaszczyźnie poziomej, co w niewielkich jeziorach i zatokach morskich może mieć jakieś znaczenie praktyczne (patrz artykuł SŁONIA w tym numerze KOSMOSU). Jednak oba dyskutowane tu podstawowe atrybuty dostosowania osobnika realizują się głównie wzdłuż gradientów pionowych natężenia światła, koncentracji pokarmu i stopnia zagrożenia przez drapieżcę. Jest to, bardziej niż u ryb, oczywiście u zwierząt planktonowych, szczególnie tych z wielkich zbiorników wodnych.

U takich zwierząt jakakolwiek wędrówka na wschód czy na południe nie ma większego sensu, ponieważ środowisko jest dość jednorodne wskutek nigdy nieustających procesów mieszania się wód. Nie ma też po drodze punktów orientacyjnych, którymi na osi pionowej mogą być zmiany natężenia światła, koncentracji pokarmu i temperatury, a także zmiany stężenia niezliczonych substancji mineralnych i organicznych, wśród nich również i tych, które można potraktować jako informację o sytuacji pokarmowej i zagrożeniu ze strony drapieżcy. W płaszczyźnie poziomej nie ma więc miejsc wartych zapamiętania, w których pozostawić można by coś do zjedzenia na później, których należałoby za wszelką cenę unikać jako szczególnie niebezpiecznych, w których można by spotkać ponownie tego samego partnera do rozrodu (może to wcale nie przypadek, że rozród bezpłciowy poprzez partenogenezę rozpowszechniony jest właśnie u zwierząt planktonowych?). Nie ma też żadnych kryjówek, żadnych nor, żadnych miejsc bardziej ocienionych niż inne, żadnych kamieni, pod które można by się schronić (o takich kryjówkach więcej w artykule RUTKOWSKIEGO w tym numerze KOSMOSU).

Zwierzę planktonowe pozostaje więc od chwili narodzin aż po chwilę swej śmierci mniej lub bardziej wyeksponowane na zagrożenie ze strony drapieżcy, którym początkowo bywa któryś z drapieżników bezkręgowych, a w miarę wzrostu wymiarów ciała wraz wiekiem nie-

uchronnie staje się nim ryba planktonożerna. Niebezpieczeństwa z jej strony może się wystrzegać jedynie poprzez konsekwentne unikanie miejsc dobrze oświetlonych, w których taki drapieżca jest skuteczny (warstw powierzchniowych w czasie dnia) oraz poprzez redukcję najbardziej widocznych elementów swego ciała. Ponieważ są nimi najczęściej noszone przez samice jaja i pokarm zgromadzony w przewodzie pokarmowym, to otwiera się tu pole do poszukiwania kolejnych kompromisów pomiędzy koniecznością maksymalizacji wzrostu i rozrodu oraz koniecznością pozostania przy życiu. U wielu gatunków rozwiązaniem jest wcześniejsze przystępowanie do rozrodu, gdy wielkość ciała nie przekroczyła jeszcze wartości progowej, powyżej której ryzyko gwałtownie rośnie. Ta wartość progowa jest oczywiście odmienna dla różnych gatunków, co wynika z międzygatunkowych różnic w morfologicznych cechach osobniczych, które u wielu gatunków mogą być modyfikowane na drodze indukcji poprzez chemiczną informację o pojawieniu się niebezpieczeństwa (więcej na ten temat w artykule RUTKOWSKIEJ i PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU).

Nasze wieloletnie obserwacje nad odżywianiem się ryb planktonożernych i jego skutkami wywoływanymi u potencjalnych ofiar sugerują, że takich progowych, specyficznych dla gatunku wartości należy oczekiwać nie tylko w ontogenezie osobnika, ale również w demografii populacji. Choć eksperymentalne i terenowe prace na ten temat zostały dopiero rozpoczęte, to już obecnie wydaje się, że każdy gatunek potencjalnej ofiary charakteryzuje się specyficznym zagęszczeniem progowym, poniżej którego ryba planktonożerna przestaje się tym gatunkiem interesować kierując swą myśliwską uwagę ku innemu gatunkowi, którego zagęszczenie znalazło się akurat powyżej wartości progowej (GLIWICZ 1999). Jest to spostrzeżenie o tyle istotne, że skłania nas ono do pewnej refleksji na temat symetrii w oddziaływaniu pokarmu i drapieżcy na dynamikę populacji w ogóle. Dlatego do spostrzeżenia tego pragnę powrócić w rozdziale „Pomiędzy głodem i zagrożeniem ze strony drapieżcy — kwestia symetrii”.

Równoczesne konsekwencje selektywnego drapieżnictwa ryb planktonożernych dla demografii populacji ofiar z jednej strony, a z drugiej dla behawioru, historii życia i morfologii osobnika, są wielce kłopotliwym utrudnieniem badań terenowych podejmowanych dla weryfikacji wyników prac eksperymentalnych. Trudno bowiem te dwie odmienne konsekwencje od siebie oddzielić, gdy analizujemy różnice w środowiskach o odmiennej presji drapieżcy, czy też

zmiany, których oczekujemy wskutek naturalnego lub eksperymentalnego zwiększenia lub zmniejszenia tej presji, na przykład we wspomnianych już wcześniej zabiegach biomanipulacyjnych. Najtrudniejsze do oddzielenia od siebie są demograficzne i osobnicze efekty działania drapieżcy w historii życia ofiary, na przykład wielkość ciała w chwili osiągnięcia dojrzałości, przy pierwszej próbie reprodukcji. A to dlatego, że ryba selektywnie usuwając większe samice noszące jaja, prowadzi do wzrostu w populacji udziału mniejszych samic noszących jaja, zwiększając w ten sposób prawdopodobieństwo natrafienia na coraz mniejsze samice noszące jaja. Nie możemy mieć zatem pewności, czy obserwowane mniejsze wymiary samic noszących jaja są wynikiem rzeczywistej redukcji rozmiarów ciała w chwili przystąpienia do rozrodu, którą traktować możemy jako obronę przed drapieżcą, indukowaną poprzez informację o wzroście zagrożenia ze strony tego drapieżcy, czy też jest to zmiana czysto demograficzna wynikająca z selektywnego usunięcia większych samic noszących jaja przez selektywnie działającego drapieżcę.

Wspomniane tu utrudnienie jest jednak bagatelą w porównaniu z korzyściami, jakie odnieść można z wykorzystania zwierząt planktonowych dla badań nad demograficznymi i osobniczymi aspektami oddziaływań drapieżnictwa i pokarmu. Korzyści te wynikają z wielu specyficznych cech, które charakteryzują zarówno środowisko wód otwartych, jak też zamieszkujące je organizmy. Cech, które umożliwiają zastosowanie skuteczniejszych metod ułatwiających rozwiązywanie złożonych kwestii ekologii populacyjnej, behawioralnej i ewolucyjnej.

Spośród cech omówionych powyżej, najważniejszymi wydają się jednorodność (homogenność) i nietrwałość (zmiennosc) struktur przestrzennych wynikająca ze specyfiki przestrzennej organizacji wód otwartych. Strukturę przestrzenną pelagialu tworzy przecież nie masa organizmów, jak na lądzie i w litoralu, ale chemiczne ślady ich aktywności, włącznie z deficytami tlenowymi w głębszych warstwach wynikającymi z procesów rozkładu oraz z szybkim zanikiem światła pod powierzchnią wynikającym z obfitości organizmów autotroficznych w powierzchniowej warstwie eufotycznej. Homogenność zapewnia wysoką powtarzalność oceny stanu (wielkości osobnika czy zagęszczenia populacji) lub intensywności procesu (tempa wzrostu osobnika czy populacji, a nawet całego zespołu, np. wielkości produkcji pierwotnej), pospołu zaś z nietrwałością oraz mikroskopijnymi wymiarami i krótkim czasem życia dominujących organizmów, zwiększa prawdopodo-

bieństwo prawidłowego odtworzenia warunków naturalnych we wnętrzu niewielkiej butelki, o ile mniejsze, gdy próbujemy odtworzyć sytuacje typowo „ładowe” (wyobraźmy sobie pełne odwzorowanie i utrzymanie w ciągu znaczącej części okresu trwania życia analizowanego organizmu sytuacji, w jakiej w warunkach naturalnych występuje sosna pospolita lub sikorka bogatka).

Nietrwałość struktur przestrzennych wynika ze znacznie bardziej doniosłej cechy, jaką są małe rozmiary oraz krótkie cykle życiowe organizmów wód otwartych, szczególnie producentów (planktonowych glonów i cyanobakterii) i roślinożerców (filtrujących zwierząt planktonowych), co zapewnia szybkie zmiany demograficzne, w tym również szybką demograficzną reakcję na zmiany poziomu pokarmu lub intensywności drapieżnictwa. Stwarza to możliwość corocznego śledzenia procesu wtórnej sukcesji ekologicznej z charakterystycznym następstwem gatunków (SOMMER 1989) i stwarza szansę na uzyskanie odpowiedzi ewolucyjnej na zmianę żyzności środowiska (poziomu pokarmu), albo też na zmianę intensywności lub rodzaju drapieżnictwa w czasie naukowego życia badacza, a może nawet w czasie kilkuletnich studiów doktoranckich.

W przeciwieństwie do sytuacji ładowych i litoralnych, biocenozy wód otwartych charakteryzują się też inną cechą, która jest pochodną małych rozmiarów i krótkiego życia. Cechą tą jest wielka podatność na działanie konsumenta z wyższego poziomu troficznego, roślinożercy lub drapieżcy, przy czym roślinożercę traktować tu musimy jak drapieżcę, który zjadając rośliny w całości jest głównym źródłem śmiertelności w populacjach glonów. Jest to zresztą kolejnym uproszczeniem ułatwiającym badania oraz interpretację wyników. Podatność roślin i cyanobakterii na działanie takich roślinożerców jak *Daphnia* i podatność roślinożerców na działanie takich drapieżców jak płoć, zapewnia nie zdarzającą się na lądzie i w litoralu, możliwość zaobserwowania efektów drapieżnictwa w demografii populacji ofiary w krótkim czasie, w ciągu kilku zaledwie tygodni.

Pewien komfort wynika też z ekologicznego podobieństwa pomiędzy gatunkami reprezentującymi ten sam poziom troficzny. Nie tylko wśród roślin i cyanobakterii, ale i wśród roślinożernych zwierząt planktonowych rozpowszechniona jest niemal identyczna nisza pokarmowa, czasami trochę tylko „włączona” (z ang. inclusive niche), ponieważ jedne gatunki filtratorów, te o większych wymiarach ciała, mają szersze spektra wielkości odfiltrowywanych cząstek zawiesiny pokarmowej i, wobec

tę, gdy mniejszych cząstek pokarmu zaczyna brakować bo eksploatują je wszyscy roślinożercy, do dyspozycji tych o większych wymiarach ciała pozostają jeszcze większe cząstki pokarmu, gdy tymczasem konkurenci o mniejszych wymiarach ciała głodują. Wobec podobnych wymagań pokarmowych, konkurencja o zasoby jest w zespołach roślinożerców planktonowych niezwykle silna, co oczywiście ułatwia jej obserwację i prace eksperymentalne na jej temat.

Prace nad międzygatunkową konkurencją o zasoby są zdecydowanie łatwiejsze na modelu filtrujących zwierząt planktonowych niż planktonowych roślin i cyanobakterii, ponieważ przedmiotem konkurencji o zasoby u zwierząt jest jeden jedyny rekwizyt, a mianowicie zawiesina cząstek pokarmu (glonów, bakterii i detrytusów), zawierająca energię związków organicznych oraz wszelkie makro- i mikroelementy, gdy tymczasem rośliny ubiegać się muszą o rozmaite rekwizyty na odmiennie sposoby i w różnych miejscach, osobno o energię słoneczną i dwutlenek węgla w warstwach blisko powierzchni, osobno o fosforany i związki azotu w głębokich warstwach wody. Mimo to, jednak, to właśnie dla roślin planktonowych stworzony został pierwszy mechanistyczny wielowymiarowy model konkurencji o więcej niż jeden rekwizyt środowiska (TILMAN 1982). To nie przypadek, jak sądzę, że model ten nie narodził się w oparciu o studia nad roślinnością lądową, ponieważ na lądzie rzecz jeszcze bardziej komplikuje dodatkowy rekwizyt, jakimi staje się woda, jakże często spełniająca tu rolę czynnika minimum. Rzecz komplikuje też zupełnie niezależny mechanizm zabiegania o dwutlenek węgla, który w środowisku wodnym pobierany jest jako jony węglanowe tą samą drogą, co jony fosforanowe, azotanowe i jony innych ważnych pierwiastków. Zmusza to roślinę lądową do jednoczesnych wysiłków czynionych aż w trzech odmiennych kierunkach: w górę ku słońcu ponad korony innych roślin, „w bok” poprzez aparaty szparkowe ku zasobom atmosferycznego dwutlenku węgla wokół liści i w dół ku zasobom wody i soli mineralnych w glebie.

Dzięki maksymalnej prostocie procesu konkurencji o zasoby wśród zwierząt planktonowych, wynikającej z podobieństwa nisz pokarmowych, możliwa jest relatywna ocena siły kon-

kurencyjnej różnych gatunków. Gatunkiem konkurencyjnie silniejszym jest ten, który potrafi zrekompensować swe wydatki energetyczne wystarczająco dużą ilością zasymilowanego pokarmu przy niższej koncentracji pokarmu w środowisku, niż inne gatunki. Ta graniczna koncentracja pokarmu jest tym niższa, im większe są wymiary ciała (GLIWICZ 1990). Potwierdza to obserwowany przez nas fakt monopolizowania zasobów przez pojedynczy gatunek planktonowego roślinożercy o dużych wymiarach ciała wszędzie tam, gdzie w wodach otwartych nie ma ryb. Tak dzieje się w Wielkim Słonym Jeziorze w Utah, gdzie jedynym zwierzęciem jest blisko dwucentymetrowej długości liścionóg *Artemia franciscana*, a także w Czar-nym Stawie pod Rysami, gdzie jedynym roślinożercą jest ponad-dwumilimetrowa (to dalej niemało jeśli zważyć, że wioślarki przystępują niekiedy do rozrodu z chwilą osiągnięcia długości 0,6 mm) *Daphnia pulicaria*, a współwystępujący z nią *Cyclops abyssorum taticus* odżywia się jej noworodkami i jajami pożeranymi w komorach łęgowych lub wysysanymi jeszcze z jajowodów (GLIWICZ i współaut. w druku). Jednak w większości środowisk pelagicznych, wysoce selektywne ryby planktonożerne uniemożliwiają wzrost populacji gatunków o dużych wymiarach ciała powyżej pewnej progowej wartości zagęszczenia, żaden z tych gatunków nie jest zatem w stanie „wypełnić środowiska” osiągając zagęszczenie populacji zbliżone do pojemności środowiska, K. Niewykorzystane w pełni zasoby zapewniają więc wyższą koncentrację pokarmu, wyższą od koncentracji progowej wielu gatunków o mniejszych wymiarach ciała. W ten sposób silne drapieżnictwo sprzyja znacznemu zwiększeniu różnorodności gatunkowej. „Jednogatunkowe zespoły” roślinożerców planktonowych w bezrybnych środowiskach niedostępnych dla wędkarzy jezior polarnych i wysokogórskich są, moim zdaniem, nie tylko najmocniejszym potwierdzeniem zasady konkurencyjnego wykluczenia HARDINA (1960) i reguły Gausego („jeden gatunek w jednej niszy”), ale też najsilniejszym dowodem olbrzymiej roli ryb jako drapieżców w kształtowaniu wielogatunkowych zespołów zooplanktonu w wodach otwartych jezior, mórz i oceanów.

SPECYFIKA DZIAŁANIA DRAPIEŻCY

Niezależnie od specyfiki otwartych wód pelagialu, swą bogatą specyfikę ma również drapieżnictwo. Wiele z tej specyfiki dotyczy potencjalnej ofiary i o tym była mowa powyżej. Istnieje

jednak równie fascynujący aspekt odwrotny, na który popatrzeć należy z pozycji drapieżcy. Ponieważ wiele informacji na ten temat odnaleźć można w tym numerze KOSMOSU w artykule

KOPERSKIEGO, tu ograniczę się jedynie do krótkiej dygresji związanej z pytaniem, dlaczego żyjące na wolności zwierzęta są zazwyczaj głodne.

Chyba to nie przypadek, że najbardziej jaskrawe przykłady długotrwałego głodowania spotykamy nie wśród roślinożerców, lecz u drapieżców. To prawda, że głodni bywają również typowi roślinożercy. To oni właśnie głodni są najczęściej wskutek konieczności inwestowania wielkiej ilości czasu w inwigilację środowiska, by nie dać się zaskoczyć drapieżcy. Świadczy o tym wiele znakomicie wyjaśnionych przykładów, jakie odnaleźć można w podręczniku ekologii behawioralnej KREBSA i DAVISA (1993). A jednak prawdziwy głód zdarza się częściej drapieżcy, szczególnie temu prawdziwemu myśliwemu niż zbieraczowi. Kiedyś, ze studentami Darwinowskich kursów biologii ewolucyjnej i Nickiem Davisem jako przewodnikiem po ekologii behawioralnej, przez kolejnych kilka poranków obserwowaliśmy w Masajmara, na granicy Kenii i Tanzanii, te same dwie lwice godzinami podchodzące stado antylop. Oczywiście znaczny odsetek stada stanowiły antylopy z „głowami do góry”, (ang. heads up) (odsetek tym oczywiście mniejszy im większe stado), nic więc dziwnego, że lwice odchodziły po kilku godzinach znowu głodne (dzięki temu mogliśmy wreszcie kończyć obserwacje rozpoczynane przed wschodem słońca, by z ulgą powrócić do obozowiska na prawdziwe angielskie śniadanie). Głodne były pozostawiane bez opieki kocięta, a jeszcze głodniejszy odgoniony od grupy stary samiec, który nie potrafił znaleźć sobie partnerów łowieckich.

Nagminność głodowania u zwierząt drapieżnych, powszechność długich okresów bez kęsa w paszczy, wynagradzana co prawda od czasu do czasu łatwym do strawienia i wartościowym białkowo łupem, zwróciła na siebie moją uwagę kilkanaście lat wcześniej. Zdarzyło się to również w Afryce, gdzie przez kilkanaście miesięcy analizowałem przewody pokarmowe planktonożernej ryby odławianej z jednego z tamtejszych jezior. Była to słodkowodna endemiczna sardynka z Jeziora Tanganika, *Limnothrissa miodon* Meigen, która do wielkich zbiorników zaporowych na Zambezi, Kariba i Cahora Bassa, trafiła drogą introdukcji. Odławiając sardynki co tydzień mogłem, z prawdziwym zdumieniem, zaobserwować, jak szybko ryby te przyrastały, by osiągnąć dojrzałość płciową w niespełna pół roku, choć w ich przewodach pokarmowych nie spotykałem żadnego wartościowego pokarmu. Aż wreszcie, pewnej nocy, złowiliśmy sardynki objedzone zooplanktonem. Dopiero po jakimś

czasie zrozumiałem, że cały przyrost masy ciała ryb realizował się kosztem pokarmu zdobywanego jedynie raz w miesiącu, w ciągu kilku zaledwie godzin dwóch lub trzech z rzędu nocy księżycowych w czasie pełni, gdy najedzenie się umożliwia tym planktonożercom specyficzna sekwencja zachodu słońca i wschodu księżyca, zdarzająca się jedynie tuż po pełni księżyca (GŁIWICZ 1986a, 1986b).

Ta „księżycowa pułapka” działa przez okrągły rok i jednocześnie jest najbardziej regularna w pobliżu równika, gdzie w czasie księżycowej pełni, równocześnie na zachodzie za linią widnokregu ginie opuszczająca się pionowo czerwona i wielka tarcza słońca, a naprzeciw, na wschodzie, wynurza się równie gwałtownie wędrująca pionowo w górę, niemal równie wielka, tarcza księżyca. Następnego wieczoru o tej samej porze, około 18-tej, słońce powtarza dokładnie swą drogę tonąc za linią horyzontu, ale księżyc tym razem wszędzie dopiero o godzinę później gwałtownie rozświetlając afrykańską noc po okresie nieprzeniknionej ciemności. Ta godzinna ciemność, dwugodzinna następnego wieczoru, trzygodzinna kolejnej nocy, sprawia, że zwierzęta planktonowe niepowstrzymane przez światło migrują ku powierzchni, by pod osłoną ciemności objadać się bogatą tu zawiesiną pokarmową. Nie są w stanie przewidzieć, co je wkrótce czeka. Po gwałtownym wschodzie prawie pełnego jeszcze księżyca następuje prawdziwa rzeź. Oczekujące na ten moment ryby objadają się bez umiaru wyeksponowanymi nagle w świetle wschodzącego księżyca zwierzętami zaskoczonymi w pobliżu powierzchni wody, gdzie stają się nagle znakomicie widoczne i całkowicie bezbronne. Populacje wielu gatunków skorupiaków zostają tej nocy zdziesiątkowane. Ze względu na swe względnie duże wymiary, pierwsza zdziesiątkowana zostaje *Daphnia lumholzi*. Następnej nocy kolej przychodzi na inne gatunki o mniejszych wymiarach ciała. Po dwóch lub też trzech księżycowych nocach, liczebności większości skorupiaków zredukowane zostają stukrotnie, poniżej takiego poziomu, który stanowi prawdopodobnie granicę opłacalności dla żerującej ryby (więcej na ten temat w rozdziale „Pomiędzy głodem a zagrożeniem ze strony drapieżcy — kwestia symetrii”). Sardynki rezygnują więc z aktywnego żerowania w otwartych wodach i próbują szczęścia gdzie indziej, pozwalając na stopniową odbudowę wysokiej liczebności w populacjach zwierząt planktonowych. Dynamika liczebności każdej populacji jawi się jako regularny cykl księżycowy. Przez kilka tygodni przewody pokarmowe sardynki są puste lub wypełnione drobnymi

kamieniami i korą obgryzioną z zatopionych drzew sawanny. Długotrwałe okresy głodowania i krótkie okresy wielkiego żarcia widoczne są nawet w otolitach sześciomiesięcznych sardynek w postaci sześciu okresów intensywnego przyrostu masy ciała.

Zjawisko pułapki księżycowej spotkało się początkowo z zainteresowaniem i próbami wykrycia podobnej periodyki lunarnej w układach lądowych (analiza szczątków gryzoni w wypluwkach afrykańskiej sowy), komentowane było nawet w „Nature” (HUNTINGFORD i METCALFE 1986) czy „Priroda” (GHILAROV 1988), i zachęcało do zwariowanych nieco spekulacji na temat genezy cyklu menstruacyjnego u kobiety (najwyższe dostosowanie u niewiast miesięczujących w czasie pełni, gdy większość „prawdziwych” mężczyzn udała się na wielodniową wyprawę łowiecką). Pułapka księżycowa nie doczekała się jednak nazbyt wielu potwierdzających regularność publikacji (GLIWICZ 1999a). Sądzę, że na wyrazistość tego zjawiska w Cahora Bassa złożyły się aż trzy czynniki. Na specyficzne cechy drapieżnictwa i specyfikę pelagialu nałożyła się tu specyfika suchych, bezchmurnych tropików z regularnymi zmianami oświetlenia, nagłym wschodem i zaskakująco szybkim zachodem, niezmiennie o szóstej rano i szóstej wieczorem przez cały rok, zawsze w tych samych warunkach temperatury. Choć obok, w środowiskach lądowych, pora sucha przechodziła w deszczową, a deszczowa w suchą, gwałtownie i synchronicznie zakwitały baobaby rozsiewając wokół siebie zniewalającą piękną woń lub nagle zapalały się wokół jeziora wyschnięte na wiór trawy sawanny, życie w jeziorze biegło po swojemu, nie odczuwając najmniejszych konsekwencji sezonowości życia na lądzie. Sezonowość, która w tropikach jest konsekwencją braku lub nadmiaru wody, nie za bardzo ujawnić się może w środowisku, w którym *ex definitione* wody nie brakuje. Biologowie dają to do ręki niezwykle wprost możliwości badań nad mechanizmami działania przyrody. W odróżnieniu od tego, co oferuje mu przyroda naszej strefy klimatycznej, ma on w tropiku do dyspozycji wszystkie 365 dni i wszystkie 365 nocy całego roku. A co ważniejsze, pozbyć się tam może wszechogarniających, potężnych sił sterujących intensywnością procesów życiowych — zmian natężenia światła słonecznego i fotoperiodu, a w ślad za nimi zmian temperatury i stratyfikacji wody, fotosyntezy oraz tempa wszelkich procesów wzrostu, wśród nich nade wszystko wzrostu osobnika i dynamiki liczebności populacji (GLIWICZ 1999a).

Zrozumiałem to, gdy po powrocie z Afryki podejmowaliśmy kolejne nieudane próby odna-

lezienia cyklu księżycowego w populacjach zwierząt planktonowych Jeziora Roś, naszego nowego obiektu badań, odkąd nad brzegami tego jeziora powołana została w roku 1983 do życia nasza Stacja Terenowa w Pilchach. Wieloletnie badania w czasie wielu letnich sezonów zakończyły się niepowodzeniem. Musieliśmy uznać, że każdy z chwilowych szczytów liczebności populacji któregośkolwiek z dominujących gatunków skorupiaków jest dziełem zwykłego przypadku, takiego na przykład zbiegu okoliczności, że w jasną noc księżycową zasłonięta przez kilka minut tarcza księżyca wydobywa się raptownie spoza kłębiastego obłoku oświetlając powierzchniowe warstwy wody. A może to słońce wychodzące gwałtownie spoza ciemnej chmury? A może światło błyskawicy w ciemną czerwcową noc? To właśnie wczorajszego wieczoru, 11 czerwca roku 1999, w czasie naszych codziennych połowów stynki na Jeziorze Mikołajskim, błyskało się wokół nas co kilkanaście sekund przez dwie godziny, dopóki nie zapadła kompletna ciemność pochmurnej, bezksiężycowej nocy. Ciekawe, czy przewody pokarmowe złowionej wczoraj stynki będą bardziej wypełnione, niż tej odłowionej dzisiaj i przedwczoraj.

Pułapka księżycowa oraz wszelkie możliwe jej odmiany pozwalają lepiej zrozumieć dlaczego głodni są częściej drapieżcy niż roślinożercy. Roślinożercom do pasienia się nie potrzebne jest światło. A przynajmniej nie jest im potrzebne w tym stopniu, co drapieżcom. Roślinożercy zdobywają zasoby w jednostajnym, monotonnym procesie żerowania lub nigdy nieustającej filtracji, nie przejmując się nadmiernie tym, co trafiło do żołądka, jeśli tylko żołądek zostaje w dostatecznym stopniu wypełniony pokarmem. Nie muszą one nadmiernie inwestować w procesy zdobywania pożywienia, ale też pożywienie to nie ma najczęściej wysokiej wartości odżywczej i nie jest wcale łatwe do strawienia bez pomocy ze strony symbiotycznej flory bakteryjnej i grzybowej oraz fauny wyspecjalizowanych gatunków orzęsków. Drapieżcy natomiast są zazwyczaj głodni. Nie mogą przecież w swych krótkich przewodach pokarmowych trawić opakowanych w ligninę i celulozę tkanek roślinnych, ale też najadają się od czasu do czasu pokarmem o najwyższej wartości odżywczej. Niekiedy dają za wygraną i, by nie odżywiać się jak słodkowodna sardynka z Afryki kamieniami i korą obgryzaną z zatopionych drzew, przechodzą do roślinożerności, jak czyni to z wiekiem płoń (PREJS 1984). O ile roślinożercy muszą „marnotrawić” czas na stałą, jakże kosztowną inwigilację środowiska, w wyniku której maleje ich racja pokarmowa, o tyle drapieżcy poświęcać muszą olbrzymią część swego życia na cza-

sochłonne zabiegi łowieckie. Jakże odmiennie sytuują się tu względem siebie pokarm i dra-

piezca, oddziaływania od dołu i oddziaływania od góry eltonowskiej piramidy troficznej.

POMIĘDZY GŁODEM I ZAGROŻENIEM ZE STRONY DRAPIEŻCY — KWESTIA SYMETRII

Na koniec tego artykułu pragnę przedyskutować pewną wątpliwość co do sposobu oglądania pojedynczego organizmu oraz całej populacji, jako obiektu znajdującego się „pomiędzy młotem i kowadłem”, pomiędzy oddziaływaniami od szczytu i od podstawy piramidy troficznej, które we współczesnej literaturze limnologicznej wydają się w pełni ze sobą symetryczne. Czy rzeczywiście są one symetryczne i czy na pewno jesteśmy uprawnieni do patrzenia na presję drapieżcy i limitację pokarmową w taki sposób, w jaki zaprezentowane to zostało w tym artykule?

Wątpliwość rodzi się już wtedy, gdy zdamy sobie sprawę z takiej choćby oczywistości, jak niewspółmierność zjawiska śmierci i zjawiska głodowania. Przecież dla pojedynczego organizmu wcale nie jest obojętne, które ryzyko podejmować, ryzyko utraty życia czy też ryzyko głodowania. Lepiej przecież być głodnym, ale żywym, niż najedzonym, ale martwym. Gdy niedojadać i głodować można wielokrotnie, zostać zabitym, by zaspokoić czyjś głód, można być tylko jednorazowo. W taki też sposób „postrzega” ten dylemat darwinowski dobór naturalny. I to właśnie dlatego zwierzęta są zazwyczaj głodne (jeśli nie są martwe). Wątpliwość tę wzmacnia podstawowa różnica pomiędzy mechanizmami kontrolującymi rozrodczość i śmiertelność w populacjach zwierząt. Rozrodczość wynika przecież z procesów — jest funkcją tempa wzrostu i produkcji potomstwa. Śmiertelność natomiast uzależniona jest bardziej od stanu. Jej natężenie wynika z zagęszczenia populacji, bo to funkcją zagęszczenia właśnie jest natężenie drapieżnictwa. Zatem porównanie do „młota i kowadła” nie jest tu całkiem od rzeczy, bo kowadło działa jako stan, energia potencjalna, a młot jako proces, zawarta w pędzie spadającej na kowadło żelaznej masy energia kinetyczna.

To prawda, że limitujące działanie pokarmu z jednej strony, a drapieżcy z drugiej, daje się obserwować w środowisku wód otwartych o wiele lepiej niż w jakimkolwiek innym i, że symetria obu rodzajów działania wydaje się tu oczywista. Wynika to jednak ze specyfiki tego środowiska i zamieszkujących je organizmów przedstawionej w rozdziale „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”. Nie bez znaczenia jest tu przede wszystkim to, że biocenoza pelagiczna nie posiada w swej strukturze troficznej takiego szczytowego

drapieżcy, który w innych biocenozach cieszy się bezwzględny immunitetem króla zwierząt (zazwyczaj rolę drapieżcy przejmują w stosunku do takiego szczytowego drapieżcy pasożyty). Biocenoza pelagialu, szczególnie pelagialu jeziornego (bo w morzach i oceanach mamy jednak żarłaczę olbrzymie i kaszaloty), swego szczytowego drapieżcę ma na zewnątrz w postaci ptaków rybożernych (i rybaków), z którymi liczyć się muszą najbardziej nawet drapieżne ryby. To zewnętrzne drapieżnictwo nie jest jednak zazwyczaj brane pod uwagę przy analizie zależności troficznych wzdłuż łańcucha pokarmowego. Cała kaskada oddziaływań od szczytu ku podstawie piramidy troficznej wydaje się przeto w takiej biocenozie bardzo podobna do kaskady oddziaływań odwrotnych, od podstawy piramidy ku jej szczytowi, od planktonowych producentów, glonów i cyanobakterii, poprzez roślinożerców, ku małym planktonowym drapieżnikom bezkręgowym, rybom planktonożernym i rybom rybożernym. W takiej biocenozie osobnik każdego gatunku znajduje się zawsze pomiędzy perspektywą głodowania i zagrożeniem ze strony drapieżcy, również wtedy, gdy jest dużym okoniem czy sandaczem. Nawet roślinożerstwo podporządkowuje się regułom działającym pomiędzy wyższymi poziomami troficznymi, ponieważ jest przecież w gruncie rzeczy drapieżnictwem. Zjadanie glonów nie przypomina wcale pasienia się roślinożerców z innych środowisk, gdzie odgryzana czy wysysana roślina nie tylko nie traci życia, ale może w dużym stopniu przyspieszonym wzrostem kompensować ubytki wyeksploatowanych przez roślinożercę tkanek.

A jednak, w tym tak jasnym i konsekwentnym „planie działania przyrody” w wodach otwartych, istnieje pewna, istotna moim zdaniem, różnica w oddziaływaniach od góry i oddziaływaniach od dołu piramidy troficznej (ang. top-down and bottom-up effects), która zdecydowanie burzy symetrię, jaką w nich zazwyczaj nieopatrznie i, jak sądzę, nieprawnie zakładamy. Ten brak symetrii w sposobie działania drapieżcy i pokarmu burzy też trochę logikę głównej tezy tego artykułu, która zawarta jest w jego tytule.

Źródłem mojego niepokoju stały się ostatnio spostrzeżenia zaprezentowane w rozdziale „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”, z których wynika,

że bez względu na to, jak wielki jest wysiłek reprodukcyjny, jak wielkie jest tempo wzrostu i dojrzewania oraz tempo produkcji potomstwa, o zagęszczeniu populacji zadecyduje ostatecznie drapieżca. Zagęszczenie populacji zostanie wyznaczone przez drapieżcę na takim poziomie, jaki dla drapieżcy będzie poziomem krytycznym, poniżej którego dalsza eksploatacja danej ofiary staje się mniej opłacalna niż eksploatacja innych gatunków, choćby nawet mniej korzystnych z punktu widzenia różnicy pomiędzy zyskiem (asymilacją pokarmu) a nakładem energetycznym na jej schwytanie i przetrwanie (respiracja wynikająca z tych nakładów), jeśli tylko zagęszczenie któreś z tych alternatywnych ofiar jest wystarczająco wysokie, a raczej jeśli tylko wystarczająco wysokim jawi się drapieżcy.

Zagęszczenie populacji każdego z alternatywnych gatunków ofiary wahać się zatem będzie wokół średniego poziomu, który powinien być specyficzny dla gatunku i wynikać z tych jego cech morfologicznych i behawioralnych, które decydują o tym, jak zagęszczenie danej ofiary postrzega drapieżca. Osobniki w populacji ofiary rosnać mogą wolniej lub szybciej, wolniej lub szybciej osiągać dojrzałość płciową, produkować mniejszą lub większą liczbę potomstwa, zagęszczenie populacji rosnać może zatem wolniej lub szybciej w zależności od tego, jaka jest koncentracja zasobów pokarmowych (gdy populacja limitowana jest przez zasoby) i jaka jest temperatura środowiska (gdy populacja limitowana jest przez czas). Niezależnie jednak od tego, o realnym zagęszczeniu populacji każdego z gatunków zadecyduje ostatecznie siła działania drapieżcy. Siła tego działania zależeć będzie nie od tego, jakie jest obiektywne zagęszczenie populacji danej ofiary, ale od tego jak to zagęszczenie określa drapieżca w momencie podejmowania decyzji o wyborze swej ofiary.

Sądzę, że odnosi się to do każdego drapieżcy w środowiskach wodnych i lądowych, choć niewątpliwie łatwiej te zagadnienia analizować dla typowego i najważniejszego drapieżcy wód otwartych – ryby planktonożerne, która zagęszczenie populacji każdej ze swych potencjalnych ofiar ocenić może *a priori* przy pomocy wzroku, a nie jedynie *a posteriori*, w wyniku prób chwytania różnych typów ofiary (różnych gatunków, różnych stadiów wiekowych tego samego gatunku, lub równowiekowych osobników tego samego gatunku o różnej morfologii, różnych zachowaniach czy różnym stopniu wypełnienia przewodu pokarmowego) i zorientowania się, które z nich przynoszą wyższy zysk netto zapewniając wyższą wartość różnicy pomiędzy ilością zasymilowanego pokarmu i ilo-

ścią energii wydatkowanej na jego odnalezienie, schwytanie, zjedzenie i strawienie. Analizę tę ułatwiają wszystkie specyficzne cechy środowiska wód otwartych i zasiedlających je zwierząt planktonowych, w tym również wioślarek, które w warunkach wód jeziornych stanowią główny składnik diety ryb planktonożernych.

Nasze prace wskazują na to, że zagęszczenie populacji różnych współwystępujących gatunków wioślarek nie jest uzależnione od tempa rozrodu w tych populacjach. Oczywiście intensywność rozrodu podyktowana przez poziom pokarmu i temperaturę środowiska decyduje o tym, jak szybkie jest tempo wzrostu zagęszczenia populacji. Niemniej jednak o stanie tego zagęszczenia zadecyduje ostatecznie nie wysiłek reprodukcyjny osobników w takiej szybciej lub wolniej rosnącej populacji, lecz subiektywny wzrok planktonożernego drapieżcy. Zagęszczenie to będzie zależeć od tego, czy w polu widzenia drapieżca dostrzega więcej osobników gatunku ofiary *x* czy też gatunku ofiary *y*. Jeśli ofiara *y* jest dziesięciokrotnie lepiej widoczna niż ofiara *x* (o dziesięć razy większa jest „odległość reakcji”, maksymalny dystans, na który ofiara staje się dla drapieżcy widoczna), to, przy kilkukrotnie mniejszej rzeczywistej liczebności jej populacji, będzie ona dalej postrzegana przez drapieżcę jako liczniejsza i chwyтана chętniej i częściej niż ofiara *x*. Będzie to trwało dopóty, dopóki skutek selektywnego wybierania osobników *y* liczebność populacji tego gatunku nie zostanie zredukowana do poziomu liczebności 1/10 populacji gatunku *x*.

Stwierdzamy zatem, że o ile rozrodczość w populacji ofiary pozostaje funkcją procesu — tempa wzrostu i tempa produkcji potomstwa, o tyle śmiertelność jest funkcją stanu — zagęszczenia populacji ofiary, zagęszczenia krytycznego, przy którym drapieżca „subiektywnie” ocenia ofiarę jako bardziej liczną od innych. Jest to zagęszczenie względne, które wynika z widzialności ofiary oraz z zagęszczenia populacji alternatywnych gatunków ofiar, ku którym skierować się może zainteresowanie drapieżcy, gdy któryś z tych gatunków osiągnie krytyczne zagęszczenie swej populacji. Stwierdzenie to dotyczy oczywiście drapieżcy, który ma do swej dyspozycji wiele alternatywnych gatunków ofiar. Nie dotyczy ono drapieżców monofagów, tych krańcowo wyspecjalizowanych w odżywianiu się osobnikami pojedynczego gatunku ofiary, jak też i tych występujących w środowiskach o skrajnie niskiej różnorodności gatunkowej. Monofagia wśród typowych drapieżców, zarówno ta „z wyboru”, jak i ta „z konieczności”, stanowi jednak co najwyżej peryferia drapieżnictwa. Monofagi „z wyboru” są zazwyczaj zaprzecze-

niem drapieżnictwa w jego tradycyjnym rozumieniu, o czym najlepiej świadczyć może przykład mrówkojada. Monofagi „z konieczności” są natomiast drapieżnikami wywierającymi niewielką presję na populację swej jedynej ofiary, jeśli była ona w stanie zmonopolizować zasoby pokarmowe wykluczając ze środowiska konkurentów słabszych w międzygatunkowej konkurencji o pokarm. Eksploatują więc swą jedyną ofiarę jako drapieżcy mało efektywni, często też w sposób zbliżony do tego, w jaki populację swego żywiciela eksploatują pasożyty. Wzajemne relacje *Daphnia* i *Cyclops* z Czarnego Stawu nad Morskim Okiem przytoczone w końcu rozdziału „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów” są tej sytuacji znakomitym przykładem.

W przypadku drapieżcy najbardziej istotnego dla zwierząt planktonowych, ryby planktonożernej, to względne krytyczne zagęszczenie uzależnione jest przede wszystkim od widoczności ofiary, od tego ile osobników danego gatunku ofiary ryba planktonożerna jest w stanie na raz ogarnąć swym polem widzenia. Im większe wymiary ciała ofiary i im mniejsza przezroczystość jej ciała, im więcej pigmentu, jaj w komorze łęgowej, pokarmu w przewodzie pokarmowym, tym większa maksymalna odległość do jakiej wzrok ryby jest w stanie ją dostrzec. W ekologii behawioralnej ryb odległość ta zwana jest „odległością reakcji” (ang. reactive distance), bo to od niej zależy decyzja, na którą ofiarę polować. Odległość ta uznawana bywa zazwyczaj za promień, r_1 , koła, które jest przekrojem walca wyznaczającego pole obserwacji polującej na zwierzęta planktonowe ryby, poruszającej się po drodze wyznaczonej przez oś tego walca. Czasem uznaje się ją raczej za promień, r_2 , kuli (lub półkuli) wpisanej w ten walec. Wtedy, pomimo tego że $r_2 = r_1$, to jednak znaczenie r staje się drastycznie odmienne, bowiem, gdy przy r_1

znaczenie „odległości reakcji” jest kwadratem, to przy r_2 znaczenie „odległości reakcji” staje się sześcianiem (połową sześcianu) rzeczywistego zagęszczenia populacji. Oznacza to w praktyce, że jeśli ofiara y jest dziesięciokrotnie lepiej widoczna niż ofiara x , to jej r_1 (dziesięciokrotnie większy od r_1 ofiary x) zapewnia jej przy przyjęciu modelu walca trzystukrotnie ($r^2=314$) lepsze postrzeganie y niż x , a przy przyjęciu modelu półkuli – ponad dwutysięcznie ($3/4r^3=2355$) lepsze postrzeganie y niż x , sugerując, że prawdopodobieństwo uniknięcia drapieżcy, a przynajmniej jego wzroku na siebie, zrówna się przy liczebności x setki lub tysiące razy większych niż liczebność y (GLIWICZ 1999b).

Przyzwyczajeni jesteśmy do tego, że oba najważniejsze biotyczne czynniki środowiska, pokarm i drapieżnictwo, są nie tylko wysoce selektywne, ale również zależne od zagęszczenia. Dlatego zapewne stwierdzenie, że rozrodczość w populacji zwierzęcej jest funkcją procesu (wzrostu), a śmiertelność funkcją stanu (zagęszczenia) wydaje się zaskakujące, choć w oparciu o wyżej przeprowadzoną analizę nie budzi wątpliwości. Co więcej, zachęca do przyjęcia tezy, że jest prawdziwe nie tylko w stosunku do populacji silnie eksploatowanych przez selektywnego drapieżcę, ale również w stosunku do populacji znajdujących się pod kontrolą pasożytów, dotyczy zatem większości populacji zwierzęcych, szczególnie tych zasiedlających środowiska wodne, przestając działać jedynie w tych rzadko spotykanych sytuacjach, kiedy zagęszczenie populacji osiąga pojemność środowiska (patrz rozdział „Specyfika środowiska wód otwartych i zamieszkujących je organizmów”) i, gdy przyczyną śmierci stać się może głódówka wynikająca w końcu bezpośrednio nie ze stanu (zagęszczenia populacji), ale z intensywności procesów (asymilacji i respiracji każdego z osobników).

ZAKOŃCZENIE: POCHWAŁA KOMPROMISU

Przez lata wiedliśmy spory o to, czy o zagęszczeniu populacji decyduje pokarm czy drapieżca. Pamiętam te spory z wczesnych lat sześćdziesiątych, lat fascynacji Odumowskimi współczynnikami wydajności przepływu energii na kolejne poziomy troficzne oraz wylansowaną w Polsce przez Kazimierza Petruszewicza „ideologią produkcyjną” Międzynarodowego Programu Biologicznego. Nasz ówczesny Szef, Zdzisław Kajak, stawiał przed nami ambitne zadanie rozstrzygnięcia w naszych rozprawach doktorskich, czy o liczebności wioślarek planktonowych w jeziorze Mikołajskim decyduje po-

karm czy drapieżca. ANNA HILLBRICHT-ILKOWSKA z EUGENIĄ GRYGIEREK i IRENĄ SPODNIIEWSKĄ (GRYGIEREK i współaut. 1966) w oparciu o prace eksperymentalne na Żabienieckich stawach rybnych pokazały właśnie, na przekór ideologii Odumowskiej, że rację miał JAROSLAV HRBŘČEK (1962), który twierdził, że obecność lub nieobecność ryb zadecyduje nie tylko o składzie i liczebności fauny planktonowej (wkrótce odkryć mieli to ponownie amerykańscy limnologowie BROOKS i DODSON, 1965), ale również o obfitości fitoplanktonu i — co za tym idzie — o przezroczystości i jakości wody (znaczenie tego

spostreżenia wylansował dwadzieścia lat później inny amerykański limnolog Joseph Shapiro, jako koncepcję „biomanipulacji”, o której więcej informacji odnaleźć można w serii naszych artykułów przeglądowych – GLIWICZ 1986c, DAWIDOWICZ i GLIWICZ 1987 oraz PIJANOWSKA i PREJS 1996).

Spór o to, czy o zagęszczeniu populacji decyduje pokarm czy drapieżca, stał się bezprzedmiotowy. Dziś interesuje nas raczej dlaczego w konkretnych przypadkach bardziej rzuca się w oczy znaczenie limitacji pokarmowej lub drapieżnictwa, lub też dlaczego silniejsze są bezpośrednio lub też pośrednio efekty drapieżcy. Rozumiemy też, że każdy rodzaj zachowania, każda strategia rozrodcza, każdy sposób na życie przejawiający się w szczegółach behawioru, historii życia, fizjologii i morfologii, jest podtrzymywany przez dobór naturalny nie dlatego jedynie, że zapewnia więcej bezpieczeństwa lub też dlatego wyłącznie, że umożliwia skuteczniejsze wykorzystanie aktualnych zasobów pokarmu, odnalezienie lepszej kryjówki czy też zdobycie lepszego genetycznie partnera do rozrodu, ale dlatego, że zapewnia wyższe dostosowanie osobnika, jego większy sukces rozrodczy, dzięki podejmowaniu działań kompromisowych, możliwie najbardziej zbliżonych do optymalnych. Osobnik nie może jednego dnia być najlepszym w wyszukiwaniu kryjówki lub najszybszym w ucieczce przed ścigającym go drapieżcą, a innego dnia stawać się rekordzistą w wydajności wykorzystania dostępnych zasobów pokarmu. Nie może jednego dnia zajmować się swym bezpieczeństwem, a innego zdobywaniem najbardziej atrakcyjnego partnera. Wszystkie te czynności pogodzić musi ze sobą na drodze podejmowania codziennych decyzji gwarantujących mu szybsze wyprowadzenie własnego potomstwa, w miarę możliwości nie gorszego jakościowo i liczniejszego niż u konkurentów.

Od lat prowadzimy również spory o to, czy lepiej poznajemy przyrodę poprzez prace terenowe, gdzie zjawisko obserwować możemy w całej jego złożoności jako rzecz zachodząca bez naszej ingerencji, czy też poprzez laboratoryjny eksperyment prowadzony w kontrolowanych przez nas warunkach. I to pytanie wydaje się dziś bezprzedmiotowe. Eksperyment laboratoryjny okazał się niezbędny, bo tylko on zapewnia możliwość uzyskania jednoznacznej odpowiedzi na pytanie, czy nasza hipoteza wyjaśniająca jest prawdziwa (a raczej czy nie jest przypadkiem fałszywa). Eksperyment wymaga jednak daleko idącego uproszczenia, które weryfikować możemy jedynie w oparciu o badania w terenie. Upraszczanie realnej rzeczywistości, które jest naturalną właściwością prac ekspe-

rymentalnych, sprzyja też poszukiwaniu wyjaśnień jednoczynnikowych.

W eksperymencie stwierdzić możemy ponad wszelką wątpliwość, że jakaś cecha rozpowszechniona w populacji jest utrwalana w wyniku selektywnego działania jednego czynnika doboru, choćby drapieżcy. Na przykład wykazujemy, że synchronizacja rozrodu następuje w wyniku działania selektywnego drapieżcy, którego łupem najłatwiej padają nowonarodzone osobniki, wobec czego największe prawdopodobieństwo sukcesu rozrodczego ma miejsce wtedy, gdy do rozrodu przystępuje większość dojrzałych osobników populacji. Takie stwierdzenie może być najzupełniej prawdziwe, ale — przecież — wcale nie wyklucza ono innego stwierdzenia, które też daje się falsyfikować w dobrze kontrolowanym eksperymencie, a mianowicie, że synchronizacja ta jest wynikiem działania limitacji pokarmowej. Jeśli obfitość zasobów pokarmu pojawia się gwałtownie, a ma to zazwyczaj miejsce jako typowy przejaw fenologii naszego klimatu, to osobniki urodzone przedwcześnie giną z głodu zanim nastąpiła zwiększona produkcja pokarmu, a osobniki urodzone zbyt późno też giną z głodu, ponieważ zasoby pokarmu zostały już wyeksploatowane przez noworodki urodzone w tym najbardziej właściwym momencie poprzedzającym jego największą obfitość. Młode potrzebujące większej obfitości pokarmu giną, gdy tymczasem wcześniej urodzone i podrośnięte już osobniki potrafią sobie poradzić w pogorszających się warunkach pokarmowych.

Każdy z obu czynników doboru z osobna, pokarm lub drapieżca, może być z powodzeniem uznany za ten jedyny czynnik odpowiedzialny za ewolucję synchronizacji rozrodu na drodze doboru stabilizującego i za podtrzymywanie cechy synchronicznej reprodukcji. Każdy z nich jest wysoce selektywny, bo młodsze osobniki potrzebują lepszych warunków pokarmowych (np. wyższa graniczna koncentracja pokarmu u mniejszych niż u większych wioślarek), a także każdy z nich jest wysoce zależny od zagęszczenia, bo i drapieżnictwo i limitacja pokarmowa działa silniej przy większym zagęszczeniu populacji. W kontrolowanych warunkach eksperymentu możemy udowodnić, że każdy z tych czynników może samodzielnie działać jako czynnik doboru stabilizującego. W pracach terenowych wykazać możemy, że zjawisko synchronizacji ma miejsce, ale nie możemy stwierdzić czy któryś z omawianych czynników jest jego przyczyną. Bez eksperymentu nie możemy też wykluczyć żadnego z tych czynników, jako czynnika sprawczego. Musimy wobec tego wtedy założyć, że zjawisko takie jest wynikiem kom-

promisu w poszukiwaniu optymalnego rozwiązania w reakcji osobników na działanie obu czynników doboru, a może wynikiem kompromisu wobec większej liczby czynników doboru, w tym również tych, których nie jesteśmy w stanie zidentyfikować? Tak czy inaczej, i my winniśmy poszukać właściwego kompromisu pomiędzy stosowaniem eksperymentu i obserwacją przyrody w jej naturalnym środowisku.

Paniom Jolancie Ejsmont-Karabin i Irenie Sawickiej pragnę wyrazić wdzięczność za miej-

sce na Stacji Hydrobiologicznej Instytutu Ekologii PAN w Mikołajkach, które wykorzystane zostało zarówno dla napisania tego artykułu, jak też dla kilkutygodniowej serii conocnych połowów stynki i zooplanktonu na Jeziorze Mikołajskim finansowanych z grantu KBN (PO4F 074 14) oraz grantu Unii Europejskiej (European Commission, Grant No. CIPA-CT93-0118-DG 12 HSMU). Artykuł zyskał w wyniku licznych krytycznych uwag merytorycznych i redakcyjnych uczynionych przez moich kolegów, Andrzeja Kołodziejczyka i Pawła Koperskiego.

BETWEEN HAZARDS OF STARVATION AND RISKS TO PREDATION: THE PERSPECTIVE OF AN OFFSHORE ANIMAL

Summary

The individual fitness of an animal, the prospects for survival and growth to maturity to produce large number of offspring, would depend on its ability to find a right compromise between the two conflicting demands, the imperative to feed, grow and reproduce, and the imperative to avoid predation and stay alive until reproduction. Each of the two demands must be satisfied by fulfilling completely different requirements which are always in conflict with each other. Getting more food means an increase in predation risk. Getting more safety means an increase in the risk of going hungry. Most of the complexity of animal behavior and of animal life history stems from the never-ending search for a right compromise, an optimal trade-off solution. Due to the very nature of the offshore habitat, its homogeneity, instability, lack of shelter, and orientation on the vertical line rather than horizontal plane, the trade-off

solutions are very clearly reflected in the behaviors and life histories of offshore animals, zooplankton and pelagic fish. They are relatively easy to be observed and evaluated as most of them are associated with the vertical gradients in light intensity that make surface strata abundant in food but risky, and the deep strata food-depleted but safe. Similar gradients from high-food and high-risk-levels to low-food and low-risk-levels are also common and easy to observe on the horizontal plane between the offshore and inshore of a lake habitat. Both, the vertical and the horizontal gradients in hazards of starvation and risks to predation lead to a distinct diel rhythms of a habitat shift in zooplankton (mostly vertical) and planktivorous fish (mostly horizontal) that can be followed on the example of a planktonic herbivore *Daphnia hyalina* and a cyprinid fish planktivore *Rutilus rutilus*.

LITERATURA

- BROOKS J. L., DODSON S. I., 1965. *Predation, body size and composition of plankton*. Science 150, 28–35.
- DAWIDOWICZ P., 1999. Koszty behawioralnej obrony przed drapieżnictwem: model dobowych migracji pionowych zwierząt planktonowych. Wiad. Ekol. 45, 43–13.
- DAWIDOWICZ P., GLIWICZ Z. M., 1987. Biomanipulacja. Wiad. Ekol. 33, 259–277.
- DAWIDOWICZ P., PIJANOWSKA J., CIECHOMSKI K., 1990. Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. Limnol. Oceanogr. 35, 1631–1637.
- FRYER G., 1986. Lunar cycles in lake plankton. Nature 322, 306.
- GHILAROV A., 1988. Lunnye cikly priesnovodnogo zooplanktona. Priroda 7, 111–112.
- GLIWICZ Z. M., 1986a. Suspended clay concentration controlled by filter-feeding zooplankton in a tropical reservoir. Nature 321, 330–332.
- GLIWICZ Z. M., 1986b. A lunar cycle in zooplankton. Ecology 67, 882–897.
- GLIWICZ Z. M., 1986c. Biomanipulacja. I. Czym teoria ekologii służyć może praktyce ochrony środowiska wodnego. Wiad. Ekol. 32, 155–170.
- GLIWICZ Z. M., 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. Nature 343, 638–640.
- GLIWICZ Z. M., 1999a. Species-specific population-density thresholds in cladocerans? Vth International Symposium on Cladocera, Plön 1999.
- GLIWICZ Z. M., 1999b. Predictability of seasonal and diel events in tropical and temperate lakes and reservoirs. [W:] *Theoretical Reservoir Ecology and its applications*. M. Straškraba i J.G. TUNDISI. (red.) Brazilian Academy of Sciences, São Paulo, 99–124.
- GLIWICZ Z. M., JACHNER A., 1993. Lake restoration by manipulating the behaviour of planktivorous fish with counterfeit information on risk to predation. Verh. Int. Ver. Limnol. 25, 666–670.
- GLIWICZ Z. M., ORŁOWSKA A., ŚLUSARCZYK M., (w druku). Life-history synchronization in a long-lifespan single-cohort *Daphnia* population of an alpine lake free of fish.
- GRYGIEREK E., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., SPODNIEWSKA I., 1966. The effect of fish on plankton community in ponds. Verh. Int. Ver. Limnol. 16, 1359–1366.
- HARDIN G., 1960. The competitive exclusion principle. Science, 131, 1292–1297.
- HRBAČEK, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozprave Československe Akademie Ved, Rada matematicko-prirodovedecka 72, 1–114.
- HUNTINGFORD F. A., METCALFE N. B., 1986. The evolution of antipredatory behaviour in zooplankton. Nature 320, 682.
- KALINOWSKA, A., PIJANOWSKA J., 1987. Jak się nie dać zjeść? "Żywy pokarm" w kontrataku. Wiad. Ekol. 33, 3–20.

- KREBS J. R., DAVIS N. B., (red.) 1984. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 3-cie wydanie, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KREBS J. R., DAVIS, N. B., 1993. *An introduction to behavioural ecology*, 3-cie wydanie, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LIMA S., VALONE T. J., CARACO T., 1985. *Foraging-efficiency — predation-risk tradeoff in the gray squirrel*. Anim. Beh. 33, 155–165.
- MILINSKI M., HELLER R., 1978. *Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (Gasterosteus aculeatus)*. Nature 275, 642–644.
- PIJANOWSKA J., 1985. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych*. Wiad. Ekol. 31, 123–172.
- PIJANOWSKA J., 1998. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych – co nowego po latach?* Wiad. Ekol. 44, 305–327.
- PIJANOWSKA J., PREJS A., 1996. „Biomaniipulacja”. VI. *Studia nad demografią i behawiorem zwierząt planktonowych*. Wiad. Ekol. 42, 3–13.
- PREJS A., 1984. *Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences*. Env. Biol. Fish. 10, 281–296.
- ŚLUSARCZYK, M., 1998. *Diapauza jako strategia przetrwania*. Wiad. Ekol. 44, 279–303.
- SOMMER U., (red.). 1989. *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin, Haidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- TILMAN P., 1982. *Resource competition and community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- WERNER E. E., GILLIAM J. F., HALL D. J., MITTELBACH G. E., 1983. *An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish*. Ecology 64, 1540–1548.