

JOANNA PIJANOWSKA

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii

Uniwersytet Warszawski

Banacha 2, 02-097 Warszawa

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

WARUNKI FAWORYZUJĄCE PLASTYCZNOŚĆ REAKCJI OBRONNYCH

WSTĘP

Do lat 80-tych niemal niepodzielnie panował pogląd, że mechanizmy obrony przed drapieżnictwem są utrwalaoną, konstytutywną cechą genotypu. I tak sezonowa i przestrzenna zmienność cech o charakterze obronnym u organizmów planktonowych miałyby wynikać z geograficznych lub sezonowych zmian frekwencji rozmaitych genotypów, na przykład migrujących i nie migrujących, dodatnio i ujemnie fototaktycznych lub odmiennych morfologicznie. Gdyby sezonowa zmienność (np. kształtów) istotnie była wynikiem jedynie wymiany genotypów warunkujących różną ekspresję tej samej cechy, różnice pomiędzy formami reprezentującymi różne genotypy powinny być nieciągłe. Ciągłość zmian, na przykład istnienie form pośrednich należy uznać za jeden z argumentów na rzecz istnienia plastyczności fenotypowej. Z wymianą klonów (u partenogenetycznie rozmnażających się wioślarek i wrotków) wiąże się również problem postaci, w jakiej kolejno ustępujące z toni wodnej partenogenetyczne klony miałyby przetrwać do następnego sezonu. Należało by się wówczas spodziewać masowego tworzenia jaj spoczynkowych przez osobniki ustępujących klonów oraz sukcesywne włączanie się kolejnych klonów z jaj przetrwalnych, a takich obserwacji brakuje. Na drugim krańcu spektrum znajduje się hipotetyczna sytuacja, w której cała obserwowana w ciągu roku zmienność byłaby efektem plastyczności jednego genotypu, a więc warunkowej ekspresji różnych fenotypów przez jeden genotyp w różnych sytuacjach środowiskowych. Ponieważ jednak przynajmniej część osobników wykluwa się wiosną z jaj przetrwalnych, złożonych poprzedniej jesieni w wyniku rozrodu płciowego, wiosną populacja jest siłą rzeczy zróżnicowana

genetycznie. W myśl obecnie panujących poglądów zmienność morfologiczna wynika nie tyle z wymiany, co ze zmian frekwencji genotypów, z których każdy warunkuje pewien zakres plastyczności fenotypowej. Normy reakcji poszczególnych genotypów, a więc możliwe zakresy ich zmienności fenotypowej w znacznym stopniu się pokrywają, co zapewnia obserwowaną ciągłość zmian u następujących sukcesywnie po sobie różnych form. Średni „fenotyp obronny” w naturalnych populacjach planktonowych jest więc wypadkową sezonowej sukcesji genotypów i plastyczności w obrębie jednego i tego samego genotypu, przy czym udział każdego z tych mechanizmów w generowaniu obserwowanej zmienności może być różny w różnych zbiornikach. Kwestia, za jaką część obserwowanej w przyrodzie zmienności jest odpowiedzialna plastyczność fenotypowa, a za jaką polimorfizm genetyczny nie jest prosta do rozstrzygnięcia, gdyż wymaga jednoczesnych badań populacyjnych i molekularnych. Zanim molekularne techniki na dobre zadomowią się w ekologii, a biolodzy molekularni przystaną na rutynową współpracę z ekologami, trudno będzie na to pytanie jednoznacznie odpowiedzieć.

Nie mamy dzisiaj wątpliwości, że organizmy wodne, tak ryby, jak i bezkręgowce, są w stanie ocenić zmiany w reżimie drapieżnictwa i stosownie do ich skali manifestować rozmaite reakcje obronne. U partenogenetycznie rozmnażających się zwierząt planktonowych, genetycznie identyczne osobniki należące do jednego klonu inaczej zachowują się, różnie wyglądają i ich historie życia przebiegają odmiennie w warunkach różnego natężenia presji drapieżcy. Wiare w powszechność utrwalaonych, konstytutywnych mechanizmów obronnych zastąpiło

przekonanie o co najmniej równoprawnym znaczeniu plastyczności fenotypu. W ostatnich latach jesteśmy zresztą świadkami oczywistego renesansu zainteresowania fenotypem w ekologii ewolucyjnej.

Indukowane mechanizmy obronne są rozpowszechnione u wielu grup bezkręgowców, kręgowców i roślin. U bezkręgowców i kręgowców reakcje obronne są indukowane przez drapieżców, konkurentów lub mikroorganizmy patogenne (np. wytwarzanie antybakteryjnych ciekropin przez owady). Badania interakcji eksploatacyjnych: roślina-roślinożerca, ofiara-drapieżca, żywiciel-pasożyt prowadzone są nad roślinami i zwierzętami, w środowisku lądowym i wodnym, i rozwijają się jak dotąd niezależnie, często posługując się nawet odmienną terminologią dla opisania tych samych zjawisk. W ciągu kilkunastu lat, jakie upłynęły od nieśmiałej próby znalezienia wspólnego mianownika pomiędzy indukowaniem przez drapieżcę mechanizmów obronnych u ofiar, przez roślinożercę — u roślin i przez pasożyta — odporności żywiciela (KALINOWSKA i PIJANOWSKA 1987), stało się jasne, że istnieje między nimi bardzo wiele wspólnego. Wyrazem tego jest niedawno wydana książka „Evolution of inducible defenses”, pod redakcją RALPHA TOLLRIANA i DREW HARVELL (1998), której zamysł oparty jest właśnie na poszukiwaniu wspólnych mechanizmów indukcji reakcji obronnych i odpornościowych rządzących różnymi interakcjami eksploatacyjnymi. Jest oczywiste, że specjaliści w każdej z tych dziedzin mogą wiele skorzystać na współpracy z pozostałymi, i że badania nad zmiennością fenotypową pozostają już nie tylko w centrum zainteresowania biologii organizmalnej i biologii ewolucyjnej, ale są osią interdyscyplinarnych badań na styku genetyki, biochemii, biologii rozwoju, fizjologii, ekologii i ewolucjonizmu. Poznanie mechanizmów ewolucji obrony indukowanej jest fundamentalne dla zrozumienia ewolucji plastyczności fenotypowej (SCHLICHTING i PIGLIUCCI 1998). Badania nad indukowaną obroną rzucają zresztą sporo światła na nasz największy problem medyczny — ewolucję indukowanej odporności na choroby i jej tragiczne czasem porażki.

Od czasu, gdy DE BEAUCHAMP (1952a, b) i GILBERT (1966) jako pierwsi opisali indukowany

przez drapieżcę proces powstawania kolców u wrotków, a HAUKIOJA (1977) zasugerował, że cykliczność zmian demograficznych w populacjach roślinożerców jest funkcją poziomu odporności roślin, zostało odkrytych bardzo wiele systemów indukowanej obrony. Są one rozpowszechnione wszędzie tam, gdzie organizmy pozostają pod selektywną presją drapieżców, pasożytów, roślinożerców, patogenów, a nawet konkurentów. Pierwsze przypadki odkryte były u zwierząt, u których cechy indukowane są widoczne, i u roślin, u których odporność na zgryzanie jest łatwa do zaobserwowania, w odróżnieniu od przebiegu i chemizmu reakcji obronnej. Łatwiej zobaczyć jest morfologiczną strukturę, która pojawia się lub zmienia w obecności drapieżcy, niż na przykład zarejestrować zmianę wysiłku reprodukcyjnego u tego samego organizmu. Postęp badań ujawnia coraz bardziej skryte formy obrony. Wioślarki (modelowa *Daphnia*), pierwotniaki (modelowy *Euplotes*) i mszywiolę (modelowa *Mebranipora*) są najlepiej od tej strony poznanymi organizmami wodnymi.

Ewolucji indukowanej obrony sprzyja kilka okoliczności:

1) presja selekcyjna czynnika indukującego musi być zmienna i nieprzewidywalna, okresowo silna. W warunkach stałego natężenia nieodmiennie silnej presji drapieżców powinny dominować konsydatywne cechy obronne,

2) w środowisku powinny być dostępne wiarygodne sygnały, pozwalające na trafną ocenę stopnia niebezpieczeństwa,

3) obrona musi być skuteczna, to jest czas jaki upływa od momentu wzrostu zagrożenia do ujawnienia się reakcji obronnej powinien być krótki, w przeciwnym razie zmieniony behavior lub morfologia mogą oznaczać niepotrzebny wydatek energetyczny i spotkać się z ponownie zmienioną sytuacją środowiskową,

4) ujawnianie się cech defensywnych tylko w warunkach realnego zagrożenia pozwala na oszczędność kosztów, które ponoszone są stale, gdy cechy obronne manifestowane są permanentnie; stanowi to zasadniczą korzyść w warunkach zmiennej presji drapieżców.

NIEPRZEWIDYWALNOŚĆ PRESJI DRAPIEŻCÓW

Z perspektywy krótko żyjących organizmów planktonowych zmiany presji drapieżców w czasie i przestrzeni są nieregularne i nieprzewidywalne. W ciągu roku, przynajmniej w warunkach klimatu umiarkowanego, naśladują

one sezonowo zmieniające się warunki świetlne i termiczne. Tymczasem jednak w ciągu krótkiego, latem zaledwie kilkudniowego życia wioślarki czy wrotka planktonowego, te zmiany nie mogą być rejestrowane. Przestrzenna zmien-

ność tych czynników doświadczana w ciągu życia, na przykład przez zwierzęta migrujące pionowo lub horyzontalnie, czy biernie przemieszczane wraz z masami wody, jest większa niż ich kierunkowe zmiany sezonowe. Znaczna

część zmienności presji drapieżców doświadczana jest przez organizm planktonowy w sposób lokalnie nieprzewidywalny, a w każdym razie nie zapowiadany przez zmiany warunków abiotycznych.

WIARYGODNOŚĆ SYGNAŁÓW

Zmienność presji drapieżców w środowisku wodnym nie może być więc rozpoznana przez organizmy planktonowe za pośrednictwem sygnałów abiotycznych. Potrzebny jest inny rodzaj informacji, które w wiarygodny sposób zapowiadałyby kierunek i skalę tych zmian. Nawiasem mówiąc w anglojęzycznej literaturze istnieje rozróżnienie pomiędzy „signal” a „cue”, przy czym signal oznacza „intencjonalny” przekaz informacji, a „cue” — mimowolny. W polskiej literaturze używa się, niekoniecznie fortunnie, pojęcia „sygnał” w obu znaczeniach. Ewolucja plastyczności fenotypowej zasada się na dostępności wiarygodnych sygnałów. Musi istnieć w obrębie jednej generacji statystyczny związek między pojawieniem się i rozszyfrowaniem dowolnego sygnału o wzroście zagrożenia a rzeczywistym wzrostem zagrożenia, a więc ultimatywną jakością środowiska w obrębie jednej generacji. Zasadniczym problemem dla organizmu żyjącego w środowisku obfitującym w bogactwo sygnałów musi być zapewne ekstrahowanie informacji z „szumu informacyjnego” (ang. environmental noise), lecz niewiele wiadomo o mechanizmach rozróżniania sygnałów, które musi

zasadzać się na dwóch ważnych komponentach: czytelności czy niepowtarzalności specyficznego sygnału i selektywności biorcy. Sygnały chemiczne, o których tak wiele mówi się w tym tomie, anonsują zmiany zagrożenia z pewnością wiarygodnie i na czas — pojawiają się w czytelnych stężeniach już w niespełna godzinę od momentu pojawienia się drapieżcy i ulegają szybkiej degradacji mikrobiologicznej. Pełna informacja o stopniu zagrożenia powinna zawierać obok sygnału o obecności drapieżcy jeszcze jeden komponent, mianowicie informację o autentycznym zainteresowaniu drapieżcy osobnikami należącymi do tej samej kategorii taksonomicznej czy morfologicznej. O tym zainteresowaniu, a więc o faktycznej presji drapieżcy może świadczyć obecność w wodzie związków uwalnianych do wody na skutek zranienia i uszkodzenia tkanek lub strawienia fragmentów ofiary (porównaj PIJANOWSKA 1998). Dopiero taka kombinacja tych dwóch sygnałów daje wiarygodną informację, która nie ma swojego odpowiednika ani wśród sygnałów wzrokowych, ani akustycznych, ani mechanicznych.

SKUTECZNOŚĆ OBRONY

Większość reakcji indukowanych przez drapieżców może w mierzalny sposób zmniejszyć prawdopodobieństwo stania się ich łupem. Istnieje jednak zawsze ryzyko, że gruntowna przebudowa morfologii czy zmiana alokacji energii będzie na tyle czasochłonna, że dokona się zbyt późno i nie będzie już pasowała do aktualnej sytuacji ultimatywnej. Powszechność obrony indukowanej w rozmaitych grupach taksonomicznych jest zatem limitowana tempem, w jakim może się dokonać przebudowa historii życia, morfologii czy behawioru, a więc tempem zmian fenotypu w stosunku do tempa zmienności zagrożeń biotycznych, które ją wywołują.

Rozmaitość jednocześnie dostępnych, alternatywnych źródeł pokarmu zmniejsza presję nie wyspecjalizowanych konsumentów (generalistów) na poszczególne jego rodzaje. Jedna kategoria pokarmu może być na tyle różnorodna i zmienna, że uniemożliwia konsumentom adaptację do określonych postaci fenotypowych, bo

czas, w jakim drapieżca doświadcza ich obfitości jest zbyt krótki. Jedna ryba może w ciągu swojego życia zetknąć się z całą panoramą kształtów, na przykład *Daphnia cucullata*. Zapewne żaden ze zmiennych morfologicznie czy behawioralnie gatunków wioślarek czy wrotków nie jest postrzegany jako monolityczna kategoria. Ostatecznie skuteczność obrony mierzona być powinna redukcją tempa konsumpcji a w efekcie demograficzną odpowiedzią w postaci redukcji zagęszczenia drapieżcy (AGRAWAL i KARBAN 1998). Wobec jednak obfitości alternatywnych ofiar i raczej oportunistycznym, mało wyspecjalizowanym trybem odżywiania się większości słodkowodnych drapieżców, przejściowo zmieniony wygląd ofiary, który może wręcz przeczyć poszukiwanemu jej wizerunkowi (ang. search image) może co najwyżej okresowo odwracać uwagę drapieżcy od określonej kategorii pokarmu.

OSZCZĘDNOŚĆ KOSZTÓW

Koszty obrony morfologicznej częściowo tylko dają sprowadzić do kosztów budowy dodatkowej tkanki. O ile grzebyk na głowie *Daphnia pulex* (więcej o zmienności kształtów w planktonie i jej defensywnych funkcjach w artykule RUTKOWSKIEJ i PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU) wymaga znikomych nakładów, o tyle wymyślna rozbudowa głowy u *Daphnia cephalata* pochłania na pewno znaczącą frakcję budżetu energetycznego zwierzęcia. Kolejnym kosztem związanym z rozbudową części głowowej bywa redukcja liczby potomstwa wynikająca z ograniczenia pojemności komory lęgowej, na skutek zwięzienia całego ciała. Ze zmianą kształtów ciała zmieniają się hydrodynamiczne parametry pływania (więcej o tym w artykule ABRUSÁNA w tym numerze KOSMOSU), czemu towarzyszyć może wzrost zużycia energii na pływanie.

Kosztocłonna jest również mobilizacja aktywności lokomotorycznej w trakcie szybkiego pływania (ucieczki). Zapotrzebowanie energetyczne wzrasta z prędkością pływania, i dlatego możliwość ucieczki ograniczona jest właśnie przez wysokie metaboliczne koszty szybkiego pokonywania przestrzeni, chociaż pływanie w normalnym tempie nie stanowi znaczącego wydatku energetycznego (DAWIDOWICZ i LOOSE 1992).

Inne koszty obrony przed drapieżnictwem związane są już nie tyle z bezpośrednim wydatkiem energetycznym, co z utratą możliwości przebywania w pobliżu optimum warunków termicznych czy korzystania z obfitości zasobów. I tak długotrwałe pozostawanie w gęstych agregacjach ekspozuje zwierzęta na lokalne niedobory pokarmu, życie w głębokich wodach hypolimnionu — na działanie niskiej temperatury i niskich koncentracji pokarmu i z tym związane spowolnienie wzrostu lub redukcję płodności (więcej o tym w artykule DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU). Obniżona w niskiej temperaturze aktywność upośledza poza tym zdolność do znajdowania miejsc obfitujących w pokarm i prowadzi do redukcji racji pokarmowej.

Zwierzęta planktonowe padają ofiarą wielu drapieżców, o odmiennych preferencjach i obyczajach pokarmowych. Poważnym, choć często niedocenianym kosztem obrony może być ekspozycja na innego rodzaju drapieżnictwo. Redukcja dostosowania na skutek podtrzymywania niewłaściwej w danych okolicznościach obrony może być znacząca. Redukcja wielkości ciała w momencie osiągnięcia dojrzałości, selekcjonowa-

na w warunkach presji ryb nie zdaje egzaminu, gdy te same zwierzęta znajdują się pod jednoczesną presją bezkręgowców, która faworyzuje duże rozmiary ciała przy dojrzewaniu. Optymalna strategia w obronie przed drapieżnictwem bezkręgowców jest najgorszą w obecności ryb. W warunkach jednoczesnego zagrożenia ze strony ryb i bezkręgowców drapieżnych o różnych preferencjach pokarmowych optymalnym rozwiązaniem mogłoby być pośrednie tempo wzrostu, a w nieobecności drapieżców optymalny byłby zapewne fenotyp generalisty (ang. general purpose phenotype).

Osobna kategoria kosztów jest wynikiem tego, że rozmaite reakcje „przedsięwzięte” dla obrony przed jednym rodzajem zagrożenia nie tylko czynią zwierzę bezbronny wobec drapieżcy o odmiennych preferencjach pokarmowych, ale i prowadzą do konfrontacji z działaniem innych niż drapieżnictwo nieprzyjaznych czynników biotycznych. Przykładowo, wytwarzanie dużej liczby osobników potomnych, lecz o małych rozmiarach ciała w obecności ryb jest chybione (ang. maladaptive) w złych warunkach pokarmowych.

Argument oszczędności kosztów bywa, nawiasem mówiąc, najczęściej przywoływany dla wytłumaczenia powszechności obrony indukowanej. Tymczasem istnienie kosztów obrony nie jest definitywnie i jednoznacznie przesądzone. Warunkiem istotnej redukcji kosztów jest odwracalność zmian w behawiorze, morfologii lub historii życia. Tymczasem nie wszystkie zmiany są odwracalne, więc bywa i tak, że od momentu uruchomienia określonej reakcji obronnej koszty ponoszone są już stale. Nie wszystkie organizmy ponoszą równie dotkliwe koszty obrony, problematyczna bywa też ich ocena, tym bardziej, że nie zawsze należy się ich spodziewać w tym samym pokoleniu; czasem na ich istnienie wskazują dopiero przyszłe losy potomstwa. Przebudowie morfologicznej lub behawioralnym reakcjom obronnym towarzyszą często zmiany w historii życia, i jeśli wiążą się one ze spadkiem dostosowania na skutek opóźnionego dojrzewania czy mniejszej liczby potomstwa, to bywają one interpretowane jako koszty obrony. Tymczasem te zmiany mogą być oddzielnymi, niezależnymi adaptacjami (ang. uncoupled defences), uruchamianymi kolejno w zależności od skali i długotrwałości zagrożenia (LÜNING 1994, REPKA i współaut. 1994). Towarzyszące zmianom morfologicznym lub behawioralnym zmiany w historii życia mogą być wynikiem

kompromisowych rozwiązań (ang. trade-off) w procesie alokacji energii pomiędzy wzrost a reprodukcję (np. konieczności szybkiego osiągnięcia dużych rozmiarów ciała).

Gdy zawodzi możliwość wiarygodnej oceny kosztów reakcji obronnej, nadal o ich istnieniu wnosi się często na podstawie tego, że reakcja obronna jest indukowana a nie permanentna. Oszacowanie kosztów istotnie nie zawsze jest proste i nie zawsze możliwe, a jeszcze trudniejsza wydaje się porównawcza ocena kosztów obrony indukowanej wobec utrzymywanej permanentnie.

Nawet jeśli indukowane reakcje obronne oznaczają mierzalną i znaczącą oszczędność kosztów w stosunku do obrony konstytutywnej, kwestionuje się czasem owe „oszczędności” jako napędowy motor ewolucji plastyczności cech obronnych. Chociaż koszty obrony konstytutywnej ponoszone są permanentnie, a koszty obrony indukowanej — tylko okazjonalnie, to zapewne istnieją również, i to niemałe, koszty tej ostatniej. Zdolność do szybkiej odpowiedzi na sygnał informujący o wzroście ryzyka ze strony drapieżcy może oznaczać permanentne ponoszenie innych kosztów. I tak na przykład stała czujność aparatu detekcji i receptorów (chemosensorycznych w pierwszym rzędzie), „pogotowie” fizjologiczne, które w razie potrzeby pozwoli na mobilizację mechanizmów neurohormonalnych i szybką transformację zachowań i struktur, wreszcie sama przebudowa morfologii i zmiana behawioru — mogą oznaczać znaczne (nawet stałe) wydatki energetyczne, chociaż sama reakcja obronna ujawnia się tylko w razie zagrożenia. Koszty permanentnej

inspekcji środowiska i utrzymywania maszynarii odpowiedzialnej za plastyczność reakcji obronnych nie powinny wszakże przekraczać korzyści z tytułu okazjonalnych tylko wydatków na sama reakcję obronną. Znane są tymczasem przykłady wskazujące na to, że koszty obrony (np. obrony roślin indukowanej przez roślinożercę) są porównywalne z kosztami obrony konstytutywnej (KARBAN i BALDWIN 1997), i na tyle znaczące, że mogą ograniczać ewolucję obronności indukowanej. Stąd zresztą przede wszystkim w ekologii roślin podejmowane są próby poszukiwania alternatywnych przyczyn ewolucji indukowanych mechanizmów obronnych.

Ocena kosztów reakcji obronnych przypomina historycznie dzieje wiary we wszechpotężną rolę oddziaływań konkurencyjnych jako zasadniczej siły kształtującej skład gatunkowy biocenozy. Sprzeczne z tym paradygmatem wyniki po prostu nie były publikowane. Podobnie, niemożność odnalezienia kosztów obrony indukowanej skłania raczej do odrzucenia wiarygodności wyników eksperymentu niż wiarygodności hipotezy, bo wiara w powszechność i konieczność kompromisu jest podstawą myślenia o adaptacjach i ich kosztach w ekologii ewolucyjnej.

Dziękuję Jurkowi Abrusánowi, Piotrowi Dawidowiczowi i Andrzejowi Kołodziejczykowi, którzy zechcieli w ekspresowym tempie przeczytać wcześniejszą wersję tego artykułu i podzielić się ze mną swoimi uwagami, które uchroniły mnie przed wieloma błędami i niezręcznościami.

FACTORS FAVOURING THE INDUCIBILITY OF DEFENSIVE TRAITS

Summary

Conditions favouring the inducibility of anti-predator defense (behaviour, morphology and life history traits) in planktonic organisms are reviewed. The plasticity of defensive traits is selected for: (1) under strong and unpredictable predation regime, (2) when reliable cues are available in the environment to advertise the onset of predation pressure (chemical cues released by a predator to the environment seem to meet this demand better than visual, acoustic or

mechanical cues), (3) when the induced defense is efficient; the defensive reaction has to be displayed immediately when the risk of being preyed upon becomes serious, i.e. the time needed to complete a phenotypic change must be brief enough as compared to the time scale of changes in the predation regime, and (4) when a permanent display of defense is associated with high metabolic costs.

LITERATURA

- AGRAWAL A. A., KARBAN R., 1997. *Domatia mediate plant-arthropod mutualism*. Nature 387, 562–563.
- DE BEAUCHAMP P., 1952a. *Un facteur de la variabilité chez les rotifères du genre Brachionus*. Comptes rendues des séances de l'Académie des Sciences 234, 573–575.
- DE BEAUCHAMP P., 1952b. *Variation chez les rotifères du genre Brachionus*. Comptes rendues des séances de l'Académie des Sciences 235, 1355–1356.
- DAWIDOWICZ P., LOOSE C. J., 1992. *Cost of swimming by Daphnia during vertical migration* Limnol. Oceanogr. 37, 665–669.
- GILBERT J. J., *Rotifer ecology and embryological induction*. Science 151, 1234–1237.
- HAUKIOJA E., 1977. *The mechanism of Oporinia autumnata cycles*. Proc. Circumpolar Conf. on Northern Ecology 1, 235–242.

- KALINOWSKA A., PIJANOWSKA J., 1987. *Jak się nie dać zjeść? „Żywy pokarm w kontrataku.* Wiad. Ekol. 33, 3–20.
- LÜNING J., 1994. *Anti-predator defenses in Daphnia – are life history changes always linked to induced neck spines?* Oikos 69, 427–436.
- KARBAN R., BALDWIN I. T., 1997. *Induced responses to herbivory.* University of Chicago Press, Chicago.
- PIJANOWSKA J., 1998. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych – co nowego po latach?* Wiad. Ekol. 44, 305–327.
- REPKA S., KETOLA M., WALLS M., 1994. *Specificity of predator-induced neck spine and alteration in life history traits in Daphnia pulex.* Hydrobiologia 294, 129–140.
- SCHLICHTING C. D., PIGLIUCCI M., 1998. *Phenotypic evolution. A reaction norm perspective,* Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- TOLLRIAN, R., HARVELL C. D., (Red.) 1998. *The ecology and evolution of inducible defenses.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.