

PIOTR DAWIDOWICZ

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii
Uniwersytet Warszawski,
Banacha 2, 02-097 Warszawa
e-mail: Dawid@hydro.biol.uw.edu.pl

DOBOWE MIGRACJE PIONOWE ZOOPLANKTONU: PRZYCZYNY, KOSZTY I KONSEKWENCJE

WSTĘP

Organizmy wodne należące do bardzo wielu gatunków ze wszystkich typów królestwa zwierząt, a także niektóre pierwotniaki i glony planktonowe cyklicznie przemieszczają się w toni wodnej od powierzchni ku głębinom i z powrotem ku powierzchni. Wędrowki te, zachodzące zwykle w rytmie 24-godzinny, nazywane są dobowymi migracjami pionowymi. Migrujące zwierzęta planktonowe zazwyczaj spędzają dzień na znacznych głębokościach, poniżej strefy eufotycznej i około zachodu podnoszą się ku powierzchni, gdzie pozostają do świtu. Skala tych migracji jest imponująca — na wielkich przestrzeniach oceanów migrujący plankton tworzy poziome warstwy dobrze widoczne na ekranach sonarów (ang. sonic scattering layers), które przemieszczają się regularnie w słupie wody na odległości sięgające setek metrów. Podobne warstwy można dostrzec w jeziorach, zwłaszcza zasiedlonych przez planktonowe larwy pospolitej muchówki — wodzienia (*Chaoborus* sp.), które dzięki wypełnionym gazem pęcherzykom hydrostatycznym są dobrze „widziane” w wodzie przez urządzenia echoakustyczne. Oczywiście wędrowki pionowe planktonu zostały opisane na długo przed wynalezieniem sona-

ru, jeszcze w ubiegłym stuleciu i do dziś są intensywnie badane także klasycznymi metodami hydrobiologicznymi. Nieustające zainteresowanie tym fenomenem jest w pełni zrozumiałe — dobowe migracje pionowe są prawdopodobnie najbardziej rozpowszechnionym na Ziemi typem behawioru zwierząt, choć ograniczonym do środowisk wodnych i być może z tego powodu odrobinę niedocenianym przez nasz własny, zdecydowany łądowy gatunek.

Naukowa literatura tego zjawiska znacznie przekracza 2000 pozycji i doczekała się już licznych syntez (np. CUSHING 1951, HUTCHINSON 1967, BAYLY 1986, LAMPERT 1989, 1993, PIJANOWSKA 1993, DE MEESTER i współaut. 1998), także w języku polskim (LAMPERT 1988, BIERNACKA 1992, DAWIDOWICZ 1999). Prace te dotyczą rozmaitych zagadnień związanych z dobowymi migracjami pionowymi, najczęściej jednak poświęcone są mechanizmom fizjologicznym wyjaśniającym to zachowanie się zwierząt (zwłaszcza zasięg migracji i ich przebieg w czasie), ewolucyjnym przyczynom migracji (czyli innymi słowy wartości dostosowawczej tego behawioru) oraz konsekwencjom migracji dla funkcjonowania ekosystemów pelagicznych.

PRZYCZYNY DOBOWYCH MIGRACJI PIONOWYCH ZOOPLANKTONU

Na pytanie dlaczego zwierzęta planktonowe migrują w dobowym rytmie można odpowiedzieć w dwojaki sposób: po pierwsze identyfikując sygnały (czynniki) środowiskowe wywołujące migracje i mechanizmy recepcji, wzmacniania i reakcji na te sygnały, po drugie identyfikując powody, które sprawiają, że dostosowa-

nie (ang. fitness) migrantów jest zazwyczaj wyższe niż osobników, które pozostawałyby przez całą dobę na tej samej głębokości — w przeciwnym wypadku strategia migrowania zostałaby szybko wyeliminowana z populacji planktonowych przez dobór naturalny.

Odpowiedź na pierwsze pytanie wymaga znalezienia bezpośrednich, „proksymalnych” przyczyn migracji i próby ich poznania dominowały we wcześniejszych badaniach nad migracjami pionowymi, zwłaszcza w latach 60-tych. Jednak do dnia dzisiejszego nie ma pewności, czy istnieje jakiś uniwersalny mechanizm regulujący zachowania migracyjne u różnych zwierząt, wiadomo jedynie, że migracje pionowe związane są ściśle z dobowym rytmem zmian oświetlenia. Prawdopodobnie u większości gatunków migracje inicjuje przekroczenie progowego tempa względnych zmian oświetlenia. Tempo to jest najszybsze o świcie i o zmierzchu, a kierunek zmian (wzrost lub spadek oświetlenia) decyduje o kierunku migracji (odpowiednio w głębinie lub ku powierzchni). Z kolei bezwzględne natężenie światła w wodzie wpływa istotnie na głębokość zajmowaną w ciągu dnia przez osobniki migrujących populacji. Z całą pewnością jednak działanie bodźców fizycznych (warunki świetlne) jest modyfikowane przez wiele czynników biotycznych i abiotycznych środowiska i nawet dokładna znajomość warunków świetlnych panujących w ciągu doby na różnych głębokościach nie wystarczy do przewidywania zachowań migracyjnych planktonu. Poznanie czynników proksymalnych jest oczywiście istotne i interesujące dla badaczy migracji choćby dlatego, że pozwala na skonstruowanie poprawnych, „działających” eksperymentów. Jest też z pewnością interesujące dla ekofizjologów, jako że recepcja, przetwarzanie i reakcje na czynniki proksymalne mogą być badane przede wszystkim właśnie metodami stosowanymi w fizjologii zwierząt.

Jednakże dla ewolucyjnie zorientowanego ekologów (a ekologia jest przecież nauką o działaniu doboru naturalnego na organizmy żyjące „tu i teraz”) bardziej interesujące, bardziej podstawowe są pytania o biologiczny sens migracji pionowych, jakkolwiek byłaby fizjologiczna maszynaria sterująca ich przebiegiem. Istotnie, wyjaśnienie mechanizmów migracji nie wystarczy do udzielenia odpowiedzi na pytanie, dlaczego zjawisko to jest tak powszechne. Dlaczego podobne migracje podejmują organizmy tak odległe taksonomicznie, zupełnie różne pod względem budowy ciała, roślinożerne i drapieżne (a także w ogóle nie pobierające pokarmu, jak np. poczwarki wspomnianego już wyżej *Chaoborus*)? Po co właściwie te wszystkie zwierzęta planktonowe przemierzają z zastanawiającą regularnością pionowe dystanse dziesiątki tysięcy razy przekraczające długość ich własnych ciał? Jakie korzyści dostosowawcze przynoszą osobnikom te dalekie nieraz wędrówki? I wreszcie, dlaczego ten tak powszechny behawior nie jest

jednak w pełni uniwersalny i w większości środowisk pelagicznych oprócz populacji migrujących zdarzają się takie, które stale okupują tę samą warstwę wody? Dlaczego populacje (lub pojedyncze osobniki) tych samych gatunków czasami migrują, a czasami nie, mimo bardzo podobnych warunków środowiskowych? Większość tych pytań to pytania o sens i cel. Zasadność tego rodzaju pytań w naukach przyrodniczych bywa kwestionowana, lecz z pewnością są one uprawnione w biologii ewolucyjnej, gdzie sensowne staje się to, co podnosi dostosowanie i pozwala utrzymać, albo może poprawić pozycję w nieustającym wyścigu o prymat w powielaniu własnych genów. Znalezienie odpowiedzi na tego rodzaju pytania przynosi niezwyczajną satysfakcję wynikającą ze zrozumienia ostatecznych („ultymatywnych”) przyczyn zjawisk przyrodniczych.

Poszukiwanie tych przyczyn ostatecznych ma długą historię i zaowocowało stworzeniem licznych, niekiedy wzajemnie wykluczających się hipotez. Pośród nich warto wymienić (za Mangelem i Clarkiem 1988) zaproponowane przez różnych autorów wyjaśnienia roli dobowych migracji pionowych jako:

- 1) metody samoregulacji populacji,
- 2) sposobu na uniknięcie nadmiernej eksploatacji zasobów pokarmowych,
- 3) mechanizmu służącemu maksymalizacji tempa wymiany genów w populacjach,
- 4) sposobu unikania szkodliwego wpływu promieniowania słonecznego (ultrafioletowego i widzialnego),
- 5) sposobu na utrzymanie stosunkowo stałego tempa pobierania pokarmu w ciągu roku,
- 6) reakcji zwierząt na toksyczne działanie fitoplanktonu,
- 7) sposobu na horyzontalne rozprzestrzenianie się (masy wody przy powierzchni i w głębinach często przemieszczają się w różnych kierunkach),
- 8) reakcji na ruchy populacji ofiar i ich skupiskowe rozmieszczenie,
- 9) sposobu na unikanie konkurencji międzygatunkowej,
- 10) sposobu maksymalizacji korzyści energetycznych,
- 11) reakcji na warunki fizyczne, nie mającej bezpośredniego znaczenia biologicznego,
- 12) sposobu na osiąganie optymalnego rytmu zmian temperatury w ciągu doby,
- 13) mechanizmu służącemu unikaniu drapieżnictwa.

Hipotezy powyższe zostały sformułowane w ciągu ostatnich 60 lat i większość z nich ma już tylko wartość historyczną. Hipoteza (11) nie wydaje się intelektualnie satysfakcjonująca.

Niektóre inne (1, 2, 3, 5, 9) opierają się na rozumowaniu w kategoriach doboru grupowego, który - jak dziś wiemy — działa jedynie w pewnych, ściśle określonych warunkach, które zbyt rzadko pojawiają się w ekosystemach pelagicznych, by doprowadzić do obserwowanej powszechności i zasięgu interesującego nas zjawiska. Jeszcze inne hipotezy (np. 6, 7) posługują się co prawda kryterium dostosowania osobniczego, ale nie wyjaśniają regularnego przebiegu migracji w czasie, czyli ich dobowej rytmiczności. Hipoteza (4) jest wolna od tej słabości, ale z kolei nie tłumaczy amplitudy migracji — zwierzęta planktonowe migrują w dzień na głębokości wielokrotnie większe od zasięgu szkodliwego działania promieniowania słonecznego. W rezultacie od lat 70. najżywiej dyskutowane były dwie hipotezy wyjaśniające adaptatywną wartość dobowych migracji pionowych: hipoteza (a właściwie grupa hipotez) korzyści energetycznych (10) i hipoteza unikania drapieżnictwa (13). Hipotezy te opierają się na wzajemnie sprzecznych założeniach: pierwsza z nich zakłada, że pionowe wędrówki przynoszą metaboliczne i demograficzne „zyski” migrującym osobnikom (populacjom); druga — przeciwnie, przyjmuje iż wędrówki pionowe są energetycznie kosztowne, a więc migracje są źródłem metabolicznych i demograficznych strat, ale ich podejmowanie jest konieczne dla zminimalizowania zagrożenia ze strony drapieżników posługujących się przy polowaniu wzrokiem, zwłaszcza ryb planktonożernych.

Zyski, jakie wynikają z migracji pionowych miałyby być konsekwencją faktu, że wody otwarte jezior i oceanów są termicznie stratyfi-

kowane — wody zalegające głębiej są chłodniejsze od powierzchniowych. W rezultacie, migrujące zwierzęta spędzają dni w środowisku o niższej temperaturze, niż noce. Dzięki temu mogą oszczędniej gospodarować zasobami pokarmowymi — w niskiej temperaturze tempo respiracji organizmów zmiennocieplnych jest mniejsze (wszystkie zwierzęta planktonowe są oczywiście zmiennocieplne). Co więcej, rozmiary ciała osiągane przez organizmy planktonowe są odwrotnie skorelowane z temperaturą otoczenia (patrz przegląd literatury ATKINSONA 1994) i wobec tego zwierzęta podejmujące migracje do chłodnych, głębokich wód są większe po osiągnięciu dojrzałości płciowej od osobników stale przebywających przy powierzchni, w identycznych nawet warunkach pokarmowych. Ponieważ z kolei płodność zwierząt planktonowych jest na ogół dodatnio skorelowana z wielkością ich ciała, to osobniki migrujące mogą produkować więcej potomstwa i w oczywisty, zdawałoby się, sposób osiągać lepsze dostosowanie niż nie migrujące. Hipoteza ta została rygorystycznie przetestowana w licznych eksperymentach (patrz przegląd LAMPERTA 1989) — i odrzucona. Okazało się bowiem, że korzyści wynikające ze zwiększonej w niskiej temperaturze płodności nie kompensują strat wynikających ze spowolnienia tempa wzrostu osobniczego i rozrodu, a w ślad za tym tempa wzrostu populacji r (migrujące zwierzęta osiągają wprawdzie ostatecznie większe rozmiary, ale rosną wolniej i dojrzewają później). Zagadnienie bilansu kosztów i korzyści wynikających z migracji pionowych ma kapitalne znaczenie i powróci jeszcze w dalszej części artykułu.

DOBOWE MIGRACJE PIONOWE JAKO BEHAVIORALNY MECHANIZM OBRONY PRZED DRAPIEŻNICTWEM

Wobec odrzucenia hipotez wskazujących na korzyści bioenergetyczne i demograficzne, szczególne zainteresowanie w ostatnich latach zyskała hipoteza głosząca, iż zwierzęta planktonowe unikają powierzchniowych wód w ciągu dnia dlatego, że pozostawanie w prześwietlonej warstwie wody łączy się z niebezpieczeństwem śmierci „z rąk” (a raczej — w paszczach) planktonożerców wizualnie lokalizujących ofiary. W tej kategorii drapieżników zdecydowanie dominują ryby planktonożerne licznie występujące w ogromnej większości jezior i oczywiście, także w morzach i oceanach. Do polowania na plankton potrzebują one światła o natężeniu przekraczającym pewną progową wartość, poniżej której ich skuteczność jako drapieżników radykalnie spada. To progowe oświetlenie zależy z

jednej strony od doskonałości zmysłu wzroku ryb, a z drugiej od widzialności samych potencjalnych ofiar, wynikającej z własności optycznych i rozmiarów ich ciał (liczne zwierzęta planktonowe są przezroczyste, a więc trudne do dostrzeżenia w toni). Tak więc skuteczną strategią obronną przeciwko drapieżnictwu ryb byłoby dla zwierząt planktonowych spędzanie dnia w ciemnych głębinach i powrót ku ciepłym (a więc gwarantującym szybkie tempo metabolizmu) i bogatym w pokarm (którym są — bezpośrednio lub pośrednio — glony planktonowe, wymagające światła do fotosyntezy) wodom powierzchniowym, pod osłoną panujących ciemności. Hipoteza unikania drapieżnictwa bardzo dobrze wyjaśnia więc dobowy rytm migracji pionowych.

Zasięg migracji powinien być największy, zgodnie z przewidywaniami tej hipotezy, u gatunków i osobników o największych rozmiarach, najłatwiejszych do dostrzeżenia. Tak jest w istocie, jak dowodzą bardzo liczne badania terenowe. Oczywiście fakt, że duże zwierzęta migrują głębiej niż małe można wyjaśnić inaczej: na przykład przyjmując, że duże organizmy po prostu sprawniej i szybciej pływają i mogą się w tym samym czasie bardziej oddalić od powierzchni (mniejsza tymczasem o powody, dla których migrują). Stwierdzono jednak (patrz np. DE MEESTER i współaut. 1998), że pośród jednakowej wielkości zwierząt tego samego gatunku głębiej migrują osobniki noszące jaja w komorach (jak *Daphnia*) lub workach jajowych (jak Copepoda). Ciemno pigmentowane i nieprzezroczyste jaja skorupiaków planktonowych są dobrze widoczne w toni, często lepiej niż same noszące je samice, natomiast ich obecność w żadnym wypadku nie poprawia (a często pogarsza) zdolności pływackich skorupiaków. Trudno w konsekwencji przyjąć, że to zdolności lokomotoryczne związane z wielkością ciała, decydują o zasięgu migracji.

Wreszcie, w myśl hipotezy unikania drapieżnictwa, amplituda migracji zooplanktonu powinna być zależna od zagęszczenia i aktywności ryb planktonożernych. W zbiornikach pozbawionych tego typu drapieżników migracje dobowe powinny mieć znikomy zasięg lub wcale nie występować. Poprawność tej przesłanki została dowiedziona w niezwykle elegancki sposób przez GLIWICZA (1986). Badał on zachowania migracyjne lokalnych populacji *Cyclops abys-sorum tatricus* (Copepoda, Crustacea) w kilku jeziorach tatrzańskich różniących się zagęszczeniem ryb i czasem, jaki upłynął od ich zarybienia. „Stawy” tatrzańskie były, z wyjątkiem Morskiego Oka, bezrybne w ciągu ostatnich 10 000 lat, ale w ostatnim stuleciu niektóre z nich zostały przez górali zarybione pstrągiem źródlanym. Okazało się, że rzeczywiście amplituda migracji populacji *C. a. tatricus* jest tym większa, im większe jest zagęszczenie ryb i czas, jaki upłynął od momentu ich introdukcji (szczególnie znane są z grubsza daty zarybień). Innymi słowy im dłużej badane populacje pozostawały pod naciskiem czynnika selekcyjnego zachowania migracyjne (presja ryb), tym większy był w nich udział osobników podejmujących intensywne, kilkudziesięciometrowe migracje. Populacja *Cyclops* w nadal bezrybnym Czar-nym Stawie pod Rysami nie migruje prawie zupełnie, choć jest to akurat jezioro najwyższej położone spośród badanych, a więc najbardziej eksponowane na wpływ promieniowania ultra-fioletowego, którego unikanie — w myśl jednej

z wymienionych wyżej hipotez — miałoby być przyczyną migracji.

Ostatnie dziesięciolecie przyniosło najbardziej być może przekonujące dowody na rzecz hipotezy unikania drapieżnictwa. Wykazano mianowicie, że liczne gatunki zwierząt planktonowych, taksonomicznie nieraz odległe (np. larwy muchówki *Chaoborus* i skorupiaki planktonowe) zaczynają migrować dopiero w odpowiedzi na obecność ryb planktonożernych. Okazało się więc, że behavior migracyjny jest często plastyczny, to znaczy działanie doboru nie jest konieczne by doprowadzić do szybkich zmian w zachowaniu się zwierząt planktonowych (ostatnie przeglądy literatury na ten temat można znaleźć w pracach LARSSONA i DODSONA 1993, PIJANOWSKIEJ 1993, DE MEESTERA i współaut. 1998). Zwykle źródłem informacji o zagrożeniu są kairomony, substancje wydzielane przez ryby do środowiska. Ostatnio BORISS i współautorzy (1999) donieśli o poznaniu natury chemicznej kairomonu inicjującego migrację *Daphnia*, ale prawdopodobnie substancji tych jest więcej i będą one identyfikowane w toku dalszych badań. Wioślarki planktonowe rozpoznają nie tylko obecność kairomonów, ale także ich stężenie, zależne z kolei od zagęszczenia ryb. Dzięki temu siła reakcji obronnej zooplanktonu, to jest amplituda migracji pionowych, może być — i jest w istocie — proporcjonalna do poziomu ryzyka (np. LOOSE i DAWIDOWICZ 1994).

Istnienie związku pomiędzy obecnością drapieżników a występowaniem i intensywnością migracji pionowych jest bardzo silnym argumentem na rzecz hipotezy antydrapieżniczej. Rzeczywiście, hipoteza ta zastała obecnie przyjęta niemal za paradygmat w ekologii planktonu i przy jej pomocy udaje się wyjaśnić większość obserwowanych przypadków migracji planktonu (LAMPERT 1993). Migracje pionowe wydają się też niezmiernie skutecznym mechanizmem obronnym. Nie są jednak mechanizmem jedynym. Ostatnie dziesięciolecie przyniosło znaczny postęp w badaniach nad sposobami obrony zwierząt planktonowych przed różnego typu drapieżnikami (PIJANOWSKA 1998). Jedną z istotnych przyczyn tego postępu było właśnie odkrycie zdolności zwierząt planktonowych do wykrywania zagrożenia za pośrednictwem wydzielanych przez drapieżniki kairomonów. Znaczenie tej obserwacji było dwójakie: po pierwsze pozwala ona ocenić czy obserwowane zmiany behavioru, morfologii i historii życia mają charakter mechanizmu obronnego, co nie zawsze jest oczywiste. Zdrowy rozsądek nakazuje przypuszczać, że jeśli dana cecha ujawnia się tylko w obecności drapieżnika i powoduje zmniejszenie ryzyka śmierci, to jest cechą obronną. Prob-

lem tylko w tym, że trudno było znaleźć środowiska bez drapieżnika, które mogłyby służyć jako wariant kontrolny. Po drugie, możliwość symulowania zagrożenia presją drapieżcy (za pomocą kairomonów) bez jego fizycznej obecności stwarza ogromne możliwości eksperymentalnego badania reakcji obronnych potencjalnych ofiar w dłuższej skali czasu. Podobne eksperymenty są właściwie niemożliwe do przeprowadzenia w warunkach laboratoryjnych z rzeczywistymi planktonożercami, ci bowiem są niezwykle efektywni i zazwyczaj po prostu eliminują wszystkie ofiary zanim zdążą one zareagować w możliwy do zaobserwowania sposób. Dotyczy to w każdym razie ryb planktonożernych — niektóre drapieżniki bezkręgowce są mniej skuteczne i dzięki temu można wykazać doświadczalnie, że efekty obecności drapieżcy i samych kairomonów są porównywalne (GLIWICZ 1994).

Dobowe migracje pionowe nie są jedynym behawioralnym mechanizmem obronnym u zwierząt planktonowych (zob. TOLLRIAN i DODSON 1998). Innym, często obserwowanym zachowaniem obronnym jest skupianie się zooplanktonu w duże agregacje (ang. *swarming*), które osłabiają efektywność polowania drapieżników zmylonych mnogością poruszających się w trójwymiarowej przestrzeni potencjalnych ofiar (ang. *confusion effect*). Z punktu widzenia ofiary działa jeszcze efekt rozcieńczenia (ang. *dilution effect*). Mechanizm ten jest obciążony kosztami — wewnątrz takich skupień zwierząt zazwyczaj jest niewiele pokarmu i zwiększone bezpieczeństwo opłacone jest zmniejszoną racją pokarmową. Zwierzęta planktonowe modyfikują także sposób pływania, z reguły ograniczając aktywność ruchową w obliczu zagrożenia, a także stają się bardziej wrażliwe na rozmaite mechaniczne i świetlne bodźce ze środowiska, sygnalizujące bezpośrednią bliskość lub atak drapieżnika. Znaczenie adaptatywne mogą mieć też zmiany morfologii zwierząt planktonowych, które w obecności drapieżników wykształcają rozmaite struktury obronne (wyrostki, „hełmy”, „zęby” itd.) utrudniające ich pochwycenie i połknięcie. Uważa się, że tego typu obrona jest skuteczna raczej przeciwko drapieżnikom bezkręgowym, niż rybam planktonożernym. Wreszcie, planktonożercy wywołują zmia-

ny historii życia u wielu gatunków ich potencjalnych ofiar. Często, na przykład, wioślarki z rodzaju *Daphnia* wcześniej (i przy mniejszych rozmiarach ciała) osiągają dojrzałość płciową w obecności, niż pod nieobecność ryb. Wczesne przystępowanie do reprodukcji zwiększa szansę na wydanie potomstwa przed osiągnięciem rozmiarów ciała, przy których unikanie ataku ryby staje się niemożliwe (ryby żerują selektywnie i wybierają największe ofiary spośród dostępnych w środowisku zwierząt planktonowych). Jednakże przedwczesna reprodukcja jest także kosztowna; w szczególności ogranicza przyszły możliwy wysiłek reprodukcyjny.

Wymienione tu mechanizmy nie wyczerpują bynajmniej repertuaru sposobów obrony przed drapieżnictwem stosowanych przez zwierzęta planktonowe. Całkiem uzasadnione wydaje się pytanie, dlaczego sposobów tych (stosowanych często przez pojedynczego osobnika) jest tak wiele. Dlaczego dobór naturalny nie doskonali po prostu jednego z nich, potencjalnie najskuteczniejszego i najmniej kosztownego? Wydaje się, że istnieje kilka powodów, dla których tak się dzieje (TOLLRIAN i HARVELL 1998). Szeroki repertuar obron pozwala na zmiany strategii i może zapobiec adaptacji drapieżnika do pokonywania jakiegoś pojedynczego sposobu obrony. Ponadto wielość mechanizmów obronnych pozwala na dostosowanie się do zmian w zagęszczeniu (sile presji) drapieżców: przy małym zagrożeniu mogą być stosowane relatywnie „tanie”, ale mniej skuteczne mechanizmy, zaś „kosztowne” — i bardziej skuteczne — przy dużym. Wreszcie niektóre mechanizmy efektywnie działają wobec niektórych drapieżców, a są nieskuteczne wobec innych. Stosowanie więcej niż jednego sposobu obrony może być konieczne w sytuacji narażenia na jednoczesną presję drapieżników o kontrastowo różnych preferencjach pokarmowych. Często w istocie zwierzęta planktonowe stosują jednocześnie więcej niż jeden mechanizm obronny (i ponoszą koszty związane z każdym z tych mechanizmów). Zagadnienie interakcji zachodzących pomiędzy różnymi, stosowanymi jednocześnie (lub alternatywnie) sposobami obrony jest mało zbadane, ale wydaje się bardzo interesujące.

ENERGETYCZNY ASPEKT DOBOWYCH MIGRACJI PIONOWYCH

Zagadnienie metabolicznych kosztów migracji pionowych planktonu zostało wprowadzić ostatnio szerzej omówione (DAWIDOWICZ 1999), ale nie sposób go tu pominąć, gdyż ma ono

podstawowe znaczenie dla wyjaśnienia biologicznego sensu migracji pionowych.

Do niedawna nie było jasne, czy wędrówki pionowe są źródłem energetycznych kosztów

czy korzyści dla migrujących zwierząt. Jak obecnie wiemy są one zazwyczaj metabolicznie kosztowne i podejmowanie ich jest wymuszane przez zagrożenie ze strony drapieżcy. W rzeczywistości znamy jednak co najmniej jeden wyjątek od tej reguły. WURTSBAUGH i NEVERMAN (1988) opisali migracje narybku północnoamerykańskich bentosożernych głowaczy (*Cottus extensus*). Ryby te zbierają pokarm z dna i praktycznie nie potrafią odżywiać się w otwartej toni wodnej. Żerują tylko w ciągu dnia, a nocą migrują kilkanaście metrów w górę i pływają przy powierzchni aż do świtu, nie pobierając pokarmu. Migracji tych nie da się wyjaśnić w kategoriach hipotezy unikania drapieżnictwa — z pewnością najbezpieczniejszym miejscem dla głowaczy jest strefa przydenna, na dodatek obfitująca w pokarm. Narybek powinien zatem pozostawać przy dnie przez całą dobę! Okazało się jednak, że w niskiej temperaturze panującej w wodach przydennych procesy trawienia pokarmu przebiegają tak powoli, że rybam pozostającym stale w głębinach nie starcza czasu na asymilację całego zgromadzonego w ciągu dnia pożywienia. Migracja ku cieplejszym wodom powierzchniowym w nocy, kiedy i tak odżywanie się jest niemożliwe wobec panujących ciemności, pozwala na bardziej wydajną asymilację pokarmu. Sytuacja zooplanktonu pelagicznego jest jednak zasadniczo odmienna — zasoby pokarmowe zgromadzone są przy powierzchni, w ciepłych wodach, a wędrówki w głąb oznaczają

przeniesienie się do siedlisk suboptymalnych, ubogich w pokarm i chłodnych. Migracje te związane są więc z kosztami wynikającymi ze zmniejszenia racji pokarmowej i tempa metabolizmu. Można przypuszczać, że dodatkowym źródłem strat energetycznych jest konieczność codziennego pokonywania znacznych nieraz (w stosunku do wielkości ciała zwierząt) pionowych dystansów. W rzeczywistości jednak koszty pływania w czasie migracji pionowych są tak małe, że trudne do zmierzenia (DAWIDOWICZ i LOOSE 1992). Oczywiście aktywne pływanie wymaga energii, ale najwyraźniej utrzymywanie się w toni wodnej na mniej więcej tej samej głębokości „kosztuje” tyle samo, co migrowanie. Fakt, że koszty dobowych migracji pionowych związane z lokomocją są tak znikome jest ważny, bowiem oznacza, że ich zasięg nie jest w praktyce ograniczony przez zdolności pływackie zwierząt planktonowych. Mogłyby one w większości wypadków pokonywać znacznie większe odległości, niż wynosi rzeczywista amplituda migracji. Jeśli tak nie czynią, to dlatego, że warunki siedliskowe w głębokich wodach są niesprzyjające. Migracje pionowe są w istocie sposobem na zminimalizowanie kosztów unikania warstw powierzchniowych; behavior ten jest wyrazem kompromisu pomiędzy koniecznością unikania drapieżników z jednej strony i kosztów związanych z bytowaniem w siedliskach bezpiecznych, ale niesprzyjających szybkiemu wzrostowi i rozrodowi.

PLASTYCZNOŚĆ FENOTYPOWA CZY MECHANIZM GENETYCZNIE UTRWALONY? PRZYCZYNY POLIMORFIZMU BEHAVIORU MIGRACYJNEGO W POPULACJACH ZWIERZĄT PLANKTONOWYCH

Jednym z mocnych argumentów na rzecz hipotezy unikania drapieżnictwa jest, jak już wspomniano, możliwość indukcji zachowań migracyjnych przez obecność drapieżnika. Oznacza to, że zwierzęta planktonowe wykazują znaczną fenotypową plastyczność behavioru i mogą go dostosowywać do zmian zachodzących w środowisku biotycznym (więcej na ten temat w artykule PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Zgodnie z teoretycznymi modelami, w zmiennych środowiskach dobór naturalny faworyzuje „generalistyczne” genotypy (tzn. takie które pozwalają na realizowanie znacznej fenotypowej zmienności) w stosunku do genotypów wyspecjalizowanych, nieplastycznych (np. LYNCH i GABRIEL 1987). Jednakże okazuje się, że w naturalnych populacjach *Daphnia* (i zapewne innych zwierząt planktonowych) występuje znaczny polimorfizm genetyczny związany z behaviorem migracyjnym: stopień plastyczności behavioru jest zróżnicowany i „specjaliści”

koegzystują z „generalistami” (patrz DE MEESTER i współaut. 1998). Można przypuszczać, że polimorfizm ten jest podtrzymywany przez ciągłe „zasilanie” populacji w osobniki pochodzące z puli jaj przetrwałych, zdeponowanych w osadach, które są stałym źródłem genotypów eliminowanych następnie przez dobór kierunkowy. Tego rodzaju „nierównowagowy” argument nie wyjaśnia jednak współwystępowania różnych genotypów w dłuższej skali czasu. Utrzymywanie się polimorfizmu byłoby zrozumiałe, gdyby okazało się, że koszty działania fizjologicznych mechanizmów pozwalających na wykrywanie zagrożenia i odpowiednie reagowanie byłyby znaczące, ale jak dotąd niewiele jednak na ten temat wiadomo. Współwystępowanie genotypów zdolnych do zachowań plastycznych z genotypami kodującymi stereotypowe, utrwalone zachowania byłaby także możliwa, gdyby sygnały informujące o zagrożeniu były niejednoznaczne, to znaczy dostatecznie często

wywoływałyby nieprawidłową reakcję. Jak się jednak wydaje, obecność kairomonów (i ich stężenie) niesie bardzo wiarygodną informację o poziomie ryzyka drapieżnictwa. Polimorfizm może być związany ze zróżnicowaniem środowiska pelagicznego — względne dostosowanie zwierząt nie migrujących, zasiedlających na przykład wody przydenne może być w tym marginalnym siedlisku większe, niż genotypów o plastycznym behawiorze. Być może jednak najbardziej istotną przyczyną utrzymywania się polimorfizmu zachowań migracyjnych w populacjach planktonowych jest, wspomniana już we wstępie, złożoność możliwych reakcji obronnych na presję drapieżników. Migracje pionowe nie są jedynym możliwym mechanizmem obronnym. Mechanizmy te mają charakter konstytutywny (utrwalony) albo są plastyczne, przy czym plastyczność jednego z mechanizmów nie oznacza (ale też nie wyklucza) plastyczności

pozostałych. W rezultacie teoretyczne modele dotyczące wartości dostosowawczej plastyczności fenotypowej nie powinny być stosowane w odniesieniu do jednej tylko cechy. Niezdolność do plastycznego modyfikowania zachowań migracyjnych może być kompensowana przez fenotypową plastyczność innych form behawioru, morfologii czy też parametrów historii życia. Co więcej, wobec wielości dostępnych sposobów obrony można oczekiwać, że różne kombinacje plastycznych i utrwalonych mechanizmów obronnych dają stosującym je zwierzętom (genotypom) to samo względne dostosowanie. Trudno w takiej sytuacji mówić o jakiejś optymalnej strategii obronnej — takich „optymalnych” strategii może być jednocześnie wiele i dobór naturalny nie eliminowałby żadnej z nich, co oczywiście prowadziłoby do podtrzymywania polimorfizmu w rozpatrywanej populacji.

KONSEKWENCJE MIGRACJI DLA ZESPOŁÓW I BIOCENÓZ PELAGICZNYCH

Jak wspomniano na wstępie, migracje pionowe zooplanktonu są zjawiskiem zachodzącym często na wielką skalę, a liczebność i biomasa przemieszczających się w słupie wody populacji planktonowych bywa ogromna. Z reguły też największe zwierzęta planktonowe migrują najgłębiej. Migracje są także kosztowne w tym sensie, że obniżają istotne komponenty dostosowania zwierząt planktonowych — tempo indywidualnego wzrostu i reprodukcji (a więc także tempo wzrostu populacji r). Można oczekiwać, że największe koszty ponoszą największe zwierzęta planktonowe zmuszone do podejmowania migracji o największej amplitudzie. Skądinąd wiadomo, że te właśnie zwierzęta są konkurencyjnie najsilniejsze (BROOKS i DODSON 1965) i wypierają ze środowiska gatunki o mniejszych rozmiarach ciała. Dzieje się tak przede wszystkim dlatego, że wydajność zdobywania pokarmu i „przerabiania” go na własną biomasę i na biomasę potomstwa jest w zooplanktonie pozytywnie skorelowana z rozmiarami ciała (GLIWICZ 1990). Zooplankton jezior eutroficznych z reguły zdominowany jest jednak przez niewielkie gatunki, przede wszystkim dlatego, że liczne w tych jeziorach ryby planktonożerne selektywnie eliminują największe (najlepiej widoczne) organizmy planktonowe. Duże wioślarki z rodzaju *Daphnia* pojawiają się liczniej w takich jeziorach jedynie wczesną wiosną, przed wylegiem planktonożernego narybku i niekiedy jesienią, gdy temperatura wody, a wraz z nią apetyty ryb, a także ich zagęszczenie (śmiertelność narybku jest bardzo wysoka) ma-

leją. Eliminacja dużych wioślarek nie wydaje się jednak całkiem zrozumiała wobec faktu, że dysponują one skutecznymi mechanizmami obronnymi, takimi jak migracje pionowe. Rzecz jednak w kosztach tych mechanizmów obronnych, kosztach największych — jak wspomniano — u największych zwierząt planktonowych. Z pewnością względne koszty migracji pionowych są najwyższe latem, gdy jeziora są najsilniej uwarstwione termicznie, a więc różnice między temperaturą wody epilimnionu (tj. wód powierzchniowych) i hypolimnionu (wód głębokich) są największe. W ślad za stratyfikacją termiczną podąża zwykle także gradient koncentracji cząstek pokarmu zawieszonych w toni. W rezultacie latem tempo wzrostu i reprodukcji dużych wioślarek staje się znacznie mniejsze niż małych, te ostatnie bowiem nie muszą podejmować migracji (lub migrują na krótkie jedynie dystanse w obrębie epilimnionu), bo właśnie z racji małych rozmiarów ciała pozostają poza zainteresowaniem ryb planktonożernych. Duże migrujące wioślarki mają mniejsze tempo metabolizmu, a ich dzienna racja pokarmowa jest dodatkowo zmniejszona przez fakt, iż tylko przez niewielką część doby przebywają przy powierzchni (letnie noce nie są długie), w stosunkowo gęstej zawieszynie fitoplanktonu stanowiącego ich pokarm. Tymczasem niewielkie zwierzęta filtrujące mają stały dostęp do obfitujących w pokarm wód powierzchniowych. Tak więc migracje, choć mogą stanowić niemal doskonałą ochronę przed drapieżnictwem ryb, w pewnym sensie niwelują przewagę konkurencyjną, jaką

mają duże filtrujące zwierzęta planktonowe nad małymi. Jeżeli więc latem dochodzi do wyparcia tych pierwszych przez drugie, to zapewne dlatego, że duże zwierzęta albo narażają się na bardzo silną presję drapieżników — jeśli nie migrują — albo też skazane na egzystencję w suboptymalnych siedliskach tracą konkurencyjną przewagę i mogą zostać wyparte przez drobne, nie migrujące zwierzęta. Tak więc drapieżniki mogą wpływać na strukturę zespołów zooplanktonu nie tylko bezpośrednio — poprzez selektywne żerowanie, ale także pośrednio — poprzez wpływanie na względne dostosowanie i „siłę konkurencyjną” zwierząt planktonowych należących do różnych gatunków.

Zachowania migracyjne mają także inne istotne konsekwencje dla ekosystemów wodnych (patrz przegląd LAMPERTA 1988). Oczywiście skutkiem migracji pionowych jest nieobecność największych, najefektywniej filtrujących zwierząt planktonowych w strefie eufotycznej jezior w ciągu dnia. W wyniku tego straty glonów związane z wyżeraniem są latem, w ciągu dnia, bardzo niewielkie przy powierzchni, zatem i produkcja pierwotna fitoplanktonu jest wysoka. Wyżeranie sestonu jest oczywiście intensywniejsze na dużych głębokościach, gdzie fotosynteza już nie zachodzi z braku światła i znajdujące się tam glony i tak, w większości, byłyby skazane na sedymentację do osadów dennych. Ponieważ różne gatunki zooplanktonu różnią się preferencjami i wybiórczością pokarmową (np. większe wioślarki odżywiają się zazwyczaj większymi cząstkami zawiesiny), a z drugiej strony wykazują odmienne zachowania migracyjne, to konsekwencje migracji pionowych mają także charakter jakościowy. Zróżnicowana intensywność migracji różnych grup zooplanktonu pociąga za sobą zróżnicowaną śmiertelność różnych grup fitoplanktonu.

Zooplankton jest ważnym źródłem pierwiastków biogennych niezbędnych dla roślin planktonowych, a pochodzących ze strawionych, zmineralizowanych cząstek sestonu organicznego. Nieobecność zooplanktonu przy powierzchni w ciągu dnia pozbawia więc glony puli regenerowanych soli biogennych, co z kolei wpływa hamująco na tempo produkcji pierwotnej. Co więcej, migrujące nad ranem ku głębinom zwierzęta planktonowe zabierają ze sobą zawarte w wypełnionych przewodach pokarmowych pierwiastki biogenne, które uwalniane są poniżej strefy eufotycznej, w której mogłyby być ponownie wykorzystane przez większość gatunków glonów. Wydaje się jednak, że *per saldo* migracje pionowe zooplanktonu sprzyjają szybkiemu wzrostowi biomasy fitoplanktonu. Tak więc zmniejszenie presji ryb planktonożernych może wpłynąć na nasilenie tempa eliminacji fitoplanktonu, nawet bez żadnych (choć bardzo prawdopodobnych) zmian w zagęszczeniu i składzie zooplanktonu. Wystarczy tutaj zmiana behawioru zwierząt planktonowych polegająca na osłabieniu lub całkowitym zaniechaniu migracji pionowych. Efekt ten może być wykorzystany w zabiegach biomanipulacyjnych, zmierzających do ograniczenia nadmiernej biomasy glonów w żyznych wodach (PIJANOWSKA i PREJS 1996). Tego rodzaju efekty rzeczywiście obserwowano w jeziorach, w których liczebność populacji ryb została drastycznie ograniczona.

Dziękuję Pani Joannie Pijanowskiej oraz Panom Andrzejowi Prejsowi i Z. Maciejowi Gliwiczowi za krytyczne uwagi do wcześniejszej wersji tego tekstu. Przy pracy nad niniejszym artykułem korzystałem ze wsparcia grantu KBN 6PO4F 01109.

DIEL VERTICAL MIGRATION OF ZOOPLANKTON: CAUSES, COSTS AND CONSEQUENCES

Summary

Diel vertical migration of zooplankton (DVM) is one of the most spectacular animal behaviours on Earth. However, the understanding of ultimate evolutionary reasons of DVM has remained poor until late 1970-ties. Among the suggested explanations of the phenomenon, the predation avoidance hypothesis gained recently general acceptance and was proclaimed a paradigm in zooplankton ecology.

Major arguments in favour of this hypothesis and critical estimation of alternative explanations of DVM have been presented in the article. Reasons for polymorphism of the DVM behaviour in planktonic populations, as well as the consequences of DVM for zooplankton communities and pelagic food webs also have been discussed.

LITERATURA

- ATKINSON D., 1994. *Temperature and organism size — a biological law for ectotherms?* Adv. Ecol. Res. 25, 1–57.
BAYLY I., A. E., 1986. *Aspects of diel vertical migration in zooplankton and its enigma variations*. [W:] *Limnology in Australia*. P. DEDECKER, W. D., WILIAMS, (red.). Com-

- monwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Melbourne, 349–368.
BIERNACKA A., 1992. *Dobowe migracje pionowe planktonu: kompromisowa strategia przetrwania*. Wiad. Ekol. 28, 153–171.

- BORISS H., BOERSMA M., WILTSHIRE K. H., 1999. Trimethylamine induces migration of waterfleas. *Nature*, 398, 382.
- BROOKS J. L., DODSON S. I., 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150, 28–35.
- CUSHING D. H., 1951. The vertical migration of planktonic Crustacea. *Biol. Rev.* 26, 158–192.
- DAWIDOWICZ P., 1999. Koszty behawioralnej obrony przed drapieżnictwem: model dobowych migracji pionowych zwierząt planktonowych. *Wiad. Ekol.* 45, 4–13.
- DAWIDOWICZ P., LOOSE C. J., 1992. Costs of swimming by *Daphnia* during diel vertical migration. *Limnol. Oceanogr.* 37, 665–669.
- DE MEESTER L., DAWIDOWICZ P., van GOOL E., LOOSE C. J., 1998. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: Depth selection behavior and diel vertical migration. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. R. TOLLRIAN, C. D., HARVELL, (red.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 160–177.
- GLIWICZ Z. M., 1986. Predation and the evolution of vertical migration behaviour in zooplankton. *Nature*, 320, 746–748.
- GLIWICZ Z. M., 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature*, 343, 638–640.
- GLIWICZ Z. M., 1994. Retarded growth of cladoceran zooplankton in the presence of a copepod predator. *Oecologia* 97, 458–461.
- HUTCHINSON G. E., 1967. *A treatise on limnology*. John Wiley and Sons, New York.
- LAMPERT W., 1988. Efekty kaskadowe w ekosystemach jeziornych: znaczenie dobowych migracji zooplanktonu. *Wiad. Ekol.* 34, 123–141.
- LAMPERT W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3, 21–27.
- LAMPERT W., 1993. Ultimate causes of diel vertical migrations in zooplankton: New evidence for the predator avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 39, 79–88.
- LARSSON P., DODSON S. I., 1993. Chemical communication in planktonic animals. *Arch. Hydrobiol.* 129, 129–155.
- LOOSE C. J., DAWIDOWICZ P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology*, 75, 2255–2263.
- LYNCH M., GABRIEL W., 1987. Environmental tolerance. *Am. Nat.* 129, 283–303.
- MANGEL M., CLARK C. W., 1988. *Dynamic modelling in behavioral ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PIJANOWSKA J., 1993. Diel vertical migrations in zooplankton: fixed or inducible behaviour? *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39, 89–97.
- 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 wioślarek planktonowych jako narzędzie w badaniach biomanipulacyjnych*. *Wiad. Ekol.* 42, 3–13.
- TOLLRIAN R., HARVELL C. D., 1998. The evolution of induced defenses: Current ideas. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. R., TOLLRIAN, C. D., HARVELL, (red.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 306–323.
- TOLLRIAN R., DODSON S. I., 1998. Inducible defenses in Cladocera: Constraints, costs, and multipredator environments. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. R., TOLLRIAN, C. D., HARVELL, (red.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 177–203.
- WURTSBAUGH W. A., NEVERMAN D., 1988. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature*, 333, 846–813.