

A. EWA RUTKOWSKA i JOANNA PIJANOWSKA

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii

Uniwersytet Warszawski

Banacha 2, 02-097 Warszawa

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

Jopi@hydro.biol.uw.edu.pl

ZMIENNOŚĆ MORFOLOGICZNA ORGANIZMÓW PLANKTONOWYCH — SPOSÓB NA ŻYCIE W ZMIENNYM ŚRODOWISKU

WSTĘP

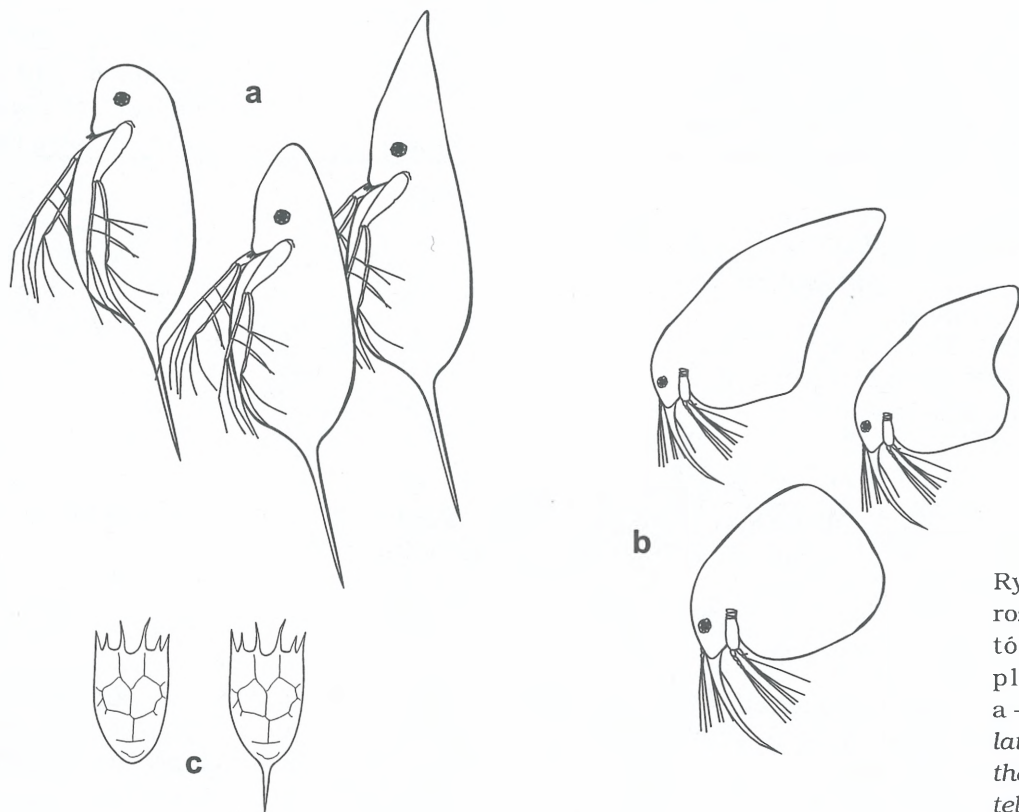
Wśród organizmów planktonowych szeroko rozpowszechniona jest zmienność rozmiarów, kształtu i proporcji ciała, w tym także zdolność do fakultatywnego wykształcania rozmaitych wyrostków i kolców. Dotyczy to zwłaszcza skorupiaków (głównie wioślarek, w mniejszym stopniu widłonogów), jak również wrotków (przede wszystkim z rodzaju *Brachionus* i *Keratella*), pierwotniaków i glonów planktonowych. Za przykłady mogą tu służyć modyfikacje kształtu głowy i długości kolca ogonowego u wielu gatunków wioślarek z rodzaju *Daphnia*, ogromna różnorodność kształtów pancerza oraz zmienna długość czułków i kolca ogonowego (w tym zupełny jego brak) u *Bosmina*, czy zdolność wrotków, między innymi *Keratella cochlearis*, *Keratella slacki* i *Brachionus calyciflorus*, do wykształcania różnej długości kolców (Ryc. 1). Zmienny kształt i wielkość ciała (komórki) i niekiedy zdolność do wykształcania kolców mają również liczne glony (głównie okrzemki i bruzdnice). Wśród zielenic z rodzaju *Scenedesmus* spotykana jest z kolei fakultatywna kolonijność — w zależności od warunków komórki mogą występować pojedynczo bądź też połączone po kilka- kilkanaście, formując nieuporządkowane agregacje lub regularne twory zwane cenobiami.

Obecność w obrębie jednej populacji osobników o różnych fenotypach, pojawiających się częściej (i w większych liczebnościach) niż mogłoby to wynikać z przypadkowych mutacji, nosi nazwę polimorfizmu. Termin ten zarezerwowany jest dla zmienności o podłożu genetycznym. Zmienność w obrębie jednego genotypu, a więc różnice fenotypowe pomiędzy identycznymi genetycznie organizmami nosi nazwę polifenizmu. Już pod koniec zeszłego stulecia obserwowano, że w populacjach wielu gatunków planktonowych strefy umiarkowanej zachodzi w ciągu roku wymiana rozmaitych form morfologicznych. Zjawisko to, o wyraźnym sezonowym przebiegu, zostało nazwane przez LAUTERBORN (1904) cyklomorfozą. Cyklomorfoza przejawia się najbardziej spektakularnie u gatunków, które przez większą część roku rozmnażają się partenogenetycznie. W pozbawionym sezonowości klimacie tropikalnym kształt ciała organizmów planktonowych nie zmienia się w cyklu rocznym, powszechne jest natomiast współwystępowanie w tym samym czasie w obrębie jednego środowiska osobników o różnych fenotypach. To ostatnie zjawisko towarzyszyć może zresztą sezonowej zmienności morfologicznej w klimacie umiarkowanym.

TROCHE HISTORII

Choć oczywistym krokiem przy wyjaśnianiu ewolucji rozmaitych cech organizmów jest poszukiwanie ich adaptatywnych funkcji, to wczesne próby poszukiwania biologicznego sensu zmienności morfologicznej organizmów

planktonowych abstrahowały od jej funkcjonalnego znaczenia. Aż do końca lat 30-tych tego wieku uważano sezonową zmienność za przejaw degradacji genetycznej, spowodowanej kontynuowanym od wiosny do jesieni partenoge-



Ryc. 1. Przykłady różnorodności kształtów organizmów planktonowych: a — *Daphnia cucullata*, b — *Bosmina thersites*, c — *Keratella cochlearis*.

netycznym sposobem rozrodu, za manifestację cyklu uwarunkowanego genetycznie, charakterystycznego dla danego gatunku i pozostającego bez związku z czynnikami zewnętrznymi, za uboczny efekt wzmożonego tempa metabolizmu w niektórych porach roku, bądź też za przejaw „dobrego samopoczucia” osobników w optymalnych warunkach środowiska. Sądzone wreszcie, co można uznać za próbę przypisania zmienności morfologicznej określonej funkcji, że wszelkiego rodzaju modyfikacje struktury są sposobem przechowywania nadwyżki materiału w lecie, w warunkach obfitości pokarmu. W latach 50-tych i 60-tych dominowały poglądy, w myśl których sezonowe zmiany morfologiczne miałyby być reakcją organizmów planktonowych na zmieniające się w ciągu roku warunki środowiskowe. Oprócz postulowanego już we wcześniejszych koncepcjach znaczenia obfitości i rodzaju pokarmu, za niezwykle istotne uznano czynniki fizyczne, zwłaszcza długość dnia, temperaturę oraz ruchy (turbulencje) wody. Szerszy przegląd historycznych poglądów wokół zmienności morfologicznej w planktonie znaleźć można w artykule PIJANOWSKIEJ (1980).

Choć początkowo niezbyt rozpowszechnione, z czasem coraz więcej zwolenników zyskiwały koncepcje opierające się na poszukiwaniu korzyści, jakie przynoszą organizmom okresowe zmiany budowy ciała (a więc przewagi selekcyjnej, jaką w niektórych warunkach zyskują formy zmienione morfologicznie nad formami

nie zmienionymi). Dzisiaj wydaje się oczywiste, a tę oczywistość jako jedni z pierwszych wyartykułowali BROOKS (1957) i HUTCHINSON (1967), że informacja genetyczna warunkująca zdolność organizmu do przejawiania zmienności morfologicznej nie byłaby podtrzymywana w kolejnych pokoleniach, gdyby nie miała żadnego lub jedynie znikome znaczenie. Stąd prawdopodobieństwo utraty zdolności do formowania różnych morfotypów powinno być odwrotnie proporcjonalne do jej adaptatywnej wartości. Zgodnie z najwcześniejszą, nośną zresztą przez długie lata koncepcją przypisującą zmienności morfologicznej organizmów planktonowych znaczenie adaptatywne (WESENBERG-LUND 1908), formowanie kolców, hełmów, zmiany długości czułków i inne dokonujące się latem modyfikacje budowy ciała, miałyby zwiększać opór, jaki woda stawia płynącemu zwierzęciu, a co za tym idzie — pozwalałyby utrzymywać się na odpowiedniej głębokości kosztem mniejszych nakładów energetycznych (więcej na ten temat w artykule ABRUSANA w tym numerze KOSMOSU). Miałoby to szczególne znaczenie latem, gdy w związku ze wzrostem temperatury gęstość i lepkość wody znacząco maleją w stosunku do wartości, jakie przyjmują w niskich temperaturach. Zdawały się to potwierdzać obserwacje BOWKIEWICZA (1929), który porównując tempo biernego opadania narkotyzowanych wioślarek wykazał, że mające hełm *Daphnia cucullata* i *D. longispina* opadają kilkakrotnie

wolniej, niż nie mające hełmu *D. magna*. Budzić wątpliwość może sens porównywania tempa opadania osobników należących do różnych gatunków, które poza obecnością hełmu różnią się wyraźnie pokrojem ciała (a więc i stosunkiem powierzchni ciała do jego objętości) — od pękatej *D. magna* do wydłużonej i wyraźnie bocznie spłaszczonej *D. cucullata*. W roku 1950 słuszność koncepcji WESENBERG-LUNDA (1908) teoretycznie podważyli BROOKS i HUTCHINSON (1950), wykazując, że w myśl prawa Stokesa (według którego tempo biernego opadania obiektu rośnie z kwadratem jego wymiarów liniowych) większe, to jest dłuższe osobniki, powinny tonąć szybciej. Istotnie, porównania dokonane przez JACOBSA (1964) w obrębie tych samych gatunków *Daphnia* wykazały, że osobniki mające hełm opadają szybciej, niż osobniki go pozbawione. Zgodnie z alternatywną hipotezą, hełm *D. cucullata* (HRBAČEK 1959) i kolce wrotków (ĚRMAN 1962) miałyby stabilizować pozycję zwierzęcia w wodzie, pozwalając mu skutecznie przeciwstawiać się prądom. Ponadto, z rozmiarami głowy (a więc i z rozwojem hełmu) dodatnio skorelowany jest u *Daphnia* rozwój mięśni czułków, co zdaniem HEBERTA (1978) pozwala uważać hełm za strukturę pośrednio zwiększającą efektywność pływania. Szybsza praca czułków byłaby szczególnie uzasadniona latem, gdy w związku ze wzrostem temperatury zmniejsza się lepkość wody, powodując zwiększenie tempa

biernego opadania zwierzęcia. Ta argumentacja może być jednak prawidłowa wyłącznie w sytuacji, kiedy osiągnięty dzięki uformowaniu hełmu, a co za tym idzie rozwojowi mięśni czułków, wzrost sprawności pływania jest większy, niż jej upośledzenie wynikające ze zwiększonego tempa opadania zmodyfikowanych form.

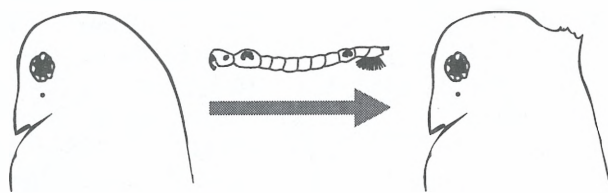
Decydująca rola czynników abiotycznych w generowaniu zmienności morfologicznej musi jednak budzić poważne wątpliwości, jeśli wziąć pod uwagę szerokie rozpowszechnienie tego zjawiska w wodach kuli ziemskiej oraz różnorodność postaci, jakie przybiera ono u poszczególnych gatunków (HUTCHINSON 1967). Fakt, że spośród zasiedlających jedno środowisko gatunków jedynie część podlega okresowej zmienności, że przejawy tej zmienności są niezwykle zróżnicowane oraz, że jej manifestacja skorelowana jest raczej ze zmianami, niż z bezwzględną wartością parametrów środowiskowych, wskazuje na to, że źródłem zmienności powinien być czynnik spoza listy czynników abiotycznych, działający bardziej selektywnie niż warunki fizyczne w granicach zasięgu określonego gatunku. Postulat ten spełniają czynniki biotyczne, z działaniem których konfrontują się wszystkie żywe organizmy, bez względu na przynależność taksonomiczną, a więc przede wszystkim poziom dostępnego pokarmu i presja konsumentów — roślinożerców i drapieżców.

ZMIENNOŚĆ MORFOLOGICZNA JAKO STRATEGIA OBRONY PRZED DRAPIEŻNICTWEM

Obowiązujący dziś paradygmat, w myśl którego zmienność morfologiczna organizmów planktonowych jest strategią obrony przed drapieżnictwem, ma swe korzenie w obserwacji, że w klimacie umiarkowanym, gdzie presja drapieżców zmienia się sezonowo, występowanie najbardziej zmodyfikowanych form zbiega się z okresami najsilniejszej presji drapieżców. Wioślarkom zagrażają przede wszystkim ryby planktonożerne, a także drapieżne bezkręgowce, takie jak wioślarka *Leptodora kindtii*, larwy wodzieni z rodzaju *Chaoborus* i widłonogi, wrotkom — inne, drapieżne gatunki wrotków oraz widłonogi, a glonom — odżywiające się nimi wioślarki (ze względu na fakt, że ofiarą roślinożercy, podobnie jak drapieżcy, pada cały osobnik, „glonożerność” można także uznać za formę drapieżnictwa). O tym, jak łatwo drapieżca wykrywa swoją ofiarę oraz na ile sprawnie udaje mu się ją pochwycić i zjeść decyduje z jednej strony wielkość ofiary oraz inne jej cechy morfologiczne, nie związane bezpośrednio z rozmiarami ciała, a z drugiej strony, najogólniej mó-

wiąc, biologia drapieżcy. By akt konsumpcji mógł się ostatecznie dokonać, bezkręgowiec musi ułożyć swój „łup” w odpowiedniej pozycji. Zbyt duże rozmiary ciała, „nieporęczny” kształt czy wszelkiego rodzaju kolce, hełmy i inne wyrostki utrudniają drapieżcy pochwycenie ofiary, a później manipulowanie nią, co stwarza szansę ucieczki schwytanemu już zwierzęciu. O zagrożeniu ze strony drapieżcy bezkręgowego decydują więc nie tyle „podstawowe” rozmiary ciała potencjalnej ofiary, lecz jej całkowita wielkość, mierzona razem ze wszystkimi kolcami, wyrostkami czy hełmem. Dobrego przykładu dostarcza tu eksperyment przeprowadzony przez BALSEIRO i VEGĘ (1994), w którym trzy grupy młodych *Daphnia middendorffiana* o takiej samej łącznej długości, lecz różnym wieku, biomasie oraz proporcji długości ciała do długości kolca ogonowego okazały się jednakowo podatne na drapieżnictwo ze strony widłonoga *Parabroteas sarsi*. Istotne znaczenie wydłużonego kolca ogonowego *Daphnia* dla redukcji śmiertelności wywołanej przez drapieżców bezkręgowych postu-

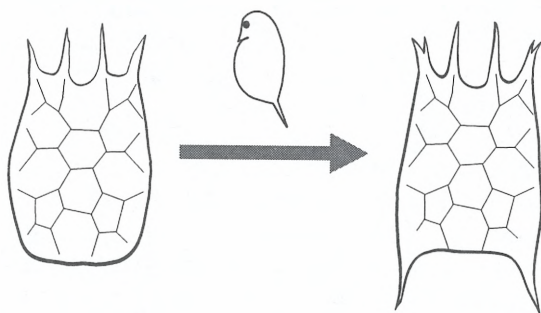
lują też LAMPERT i WOLF (1986). Motywują je stwierdzoną u *Daphnia cucullata* negatywną allometrią kolca, a więc faktem, że u osobników mniejszych — bardziej zagrożonych — jest on relatywnie dłuższy, niż u dużych. Najbardziej spektakularną modyfikacją morfologiczną znaną w świecie planktonu jest opisana u licznych gatunków *Daphnia* rozbudowa głowy, która przybiera postać wydłużonego, często wygiętego hełmu. W odpowiedzi na wzrost zagęszczenia drapieżców (widłonogów i *Leptodora kindtii*) hełmy wykształcają nasze rodzime *Daphnia cucullata* i *D. cristata*. W obecności drapieżnych pluskwiaków z rodziny Notonectidae: *Anisops calcaratus* (GRANT i BAYLY 1981) i *Anisops gratus* (BARRY 1995) gigantyczne hełmy o bardzo rozmaitych kształtach wytwarza australijska *Daphnia carinata*. W obecności larw *Chaoborus* wiele klonów *D. pulex* formuje na grzbietowej części głowy strukturę przypominającą grzebyk (ang. neckteeth) (Ryc. 2), przy czym „grzebyk”



Ryc. 2. W obecności larw *Chaoborus* osobniki *Daphnia pulex* formują z tyłu głowy strukturę przypominającą grzebyk, która w istotny sposób utrudnia drapieżcy ich schwytanie.

ten obecny jest jedynie u osobników, które ze względu na swoje rozmiary znajdują się w spektrum zainteresowania larw *Chaoborus*. Wyniki licznych eksperymentów potwierdzają skuteczność „grzebyka” w redukcji ryzyka schwytania przez drapieżne larwy *Chaoborus* (KRUEGER i DODSON 1981, HAVEL i DODSON 1984, SPITZE i SADLER 1996). *Bosmina longirostris* w warunkach silnej presji widłonogów osiąga większe rozmiary ciała, ma także dłuższe rostrum wraz z czułkami I pary i dłuższy kolec ogonowy (KERFOOT 1987), co prawdopodobnie utrudnia widłonogom ustawienie zdobyczy w pozycji umożliwiającej rozwarcie obu połówek pancerza i dostanie się do miękkich tkanek wioślarki (ZARET 1980). Ogromna zmienność kształtów ciała występuje u *Bosmina coregoni*, przy czym udokumentowana jest różna podatność różnych form *Bosmina* na drapieżnictwo ze strony *Leptodora kindtii*: formy o wydłużonych czułkach i rozbudowanym pancerzu są rzadziej atakowane przez drapieżnika, częściej też udaje im się umknąć przed atakiem. Istnieją także dowody

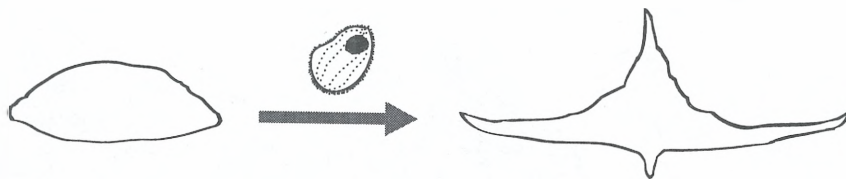
na antydrapieżniczą funkcję kolców u wrotków. Osobniki *Keratella cochlearis* i *K. slacki*, które pod wpływem obecności widłonogów i drapieżnych wrotków z rodzaju *Asplanchna* wytwarzają długie kolce są rzadziej chwytane, a po schwytaniu — rzadziej pożerane przez *Asplanchna* i niektóre widłonogi. Sposób wszakże, w jaki kolce utrudniają obu grupom drapieżców zjedzenie zdobyczy, jest odmienny: widłonogi mają trudności w manipulowaniu „kolczastą” zdobyczą, u *Asplanchna* zaś dochodzi do mechanicznego blokowania się kolców w miękkich tkankach otaczających aparat wrotny, co zmusza drapieżcę do wypłucia zdobyczy (STEMBERGER i GILBERT 1984). *Keratella testudo* wytwarza kolce także w obecności *Daphnia* (Ryc. 3), co



Ryc. 3. Osobniki *Keratella testudo* w obecności *Daphnia* często wytwarzają kolce, zmniejszające ryzyko śmierci na skutek przypadkowego wciągnięcia do komory filtracyjnej wioślarki.

często chroni ją przed śmiercią na skutek przypadkowego wciągnięcia do komory filtracyjnej wioślarki (STEMBERGER i GILBERT 1987). Choć, ze względu na swoje stosunkowo duże rozmiary, osobniki *K. testudo* nie mogą być połknięte przez większość *Daphnia*, osobniki bez kolców, które znajdują się w komorze filtracyjnej, pasażują wzdłuż niej do opatrzonego ruchliwymi szczękami otworu gębowego, co naraża je na poważne uszkodzenia. Osobniki z kolcami, prawdopodobnie na skutek mechanicznego podrażnienia receptorów wioślarki, znacznie częściej zostają usunięte przez *Daphnia* zaraz po dostaniu się pomiędzy połówkę jej pancerza. Choć typowego filtratora, jakim jest *Daphnia*, trudno zaliczyć w poczet zwierząt drapieżnych, a niszczenie przez nią wrotków ma na ogół charakter przypadkowy, wywoływana jej aktywnością śmiertelność *K. testudo* jest prawdopodobnie na tyle duża, że spowodowała wykształcenie typowo antydrapieżniczej reakcji obronnej. Modyfikacje budowy ciała, służące zmniejszeniu ryzyka pochwylenia przez drapieżcę, spotykane są także w świecie pierwotniaków. Liczne orzęski z rodzaju *Euplotes* (KUHLMANN i HECKMANN 1985) i *Colpidium* (FYDA 1998) w obecności zagrażają-

cych im drapieżnych form „rozpłaszczają się”, zmieniając kształt ciała na dyskowaty, niekiedy z wystającym grzebieniem po stronie grzbietowej (Ryc. 4). Modyfikacja ta uniemożliwia drapieżnym orzęskom pochłonięcie zdobyczy na tyle skutecznie, że niektóre z nich, wobec narzuconego w laboratorium braku alternatywnych ofiar, giną.



Ryc. 4. W obecności drapieżnych orzęsków pierwotniaki z rodzaju *Euplotes* zmieniają kształt. Szeroko rozpostarte „skrzydła” i grzebienie obecne po grzbietowej i brzusznej stronie ciała zmodyfikowanej formy uniemożliwiają drapieżcy jej pochłonięcie.

Bezpośrednie, mechaniczne utrudnianie ataku nie jest jedyną rolą, jaką w kontekście obrony przed drapieżnictwem przypisuje się modyfikacjom budowy ciała organizmów planktonowych. Zdaniem CARAMUJO i współautorów (1997) kolce ogonowej *Daphnia*, stabilizując jej pozycję podczas pływania i pozwalając na płynięcie w linii prostej, redukuje zawirowania wody wykorzystywane przez widłonogi i larwy *Chaoborus* do detekcji ofiary (przy krótszym kolcu bardziej „skokowe” pływanie generuje więcej silniejszych zawirowań (szerzej o tym w artykule ABRUSANA w tym numerze KOSMOSU)). Autorzy eksperymentalnie wykazali, że długość kolca u młodych *D. hyalina* jest dodatnio skorelowana z zagęszczeniem widłonogów *Acanthocyclops robustus* i postulują, że to właśnie wydłużenie kolca zwiększa przeżywalność młodych *Daphnia* na tyle, że umożliwia koegzystencję populacji obu gatunków.

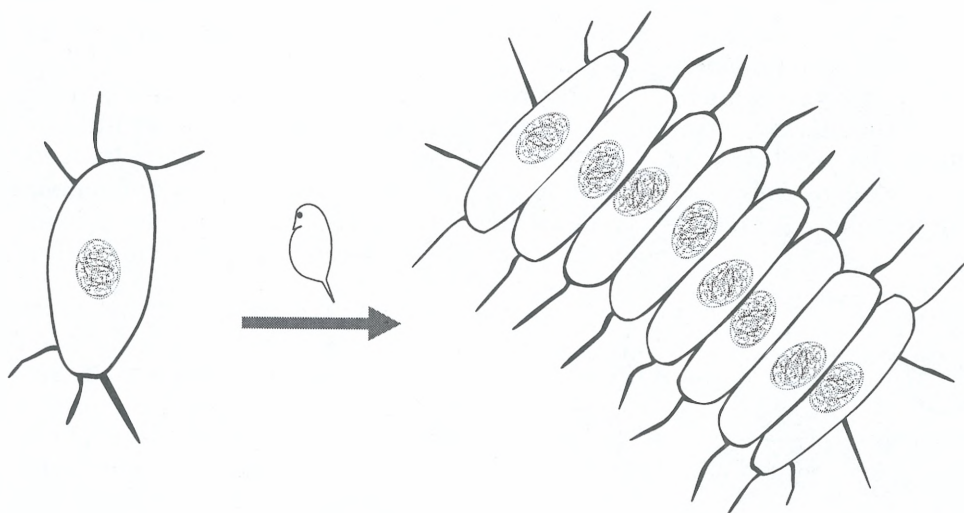
Kolce, hełmy i inne komplikacje budowy ciała zwierzęcia planktonowego mają tę szczególną cechę, że czyniąc ofiarę „nieporęczną” dla drapieżnych bezkręgowców, nie powodują (w przeciwieństwie do zwykłego zwiększenia rozmiarów ciała, przez które także można by ową „nieporęczność” osiągnąć) znaczącego wzrostu jej widoczności, a co za tym idzie — wzrostu zagrożenia ze strony ryb, posługujących się przy detekcji ofiary wzrokiem. Postuluje się, co więcej, że przezroczysty, wypełniony bezbarwną hemolimfą hełm *Daphnia* może wręcz zmniejszać ogólną widoczność zwierzęcia, gdyż oferując dodatkową powierzchnię do wymiany gazowej i poprzez hemolimfę zaopatrując mięśnie czułków w tlen pozwala na redukcję ilości widocznej w ciele hemoglobiny (GREEN 1967). Zmianom kształtu okolicy głowowej u *Daphnia* i *Ceriodaphnia* często towarzyszy także redukcja powierzchni oka — najlepiej widocznego frag-

mentu powierzchni ciała wioślarki (ZARET 1972).

Niekiedy hełmy i kolce mogą chronić przed drapieżnictwem ze strony ryb na identycznej zasadzie, jak ma to miejsce w przypadku drapieżnictwa bezkręgowców. U *Daphnia lumholtzi* pojawienie się hełmu i znaczące wydłużenie kolca ogonowego (łączna długość ciała może

przekraczać 5 mm!) jest skorelowane w czasie z występowaniem młodych basów *Lepomis macrochirus*. KOLAR i WAHL (1998) wykazali, że ryby, którym oferuje się jako pokarm osobniki dwóch gatunków *Daphnia* w proporcji 1:1, selektywnie żerują na *D. pulex*, znacznie mniejszą śmiertelność wywołując wśród *D. lumholtzi*. Efekt ten spowodowany jest mniejszą skutecznością ataków (rzadziej zakończonych sukcesem), dłuższym czasem upływającym pomiędzy schwytaniem i połknięciem (ang. handling time) i częstszym zwracaniem i wypluwaniem połkniętej ofiary. Hełm i kolce jest jednak skuteczną obroną jedynie przed najmniejszymi i najmłodszymi rybami. Rosnące ryby, dzięki większej średnicy otworu gębowego i przeliku oraz większemu doświadczeniu mają coraz mniej kłopotów z polowaniem nawet na bardzo „wymyślnie” zmienione ofiary. Bardzo podobne wyniki uzyskał MORGAN (1989) badając adaptatywną funkcję kolców u planktonowej larwy estuariowego kraba *Rhithropanopeus harrisi*. Obecność kolców nie ma znaczenia dla stabilizowania pozycji podczas pływania, zapobiegania tonięciu oraz wobec drapieżnictwa ze strony bezkręgowców, „kolczaste” larwy są natomiast aktywnie unikane przez ryby, a próby ich schwytania często kończą się wypluciem.

W obecności *Daphnia* niektóre zazwyczaj jednokomórkowe glony z rodzaju *Scenedesmus* formują cztero- lub ośmiokomórkowe kolonie zwane cenobiami lub większe, nieregularne agregacje (Ryc. 5). Nie jest to dokładnie ten sam rodzaj zmienności morfologicznej, o której do tej pory była mowa (choć wymiary poszczególnych komórek także się zwiększają), bo sprowadza się ona do agregowania pojedynczych komórek w wielokomórkowe moduły (HESSEN i VANDONK 1993). Ponieważ jednak funkcją agregacji jest tu, podobnie jak w przypadku typowej zmien-



Ryc. 5. Niektóre glony z rodzaju *Scenedesmus* są fakultatywnie kolonijne: w obecności *Daphnia* tworzą wielokomórkowe moduły, zbyt duże, by wioślarka mogła je zjeść.

ności obserwowanej u zwierząt, mechaniczne zapobieganie „drapieżnictwu” (cenobia i agregacje, ze względu na swoje duże rozmiary, są zatrzymywane na odnóżach filtracyjnych i mogą stać się pokarmem wioślarek tylko, jeśli wcześniej ulegają dezintegracji), można zaliczyć je w poczet morfologicznych modyfikacji. Inna zieleńca, *Selenastrum capricornutum*, hodowana w warunkach deficytu azotu lub fosforu wykształca grube ściany komórkowe. Forma o grubych

ścianach przechodzi przez przewód pokarmowy *Daphnia* praktycznie nietknięta, podczas, gdy cienkościenne komórki hodowane na pełnej pożywkę są przez *Daphnia* efektywnie trawione. Zdaniem VANDONK i współautorów (1997) wytwarzanie grubych ścian jest mechanizmem pozwalającym na zmniejszenie ryzyka śmierci spowodowanej żerowaniem filtratorów w sytuacji, gdy ze względu na złe warunki pokarmowe osobnicze tempo reprodukcji jest ograniczone.

DETEKCJA ZAGROŻENIA I MECHANIZMY INDUKCJI

Sprawą indukcji zmienności morfologicznej interesowano się już na początku naszego stulecia. Według zaproponowanej przez WOLTERECKA (1909) hipotezy preindukcji, rozwój hełmów u embryonów *Daphnia* miała pobudzać specjalna substancja, wydzielana przez samicę do komory lęgowej. Hipoteza ta została zarzucona, zapewne dlatego, że nie udało się eksperymentalnie potwierdzić istnienia takiej substancji. Spośród czynników środowiskowych, mogących indukować zmienność morfologiczną, najczęściej wymieniane są temperatura, mieszanie wody, długość dnia oraz obfitość i rodzaj pokarmu. Chociaż korelacja przebiegu zmienności tych parametrów z przebiegiem zmienności morfologicznej w naturalnych populacjach organizmów planktonowych bywa niejednokrotnie obserwowana, nie należy na podstawie istnienia takiej korelacji wyciągać pochopnie wniosków dotyczących związków przyczynowo-skutkowych. Nawet eksperymentalne stwierdzenie takiego związku (były udane próby indukcji hełmu u *Daphnia* przez ekspozycję na działanie podwyższonej temperatury lub turbulencji wody; więcej o tym w artykule PIJANOWSKIEJ 1980), nie oznacza, że udało się uchwycić czynnik ultymatywny, a więc taki, który kreując presję selekcyjną promującą osobniki o okre-

ślonych cechach jest odpowiedzialny za utrzymywanie się zmienności.

Podwójną rolę czynnika odpowiedzialnego za ewolucję zmienności morfologicznej i czynnika bezpośrednio ją stymulującego pełni drapieżnictwo (PIJANOWSKA 1991). W środowisku wodnym informacja o obecności drapieżcy dociera do potencjalnych ofiar przede wszystkim na drodze chemicznej, poprzez rozpuszczone w wodzie, mimowolnie emitowane przez drapieżcę związki, zwane kairomonami. Chemiczna natura kairomonów może być różna w zależności od przynależności taksonomicznej drapieżcy i do dziś nie została do końca poznana. Większość opisanych w poprzednim rozdziale eksperymentów, w których „w obecności drapieżcy” następowała modyfikacja ciała wioślarek, wrotków i glonów została wykonana w ten sposób, że fizyczna obecność drapieżcy była zastępowana wodą pohodowlaną, w której drapieżca przez jakiś czas był przetrzymywany. U pewnych gatunków indukcja musi odbyć się w fazie embryonalnej (KRUEGER i DODSON 1981), u innych zaś możliwa jest nawet u osobników dorosłych (GRANT i BAYLY 1981). Osobniki (także identyczne genetycznie) mogą różnić się pomiędzy sobą wrażliwością na działanie czynnika indukującego zmienność, jak również szerokością normy

reakcji, czyli skalą zmienności, do jakiej są potencjalnie zdolne. We wspomnianym już eksperymencie STEMBERGERA i GILBERTA (1984) spośród klonalnych (a więc identycznych genetycznie) wrotków *Keratella cochlearis*, pod wpływem kairomonów wydzielanych przez widłonogi i drapieżne wrotki *Asplanchna priodonta*, kolce wytwarzało od 5 do 55% osobników. Istnieją przesłanki wskazujące na to, że chemiczna informacja o obecności drapieżcy jest dobrze rozpoznawana przez potencjalne ofiary tylko wówczas, gdy w przewodzie pokarmowym drapieżcy znajdują się szczątki pożartych organizmów (często tego co ofiara gatunku). Osobniki *Daphnia pulex*, poddane działaniu kairomonu larw *Chaoborus* karmionych *D. pulex*, wytwarzały „grzebyk” na tylnej części głowy istotnie częściej, niż osobniki poddane działaniu kairomonu głodzonych larw (KRUEGER i DODSON 1981). W eksperymentach GRANTA i BAYLYEGO (1981) *Daphnia carinata* umieszczone w wodzie, w której inkubowano głodzone *Anisops calcaratus* (Notonectidae), w ogóle nie wykształcały hełmu. Także wspomniany już *Scenedesmus acutus* zwiększa wymiary komórek i formuje cenobia wyłącznie wówczas, gdy medium zawiera wodę pochodzącą od *Daphnia* karmionych ich naturalnym pokarmem (choć nie musi to być *Scenedesmus*). Woda pochodząca od zwierząt karmionych pokarmem syntetycznym, jak również sam homogenat *Scenedesmus* i *Cryptomonas* nie wywołują zmian u *S. acutus* (LÜRING 1998). Niewykluczone więc, że substancja wywołująca zmiany morfologiczne i formowanie kolonii u *S. acutus* pochodzi z glonów trawionych w przewodzie pokarmowym *Daphnia*. Kairomony zatem wiarygodnie informują o zagrożeniu ze strony drapieżcy tylko wówczas, gdy w wodzie jednocześnie obecne są strawione resztki ofiar lub ich

sztucznie otrzymany homogenat. Wówczas dopiero dochodzi do reakcji potencjalnej ofiary, nie tylko zresztą do przebudowy morfologicznej, ale i odpowiedzi natury behawioralnej i zmian w historii życia i sposobie rozrodu (PIJANOWSKA 1998).

Mechanizm bezpośredniego rozpoznawania drapieżcy nie wyklucza udziału czynników środowiskowych w indukowaniu zmian morfologicznych. Wzrost temperatury wody, wydłużanie się dnia czy zwiększenie się kąta padania promieni słonecznych wiosną zapowiadają nadchodzący wzrost presji drapieżców, wynikający zarówno z ich dużych zagęszczeń w miesiącach letnich, jak też z ich zwiększonymi w wyższej temperaturze potrzebami pokarmowymi. Ponieważ jednak, jak podkreślają GLIWICZ i PIJANOWSKA (1989), zmiany tych warunków środowiskowych zachodzą zbyt wolno, by mogły zostać zarejestrowane w ciągu kilku- lub kilkunastodniowego życia organizmu planktonowego i w dodatku doświadczana przez organizm planktonowy ich zmienność przestrzenna może przekraczać skalę ich zmian sezonowych przypadających na czas życia jednego osobnika (PIJANOWSKA 1998), potrzebny jest czynnik bezpośrednio informujący o aktualnym zagrożeniu ze strony drapieżcy. Rolę tę pełnią kairomony, zapewne najczęściej w kombinacji z substancjami uwalnianymi do wody z tkanek zranionych lub strawionych ofiar. Czynniki środowiskowe natomiast, nie tyle nawet ich zmiany, lecz wartości jakie przybierają na określonych etapach ontogenezy planktonowego organizmu, decydują o przebiegu i dynamice procesów fizjologicznych, leżących u podstaw zmian morfologicznych (wyższa temperatura na przykład, przyspieszając metabolizm, zwiększa częstość podziałów komórkowych).

KOSZTY ZMIENNOŚCI: CZY SĄ I JAK JE MIERZYĆ?

Jest wiele przesłanek, wskazujących na to, że, podobnie jak wszelkie inne reakcje obronne podejmowane w warunkach zagrożenia, także i zmiany morfologiczne muszą nieść ze sobą określone koszty. Podstawową jest odwracalność reakcji obronnych, to jest możliwość ich zaniechania z chwilą, gdy zagrożenie ustąpi. Wysoki koszt reakcji obronnej najczęściej prowadzi do faworyzowania jej indukowalności (HAVEL 1987). GRANT i BAYLY (1981) podają, że powstające pod wpływem kairomonu *Anisops calcaratus* hełmy młodych *Daphnia carinata* utrzymują się w dalszych stadiach rozwojowych tylko wówczas, gdy dopływ kairomonu jest nieprzerwany. Na istnienie kosztów zmian mor-

fologicznych wskazuje także fakt, że dochodzi do nich najczęściej tylko na pewnym etapie ontogenezy, tym najbardziej „zagrożonym”. *Daphnia pulex*, która po przekroczeniu długości około 1.4 mm staje się zbyt duża, by paść łupem larw *Chaoborus*, traci też bezpowrotnie obecny w poprzednich stadiach „grzebyk” na grzbietowej stronie ciała (KRUEGER i DODSON 1981). Podobne, choć występujące u zwierzęcia bentosowego, zjawisko zaobserwowali HERSHEY i DODSON (1987): długość szczecinek larw *Cricotopus* (Chironomidae) zmniejsza się w miarę, jak rosnące zwierzęta wymykają się presji stułbi. Ponieważ obecność hełmu sprzyja biernemu tonięciu *Daphnia* (JACOBS 1964), należy się spo-

dziewać, że noszące hełm osobniki inwestują więcej energii w aktywność lokomotoryczną. Zmiana właściwości hydrodynamicznych organizmów mających wykształcone morfologiczne struktury obronne i związany z tym wzrost nakładów energetycznych ponoszonych na pływanie postuluje też TOLLRIAN (1995). Kosztami przebudowy morfologicznej tłumaczona jest asymetria kolców u *Keratella slacki*: wytworzenie tylko jednego długiego kolca miałooby być równie skuteczne w konfrontacji z *Asplanchna*, a mniej kosztowne niż wytworzenie dwóch (GILBERT i STEMBERGER 1984), choć w tym przypadku asymetria może mieć bezpośrednią wartość adaptatywną, kreując bardziej „zaskakujący” dla drapieżcy kształt. Wreszcie, o istnieniu kosztów związanych z modyfikacją ciała pośrednio świadczą wyniki uzyskane przez BARRYEGO (1995), zgodnie z którymi potomstwo lepiej odżywionych *Daphnia carinata* i *D. longicephala* miało większe hełmy niż potomstwo osobników doświadczających gorszej sytuacji pokarmowej. Oznaczałoby to, że w warunkach niedoboru pokarmu nakłady energetyczne kierowane są w pierwszej kolejności na zaspokojenie innych niż obrona potrzeb zwierzęcia. Kosztem fakultatywnej kolonijności u *Scenedesmus* jest to, że wchodzące w skład tworzonych pod wpływem kairomonu *Daphnia* cenobiów i agregacji komórki tracą, w porównaniu z pojedynczymi komórkami, pełen dostęp do światła i (na skutek ograniczenia powierzchni kontaktu z otaczającą wodą) do pierwiastków biogennych. Połączone komórki mają także większe tempo sedymentacji (LÜRING 1999).

Choć kosztowność przebudowy morfologicznej wydaje się intuicyjnie oczywista, to próby eksperymentalnego pomiaru spodziewanych kosztów, tak fizjologicznych jak demograficznych, dają często niejednoznaczne lub nawet sprzeczne ze sobą wyniki. U *Daphnia pulex*, u której wnikliwie analizowano związki historii życia osobnika i demografii populacji z formowaniem „grzebyka” na głowie, podjęcie przebudowy morfologicznej może wydłużyć okres trwania poszczególnych stadiów rozwojowych (zarówno młodocianych, jak dorosłych), w następstwie czego tempo wzrostu populacji ulega znaczącemu spowolnieniu (RIESSEN i SPRULES 1990), może też opóźnić moment osiągnięcia dojrzałości, bez wszakże spowolnienia wzrostu populacji (BLACK 1993). Wreszcie, są i takie wyniki badań (SPITZE 1992), które wręcz przeczą istnieniu kosztów wytwarzania „grzebyka”. Rozbieżności te mogą, zdaniem SPITZEA i SADLERA (1996), wynikać z różnic genetycznych pomiędzy użytymi w eksperymentach klonami, co jednak tym bardziej stawia pod znakiem zapy-

tania uniwersalność stwierdzonych prawidłowości. Wydłużenie czasu dojrzewania zaobserwowano też u noszących hełm osobników *D. longicephala* (BARRY 1999), a efekt demograficzny w postaci zmniejszenia tempa wzrostu populacji — u wytwarzających długie kolce wrotków *Keratella testudo* (STEMBERGER 1988). Ponadto przebudowa morfologiczna upośledzać może płodność — na przykład osobniki *Daphnia* z uformowanymi hełmami noszą na ogół mniej jaj niż osobniki nie zmienione (HUTCHINSON 1967, RIESSEN 1984).

Przyczyn trudności w ocenie kosztów indukowanej przebudowy ciała organizmów planktonowych może być wiele. Pominawszy wskazane przez TOLLRIANA (1995) artefakty mogące wynikać z różnic behawioralnych pomiędzy eksponowanymi i nie eksponowanymi na obecność drapieżcy osobnikami *D. pulex*, na uwagę zasługuje podjęta przez niego, udana próba wykazania, że zmiany w historii życia *D. pulex*, do niedawna uznawane powszechnie za koszt zmienności morfologicznej, są w istocie niezależną strategią unikania drapieżcy. Historia życia *Daphnia pulex*, tworzącej „grzebyk” w obecności larw *Chaoborus*, zmienia się równocześnie w kierunku wolniejszego dojrzewania i większych rozmiarów ciała. Ponieważ próby niezależnej indukcji zmian historii życia i modyfikacji głowy zostały uwieńczone sukcesem, należy uznać je za dwa odrębne mechanizmy unikania drapieżcy. Późne dojrzewanie zmienionych morfologicznie form traktować należy nie jako koszt zmian morfologicznych, lecz jako składową kompromisu pozwalającego osiągnąć większe rozmiary ciała przy pierwszej reprodukcji. Wniosek o niezależności zmian historii życia od modyfikacji okolicy głowowej wyciągnęli też na podstawie swoich obserwacji WALLS i VENTELA (1998). Poprzez prowadzone w różnych temperaturach próby indukcji reakcji *D. pulex* na obecność larw *Chaoborus* otrzymali oni wyraźne różnice w historiach życia, przy jednoczesnej słabej odpowiedzi morfologicznej lub całkowitym jej braku. Na podstawie badań prowadzonych na jednym gatunku trudno jest ocenić na ile uniwersalna jest niezależność modyfikacji morfologicznych i zmian historii życia, a co za tym idzie wyrokować, czy zmiany demograficzne w populacjach zwierząt „stosujących” mechanizmy obronne są kosztami samego stosowania danej obrony, składowymi kompromisowymi rozwiązaniami w przebiegu historii życia, czy może alternatywnymi adaptacjami do życia w warunkach zagrożenia ze strony drapieżcy.

Co więc może być rzeczywistym kosztem zmienności morfologicznej?

Jako najbardziej oczywiste na pierwszym miejscu wymienić tu należy koszty metaboliczne, ponoszone bezpośrednio na wzrost dodatkowej tkanki. Ilość inwestowanej w ten sposób energii zależy od rodzaju wytwarzanej struktury i jest na ogół niewielka; jak obliczył JACOBS (1964), energia zawarta w hełmie *D. galeata mendotae* odpowiada zaledwie 1/7 energii zawartej w jaju spoczynkowym, więc koszt wytworzenia struktur tak subtelnych, jak „grzebyk” *D. pulex* może być praktycznie zaniedbywalny. Z drugiej jednak strony produkcja ogromnego hełmu *D. carinata* pochłania prawdopodobnie istotny procent zasobów energetycznych zwierzęcia (TOLLRIAN 1995).

Pomimo przeprowadzonych przez TOLLRIANA (1995) oraz WALLS i VENTELE (1998) udanych prób rozdzielenia zmian morfologicznych od zmian historii życia u *D. pulex*, zdaniem innych praktycznie każda reakcja morfologiczna wywołana obecnością drapieżcy pociąga za sobą zmiany w historii życia. Jeśli te zmiany powodują w środowisku wolnym od drapieżcy spadek dostosowania w porównaniu do form niezmienionych, są one interpretowane jako koszt zmienności morfologicznej (STEMBERGER 1988, BLACK i DODSON 1990, RIESSEN i SPURLES 1990).

Ciekawego spojrzenia na koszty zmienności morfologicznej dostarcza obserwacja, że spośród cech, których pojawienie się (lub intensyfikację) można wywołać eksponując organizmy na działanie kairomonu drapieżcy, oprócz *sensu stricto* adaptatywnych, są i takie, których manifestacja jest ubocznym efektem właściwej reakcji obronnej (a więc produktem korelacji fenotypowej) (SPITZE i SADLER 1996). U *D. pulex* poddanych działaniu kairomonu larw *Chaoborus*, poza formowaniem antydrapieżniczego „grzebyka”, ma miejsce wzrost długości, szerokości oraz wymiarów grzbieto-brzusznych ciała, szerokości głowy oraz długości rostrum i kolca ogonowego. U różnych klonów zmiany te przebiegają odmiennie, różny jest też wpływ każdej z nich na dostosowanie, mierzone przeżywalnością w obecności larw *Chaoborus*. W badaniach REPKI i współaut. (1994) korelacja pomiędzy długością kolca ogonowego a dostosowaniem jest wręcz ujemna. U *Daphnia* tworzących hełm obserwuje się często towarzyszące temu procesowi boczne spłaszczenie ciała, mogące ograniczać pojemność komory łęgowej, jak również mechanicznie przeszkadzać w pracy odnóży filtracyjnych (RIESSEN 1984) i poprzez mniej wydajne odżywianie ograniczać płodność osobniczą. Kosztem adaptatywnych zmian morfologicznych mogą więc być również negatywne skutki manifestacji cech towarzyszących im na zasadzie korelacji fenotypowej.

Modyfikacje morfologiczne mogą pociągać za sobą zmniejszenie efektywności pływania, spowodowane mniej korzystnym, z hydrodynamicznego punktu widzenia, kształtem ciała i w konsekwencji większym oporem stawianym przez wodę płynącemu zwierzęciu. W przypadku filtratora planktonowego koszt wolniejszego pływania zależy, między innymi, od panujących w środowisku warunków pokarmowych: w sytuacji obfitości pokarmu jest on praktycznie zaniedbywalny, natomiast w środowisku ubogim w pokarm może w znaczący sposób redukować rację pokarmową. Odbywa się to zarówno poprzez rzadsze, w jednostce czasu, napotykanie „jadalnych” obiektów, jak też poprzez wolniejsze przemieszczanie się w kierunku pokarmu, gdy nie jest on rozmieszczony homogenicznie (LAGERGREN i współaut. 1997).

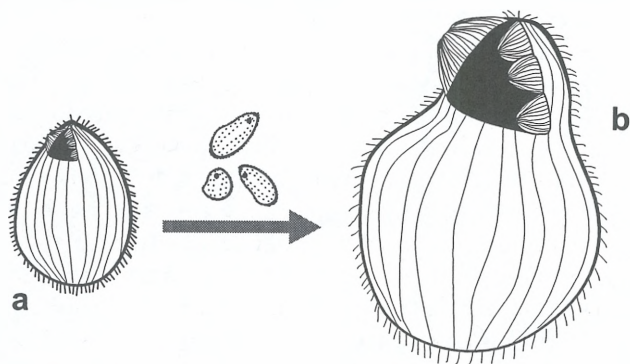
Zdaniem TOLLRIANA (1995) osobniki zmodyfikowane nie muszą ponosić kosztów przebudowy morfologicznej aż do momentu radykalnej zmiany warunków środowiskowych. Koszty modyfikacji ciała zwierzęcia ujawniałyby się więc jedynie w sytuacji, gdy zmiana oddziałująca na nie presji selekcyjnej spowoduje, że to, co dotychczas zapewniało ochronę, stanie się bezużytecznym atrybutem lub wręcz czynnikiem potęgującym zagrożenie. Trudno sobie wyobrazić, aby tworzenie „grzebyka” u *D. pulex* wymagało znaczących nakładów energetycznych, natomiast osobniki zmienione, przez swoje relatywnie większe rozmiary ciała i rozrost okolicy głowowej, są prawdopodobnie lepiej widoczne dla drapieżców posługujących się wzrokiem. Tymczasem jednak silna presja larw *Chaoborus*, które same padają łatwym łupem ryb, może być pewną wskazówką, pozwalającą chwilowo „bagatelizować” zagrożenie ze strony ryb, a zarazem podpowiadającą konieczność modyfikacji budowy ciała i zmian w historii życia w obronie przed aktualnie groźniejszym niebezpieczeństwem ze strony bezkręgowców. Koncepcja ta znalazła także potwierdzenie teoretyczne: z modelu TAYLOR i GABRIELA (1992) wynika, że strategia optymalna wobec zagrożenia ze strony bezkręgowców drapieżnych jest jednocześnie najgorszą możliwą w konfrontacji z rybami. W tym ujęciu kosztem obrony indukowanej jest ryzyko spadku dostosowania w razie zmiany warunków środowiskowych (zmiany dominującej presji selekcyjnej).

Na zakończenie wymienić należy praktycznie nie zbadane, choć prawdopodobnie istniejące koszty samej plastyczności, a więc utrzymania w pogotowiu aparatu detekcji zagrożenia i mobilizacji obronnej.

ZMIENNOŚĆ MORFOLOGICZNA JAKO ADAPTACJA DO ZMIENNYCH WARUNKÓW POKARMOWYCH

Rozmiary i kształt całego ciała zwierzęcia lub poszczególnych jego elementów decydują o możliwości wykorzystania obecnych w środowisku źródeł pokarmu. Zmiany sytuacji pokarmowej wywołują u pewnych organizmów modyfikacje morfologiczne, umożliwiające przełączenie się na alternatywną dietę. Zjawisko to stanowi nieodłączny element biologii pewnych gatunków. Niektóre drapieżne orzęski z rodzaju *Tetrahymena* mogą występować w dwóch formach morfologicznych, różniących się bardzo rozmiarami ciała oraz wielkością otworu gębowego (perystomu) (Ryc. 6). W warunkach obfi-

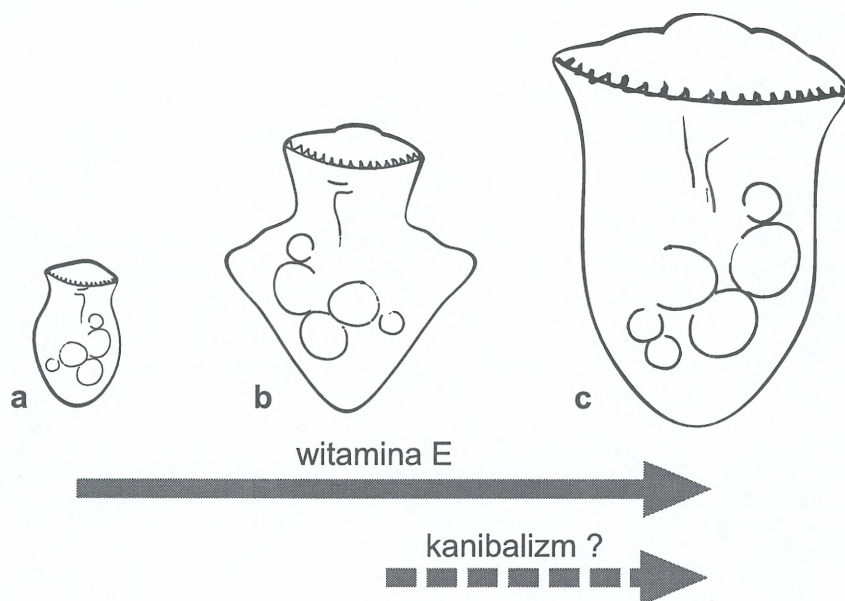
mnażać się płciowo, o powierzchni ciała wybruszonej w postaci czterech podłużnych „żeber”. Uważa się, że wzrost stężenia tokoferolu stanowi dla *Asplanchna* informację o wzrastającej obfitości potencjalnych ofiar — odżywiających się fitoplanktonem wrotków i drobnych skorupiaków (duże rozmiary ciała umożliwiają wykorzystanie szerszego ich spektrum). Forma romboidalna może także bronić się przed atakiem innych, licznych w warunkach obfitości pokarmu drapieżnych bezkręgowców, gwałtownie rozdymając „żebra”. Tokoferol przyspiesza też wzrost bezpośrednio, stymulując podziały



Ryc. 6. Niektóre pierwotniaki z rodzaju *Tetrahymena* w zależności od rodzaju dostępnego pokarmu mogą występować w dwóch formach morfologicznych: (a) mikroperystomalnej — gdy brakuje pokarmu „orzęskowego” i (b) makroperystomalnej — gdy w środowisku obecne są drobne orzęski stanowiące pokarm *Tetrahymena*.

tości pokarmu spotykana jest forma makroperystomalna: duża, o ogromnym perystomie, żywiąca się mniejszymi orzęskami i niezwykle żarłoczna. Gdy w środowisku zabraknie ofiar, *Tetrahymena* dzieli się, dając w efekcie osobniki potomne o małych rozmiarach ciała i niewielkim perystomie (forma mikroperystomalna), żywiące się bakteriami i drobnymi, zawieszonymi w wodzie cząstkami organicznymi. Gdy w otoczeniu znowu pojawią się orzęski, pod wpływem emitowanych przez nie substancji chemicznych *Tetrahymena* powtórnie przechodzą w formę makroperystomalną. Według dużo bardziej skomplikowanego wzorca przebiegają zdaniem GILBERTA (1980) modyfikacje rozmiarów i kształtu ciała wrotków *Asplanchna sieboldi* (Ryc. 7). Na początku sezonu wegetacyjnego wylęgają się z jaj przetrwałych niewielkie osobniki o workowatym ciele, odżywiające się pierwotniakami i drobnymi wrotkami, charakteryzujące się wyłącznie partenogenetycznym sposobem rozrodu i bardzo wysokim tempem reprodukcji, co w efekcie powoduje szybki wzrost liczby populacji. Gdy w miarę rozwoju fitoplanktonu w ciałach organizmów stanowiących pokarm *Asplanchna* rośnie zawartość syntetyzowanego przez glony α -tokoferolu (witaminy E), wrotki stopniowo przechodzą z formy workowatej w romboidalną — dużą, mogącą roz-

komórkowe. Z czasem w populacji pojawia się również morfotyp „dzwonowaty”, o jeszcze większych rozmiarach ciała i bardzo szerokim aparacie wrotnym, sprawnie chwytający nawet drobne wioślarki i widłonogi oraz często pożerający osobniki własnego gatunku. Mechanizm indukcji powstawania formy dzwonowatej nie jest do końca jasny, wiadomo jednak, że obok wysokiej koncentracji tokoferolu stymuluje ją między innymi kanibalizm, będący efektem pogarszania się warunków pokarmowych (w sprzyjających warunkach forma romboidalna niechętnie atakuje osobniki własnego gatunku). Sprawny aparat detekcji ofiar (szeroko rozpostarty wieniec rzęsek okalających aparat wrotny) i skłonność do kanibalizmu formy dzwonowatej sprawiają, że ma ona większą, w porównaniu z dwiema pozostałymi formami, szansę na przetrwanie niekorzystnych warunków pokarmowych. Zdolność do plastycznego reagowania zmianami w budowie ciała na zmiany ilości i jakości dostępnego pokarmu stwierdzono także u *Daphnia galeata* (LAMPERT i BRANDELBERGER 1996). Powierzchnia aparatu filtracyjnego u osobników hodowanych w warunkach niskiej koncentracji pokarmu jest, w stosunku do długości ciała, większa, niż u osobników doświadczających dobrych warunków pokarmowych, przy czym znaczenie ma tu nie



Ryc. 7. W miarę wzrostu zawartości α - tokoferolu (witaminy E) w pokarmie *Asplanchna sieboldi* kolejne pokolenia wrotków przechodzą stopniowo z formy workowatej (a) w romboidalną (b), a następnie dzwonowatą (c). Indukcji powstawania formy dzwonowatej sprzyja też kanibalizm, choć mechanizm tego zjawiska nie jest jasny.

ilość dającej się przefiltrować zawiesiny, lecz jej wartość odżywcza.

Wszystko wskazuje na to, że zmienność morfologiczna jest mechanizmem pozwalającym organizmom planktonowym (a dokładniej — poszczególnym, plastycznym genotypom) żyć i rozmnażać się (na poziomie genotypów powiemy raczej o trwaniu i powielaniu się) w środowisku zmiennym pod względem warunków biotycznych. Pełni ona rolę swoistego buforu, płynnie dopasowującego organizmy do zmieniającej się presji drapieżców, bądź też zasobów dostępnego pokarmu (niekiedy nawet, jak to ma miejsce np. u *Asplanchna*, obu tych czynników jednocześnie).

Choć wyniki eksperymentów laboratoryjnych potwierdzają zdolność wielu organizmów planktonowych do adaptatywnych modyfikacji kształtów ciała, nadal nie jest do końca jasne, w jakim stopniu obserwowana w warunkach naturalnych zmienność morfologiczna poszczególnych gatunków jest faktycznie „dziełem” jednego genotypu, a na ile nakładają się na nią sezonowe lub przestrzenne zmiany frekwencji kilku plastycznych genotypów.

Dziękujemy Mirkowi Ślusarczykowi i Andrzejowi Mikulskiemu za krytyczny komentarz do wcześniejszej wersji tego artykułu.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY IN PLANKTON AS A STRATEGY OF COPING WITH ADVERSE ENVIRONMENT

Summary

The ability of plankton organisms to undergo morphological modifications is widespread over different genera and different geographical regions. Nowadays, it is commonly considered to be an adaptation that allows animals (and some algae) to withstand fluctuations of their biotic environment: mostly in predation but also in resource quality and availability. Morphological changes can be directly induced by infochemicals released by a predator (or prey), by diet composition or even by physical factors, out of which the role of temperature and water turbulence is best documented. Although morphological plasticity is expected to bring some inevitable metabolic costs, it is hard to evidence any. When coupled with morphological modifi-

cations, simultaneous life-history shifts (e. g. later maturation, fewer offspring) are commonly interpreted as costs of induced morphology. However, the results of some experiments suggest that life-history shifts and morphological variation are uncoupled, constituting two independent mechanisms that reduce the risk from predators. Real costs may be limited to the energy expenditure for extra-tissue synthesis, or to the existence of possible disadvantageous features that are phenotypically correlated with adaptive ones. Alternatively, morphological changes may not bring any cost at all, until a change of selective pressure renders the modified morphotypes disadvantageous.

LITERATURA

BALSEIRO E. G., VEGA M., 1994. Vulnerability of *Daphnia middendorffiana* to *Parabroteas sarsi* predation: the role of the tail spine. Journ. Pl. Res. 16, 783-793.

BARRY M. J., 1995. The role of nutrition in regulation of predator-induced crests of *Daphnia carinata*. Freshwat. Biol. 34, 229-239.

- BARRY M. J., 1999. The effect of a pesticide on inducible phenotypic plasticity in *Daphnia*. *Environmental Pollution* 104, 217–224.
- BLACK A. R., 1993. Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: Life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnol. Oceanogr.*, 38, 986–996.
- BLACK A. R., DODSON S. I., 1990. Demographic costs of *Chaoborus*-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*. *Oecologia* 83, 117–122.
- BOWKIEWICZ J., 1929. Schwebephase in der Bewegung der Cladoceren und Viskosität des Wassers. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogeogr.* 22, 146–156.
- BROOKS J. L., 1957. The species problem in freshwater animals. [W:] E. Mayr, (red.). *AAAS Publ.* 50, 81–109.
- BROOKS J. L., HUTCHINSON G. E., 1950. On the rate of passive sinking of *Daphnia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 36, 272–277.
- CARAMUJO M. J., CRISPIM M. C., BOAVIDA M. J., 1997. Assessment to the importance of fish predation versus copepod predation on life history traits of *Daphnia hyalina*. *Hydrobiologia* 360, 243–252.
- ÉRMAN L. A., 1962. Cyklomorfoz i pitanie planktonnych kolowratok. *Zool. Ž.* 41, 998–1003.
- FYDA J., 1998. Predator-induced morphological changes in the ciliate *Colpidium* (Protozoa, Ciliophora). *Europ. Journ. Protistol.* 34, 111–117.
- GILBERT J. J., 1980. Developmental polymorphism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*. *Am. Sci.* 68, 636–646.
- GILBERT J. J., STEMBERGER R. S., 1984. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnol. Oceanogr.* 29, 1309–1316.
- GLIWICZ Z. M., PIJANOWSKA J., 1989. The role of predation in zooplankton succession. [W:] *Plankton Ecology*. U., SOMMER (red.). Springer-Verlag, Berlin, 253–296.
- GRANT I. W. G., BAYLY A. E., 1981. Predator induction of crests in morphs of the *Daphnia carinata* King complex. *Limnol. Oceanogr.* 26, 201–218.
- GREEN J., 1967. The distribution and variation of *Daphnia lumholtzii* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *J. Zool.* 151, 181–197.
- HAVEL J. E., 1987. Predator-induced defenses: a review. [W:] W. C. KERFOOT, A. SIH (red.). University Press of New England, Hanover, NH, 263–278.
- HAVEL J. E., DODSON S. I., 1984. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: behavioral observations. *Limnol. Oceanogr.* 29, 487–494.
- HEBERT P. D. N., 1978. The adaptive significance of cyclo-morphosis in *Daphnia*: more possibilities. *Freshwat. Biol.* 8, 313–320.
- HESSEN D. O., VAN DONK E., 1993. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 172, 129–140.
- HRBAČEK J., 1959. Circulation of waters as a main factor influencing the development of helmets in *Daphnia cucullata* Sars. *Hydrobiologia* 13, 170–185.
- HERSHEY A. E., DODSON S. I., 1987. Predator avoidance by *Cricotopus*: cyclo-morphosis and the importance of being big and hairy. *Ecology* 68, 913–920.
- HUTCHINSON G. E., 1967. A treatise on limnology II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley and Sons, Inc. New York, London, Sydney.
- JACOBS J., 1964. Hat der hohe Sommerhelm zyklomorpher *Daphnien* einen Anpassungswert. *Verh. int. Verein. Limnol.* 15, 676–683.
- KERFOOT W. C., 1987. Translocation experiments: *Bosmina* responses to copepod predation. *Ecology* 68, 596–610.
- KOLAR C. S., WAHL D. H., 1998. *Daphnid* morphology deters predators. *Oecologia* 116, 556–564.
- KRUEGER D. A., DODSON S. I., 1981. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.* 26, 219–223.
- KUHLMANN H. W., HECKMANN K., 1985. Interspecific morphogens regulating prey-predator relationships in Protozoa. *Science* 227, 1347–1349.
- LAGERGREN R., HELLSTEN M., STENSON J. A. E., 1997. *Funct. Ecol.* 11, 484–488.
- LAMPERT W., BRANDELBERGER H., 1996. Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates. *Limnol. Oceanogr.* 41, 216–223.
- LAMPERT W., WOLF H. G., 1986. Cyclo-morphosis in *Daphnia cucullata*: morphometric and population genetic analyses. *Journ. Plankt. Res.* 8, 289–303.
- LAUTERBORN R., 1904. Der Formenkreis von *Anurea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatoren. II Teil: Die cyclische oder temporale Variation von *Anurea cochlearis*. *Verh. natur-med. Ver. Heidelb.* 7, 529–621.
- LÜRING M., 1998. Effect of grazing-associated infochemicals on growth and morphological development in *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae). *Journ. Phycol.* 34, 578–586.
- LÜRING M., 1999. Grazer-induced cenobial formation in clonal cultures of *Scenedesmus obliquus* (Chlorococcales, Chlorophyceae). *Journ. Phycol.* 35, 19–23.
- MORGAN S. G., 1989. Adaptive significance of spination in estuarine crab zoeae. *Ecology* 70, 464–482.
- PIJANOWSKA J., 1980. Podłoże, przyczyny i znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych. *Wiad. Ekol.* 26, 3–23.
- PIJANOWSKA J., 1991. Seasonal changes in morphology of *Daphnia cucullata* Sars. *Arch. Hydrobiol.* 121, 79–86.
- PIJANOWSKA J., 1998. Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych – co nowego po latach? *Wiad. Ekol.* 54, 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.
- RIESEN H. P., 1984. The other side of cyclo-morphosis: Why *Daphnia* lose their helmets? *Limnol. Oceanogr.* 29, 1123–1127.
- RIESEN H. P., SPRULES W. G., 1990. Demographic costs of antipredator defenses in *Daphnia pulex*. *Ecology* 71, 1536–1546.
- SPITZE K., 1992. Predator-mediated plasticity of prey life-history morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Am. Nat.* 139, 229–247.
- SPITZE K., SADLER T. D., 1996. Evolution of the generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *A. Nat.* 148 (suppl.), 108–123.
- STEMBERGER R. S., 1988. Reproductive costs and hydrodynamic benefits of chemically induced defenses in *Keratella testudo*. *Limnol. Oceanogr.* 33, 593–606.
- STEMBERGER R. S., GILBERT J. J., 1984. Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. *Freshwat. Biol.* 14, 639–647.
- STEMBERGER R. S., GILBERT J. J., 1987. Multiple-species induction of morphological defenses in the rotifer *Keratella testudo*. *Ecology* 68, 370–378.
- TAYLOR B. E., GABRIEL W., 1992. To grow or not to grow: optimal resource allocation for *Daphnia*. *Am. Nat.* 139, 248–266.
- TOLLRIAN R., 1995. Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76, 1691–1705.
- VAN DONK E., LÜRING M., HESSEN D. O., LOKHORST G. M., 1997. Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers. *Limnol. Oceanogr.* 42, 357–364.
- WALLS M., VENTELA A. M., 1998. Life history variability in response to temperature and *Chaoborus* exposure in

- three *Daphnia pulex* clones. Can. Jour. Fish. Aq. Sci. 55, 1961–1970.
- WESENBERG-LUND C., 1908. *Plankton investigations of the Danish lakes. General Part: The Baltic freshwater plankton, its origin and variation.* Dan. freshwat. biol. lab. 5, Nordisk Forlag, Copenhagen.
- WOLTERECK R., 1909. *Weitere exper. Unters. üb. Artveränderung, speciell über das Wesen quant. Artunterscheide bei Daphniden.* Verh. dt. zool. Ges. 19, 110–173.
- ZARET T. M., 1972. *Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (class Crustacea).* Limnol. Oceanogr. 17, 171–184.
- ZARET T., 1980. *Predation in freshwater communities.* Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.