

MIROSLAW ŚLUSARCZYK

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii

Uniwersytet Warszawski

Banacha 2, 02-097 Warszawa

e-mail: M. Slusarczyk@hydro.biol.uw.edu.pl

DIAPAUZA SKORUPIAKÓW PLANKTONOWYCH JAKO MECHANIZM OBRONY PRZED DRAPIEŻNICTWEM

WSTĘP

Organizmy zagrożone ze strony drapieżników dysponują wieloma mechanizmami obronnymi umożliwiającymi uniknięcie lub redukcję tego niebezpieczeństwa. Skuteczność mechanizmów obronnych jest jednak ograniczona; zależy ona bowiem nie tylko od zdolności obronnych ofiary i umiejętności łowczych drapieżnika, ale także od warunków środowiskowych wpływających na możliwość ich realizacji. I tak na przykład, ukrywanie się w głębszych strefach zbiorników wodnych może stanowić skuteczną ochronę przed posługującymi się wzrokiem drapieżnikami pod warunkiem, że zbiorniki te są odpowiednio głębokie, a woda mało przejrzysta na tyle, by skutecznie ograniczać natężenie światła. Co więcej, przestrzeń zacienionego pro-

fundalu (strefy przydennej) zbiorników wodnych może być okresowo niedostępna dla potencjalnych ofiar, ze względu na jej odtlenienie lub oddziaływanie innych czynników środowiskowych. W rezultacie, w wyniku silnej presji drapieżników lub też z powodu fizjologicznych czy środowiskowych uwarunkowań ograniczających skuteczność mechanizmów obronnych, lokalnie może dochodzić do okresowej lub trwałej eliminacji populacji ofiar. Jeśli krytyczne oddziaływanie drapieżników ma jedynie charakter okresowy, lokalne populacje mogą być odnawiane dzięki imigracji osobników z sąsiednich środowisk lub dzięki odtworzeniu ze struktur przetrwalnych zdeponowanych przed nastaniem niekorzystnych warunków.

ZMIENNOŚĆ WARUNKÓW ŚRODOWISKOWYCH W ZBIORNIKACH SŁODKOWODNYCH STREFY UMIARKOWANEJ

Wytwarzanie form przetrwalnych jest powszechną strategią obronną w środowiskach lądowych strefy umiarkowanej. Zjawisko to wiąże się zazwyczaj z funkcją ochrony przed oddziaływaniem zmiennych sezonowo, skrajnych czynników abiotycznych takich jak: niska lub wysoka temperatura, brak wody czy innych zasobów ograniczających szansę przeżycia organizmów lub ich rozród (DANKS 1987). Zagrożenia wynikające z wysychania, przemarzania czy oddziaływania wysokiej temperatury, podobnie jak na lądzie, dotyczyć mogą organizmów zasiedlających płytkie lub okresowe zbiorniki wodne. Zbiorniki te zamieszkałe są zarówno przez drobne, kosmopolityczne skorupiaki spotykane także w dużych akwenach (widłonogi i

wioślarki), jak i większe gatunki na przykład liścionogi, które występują niemalże wyłącznie w zbiornikach astatycznych (okresowych). Wytwarzanie form przetrwalnych jest podstawową adaptacją, umożliwiającą zasiedlenie zbiorników okresowych przez skorupiaki pozbawione zdolności do aktywnej migracji pomiędzy izolowanymi środowiskami. Wytwarzanie form przetrwalnych może zapewnić skorupiakom nie tylko możliwość rekolonizacji lokalnych środowisk po okresach przejściowych katastrof, ale także umożliwić pasywną dyspersję (przez wiatr, wodę lub zwierzęta) do odległych nawet akwenów i ich kolonizację. Nie bez powodu wioślarki i widłonogi są jednymi z pierwszych organizmów zasiedlających nowe zbiorniki wodne.

W odróżnieniu od warunków panujących na lądzie i w płytkich zbiornikach wodnych, warunki termiczne i hydrologiczne w dużych jeziorach ulegają stosunkowo niewielkim sezonowym zmianom. Temperatura otaczającego środowiska, dzięki słabemu przewodnictwu termicznemu, dużej pojemności cieplnej i dużej masie wody, rzadko przekracza tu 30 °C, tak, jak rzadko spada poniżej punktu krzepnięcia płynów fizjologicznych organizmów, z wyjątkiem stosunkowo cienkiej, przypowierzchniowej warstwy akwenów. Pokrywa lodowa w zbiornikach strefy umiarkowanej wyjątkowo tylko osiąga grubość jednego metra, nie ogranicza więc w sposób istotny dostępnej skorupiakom przestrzeni w głębokich jeziorach. Większy natomiast problemem niż na lądzie i w płytkich zbiornikach stanowią okresowe deficyty tlenu czy toksyczne oddziaływanie związków pochodzących z beztlenowego rozkładu materii organicznej, na przykład siarkowodoru, częste w okresie stagnacji letniej lub zimowej. Pomimo względnie sprzyjających warunków abiotycz-

nych w ciągu całego roku, występowanie skorupiaków w pelagialu (otwartej toni wodnej) dużych jezior ograniczone jest w zasadzie do kilku miesięcy w roku. Największe zróżnicowanie gatunkowe skorupiaków i największe ich zagęszczenia możemy obserwować w okresie letnim lub jesienią. Natomiast większość organizmów planktonowych zimuje w postaci form przetrwalnych. Nie jest jasne czy zimowa diapauza skorupiaków występujących w dużych, stabilnych ekosystemach jest wyrazem ich przystosowania do skrajnych warunków abiotycznych jakie mogłyby napotkać w zbiornikach astatycznych, czy też jest formą adaptacji do okresowego deficytu pokarmu. W dużych jeziorach o silniej rozbudowanej strukturze troficznej, większy problem niż w zbiornikach okresowych, mogą stanowić czynniki natury biotycznej, takie jak: konkurencja o limitowane zasoby, presja drapieżnicza czy pasożytnicza, których oddziaływanie może być równie katastrofalne dla organizmów, jak wpływ skrajnych czynników abiotycznych.

STADIA PRZETRVALNE SKORUPIAKÓW

Diapauza (zaprogramowany, okresowy stan zahamowania rozwoju osobniczego) występować może na różnych etapach rozwoju u skorupiaków (Tabela 1). Zajmuje ona przy tym najczęściej jedno, uwarunkowane genetycznie miejsce w ontogenezie osobników poszczególnych gatunków. Istnieją jednak wyjątki. U słodkowodnych widłonogów *Cyclops scutifer* Sars, zjawisko to może występować w kilku kolejnych fazach rozwojowych, u kopepoditów II-V stadium, a nawet u osobników dorosłych (ELGMORK 1967).

Tabela 1. Występowanie diapauzy na różnych etapach ontogenezy skorupiaków (według ALEKSEEVA 1990 i DAHMSA 1995, zmienione). Wytluszczonym drukiem zaznaczono najczęściej spotykane stadia przetrwalne w poszczególnych grupach taksonomicznych.

Takson	Stadium spoczynkowe
Brachiopoda	Embrion
Phyllopoda	Embrion , imago
Copepoda	
Calanoida	Embrion , nauplius, kopepodit
Cyclopoida	Kopepodit , imago
Harpacticoida	Embrion, nauplius, kopepodit , imago
Cirripedia	Imago
Decapoda	Imago
Amphipoda	Imago

Ze względu na stosunkowo krótki cykl życiowy skorupiaków, w porównaniu z częstością występowania zmiennych sezonowo czynników selekcyjnych, tylko niektóre kohorty osobników narażone są na oddziaływanie skrajnych czynników środowiskowych. W rezultacie wytwarzanie form przetrwalnych, zabezpieczających przed ich oddziaływaniem, ma u skorupiaków często fakultatywny charakter i zachodzi jedynie u zagrożonych kohort osobników. U organizmów o dłuższym cyklu życiowym (jednorocznym lub dłuższym), na przykład u widłonogów *Cyclops scutifer*, diapauza w zbiornikach strefy umiarkowanej ma najczęściej obligatoryjny charakter.

Osobniki w stanie spoczynku charakteryzują się zazwyczaj spowolnieniem procesów metabolicznych, ograniczoną aktywnością ruchową i pokarmową oraz zwiększoną odpornością na okresowe oddziaływanie niesprzyjających czynników środowiskowych (wysokiej lub niskiej temperatury, szkodliwych substancji, odtlenienia, braku wody lub innych zasobów). Dodatkową osłonę form przetrwalnych przed oddziaływaniem czynników zewnętrznych mogą zapewniać specjalne struktury ochronne zbudowane z chitynowego oskórka, takie jak: dwukłapowa okrywa jaj przetrwalnych (ephippium) u Daphnidae czy otorbienie osobników u Copepoda. Nie zawsze spowolnieniu procesów rozwojowych towarzyszyć musi zahamowanie aktywno-

ści metabolicznej. Osobniki niektórych gatunków wstrzymywać mogą jedynie okresowo swój rozwój, nie przejawiając przy tym innych wyraźnych oznak spowolnienia aktywności życiowej. I tak na przykład *Daphnia pulicaria* występująca w wysokogórskim, bezrybnym Czarnym Stawie pod Rysami, wstrzymuje rozród podczas długiej półrocznej zimy, w okresie niesprzyjających do rozwoju młodych osobników warunków środowiskowych, choć osobniki

dorosłe najwyraźniej zdolne są do produkcji potomstwa (dane nieopublikowane). Z perspektywy strategii życiowej osobnika, zahamowanie rozrodu (tzw. reprodukcyjna diapauza) jest tak samo dramatycznym wydarzeniem, jak wytwarzanie nieaktywnych form przetrwalnych. W obu przypadkach linia genetyczna takich osobników narażona jest na konkurencyjne wyparcie przez linię genetyczną osobników aktywnych.

DRAPIEŻNICTWO JAKO SPRAWCZY CZYNNIK DIAPAUZY

Jak się wydaje, oddziaływanie czynników biotycznych (w tym drapieźnictwa), podobnie jak czynników abiotycznych, może prowadzić do wyselekcjonowania mechanizmu diapauzy, o ile są one odpowiednio silne, okresowe i powtarzalne. Tylko silna presja czynników środowiskowych może być odpowiedzialna za wyselekcjonowanie tego mechanizmu. Ewolucyjne koszty diapauzy, na które składają się przede wszystkim koszty okresowego spowolnienia tempa propagacji własnych genów, wydają się bowiem szczególnie wysokie (por. rozdział „Koszty diapauzy”). Do obrony przed skutkami słabiej działających czynników środowiskowych mogą być skutecznie angażowane inne, mniej kosztowne, mechanizmy obronne. Z oczywistych względów do selekcji diapauzy nie może dojść w warunkach permanentnego oddziaływania czynnika selekcyjnego. Z kolei, warunkiem koniecznym do powstania jakiejkolwiek adaptacji w odpowiedzi na okresowe oddziaływanie czynnika selekcyjnego, jest jego powtarzalność.

Drapieźnictwo ryb planktonożernych w zbiornikach strefy umiarkowanej wydaje się spełniać wymienione warunki. Ryby są w stanie silnie oddziaływać na populacje skorupiaków planktonowych, prowadząc w skrajnych wypadkach do całkowitej ich eliminacji (GLIWICZ i PIJANOWSKA 1989). Natężenie presji ze strony ryb zmienia się przy tym w sposób cykliczny. O ile jesień, zima i wiosna charakteryzują się stosunkowo niską presją ryb planktonożernych, to okres letni, na który przypada masowy rozwój narybku odżywiającego się przez krótki okres życia niemal wyłącznie zooplanktonem, jest najbardziej niebezpieczną dla zwierząt planktonowych porą roku (JACHNER 1988). Wytwarzanie form przetrwalnych w okresie poprzedzającym nasilenie presji ryb mogłoby więc zwiększyć dostosowanie potencjalnych ofiar. Czynnikiem zwiększającym prawdopodobieństwo selekcji tego mechanizmu wydaje się fakt, że większość skorupiaków planktonowych po-

siada zdolność produkcji form przetrwalnych, wykorzystywanych pierwotnie jako sposób ochrony przed oddziaływaniem niesprzyjających warunków abiotycznych. Przystosowanie istniejącego mechanizmu diapauzy do nowych funkcji, w tym wypadku do ochrony przed drapieźnictwem (np. poprzez modyfikację momentu indukcji diapauzy w sezonie), zachodzić może znacznie łatwiej niż selekcja całego mechanizmu od początku.

Pierwsze znane mi sugestie dotyczące możliwości wykorzystania diapauzy jako sposobu unikania niebezpieczeństwa ze strony drapieżników odnaleźć można w artykule STRICKLERA i TWOMBLYEGO (1975), w którym fakt wytwarzania form przetrwalnych przez planktonowego widłonoga *Cyclops scutifer* uznano za przejaw reakcji obronnej na zagrożenie ze strony drapieżnego widłonoga *Epischura* sp. Swoje sugestie autorzy oparli na zbieżności w czasie dwóch wydarzeń, wzrostu zagęszczenia drapieżnej formy *Epischura* z fazą występowania *C. scutifer* w postaci larwalnej (kopepodity IV i V stadium) i „wycofaniem” się tych ostatnich ze strefy otwartej toni wodnej do osadów dennych, gdzie pozostają okresowo w stanie spoczynku. W podobny sposób NILSSEN (1977) interpretował fakt wytwarzania form przetrwalnych przez *Cyclops abyssorum* w okresie zagrożenia ze strony ryb. Trudno jednak na podstawie samej zbieżności wydarzeń wyrokować o możliwości ewolucji diapauzy jako odpowiedzi na presję drapieżców. Dla uwiarygodnienia tej hipotezy potrzebne byłyby silniejsze dowody.

Dowody takie dostarczył Hairston wraz z kolejnymi współpracownikami. W kilkunastu publikacjach, jakie pojawiły się w ciągu ostatnich piętnastu lat Hairston i jego współpracownicy zaprezentowali szereg danych świadczących o sprawczej roli drapieźnictwa ryb w procesie selekcji mechanizmu produkcji jaj przetrwalnych u widłonoga *Eudiaptomus sanguineus*. Gatunek ten zamieszkuje strefę otwartej toni wodnej stawów i jezior o różnej wielkości,

zarówno bezrybnych, jak i zasiedlonych przez ryby. Samice *Eudiaptomus* wytwarzają na drodze płciowej dwa typy jaj: jaja o natychmiastowym rozwoju oraz jaja przetrwalne. Produkcja tych ostatnich w kilku badanych przez Hairstona zbiornikach zachodzi latem, w okresie poprzedzającym nasilenie presji drapieżniczej ryb w trwałych zbiornikach, a wysychanie wody w bezrybnych stawach okresowych, które dzieli mniej więcej miesięczny okres.

Pierwsze dowody Hairstona i współpracowników wpierające hipotezę o antydrapieżniczej funkcji diapauzy opierały się również na po-

średnich przesłankach, to jest koincydencji dwóch wydarzeń, nasilenia presji drapieżniczej i wytwarzania jaj przetrwalnych przez widłonogi. Autorzy nie ograniczyli się jednak do stwierdzenia tego faktu, lecz wykazali, że zaobserwowany, stosunkowo wczesny okres produkcji jaj przetrwalnych w populacji ofiar (pierwsze osobniki w populacji wytwarzają jaja przetrwalne około jeden czas generacji przed nasileniem presji drapieżców) zgodny jest z przewidywaniami modeli teoretycznych (TAYLOR 1980, HAIRSTON i MUNNS 1984). Choć bardziej wiarygodny, dowód ten ma także charakter korelacyjny.

OPTIMALNY MOMENT INDUKCJI DIAPAUZY

Jak się wydaje, moment produkcji jaj przetrwalnych w sytuacji nadchodzącego zagrożenia poddany jest działaniu doboru stabilizującego. O ile wcześniejsze wytwarzanie jaj przetrwalnych, choć bezpieczne, wydłużyłoby okres uśpienia i tym samym ograniczyłoby sukces reprodukcyjny osobników, to zwlekanie z ich produkcją mogło by grozić niebezpieczeństwem nieukończenia ich formowania przed nasileniem presji drapieżców (HAIRSTON i MUNNS 1984). W momencie wystąpienia czynnika katastroficznego, na przykład wzrostu presji drapieżców, potencjalne ofiary mogą się znajdować na różnych etapach ontogenezy. O ile występowanie czynnika katastroficznego jest wysoce przewidywalne i, o ile osobniki mogą wytwarzać formy przetrwalne tylko w jednej, uwarunkowanej genetycznie fazie rozwoju osobniczego, dobór naturalny powinien faworyzować stosunkowo wczesny moment indukcji produkcji form przetrwalnych, który zapewnia „wszystkim” osobnikom, bądź ich potomstwu, możliwość

wytworzenia form przetrwalnych przed nasileniem jego oddziaływania. Jeśli tak jest, część osobników w populacji powinna wytwarzać formy przetrwalne już na około jeden czas generacji przed nasileniem czynnika katastroficznego (choć nie wcześniej). Są to osobniki, które w tym momencie znajdują się w tej szczególnej fazie rozwoju, w której produkcja form przetrwalnych jest możliwa. Ze względu na fizjologiczne ograniczenia osobniki te nie będą mogły wyprodukować form przetrwalnych w przyszłości, a ich potomstwo będzie miało zbyt mało czasu na rozwój do tego etapu, w którym produkcja form przetrwalnych jest możliwa. Z upływem czasu kolejne kohorty osobników w populacji mogą wytwarzać formy przetrwalne do momentu nasilenia oddziaływania czynnika katastroficznego. Okres produkcji form przetrwalnych może być więc rozciągnięty w czasie. Taki schemat produkcji form przetrwalnych obserwuje się między innymi w populacjach *E. sanguineus* (HAIRSTON i OLDS 1984).

PODŁOŻE ZMIENNOŚCI TERMINU INDUKCJI DIAPAUZY

Incydentalne wyschnięcie jednego z badanych przez Hairstona zbiorników wodnych dostarczyło silniejszych dowodów świadczących o sprawczej roli drapieżnictwa ryb w selekcji mechanizmu diapauzy u *E. sanguineus*. Po naturalnej eliminacji ryb wskutek wyschnięcia zbiornika i po jego ponownym wypełnieniu wodą, nastąpiło stosunkowo szybkie, bo po upływie zaledwie kilku pokoleń, kilkutygodniowe opóźnienie terminu produkcji form przetrwalnych przez *E. sanguineus* (HAIRSTON 1987). Późniejszy okres produkcji form przetrwalnych zbliżony był z fazą wytwarzania jaj przetrwalnych przez tego widłonoga w sąsiednich, okresowo wysychających latem stawach bezrybnych. Moment rozpoczęcia produkcji jaj prze-

trwalnych w zbiornikach okresowych poprzedzał o około jeden czas generacji coroczne wysychanie zbiorników, zgodny był więc z przewidywaniami wspomnianych modeli. W sąsiednim akwenu stale zasiedlonym przez ryby, okres produkcji jaj przetrwalnych nie uległ w tym samym czasie zmianie. W związku z zaobserwowaną szybką zmianą terminu produkcji form przetrwalnych po ustąpieniu ryb, pojawiło się pytanie o podłoże zaobserwowanej zmienności. Do niedawna sądzono, że przystosowania organizmów do zmian lokalnych warunków środowiskowych mają przede wszystkim charakter mikroewolucyjny i polegają na selekcji genotypów najlepiej dostosowanych do nowych warunków, spośród różnorodnej genetycznie puli

osobników w populacji. W ciągu ostatnich dwudziestu lat zgromadzono znaczną liczbę dowodów świadczących o tym, że poszczególne osobniki mogą przejawiać duży zakres obserwowanej zmienności reakcji (przeгляд tego zagadnienia znaleźć można między innymi u STEARNSA 1992 i SAKWIŃSKIEJ 1997). W wyniku określonych zmian warunków środowiskowych osobniki o jednakowym genotypie, przetrzymywane w odmiennych warunkach, mogą znacznie różnić się nie tylko behawiorem, ale też morfologią, fizjologią czy cyklem życiowym. Ten typ reakcji nosi miano reakcji fenotypowej. O ile zmiany mikroewolucyjne są zazwyczaj długotrwałe i w zależności od siły ciśnienia selekcyjnego mogą być zauważalne dopiero po kilku, kilkudziesięciu czy kilkuset pokoleniach, reakcje fenotypowe można obserwować już w obrębie jednego pokolenia. Zdolność ekspresji reakcji fenotypowych jest wynikiem działania w przeszłości sił doboru naturalnego, faworyzujących formy różnie reagujące na zmiany warunków środowiskowych.

Zaobserwowana przez Hairstona szybka zmiana terminu indukcji diapauzy widłonogów po ustąpieniu ryb mogła wskazywać na fenotypowe podłoże tej zmienności. Jednakże w wyniku przeprowadzonego eksperymentu terenowego polegającego na przesiedleniu krzyżowym widłonogów pomiędzy bezrybnymi i zasiedlonymi przez ryby środowiskami (HAIRSTON i OLDS

1984), a także w wyniku późniejszych badań polegających na przedzieleniu zbiornika i zarybieniu wydzielonych jego części (HAIRSTON i DILLON 1990, HAIRSTON i współaut. 1990), wykluczono taką możliwość. W rezultacie przeprowadzonych badań sformułowano wniosek, że zaobserwowana zmiana okresu produkcji jaj przetrwalnych w populacji *Eudiaptomus* była rezultatem szybkiej zmiany frekwencji genotypów o odmiennej reakcji na czynniki sygnałne: fotoperiod i temperaturę, po ustąpieniu ryb ze zbiornika. Osobiście, z nieufnością odnoszę się do tego wniosku. Tak szybka zmiana frekwencji genów w populacji byłaby zaskakująca. O ile można wyobrazić sobie, że wystąpienie presji drapieżniczej może powodować szybkie zmiany momentu produkcji form przetrwalnych w populacji ofiar (drogą selektywnej, szybkiej eliminacji osobników zbyt późno produkujących formy przetrwalne), to uwolnienie populacji ofiar spod presji ryb nie powinno wywierać równie silnej presji selekcyjnej i prowadzić do równie szybkiej zmiany terminu produkcji form przetrwalnych. Co najmniej przez kilka, kilkanaście pokoleń powinniśmy obserwować osobniki produkujące formy przetrwalne we wcześniejszym okresie tak, jakby ryby były stale obecne w zbiorniku. Śladów takich nie znajdziemy jednak w artykułach opisujących te eksperymenty, co wbrew wnioskowi autorów nasuwa podejrzenie o fenotypowym charakterze opisanej zmienności.

CZYNNIKI INDUKUJĄCE PROCES PRODUKCJI FORM PRZETRWAŁNYCH

Fotoperiod i zmiany temperatury to dwa najbardziej rozpowszechnione i najlepiej rozpoznane sygnały indukujące proces produkcji form przetrwalnych zarówno w środowiskach lądowych, jak i wodnych (ŚLUSARCZYK 1998). Tylko nieliczne sygnały z tak dużym wyprzedzeniem (równym okresowi jednej generacji — por. „Optymalny moment indukcji diapauzy”) mogą informować potencjalne ofiary o nadchodzącym zagrożeniu. Zmiany fotoperiodu, to jest stosunku długości dnia do nocy, wykorzystywane są przez organizmy jako swoisty zegar odmierzający upływ czasu, na podstawie wskazań którego odczytać można właściwy moment do indukcji diapauzy. Cykliczny, wysoce powtarzalny charakter zmian tego czynnika wykorzystywany jest powszechnie przez organizmy do prognozowania zmiennych sezonowo wydarzeń środowiskowych różnej natury. Dowolnemu zmienne mu sezonowo wydarzeniu towarzyszy określony fotoperiod. Jego wystąpienie może więc być przewidziane na podstawie wcześniejszej wartości fotoperiodu. Wyselekcjonowana może być

przy tym reakcja na ten fotoperiod, który w sposób optymalny wyprzedza zmiany warunków środowiskowych. Reakcja na określony fotoperiod może być modyfikowana na podstawie informacji niesionych przez inne bodźce środowiskowe, takie jak temperatura, koncentracja tlenu, zasolenie, obfitość lub rodzaj pokarmu (ALEKSEEV 1990). Spośród wymienionych czynników, rola temperatury wydaje się szczególnie istotna ze względu na jej wpływ na tempo ontogenezy organizmów poikilotermicznych (których temperatura ciała zbliżona jest do temperatury otoczenia). Wraz ze zmianą temperatury zmienia się tempo ich metabolizmu, co wpływa w silnym stopniu na ich czas generacji, a więc także na optymalny moment indukcji diapauzy. W niskiej temperaturze indukcja procesu produkcji form przetrwalnych powinna nastąpić z większym wyprzedzeniem, by umożliwić organizmom ich terminowe wytworzenie. Z drugiej strony reakcja na warunki termiczne może stanowić podstawowy czynnik indukcji tego zjawiska. Sezonowe zmiany warunków termicznych

(termoperiod) mogą w podobny sposób jak fotoperiod indukować sezonową diapauzę w zbufo-

rowanych termicznie środowiskach (FUJIYAMA 1996).

INDUKCJA DIAPAUZY ZA POMOCĄ SUBSTANCJI CHEMICZNYCH TOWARZYSZĄCYCH OBECNOŚCI DRAPIEŹNIKÓW

Zmienne cyklicznie sygnały środowiskowe, takie jak foto- lub termoperiod, mogą wiarygodnie informować o występowaniu czynników zmieniających się sezonowo. Ich przydatność w procesie rozpoznania oddziaływania czynników nieprzewidywalnych jest jednak niewielka. Choć natężenie presji selekcyjnej ryb ma w zbiornikach strefy umiarkowanej generalnie sezonowy charakter, może ono podlegać znacznym wahaniom z powodu nieprzewidywalnego oddziaływania czynników klimatycznych. Być może z tego powodu, większość mechanizmów obronnych ofiar planktonowych indukowana jest przez mechaniczne, wzrokowe czy chemiczne bodźce, bezpośrednio związane z niebezpieczeństwem ze strony drapieżnika, a nie przez zmienne sezonowo sygnały środowiskowe.

Oczekiwana od dawna (STRICKLER i TWOMBLY 1975) możliwość indukcji diapauzy potencjalnych ofiar w odpowiedzi na obecność w środowisku chemicznych śladów towarzyszących presji drapieżniczej, przez dłuższy czas nie znajdowała potwierdzenia. Sceptycznie nastawieni badacze twierdzili, że substancje te zbyt późno informować mogą potencjalne ofiary o istnieniu realnego zagrożenia, by mogły one zdążyć z produkcją form przetrwalnych przed nasileniem oddziaływania czynnika katastroficznego. Istniejące badania wskazują jednak na to, że substancje chemiczne towarzyszące obecności drapieżników indukować mogą nie tylko szybkie reakcje behawioralne, ale także wymagające więcej czasu do ich uaktywnienia — reakcje morfologiczne, polegające na produkcji struktur obronnych, czy zmiany cech strategii życiowych (przegląd różnorodnych reakcji obronnych zwierząt planktonowych Czytelnik znaleźć może w innych artykułach tego numeru KOSMOSU, w książce TOLLRIANA i HARVELL (1999) oraz w artykułach przeglądowych PIJANOWSKIEJ (1985, 1998).

Dopiero kolejne próby zastosowania substancji chemicznych towarzyszących obecności drapieżników w środowisku do indukcji diapauzy u planktonowego skorupiaka *Daphnia magna* pochodzącego z pelagialu płytkiego jeziora zasiedlonego przez ryby, przyniosły z dawna oczekiwane rezultaty (ŚLUSARCZYK 1995, PIJANOWSKA i STOLPE 1996). *Daphnia magna* to największa niedrapieżna wioślarka występująca w zbiornikach wodnych o różnej wielkości.

Ze względu na swoje duże rozmiary, a tym samym atrakcyjność dla ryb, rzadko z nimi współwystępuje. Wioślarki z rodzaju *Daphnia* to w przeważającej mierze zwierzęta cyklicznie partenogenetyczne, mogące produkować dwa typy jaj: jaja o natychmiastowym rozwoju tworzone na drodze mitozy oraz jaja przetrwalne, tworzone w sposób płciowy. Jaja płciowe po zapłodnieniu umieszczane są w specjalnej chitynowej strukturze ochronnej karapaksu, zwanej od swojego kształtu *ephippium* lub siodełkiem i wymagają bliżej nieokreślonego okresu spoczynku do dalszego rozwoju. Jaja przetrwalne *Daphnia*, podobnie jak jaja przetrwalne innych skorupiaków, w tym wspomnianego *E. sanguineus*, są odporne na oddziaływanie wielu skrajnych czynników środowiskowych takich jak: wysychanie, przemarzanie i brak tlenu. Mogą nawet pasażować nietknięte przez przewód pokarmowy ryb i innych drapieżników (MELLORS 1975, SAINT JEAN i PAGANO 1995). Wprawdzie wytwarzanie jaj przetrwalnych nie zwiększa szans przeżycia rodziców w obliczu zagrożenia ze strony ryb, a wręcz przeciwnie, wydaje się je nawet ograniczać (noszące dobrze widoczne *ephippium* samice są selektywnie eliminowane przez ryby planktonożerne — MELLORS 1975), jednak zwiększać może szansę przeżycia ich potomstwa. Jak się wydaje, taki mechanizm może być faworyzowany przez dobór naturalny w przypadku niewielkich szans przeżycia aktywnych osobników. Pomimo pozytywnych rezultatów badań, w których samice *Daphnia* produkowały jaja przetrwalne w odpowiedzi na oddziaływanie chemicznych sygnałów towarzyszących obecności ryb, nieznany był nie tylko skład chemiczny substancji indukujących tę reakcję, ale nawet źródło ich pochodzenia.

Dwa typy substancji wykorzystywane są powszechnie przez potencjalne ofiary planktonowe do indukcji różnorodnych mechanizmów obronnych: kairomony — substancje wydzielane lub wydalone przyżyciowo do środowiska przez drapieżniki oraz substancje alarmowe — uwalniane z ciał zranionych ofiar. O ile udało się zidentyfikować jeden ze składników kairomonów ryb, którym jest trójmetyloamina (BORRIS i współaut. 1999), wykorzystywana prawdopodobnie przez *Daphnia* do indukcji mechanizmu okresowej wędrówki do zacienionych w ciągu dnia, głębszych, bezpiecznych stref zbiorników

wodnych, to skład chemiczny substancji alarmowych pozostaje nadal nieznanym. Niezależnie od składu chemicznego tych sygnałów można przypuszczać, że zarówno koncentracja oddrapieżniczych kairomonów, jak i substancji alarmowych, może być wykorzystywana przez organizmy do oceny skali zagrożenia. Substancje te choć mogą spełniać podobne funkcje, nieś mogą jednak nieco odmienne informacje. O ile koncentracja substancji alarmowej może dobrze informować potencjalne ofiary o skali realnego zagrożenia (uwalniane są do środowiska jedynie w sytuacji faktycznego zagrożenia, po czym ulegają szybkiej degradacji), nie pozwala jednak na identyfikację drapieżnika, nie może więc „pomóc” potencjalnej ofierze w wyborze strategii obrony, skutecznej w odniesieniu do drapieżnika określonego rodzaju. W przeciwieństwie do substancji alarmowej, rozpoznanie kairomonów może jednoznacznie wskazywać na źródło zagrożenia. Jednak koncentracja kairomonu może, ale nie musi, korelować z nasileniem niebezpieczeństwa ze strony ryb, dlatego też substancje te mogą fałszywie informować organizmy o natężeniu presji drapieżniczej. Presja ryb, pomimo ich dużej liczebności, może być bowiem ograniczana przez różne czynniki środowiskowe, na przykład małą przejrzystość wody utrudniającą lokalizację i schwytanie ofiary, zagrożenie ze strony ryb lub ptaków drapieżnych, obecność alternatywnego, preferowanego przez ryby pokarmu czy choćby ze względu, na złą kondycję drapieżników spowodowaną ich zapasożyciem.

W wyniku eksperymentów laboratoryjnych, w których eksponowano klonalne osobniki *D. magna* na różne substancje pochodzenia naturalnego, ustalono, że proces indukcji diapauzy związanej z obecnością ryb w środowisku, wymagać może równoczesnej obecności zarówno rybich kairomonów, jak i substancji alarmowej (ŚLUSARCZYK 1999). Ani kairomony, ani substancje alarmowe występując samodzielnie nie wywołują produkcji jaj przetrwalnych u *D. magna* podobnie, jak kombinacja homogenatu bliżej nie spokrewnionych z *Daphnia* larw Chironomidae z rybimi kairomonami.

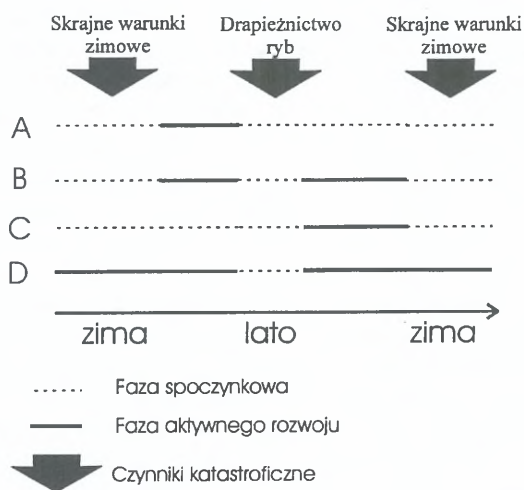
Na podstawie dostępnych danych możemy się dzisiaj jedynie domyślać dlaczego niektóre reakcje obronne, na przykład reakcje behawioralne, mogą być indukowane przez pojedyncze substancje, inne, jak diapauza, przez kombinacje kilku z nich. Wykorzystanie obu substancji równocześnie, choć daje niewątpliwie korzyści, wymaga pierwotnej ewolucji bardziej złożonego mechanizmu recepcji odmiennych bodźców chemicznych. Ewolucyjne koszty niepotrzebnej indukcji diapauzy są zapewne znacznie wyższe niż behawioralnych mechanizmów obronnych. Podczas ewolucji mechanizmów indukcji kosztownych reakcji obronnych, takich jak diapauza, dojsć mogło do selekcji odpowiedzi na bardziej wiarygodne — złożone bodźce chemiczne. Mechanizm indukcji mniej kosztownych reakcji behawioralnych poddany zapewne jest oddziaływaniu słabszego ciśnienia selekcyjnego. W konsekwencji reakcje behawioralne mogą być uruchamiane przez prostsze, mniej wiarygodne bodźce chemiczne.

CZAS TRWANIA DIAPAUZY I CZYNNIKI INDUKUJĄCE ZAKOŃCZENIE FAZY SPOCZYNKOWEJ

Jak dotąd niewiele wiadomo, na temat długości okresu pozostawania w spoczynku i czynników indukujących zakończenie diapauzy form przetrwalnych, także tych, tworzonych w odpowiedzi na zagrożenie ze strony drapieżników. Wydaje się, że ze względu na bardzo wysokie koszty diapauzy najwyższą wartość przystosowawczą powinny mieć stosunkowo krótkie okresy spoczynku, takie, które pozwolą formom przetrwalnym podjąć dalszy wzrost i rozwój, gdy minie lub osłabnie zagrożenie ze strony drapieżnika. Produkowane przez *E. sanguineus*, w marcu i kwietniu, to jest przed nasileniem presji drapieżniczej ryb, jaja przetrwalne, rozwijać się mogą w październiku, po spadku nasilenia tej presji, a powstałe z nich osobniki kontynuują wzrost i rozwój do maja przyszłego roku, gdy po złożeniu jaj przetrwalnych dziesiątkowane są przez ryby. Wiemy też, że jaja tego widłonoga

zdolne są do rozwoju nawet po kilkuset latach spoczynku (HAIRSTON i współaut. 1995). Widłonogi nie stanowią odosobnionego przypadku. Wiele organizmów, w tym wioślarki z rodzaju *Daphnia* (CACERES 1998), produkują formy przetrwalne zdolne do wieloletniego spoczynku. Jak się wydaje, produkcja długowiecznych stadiów przetrwalnych zabezpieczać może linie genetyczne przed ekstynkcją wynikającą z oddziaływania silnych czynników środowiskowych, o nieprzewidywalnym okresie występowania. Zyski wynikające ze zwiększonych szans przeżycia rzadkich, nieprzewidywalnych okresów katastrofalnych mogą bowiem przewyższać koszty długotrwałej diapauzy. Z drugiej strony przedłużona diapauza umożliwiać może bardziej rozległą dyspersję form przetrwalnych czy też odpowiedź na czynniki indukujące zakończenie diapauzy w następnym roku, gdy z przyczyn

losowych w poprzednim roku dostęp tych czynników był ograniczony. Wytwarzanie form przetrwalnych w okresie zagrożenia ze strony ryb może nie być jedynym świadectwem „wykorzystania” diapauzy do ochrony przed presją drapieżniczą. W obliczu oddziaływania nowego zagrożenia — na przykład drapieżnictwa ryb, występującego w nieco innym okresie niż dotychczasowe czynniki selekcyjne, organizmy mogą osiągnąć wzrost dostosowania nie tylko przez wcześniejszą indukcję diapauzy, ale także przez późniejsze zakończenie stanu spoczynku form przetrwalnych, wytwarzanych w odpowiedzi na pierwotne czynniki selekcyjne (Ryc. 1).



Ryc. 1. Hipotetyczne cykle życiowe skorupiaków, które mogą ilustrować wykorzystanie zjawiska diapauzy jako mechanizmu obrony przed drapieżnictwem ryb.

Jak się wydaje, selekcji precyzyjnego mechanizmu indukcji diapauzy przez drapieżniki nie musi towarzyszyć selekcja sprawnego mechanizmu zakończenia fazy spoczynkowej i od-

wrotnie. Potwierdzeniem tego przypuszczenia mogą być istniejące wyniki badań. W przypadku sprzężenia obu mechanizmów moglibyśmy się spodziewać, że potencjalne ofiary będą wykorzystywać ten sam czynnik sygnałowy do indukcji obu procesów, o ile będzie on spełniał dobrze obie funkcje.

Przeprowadzone przeze mnie próby wylęgu jaj przetrwalnych *D. magna* w warunkach obecności i nieobecności chemicznych śladów drapieżnictwa ryb planktonożernych nie wskazują na wpływ tych substancji na termin ich wylęgu (dane własne nieopublikowane). Nie jest wykluczone, że jaja przetrwalne *D. magna*, wytwarzane w odpowiedzi na obecność chemicznych sygnałów informujących o niebezpieczeństwie ze strony ryb, nie posiadają sprawnego mechanizmu rozpoznającego zakończenie tej presji i, że kończą diapauzę wiosną, w tym samym czasie i w odpowiedzi na te same czynniki sygnałowe, co jaja zimowe. Negatywne wyniki jednego eksperymentu nie przesądzają jednak o braku wpływu testowanych substancji na termin zakończenia diapauzy. Z drugiej strony odnaleźć możemy doniesienia świadczące o wpływie substancji chemicznych towarzyszących obecności drapieżników, na opóźnienie procesu wylęgu jaj przetrwalnych ofiar, to jest skorupiaków *Arctodiaptomus similis*, *Ceriodaphnia quadrangula* i *Cyzicus* sp. (BLAUSTEIN 1997) oraz glonów *Ceratium hirundinella* i *Peridinium aciculiferum* (RENGEFORS i współaut. 1998), którym nie towarzyszą informacje o wpływie podobnych sygnałów na proces indukcji diapauzy. Nie jest wykluczone, że odkrywcy tych zjawisk przeprowadzili próby indukcji diapauzy wspomnianych gatunków przy użyciu tych samych substancji, jednak ze względu na negatywne wyniki badań, nie podjęli próby ich opublikowania.

KOSZTY DIAPAUZY

Koszty diapauzy wydają się niezmiernie wysokie. Składają się na nie przede wszystkim ewolucyjne koszty spowolnienia tempa wzrostu, rozwoju i rozrodu. Wytwarzanie form przetrwalnych w okresie, gdy rozwój i rozród jest możliwy powoduje spowolnienie tempa propagacji własnych genów, co w konsekwencji może prowadzić do spadku frekwencji genotypu "diapauzującej formy" w puli genowej populacji i jej konkurencyjnego wyparcia przez aktywne formy. Wytwarzanie form przetrwalnych może ograniczać tempo propagacji własnych genów, także w bardziej bezpośredni sposób. O ile liczba jaj spoczynkowych produkowanych przez

widłonogi nie różni się wyraźnie od liczby wytwarzanych jaj o natychmiastowym rozwoju, to wioślarki z rodzaju *Daphnia* składają zdecydowanie mniejszą liczbę jaj przetrwalnych (dwa jaja przetrwalne vs. kilkadziesiąt jaj o natychmiastowym rozwoju). Co więcej, produkcja form przetrwalnych może pociągać za sobą ograniczenie liczby produkowanego potomstwa w kolejnych epizodach reprodukcyjnych u rozradzającej się wielokrotnie w ciągu życia *D. magna* (ZAFFAGNINI 1987, ŚLUSARCZYK 1995). Spowolniony rozwój wydłuża czas oddziaływania na osobniki czynników środowiskowych, w tym czynników letalnych, zwiększa więc potencjal-

nie ryzyko śmierci pojedynczego osobnika. W stadium uśpienia repertuar mechanizmów obronnych jest ograniczony, osobniki nie mogą na przykład "aktywnie" (behawioralnie) bronić się przed oddziaływaniem niekorzystnych czynników. Z powodu zawieszenia mechanizmów naprawczych, nawet drobne mechaniczne uszkodzenia mogą prowadzić do śmierci osobnika. Wytwarzanie potomnych form przetrwalnych może wiązać się też ze zwiększonym ryzykiem śmierci dla wytwarzających je osobników. Dobrze widoczne, ciemno zabarwione jaja przetrwalne zwiększają atrakcyjność "ciężarnych" samic dla ryb (MELLORS 1975). Produkcja potomnych form przetrwalnych może też uszczuplać zasoby energetyczne matek, zmniejszając ich odporność na oddziaływanie czynników środo-

wiskowych. U cyklicznie partenogenetycznych wioślarek, produkcja form przetrwalnych związana jest najczęściej z fazą rozmnażania płciowego, podczas, gdy jaja o natychmiastowym rozwoju powstają partenogenetycznie. Rozród płciowy w porównaniu z rozrodem bezpłciowym, pociąga za sobą znaczne koszty, omówione szeroko w wielu artykułach (m.in. LEWIS 1987, KORONA 1998), związane z rozrzedzeniem genomu (redukcji własnych genów o połowę w genomie potomstwa), ryzykiem niezapłodnienia, zwiększoną ekspozycją na oddziaływanie drapieżników i pasożytów podczas kojarzenia się osobników, czy też z utratą, a korzystnych kombinacji genów podczas rekombinacji materiału genetycznego.

WARUNKI ŚRODOWISKOWE FAWORYZUJĄCE WYKORZYSTANIE DIAPAUZY DO CELÓW OBRONY PRZED DRAPIEŻNICTWEM

Ze względu na wspomniane wyżej bardzo wysokie koszty diapauzy, proces produkcji form przetrwalnych powinien być uruchamiany w ostateczności, gdy zawiodą inne, mniej kosztowne w sensie ewolucyjnym formy aktywnej ochrony. Potwierdzeniem tej tezy mogą być wyniki przeprowadzonego przeze mnie eksperymentu (ŚLUSARCZYK, w druku), w którym odpowiedź *D. magna* (tj. produkcja jaj przetrwalnych przez samice) na symulowane zagrożenie ze strony ryb zależna była od dostępności pokarmu w środowisku. W obliczu zagrożenia, frekwencja samic produkujących jaja przetrwalne związana była w sposób odwrotnie proporcjonalny z koncentracją dostępnego pokarmu. Wyniki eksperymentu mogą świadczyć o tym, że „decyzja” potencjalnych ofiar o podjęciu produkcji form przetrwalnych może być uzależniona nie tylko od natężenia drapieżnictwa, ale i od innych czynników środowiskowych wpływających na względne korzyści wynikające z produkcji form przetrwalnych w porównaniu z korzyściami, jakie daje produkcja aktywnego potomstwa. W warunkach wysokiej koncentracji pokarmu i niebezpieczeństwa ze strony drapieżników, zyski z produkcji znacznej liczby aktywnego potomstwa mogą być większe niż z produkcji jaj przetrwalnych o spowolnionym rozwoju, pomimo mniejszej odporności tych pierwszych na występujące zagrożenie. Wraz ze spadkiem koncentracji pokarmu maleje liczba produkowanego aktywnego potomstwa, maleją więc też względne zyski z tego typu rozrodu.

Jak się wydaje, także inne niż pokarm czynniki środowiskowe oddziałujące na względne dostosowanie aktywnych osobników mogą mieć

wpływ na „decyzję” potencjalnych ofiar o podjęciu produkcji form przetrwalnych w obliczu zagrożenia ze strony drapieżników, takie jak dostępność miejsc zapewniających ofiarom schronienie czy temperatura wody wpływająca na tempo propagacji aktywnych osobników.

Wszystkie organizmy, u których rozpoznano występowanie omawianego zjawiska pochodzą z niewielkich, płytkich akwenów, w których brak jest zacienionego hypolimnionu mogącego zapewnić skorupiakom bezpieczne schronienie przed presją drapieżników posługujących się wzrokiem. Być może nie jest to zbieżność przypadkowa. Środowiska te ze względu na swą jednorodność, nie oferują organizmom dogodnych kryjówek, które w innych siedliskach zapewniać mogą bezpieczne schronienie. Organizmy w większym stopniu polegać tu muszą na innych mechanizmach obronnych niż okresowe przebywanie w bezpiecznych kryjówekach.

Na podstawie dostępnych danych można przypuszczać, że do ewolucji diapauzy jako mechanizmu obrony przed drapieżnictwem może dochodzić przede wszystkim u organizmów posiadających już możliwość produkcji form przetrwalnych, organizmów silnie narażonych na oddziaływanie tego czynnika, w środowiskach, w których realizacja mechanizmów aktywnej obrony nie jest z różnych powodów możliwa lub skuteczna. Prawdopodobnie częściej mechanizm ten będziemy mogli obserwować w izolowanych, niestabilizowanych środowiskach, w których okresowo dochodzi do silnego oddziaływania pewnej grupy organizmów na inne, rzadziej w otwartych środowiskach klimaksowych, o rozbudowanej sieci zależności troficznych i

względnie stałych oddziaływaniach pomiędzy organizmami. Selekcji tego mechanizmu sprzyjać powinien sezonowy charakter zmian nasilenia presji drapieżniczej, który zwiększa przewidywalność tego czynnika, co ułatwiać powinno selekcję sprawnego mechanizmu indukcji rozpoczęcia i zakończenia diapauzy.

Dziękuję Piotrowi Dawidowiczowi, Andrzejowi Mikulskiemu i Joannie Pijanowskiej za uwagi dotyczące treści maszynopisu. Artykuł został przygotowany dzięki wsparciu ze środków projektu „Strategie życiowe wioślarki *Daphnia pulicaria* w jeziorach o różnej presji selekcyjnej” finansowanego przez KBN (6PO4F-055-12).

DIAPAUSE AS PREDATION AVOIDANCE MECHANISM IN PLANKTONIC CRUSTACEA

Summary

Diapause (defined here as neurohormonally controlled mechanism of intermittent suppression of development) which is commonly associated with increased tolerance of dormant forms to unfavorable conditions, seems to be a key adaptation enabling organisms to inhabit cyclically deteriorating environments. Though diapause draws high evolutionary costs, it enables them to survive the time of high mortality risk or extended periods of low reproduction. The production of resting forms seems to be utilized not only against abiotic harshness of the environment but may also assure safer persistence in times of biotic extremes, e.g. intensive predation. Evidence is, however, limited. It all comes from aquatic environments and has been reviewed and discussed in the article. Diapause is typically controlled

by appropriate values of cyclically varying environmental cues like the photo- or termoperiod, which correlate with adverse events. Predation pressure may change unpredictably and hence may not be reliably anticipated according to seasonally changing cues. Therefore, more direct cues may be utilized instead. Fish kairomones and „alarm” substances originating from injured conspecific prey were found to be used by some planktonic crustaceans to control the occurrence of diapause. This response seems to be affected by key environmental factors like food conditions, which determine relative fitness of active vs. dormant forms. Diapause seems to be a flexible rather than a fixed response employed in extreme cases only, when active defenses of endangered prey would presumably be ineffective.

LITERATURA

- ALEKSEEV V. R., 1990. *Diapauza u rakoobraznych: ekologiczno-fizjologiczkie aspekty*. Nauka Press, Moskva.
- BLAUSTEIN L., 1997. *Non-consumptive effects of larval *Salmandra* on crustacean prey: can eggs detect predators?* *Oecologia* 110, 212-217.
- BORRIS H., BOERSMA M., WILTSHIRE K. H., 1999. *Trimethylamine induces migration of waterfleas*. *Nature* 398, 382.
- CACERES C. E., 1998. *Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs*. *Ecology* 79, 1699-1710.
- DAHMS H. U., 1995. *Dormancy in the Copepoda - an overview*. *Hydrobiologia* 306, 199-211.
- DANKS H., V. 1987. *Insect dormancy: an ecological perspective*. Biological Survey of Canada, Monogr. Ser. 1, National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- ELGMORK K., 1967. *Ecological aspects of diapause in copepods*. Proc. Symp. Crustacea 3, 947-945.
- FUJIYAMA S., 1996. *Annual thermoperiod regulating an 8-year life cycle of a periodical diplopod, *Parafontaria laminata armigera* Verhoef (Diplopoda)*. *Pedobiologia* 40, 541-547.
- GLIWICZ Z. M., PIJANOWSKA J., 1989. *The role of predation in zooplankton succession*. [W:] *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. SOMMER U., (red.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 253-296.
- HAIRSTON N. G. Jr., 1987. *Diapause as a predator-avoidance adaptation*. [W:] *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. KERFOOT W. C., SIH A. (red.). University Press of New England, Hanover and London, 281-290.
- HAIRSTON N. G. Jr., DILLON T. A., 1990. *Fluctuating selection and response in a population of freshwater copepods*. *Evolution* 44, 1796-1805.
- HAIRSTON N. G., Jr., DILLON T. A., DE STASIO B. T. Jr., 1990. *A field test for the cues of diapause in a freshwater copepod*. *Ecology* 71, 2218-2223.
- HAIRSTON N. G. Jr., MUNNS W. R. Jr., 1984. *The timing of copepod diapause as an evolutionary stable strategy*. *Am. Nat.* 123, 733-751.
- HAIRSTON N. G. Jr., OLDS E. J., 1984. *Population differences in the timing of diapause: adaptation in spatially heterogeneous environment*. *Oecologia* (Berlin) 61, 42-48.
- HAIRSTON N. G., VANBRUNT R. A., KEARNS C. M., ENGSTROM D. R., 1995. *Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank*. *Ecology* 76, 1706-1711.
- JACHNER A., 1988. *Biomaniupulacja IV. Zagęszczenie i aktywność pokarmowa ryb planktonożernych*. *Wiad. Ekol.* 34, 143-163.
- KORONA R., 1998. *Mechanizmy ewolucyjne utrzymujące rozmnażanie płciowe*. *Kosmos* 47, 163 - 174.
- LEWIS W. M. Jr., 1987. *The cost of sex [W:] The evolution of sex and its consequences*. STEARNS S. C., (red.) Birkhauser Verlag, Basel, Boston, 33-55.
- MELLORS W. R., 1975. *Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion*. *Ecology* 56, 974-980.
- NILSSEN J. P., 1977. *Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods*. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 34, 187-196.
- PIJANOWSKA J., 1985. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych*. *Wiad. Ekol.* 31, 123-172.
- PIJANOWSKA J., 1998. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych - co nowego po latach?* *Wiad. Ekol.* 44, 305-327.
- PIJANOWSKA J., STOLPE G., 1996. *Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish*. *J. Plankton Res.* 18, 1407-1412.
- RENGEFORS K., KARLSSON I., HANSSON L. A., 1998. *Algal cyst dormancy: a temporal escape from herbivory*. *Proc. Royal Soc. Lond. series B* 265, 1353-1358.
- SAINT-JEAN L., PAGANO M., 1995. *Egg mortality through predation in egg-carrying zooplankters: studies on *Hetero-**

- branchus longifilis* larvae fed on copepods, cladocerans and rotifers. J. Plankton Res. 17, 150–151.
- SAKWIŃSKA O., 1997. Adaptatywna funkcja plastyczności fenotypowej cech historii życia. Wiad. Ekol. 43, 191–205.
- STEARNS S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- STRICKLER J. R., TWOMBLY S., 1975. Reynolds number, diapause and predatory copepods. Verh. Int. Verein. Limnol. 19, 2943–2950.
- ŚLUSARCZYK M., 1995. Predator-induced diapause in *Daphnia*. Ecology 76, 108–113.
- ŚLUSARCZYK M., 1998. Diapauza jako strategia przetrwania. Wiad. Ekol. 44, 279–303.
- ŚLUSARCZYK M., 1999. Predator induced diapause in *Daphnia magna* may require two chemical cues. Oecologia 119, 159–165.
- ŚLUSARCZYK M., (w druku). Food threshold for diapause in *Daphnia* under the threat of fish predation. Ecology.
- TAYLOR F., 1980. Optimal switching to diapause in relation to the onset of winter. Theor. Popul. Biol. 18, 125–133.
- TOLLRIAN, R., HARVELL C. D., 1999. *Ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ZAFFAGNINI F., 1987. Reproduction in *Daphnia*. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 45, 245–284.