

ANDRZEJ MIKULSKI

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

EFEKT MATCZYNY U ZWIERZĄT WODNYCH: ODPOWIEDŹ NA WYZWANIA ŚRODOWISKA

WSTĘP

Pelagial jeziorny, z pozoru homogenny i oferujący zamieszkującym go organizmom stałe warunki życia, w rzeczywistości stawia je w obliczu nieprzewidywalnych zmian praktycznie wszystkich podstawowych czynników środowiskowych (patrz artykuł GLIWICZA w tym numerze KOSMOSU). Zarówno koncentracja pokarmu, jak i natężenie presji drapieżników w poszczególnych warstwach wody może zmieniać się drastycznie z dnia na dzień. Od umiejętności w radzeniu sobie z tą nieprzewidywalnością w ogromnym stopniu zależy sukces reprodukcyjny zwierząt zamieszkujących strefę otwartej wody. Nic też dziwnego, że wykształciły one liczne mechanizmy pozwalające w toku ontogenezy na dostosowanie rozwoju (patrz artykuł PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU), morfologii (patrz artykuł PIJANOWSKIEJ i RUTKOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU), czy behawioru (patrz artykuł DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU) do panujących aktualnie warunków środowiskowych. Są jednak sytuacje, w których mechanizmy te zawodzą. Dzieje się tak na przykład, gdy czas indukcji jakiegoś adaptatywnego mechanizmu jest dłuższy od czasu generacji stosującego go zwierzęcia. W sytuacji takiej skuteczne okazują się mechanizmy umożliwiające niegenetyczny, międzypokoleniowy przekaz informacji o optymalnym w danych warunkach fenotypie. Pelagiczne organizmy planktonowe, z uwagi na partenogenetyczny sposób rozmnażania (umożliwiający testowanie wielu jednakowych genetycznie osobników), łatwość hodowli i krótki czas generacji, stanowią znakomity obiekt badań takich mechanizmów, określanych z reguły jako efekty matczyne.

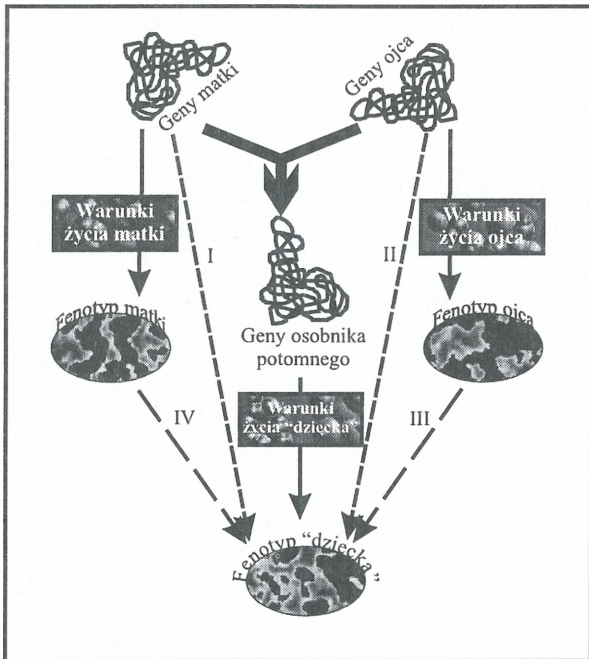
Trudno odnaleźć w literaturze jednoznaczna i powszechnie akceptowaną definicję efektu

matczyne (ang. maternal effect), bowiem specjaliści z różnych dziedzin biologii nieco inaczej rozumieją to pojęcie. Dla genetyków, kładących szczególny nacisk na molekularny mechanizm zjawiska, jest on konsekwencją działania tak zwanych genów matczynych, czyli genów matki, których produkty przenoszą się do organizmu potomstwa, sterując jego ontogenezą (np. AHRINGER 1997, KOWLES i współaut. 1997, NAMBA i współaut. 1997). Często też efekt matczyne, a właściwie efekt rodzicielski (ang. parental effect), jest utożsamiany z mechanizmem imprintingu genomu rodzicielskiego, a więc zjawiskiem uruchamiania ekspresji jakiegoś genu jedynie z kopii pochodzącej od jednego z rodziców (np. HARSCH i współaut. 1997). Do ekologii ewolucyjnej problem efektu matczynego zawitał na dobre za sprawą poświęconej mu w czerwcu 1996 roku międzynarodowej konferencji, plonem której oprócz bogatego tomu pozjazdowego (Am. Zool. 36) i książki (MOUSSEAU i FOX 1998), stało się uzgodnienie funkcjonalnej definicji tego pojęcia. Podstawą do jej stworzenia była konkluzja, że fenotyp osobnika nie zależy jedynie od jego genotypu i warunków środowiskowych w jakich przyszło mu żyć, ale także od genotypu i fenotypu matki i ojca (Ryc. 1). Podręcznikowym przykładem bezpośredniego wpływu genów rodzicielskich na fenotyp potomstwa (Ryc. 1, zależności I, II) jest mechanizm determinacji kierunku skrętu muszli ślimaka *Lymnaea peregra*. Zależy on od kierunku skrętu wrzeczona kariokinetycznego podczas mejozy, zaś ten, determinowany jest przez geny matki. Mechanizm ten nie rodzi jednak, jak na razie, żadnych interesujących dla ekologii ewolucyjnej pytań, ponieważ generowany przez niego przekaz międzypokoleniowy nie wpływa pra-

wdopodobnie na dostosowanie potomstwa. O wiele ciekawszy wydaje się bezpośredni wpływ fenotypu rodziców na fenotyp ich potomstwa, czyli międzypokoleniowa plastyczność fenotypowa (Ryc. 1, zależność II i III, ang. transgenerational phenotypic plasticity, TPP) i do niego zawiąza się ekologiczna definicja efektu rodzicielskiego. Według niej efekt matczyny to wpływ fenotypu matki, lub środowiska w którym żyła matka, na fenotyp jej potomstwa (MOUSSEAU i FOX 1998). Analogiczna definicja opisuje efekt ojcowski (ang. paternal effect), choć u zwierząt anizogamicznych, u których gamety męskie są ubogie w cytoplazmę, wpływ fenotypu ojca na

fenotyp potomstwa bywa drastycznie ograniczony. Stąd prawdopodobnie wiele mówi się o efekcie matczynym (jego dotyczyć będzie zresztą ten artykuł), niewiele zaś o efekcie ojcowskim.

Zgodnie z cytowaną definicją efekt matczyny, jako naturalna konsekwencja zróżnicowania gamet, zarodników, oraz wszystkich innych form propagul jest nieodłącznym elementem każdego rozrodu. Nie można więc powiedzieć, że przy jakimś epizodzie reprodukcyjnym wystąpił efekt matczyny, a przy innym nie. Można natomiast odnaleźć, bądź nie odnaleźć istotnych korelacji pomiędzy fenotypem matki oraz warunkami w jakich żyła, a fenotypem jej potomstwa.



Ryc. 1. Czynniki determinujące fenotyp osobnika (I — bezpośredni wpływ genów matki, II — bezpośredni wpływ genów ojca, III — bezpośredni wpływ fenotypu ojca, a więc pośrednio jego genotypu i warunków środowiskowych w jakich genotyp ten ulegał ekspresji, IV — bezpośredni wpływ genotypu matki i pośrednio wpływ jej genotypu i warunków w jakich żyła).

TRUDNOŚCI W TESTOWANIU EFEKTÓW MATCZYNYCH

Jedną z przyczyn małej liczby prac z dziedziny ekologii opisujących międzypokoleniową plastyczność fenotypową jest trudność analizy jej przejawów, jeszcze poważniejsza niż w badaniach plastyczności ograniczonej do jednego pokolenia. W populacjach zwierząt rozmnażających się płciowo efekt plastyczności fenotypu maskowany jest bowiem przez zróżnicowanie

genetyczne osobników, zaś zróżnicowanie to rośnie z pokolenia na pokolenie (pomiędzy rodzeństwem jest mniejsze niż pomiędzy potomstwem tego rodzeństwa). Podobnie, jak osobniczą plastyczność fenotypową, efekt matczyny najlepiej testować na przykładzie zwierząt rozmnażających się partenogenetycznie.

„LOSOWY” EFEKT MATCZYNY

Jest to prawdopodobnie najczęściej spotykany typ efektu matczynego. Często stanowi on prostą konsekwencję niemożności równego podziału materiału zapasowego oraz innych substancji chemicznych i struktur komórkowych pomiędzy jaja w jednym złożu jajowym. Wynika on również z różnej ilości energii jaką poszczególne samice poświęcają na reprodukcję oraz ze

sposobu w jaki energię tę rozdzielają pomiędzy poszczególne osobniki potomne (rozwiązanie jednego z kompromisów ewolucyjnych: „czy urodzić mniej większej, czy więcej mniejszej wielkości potomstwa”). Poprzez zróżnicowanie osobników na samym początku ich ontogenezy „losowy” efekt matczyny jest jednym z głównych czynników generujących zmienność fenotypową

wą w populacji. Efekt ten może mieć wśród organizmów klonalnych, jakimi są wioślarki planktonowe, olbrzymie znaczenie dostosowawcze w obliczu nieprzewidywalnych zmian warunków środowiskowych (patrz artykuł PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Wytwarzanie silnie zróżnicowanych fenotypowo osob-

ników potomnych zwiększa prawdopodobieństwo, iż znajdzie się pośród nich taki, który w panujących w danej chwili warunkach odniesie sukces reprodukcyjny. Zapewni tym samym w następnych pokoleniach propagację genów noszonych przez osobniki klonu, z którego się wywodzi.

EFEKT MATCZYNY JAKO ODZIEDZICZANIE CECH FENOTYPU

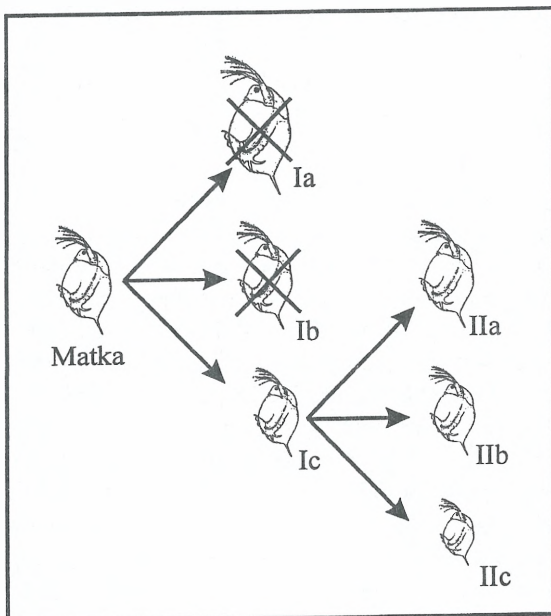
Efekt matczyny może działać również w sposób nie losowy. Oto przykład. Wiadomo iż potomstwo samic *Daphnia* rozmnażających się przy dużej wielkości ciała jest większe, niż potomstwo samic małych, a samice duże przy urodzeniu dojrzewają przy większych rozmiarach ciała niż samice, które urodziły się małe (np. GLAZIER 1992, LAMPERT 1993). Potomstwo samic dojrzewających jako duże, przystępuje

więc do pierwszej reprodukcji przy większych rozmiarach ciała, niż potomstwo samic dojrzewających jako małe. Wielkość przy pierwszej reprodukcji jest więc częściowo odziedziczana fenotypowo. Odziedziczalności fenotypowej nie należy utożsamiać z dziedziczeniem. W warunkach braku wyraźnego czynnika selekcyjnego nie ona bowiem szybko z pokolenia na pokolenie (badania własne nie publikowane).

EFEKT MATCZYNY GENERUJE EWOLUCJĘ FENOTYPOWĄ

Założmy teoretycznie, że na potomstwo samicy *Daphnia*, która przystąpiła do rozrodu przy średniej wielkości ciała, działa silny czynnik doboru eliminujący największe osobniki (Ryc. 2), na przykład ryba planktonożerna (patrz. artykuł GLIWICZA w tym numerze KOSMOSU). Do pierwszego (prawdopodobnie jedyne) rozrodu przystąpią jedynie osobniki najmniejsze (Ryc. 2 — I c) rodząc potomstwo o mniejszych rozmiarach ciała, niż przeciętna wielkość przy urodzeniu „siostr” z kładki, z której pochodzą (Ryc. 2 — I a, I b, I c). Spektrum wielkości przy pierwszej reprodukcji w klonie przesunąć się więc będzie z pokolenia na pokolenie w stronę rozmiarów małych (Ryc. 2 — II a,

II b, II c), zwiększając tym samym średnie dostosowanie tworzących go osobników w warunkach presji drapieżcy (*de facto* zwiększając dostosowanie klonu). Podobnie, choć w odwrotnym kierunku, działać może deficyt pokarmu. Ponieważ małe osobniki są znacznie bardziej wrażliwe na głód, sukces reprodukcyjny zwierząt żyjących w niskiej koncentracji pokarmu może być dodatkowo skorelowany z wielkością przy urodzeniu, a co za tym idzie, wielkością przy reprodukcji. Niska koncentracja pokarmu może więc tym samym prowadzić pośrednio do wzrostu średniej wielkości ciała przy pierwszej reprodukcji wśród osobników klonu.



Ryc. 2. Schemat ewolucji fenotypowej, na potomstwo samicy (matki), która przystąpiła do rozrodu przy średniej wielkości ciała; w takim przypadku działa silny czynnik doboru eliminujący największe osobniki, na przykład ryba planktonożerna.

Do pierwszego (prawdopodobnie jedyne) rozrodu przystąpią jedynie osobniki najmniejsze (I c) rodząc potomstwo o mniejszych rozmiarach ciała, niż przeciętna wielkość przy urodzeniu „siostr” z kładki, z której pochodzą (I a, I b, I c). Spektrum wielkości przy pierwszej reprodukcji w klonie przesunąć się więc będzie z pokolenia na pokolenie w stronę małych rozmiarów (Ryc. 2 — II a, II b, II c), zwiększając tym samym średnie dostosowanie tworzących go osobników w warunkach presji drapieżcy (*de facto* zwiększając dostosowanie klonu).

Istnienie losowego efektu matczynego generującego zmienność fenotypową, wraz z istnieniem efektu matczynego jako mechanizmu po-

zwalającego na odziedziczenie cech fenotypu, umożliwia więc istnienie ewolucji fenotypowej.

„KIERUNKOWY” EFEKT MATCZYNY

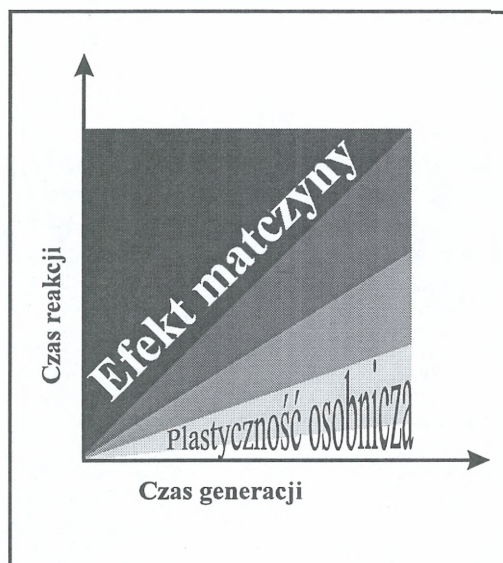
Z pozoru ewolucja fenotypowa przypomina do złudzenia ewolucję genetyczną. Losowe generowanie zmienności fenotypowej przypomina efekt losowych mutacji. Możliwość niegenetycznego odziedziczenia tej zmienności z pokolenia na pokolenie zastępuje dziedziczenie, a selekcja form lepiej dostosowanych przebiega tak samo, jak w przypadku ewolucji genetycznej. Istnienie „kierunkowego” efektu matczynego oraz ukierunkowanych, indukowanych czynnikami środowiskowymi zmian historii życia matki powoduje jednak, że efekt matczyny może generować zmienność osobników w sposób nie losowy. Przykładem mogą być zmiany historii życia *Daphnia* spowodowane przez obecność w środowisku ryby planktonożernej (konkretnie związków chemicznych uwalnianych przez nie do środowiska), polegające na przystępowaniu do rozrodu przy mniejszej wielkości ciała i uwalnianiu mniejszego potomstwa pierwszej (a w warunkach silnej presji ryby prawdopodobnie jedynej) kładki jajowej (np. MACHÁČEK 1993, WEIDER i PIJANOWSKA 1993). W konsekwencji potomstwo samic eksponowanych na obecność

drapieżnika dojrzeje przy mniejszych rozmiarach ciała, niż potomstwo samic nie eksponowanych na ten czynnik (badania własne). Użytkujemy więc taki sam efekt, jak w przypadku selekcji zwierząt o zróżnicowanych fenotypach, jednak znacznie szybciej. Podobnie głodzone *Daphnia* dojrzejają później, przystępując do pierwszej reprodukcji przy większych rozmiarach ciała i rodząc większe potomstwo niż samice nie głodzone (GLIWICZ i GUISANDE 1992). Powodując, że ich „córki” są większe przy pierwszej reprodukcji, „uprzedzałyby” efekt, jaki przyniosłaby selekcja, przyspieszając reakcję klonu na głód. Niektóre eksperymenty sugerują istnienie bardziej skomplikowanych zależności pomiędzy fenotypem matki a fenotypem jej potomstwa. Polegają one na „przygotowaniu” potomstwa do konkretnych warunków, w jakich żyła ich matka, poprzez zawężanie normy reakcji potomstwa, czyli twarde determinowanie niektórych jego cech lub, wręcz przeciwnie, radykalne poszerzenie normy reakcji osobników potomnych (MIKULSKI 1996).

ADAPTATYWNA PLASTYCZNOŚĆ OSOBNIKA A EFEKT MATCZYNY

Przekaz międzypokoleniowy jest po części alternatywą, a po części dopełnieniem możliwości plastycznego dopasowywania fenotypu osobnika do zmieniających się warunków środowiskowych. W sytuacji, gdy czas reakcji

osobnika rozumiany jako najkrótszy odcinek pomiędzy zarejestrowaniem bodźca płynącego ze środowiska a określoną reakcją organizmu, jest o wiele krótszy od czasu generacji tegoż organizmu (Ryc. 3 — biały kolor), przekaz międzypokoleniowy jest nieadaptatywny. Przekaz międzypokoleniowy jest niezbędny w przypadku, gdy czas reakcji organizmu jest dłuższy, niż czas jego generacji (czarny kolor); sytuacje pośrednie reprezentowane są przez odcienie szarości.



Ryc. 3. Schemat względnego dostosowania pływającego z wykorzystaniem mechanizmów efektu matczynego i osobniczej plastyczności fenotypowej w zależności od długości czasu generacji organizmu i czasu reakcji na badany bodziec; gdy czas reakcji osobnika rozumiany jako najkrótszy odcinek pomiędzy zarejestrowaniem bodźca płynącego ze środowiska, a określoną reakcją organizmu, jest on o wiele krótszy od czasu generacji tegoż organizmu (biały kolor), a przekaz międzypokoleniowy jest nieadaptatywny. Przekaz międzypokoleniowy jest niezbędny w przypadku, gdy czas reakcji organizmu jest dłuższy, niż czas jego generacji (czarny kolor); sytuacje pośrednie reprezentowane są przez odcienie szarości.

dzypokoleniowy może być nieadaptatywny. Przykładem takiej sytuacji mogłaby tu być obrona behawioralna wioślarek przed presją drapieżcy, polegająca na ich migracjach dobowych. Czas indukcji zachowań migracyjnych jest bardzo krótki, a więc prawdopodobieństwo stania się ofiarą drapieżnika przed rozpoczęciem migracji jest stosunkowo nieduże. Zyski wynikające ze stałych, narzuconych przez matkę migracji są więc większe, niż ich koszty (patrz DAWIDOWICZ i LOOSE 1992).

Przekaz międzypokoleniowy mógłby zapewnić wzrost dostosowania w przypadku reakcji organizmu wymagającej dłuższego okresu, niż czas jego generacji (Ryc. 3 - czarny kolor). Można sobie wyobrazić taką sytuację w przypadku indukowania diapauzy, co potwierdzają dane zawarte w pracy WATTERSA i SANDERSA (1997), wskazujące na decydujący wpływ warunków w jakich żyła matka na wystąpienie diapauzy u jej potomstwa. Efekty matczyne odgrywają też du-

żą rolę w indukcji zmian morfologicznych mogących chronić zwierzęta planktonowe przed drapieżnictwem (AGRAVAL i współaut. 1999).

W wielu przypadkach mamy do czynienia z sytuacją pośrednią (Ryc. 3 — odcienie szarości). W tej grupie znajdują się prawdopodobnie indukowane zmiany historii życia, na przykład zmiany wielkości przy pierwszej reprodukcji, które mogą być indukowane w czasie wynoszącym około 1/2 czasu generacji (LIPOWSKA 1997, MIKULSKI 1996). Wiadomo, iż w ich kształtowaniu uczestniczy w istotny sposób zarówno osobnicza zdolność do zmian spowodowanych warunkami środowiskowymi, jak i „informacja” dostarczona przez matkę. Logika (częściowo potwierdzona eksperymentalnie) nakazywałaby przypuszczać, iż to, który z tych mechanizmów jest w danym momencie ważniejszy, zależeć może od matczynej „oceny” wzorca zmian warunków środowiskowych.

EFEKT MATCZYNY A KOMPROMIS (ANG. TRADE-OFF) MATKI

Większość opisywanych efektów matczynych polega na determinowaniu cech osobnika potomnego poprzez przekazanie mu określonej ilości energii. Przykłady tak pojętego oddziaływania pomiędzy pokoleniami badane były dotychczas nie tylko u wioślarek planktonowych, ale także u roślin (MANDAK i PYSEK 1999), mięczaków morskich (BERTRAM i STRATHMANN 1998), wieloszczetów (BRIDGES i HEPPELL 1996), chrząszczy (MESSINA i SLADE 1997), ryb (SOLEMDAL 1997, LOMBARDI 1996, REZNICK i współaut. 1996) i żółwi (ROOSENBERG 1996). W sytuacjach takich, przy rozważaniu znaczenia plastyczności międzypokoleniowej, nie możemy zapominać, iż jest ona efektem licznych kompromisów dokonywanych przez matki. Ilość substancji

zapasowych otrzymanych przez pojedynczy organizm potomny zależy między innymi od tego, jaki fragment zasymilowanej energii matka przeznaczy na rozród oraz od tego, pomiędzy ile jaj ją rozdzieli. Adaptatywność efektu matczynego rozpatrywać możemy jedynie z perspektywy dostosowania matki, a dostosowanie pojedynczego osobnika potomnego musimy traktować jedynie jako jego składową. Stąd orzekanie o adaptatywności jakiegoś „troficznego” efektu matczynego na podstawie sukcesu jednego osobnika potomnego, bez analizy losów całego potomstwa danej samicy, w tym sukcesu reprodukcyjnego tegoż potomstwa, jest bez wątpienia błędem.

EFEKT MATCZYNY JAKO UTRAPIENIE BADACZY

Efekt matczyzny stanowi niebagatelną przeszkodę w pracach laboratoryjnych prowadzonych na wioślarkach planktonowych. Wymusza przygotowywanie zwierząt do eksperymentów poprzez ich wielopokoleniową selekcję w stałych, ściśle kontrolowanych warunkach. Pomi-

mo to nadal generuje ogromną zmienność w populacjach laboratoryjnych, komplikującą często statystyczną weryfikację wyników. Na skutek jego działania niezmiernie rzadko uzyskuje się w pełni powtarzalne prawidłowości.

PODSUMOWANIE

Problem efektu matczynego dopiero toruje sobie drogę w ekologii ewolucyjnej. Przez lata postrzegany jako synonim dziedziczenia cech nabytych, uważany za przejaw Lamarkizmu,

przyjmowany był z niedowierzaniem i rezerwą. Pomimo, że niewiele jak na razie na jego temat wiadomo, jawi się jako jeden z kluczowych fragmentów łamigłówni ewolucji zbiorowisk plan-

ktonu jeziornego, a zwłaszcza ewolucji mechanizmów zwiększających dostosowanie w sytuacji nieprzewidywalnych zmian natężenia presji drapieżnika i dostępności pokarmu. Już wkrótce eksperymenty związane z klonowaniem zwierząt w naturze nie rozmnażających się bezpłciowo, udostępnią naukowcom klony jednokopijnych genetycznie kopii tych organizmów. Umożliwi to odpowiedź na pytanie czy intensywna ewolucja mechanizmów adaptatywnego efektu matczyngo i plastyczności fenotypowej związana była z czasową „rezygnacją” niektórych grup organizmów z rozmnażania płciowego, czy też organizmy rozmnażające się płciowo są tak samo plastyczne fenotypowo, jak te rozmnażające się płciowo, co do tej pory maskowało skutecz-

nie ich zróżnicowanie genetyczne. Być może zbliżamy się do momentu, gdy ostatecznie dowiemy się co w nas, osobnikach *Homo sapiens*, zdeterminowane jest genetycznie, co zaś otrzymujemy od rodziców (lub z zewnątrz) w innej formie...

Serdecznie dziękuję Joannie Pijanowskiej za wieloletni wysiłek zmierzający do nauczenia mnie pisania prac naukowych oraz za inspirację intelektualną i pomoc w korekcie tego artykułu. Dziękuję także Piotrowi Dawidowiczowi i Mirkowi Ślusarczykowi, za cenne uwagi do mojego artykułu. Artukół powstał dzięki grantowi KBN (Nr 07312).

MATERNAL EFFECT IN AQUATIC ANIMALS: ADAPTATION TO ENVIRONMENTAL CHALLENGES

Summary

All non-genetic interactions between a mothers phenotype and phenotypes of her offspring are termed maternal effects. Maternal effects may generate phenotypic diversity and transmit changes in life history traits or in morphology through generations. Therefore, they enable phenotypic

evolution within one clone increasing average fitness of clonal individuals in the variable environment. Thus, maternal effects may play an important role in anti-predator defence and in adaptations to food deprivation.

LITERATURA

- AGRAVAL A. A., LAFORSCH C., TOLLRIAN R., 1999. *Transgenerational induction of defences in animals and plants*. Nature 401, 60–63.
- AHRINGER J., 1997. *Maternal control of a zygotic patterning gene in Caenorhabditis elegans*. Development 124, 3865–3869.
- BERTRAM D. F., STRATHMANN R. R., 1998. *Effects of maternal and larval nutrition on growth and form of planktotrophic larvae*. Ecology 79, 315–327.
- BRIDGES T. S., HEPEL S., 1996. *Fitness Consequences of maternal effects in Streblospio benedicti (Annelida: Polychaeta)*. Amer. Zool. 36, 132–146.
- DAWIDOWICZ P., LOOSE C. J., 1992. *Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration in Daphnia*. Limnol. Oceanogr. 37, 1589–1595.
- GLAZIER D. S., 1992. *Effects of food, genotype, and maternal size and age on offspring investment in Daphnia magna*. Ecology 73, 910–926.
- GLIWICZ Z. M., GUISANDE C., 1992. *Family planning in Daphnia: resistance to starvation in offspring born to mother grown at different food levels*. Oecologia 91, 463–467.
- HARSH S., GUNTHER T., KLING C. I., ROZYNEK B., HESEMANN C. U., 1997. *Characterization of spelt (Triticum spelta L) forms by gel electrophoretic analyses of seed storage proteins. I. The gliadins*. Theor. Appl. Gen. 94, 52–60.
- KOWLES R. V., YERK G. L., HAAS K. M., PHILLIPS R. L., 1997. *Maternal effects influencing DNA endoreduplication in developing endosperm of Zea mays*. Genome 40, 798–805.
- LAMPERT W., 1993. *Phenotypic plasticity of the size at first reproduction in Daphnia: importance of maternal size*. Ecology 74, 1455–1466.
- LIPOWSKA D., 1997. *Możliwość indukowania przez drapieżcę adaptacyjnych zmian w historii życia na różnych etapach rozwoju Daphnia magna*. Praca magisterska wykonana w Zakładzie Hydrobiologii U.W.
- LOMBARDI J., 1996. *Postzygotics maternal influences and the maternal-embryonic relationship of viviparous fishes*. Amer. Zool. 36, 106–115.
- MACHÁČEK J., 1993. *Comparison of response of Daphnia galeata and Daphnia obtusa to fish-produced chemical substance*. Limnol. Oceanogr. 38, 1544–1550.
- MANDAK B., PYSEK P., 1999. *Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in Atriplex sagittata*. Oecologia 119, 63–72.
- MESSINA F. J., SLADE A. F., 1997. *Inheritance of host-plant choice in the seed beetle Callosobruchus maculatus (Coleoptera:Bruchidae)*. Ann. Entomol. Soc. Am. 90, 848–855.
- MIKULSKI A., 1996. *Czy doświadczenia matki mogą wpływać na biografie potomstwa: Daphnia magna jako przykład*. Praca magisterska wykonana w Zakładzie Hydrobiologii U.W.
- MOUSSEAU T. A., FOX C. W. (red.) 1998. *Maternal effect as adaptation*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- NAMBA R., PAZDERA T. M., CERRONE R. L., MINDEN J. S., 1997. *Drosophila embryonic pattern repair: How embryos respond to bicoid dosage alteration*. Development 124, 1393–1403.
- REZNICK D., CALLAHAN H., LLAUREDO R., 1996. *Maternal effects on offspring quality in Poeciliid fishes*. Amer. Zool. 36, 147–156.
- ROOSENBURG W. M., 1996. *Maternal condition and nest site choice: an alternative for the maintenance of environmental sex determination?* Amer. Zool. 36, 157–168.
- SOLEMDAL P., 1997. *Maternal effects — a link between the past and the future*. J. Sea Res. 37, 213–227.
- WATTERS H. G., SAUNDERS D. S., 1997. *Inheritance of the photoperiodic response controlling larval diapause in the blow fly, Calliphora vicina*. J. Ins. Physiol. 43, 709–717.
- WEIDER L. J., PIJANOWSKA J., 1993. *Plasticity of Daphnia life history in response to chemical cues from predators*. Oikos 67, 385–392.