

ANNA JACHNER

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

## INDUKOWANE PRZEZ DRAPIEŻCĘ MECHANIZMY OBRONNE U RYB

### WSTĘP

Liczne aspekty historii życia, zachowań, fizjologii i morfologii ryb, podobnie jak wszystkich innych zwierząt, ewoluowały jako mechanizmy służące minimalizowaniu ryzyka śmierci powodowanej drapieżnictwem. Unikanie drapieżników niemal zawsze wiąże się z kosztami wynikającymi ze zmniejszenia efektywności zdobywania pokarmu, a w ślad za tym wzrostu i reprodukcji. Jeżeli koszty mechanizmów obronnych znacząco redukują dostosowanie (ang. fitness) organizmów, to można się spodziewać, że dobór naturalny będzie faworyzował plastyczność tych mechanizmów, co oznacza ich uruchamianie jedynie wówczas, gdy istnieje realne zagrożenie ze strony drapieżnika (ADLER i HARVELL 1990). Uruchamianie mechanizmów obronnych w warunkach realnego zagrożenia wymaga spełnienia dwóch warunków:

po pierwsze ryzyko napotkania drapieżnika musi być nieprzewidywalne, lecz znaczące, a po drugie muszą istnieć sygnały niezawodnie informujące potencjalną ofiarę o grożącym niebezpieczeństwie. Ryby mogą polegać na dosyć bogatym repertuarze sygnałów, wśród których wzrokowe, a zwłaszcza chemiczne spełniają podstawową rolę.

Artykuł ten ma na celu pokazanie roli sygnałów chemicznych w rozpoznawaniu drapieżników oraz indukowaniu wybranych zachowań antydrapieżniczych, głównie u ryb z grupy otwartopęcherzowych (Ostariophysi). Zostanie omówiony wpływ drapieżnictwa na modyfikację zachowań ofiar prowadzącą do zmiany czasu i miejsca żerowania, a także na ich pewne cechy morfologiczne i tempo wzrostu.

### ROLA SYGNAŁÓW CHEMICZNYCH W ROZPOZNAWANIU DRAPIEŻNIKÓW

Ryby posługują się wzrokiem przy polowaniu na swoje ofiary i wydawać by się mogło, że i przy rozpoznawaniu drapieżników zmysł ten powinien pełnić znaczną rolę. Jednak poleganie na sygnałach wzrokowych jest zawodne, szczególnie w przypadku wykrywania drapieżników polujących z zasadzki, takich jak szczupak (*Esox lucius*), dostrzeganych zwykle w momencie ataku, kiedy na ogół jest zbyt późno na odpowiednią reakcję. Percepcja sygnałów mechanicznych linią boczną również nie może dostarczać informacji o czyhającym drapieżniku, który nie wykonuje żadnych ruchów, aż do ostatniej krytycznej chwili, gdy ofiara nie ma już czasu na inną niż ucieczka reakcję. Zupełnie inaczej działają sygnały chemiczne, które infor-

mują nie tylko o istnieniu, ale i o stopniu zagrożenia, co pozwala na odpowiednie modyfikowanie zachowań.

Ponad 70% gatunków ryb słodkowodnych rozpoznaje obecność drapieżników za pośrednictwem substancji alarmowej. Substancja ta to pojedynczy związek zidentyfikowany stosunkowo niedawno jako 3(N)-tlenek hypoksantyny, synetyzowany w wyspecjalizowanych komórkach naskórka (ang. club cells) ryb należących do Ostariophysi, a uwalniany się do otoczenia jedynie poprzez przerwanie błon komórkowych, czyli na skutek otarcia lub zranienia powierzchni ciała (por. artykuł przeglądowy JACHNER 1995a). Oczywiście do zranienia dochodzi najczęściej w trakcie choćby częściowo udanego

ataku, a więc w sytuacji grożącej zaatakowanemu osobnikowi nawet śmiercią.

Drugim źródłem informacji o istnieniu i sile zagrożenia jest niezidentyfikowana do dzisiaj

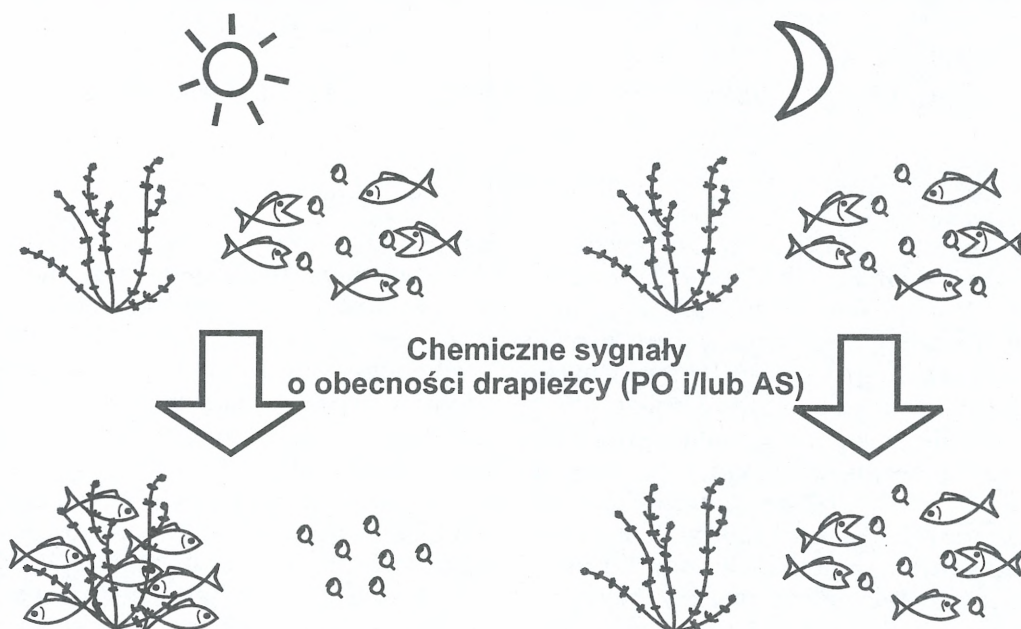
substancja lub grupa związków pochodzących od samego drapieżnika, a określanych jako „zapach drapieżnika” (ang. predator odor).

#### REAKCJE ALARMOWE

Substancja alarmowa jest nośnikiem informacji o niebezpieczeństwie, o atakującym drapieżniku. Jej wykrycie powoduje charakterystyczną zmianę zachowania osobników, które się z nią zetknęły bezpośrednio (Ryc. 1). Reakcja

znieruchomienie w ukryciu i zaprzestanie żerowania.

Sekwencja reakcji na obecność substancji alarmowej (ang. alarm reaction) różni się nie tylko pomiędzy gatunkami i populacjami, ale



Ryc. 1. Schemat zachowania się ryb w obecności chemicznej informacji o drapieżcy.

Informacja pochodzi bezpośrednio od drapieżnika (PO) i pośrednio — substancja alarmowa ze skóry ofiary zranionej podczas ataku drapieżcy (AS). W ciągu dnia chemiczna informacja o obecności drapieżnika powoduje zmianę zachowania ryb prowadzącą do zaniechania żerowania i przebywania w ukryciu. W nocy obecność sygnału nie jest odczytywana jako informacja o zagrożeniu i nie powoduje zmian takich, jak w ciągu dnia.

behawioralna ryb na obecność substancji alarmowej jest dwufazowa. Pierwsza, najczęściej gwałtowna faza jest łatwa do zaobserwowania, natomiast druga, jako mniej widoczna często wymyka się obserwacjom. Pierwsza faza (reakcja bezpośrednia) polega zwykle na ucieczce z zagrożonego miejsca, połączonej z gwałtownymi zmianami kierunku ruchu, zwykle o  $90^\circ$ . W drugiej fazie ryby znacznie redukują aktywność, zastygając w bezruchu przy dnie lub w refugium (SMITH 1992, JACHNER 1995b, c) (Ryc. 2). Zwykle po tym następuje penetrowanie środowiska zwane inspekcją (ang. predator inspection behaviour), dzięki któremu ryby zbierają informacje o zagrożeniu. Zachowanie to charakterystyczne jest dla niskich koncentracji substancji alarmowej w wodzie, podczas gdy wysokie koncentracje powodują długotrwałe

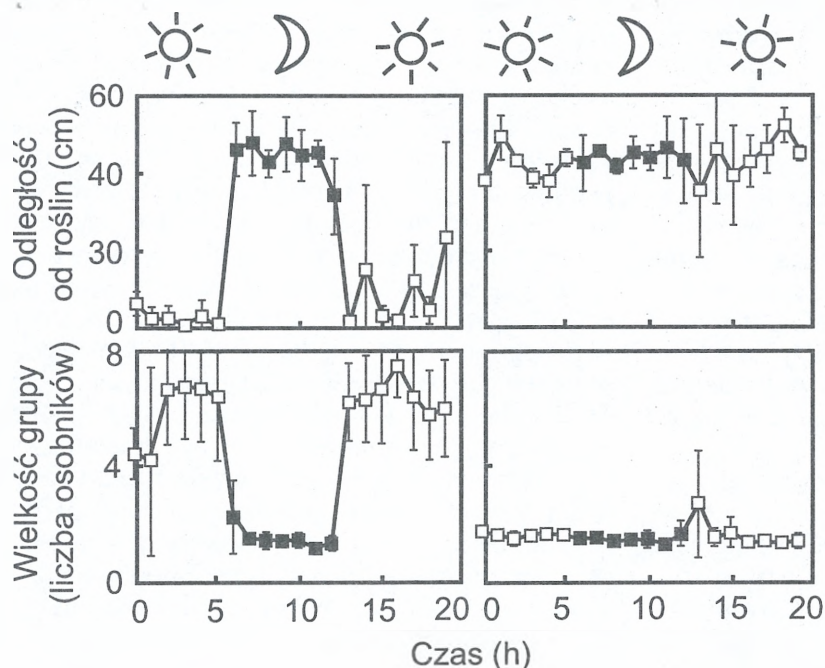
także osobnikami. Na przykład strzeble potokowe (*Phoxinus phoxinus*) z populacji żyjących w środowiskach o dużym nasileniu presji drapieżników ryzykują żerowanie nawet po wykryciu substancji alarmowej, a więc reagują mniej „panicznie” niż osobniki ze środowisk o mniejszej presji. Reakcje alarmowe nie zawsze obejmują wszystkie z opisanych zachowań. Na przykład gwałtowna ucieczka z niebezpiecznego miejsca następująca po wykryciu substancji alarmowej (faza pierwsza), zwykle poprzedzająca formowanie agregacji i zredukowanie aktywności u karpiołatych, niekiedy w ogóle nie występuje lub też podejmowana jest jedynie przez pojedyncze osobniki w zaalarmowanej grupie ryb.

Informacja o niebezpieczeństwie jest przekazywana wewnątrz grupy (ang. social transmission) poprzez sekwencję charakterystycznych



zachowań zaalarmowanych członków grupy (SMITH 1992, JACHNER 1995a). Osobniki, które wyczuwają substancję alarmową (lub zapach drapieżnika) zmieniają zachowanie ostrzegając w ten sposób inne osobniki w grupie, które nie miały bezpośredniego kontaktu z chemicznym

alarmowej oznaczająca znaczne oddalenie niebezpieczeństwa, powoduje u ryb jedynie niepokój i zwiększoną wrażliwość na sygnały środowiskowe, na przykład światło czy nagły dźwięk (SMITH 1992, JACHNER 1995a, JACHNER 1996). Prawdopodobnie owa zwiększona wrażliwość



Ryc. 2. Zmiany średniej wielkości grupy ryb i ich odległości od roślin (refugium) u osobników eksponowanych na bezpośredni sygnał obecności drapieżnika (po lewej) i osobników nie eksponowanych (po prawej) w okresie dwóch dni i jednej nocy. W ciągu dnia przestraszone ryby nie oddalają się od refugium i tworzą zgromadzenia złożone z kilku osobników. Ich zachowanie nocą przypomina natomiast zachowanie ryb nie przestraszonych.

sygnałem o niebezpieczeństwie. Zmiana zachowania niektórych zaalarmowanych ryb dostrzegana jest przez kolejne osobniki i tak informacja o zagrożeniu przenoszona jest w „głąb” grupy, aż do zaalarmowania całego stada. Drapieżnik, wykryty dzięki substancji alarmowej uwolnionej z naskórka zaatakowanej ofiary i/lub poprzez swój „zapach”, ma znacznie mniejsze szanse na kolejny udany atak, gdyż potencjalne ofiary uciekają z zagrożonego miejsca, a dodatkowo wszystkie osobniki świadome niebezpieczeństwa zmieniają zachowanie tak, by nie dać się pochwycić.

Ryby są w stanie rozpoznać stopień zagrożenia poprzez ocenę stężenia sygnału chemicznego w wodzie. Niska koncentracja substancji

umożliwia „czujną” percepcję ruchów wody lub dostrzeżenie cienia nadpływającego czy nadlatującego drapieżcy. Jeżeli sygnał taki nie jest potwierdzony wkrótce kolejnym, silniejszym, zaalarmowane osobniki uspokajają się i powracają do swoich zwykłych zachowań, na przykład do żerowania, bowiem „nie mogą sobie pozwolić” na marnowanie czasu reagowaniem na fałszywe alarmy. Gdy pierwotny sygnał jest wzmocniony kolejnym, na przykład sygnałem pochodzącym bezpośrednio od drapieżnika (jego obrazem i/lub zapachem), następuje silna reakcja prowadząca do zmiany zachowania potencjalnych ofiar, umożliwiając im uniknięcie spotkania z drapieżnikiem, lub przynajmniej utrudnienie jego ataku.

#### ZNACZENIE SUBSTANCJI ALARMOWEJ W ROZPOZNAWANIU NIEBEZPIECZEŃSTWA

Wydaje się, że reakcja na zapach drapieżnika jest zależna od obecności substancji alarmowej w środowisku. Behawioralna reakcja na substancję alarmową jest, jak się wydaje, genetycznie uwarunkowana (wykazują ją również osobniki naiwne, to znaczy takie, które nigdy wcześniej nie miały do czynienia z drapieżnikiem). Natomiast bezpośredniego rozpoznawania obecności drapieżnika drogą chemiczną, czyli poprzez jego zapach, naiwne osobniki uczą

się przez skojarzenie obu tych sygnałów, czyli substancji alarmowej z substancjami pochodzącymi wprost od drapieżnika, co jest określane w języku angielskim jako „releaser induced recognition learning”. Na przykład MAGURRAN (1989) nauczyła naiwną strzeblę potokową reagowania na „zapach” szczupaka i egzotycznego gatunku tilapii (*Tilapia mariae*), dodając substancję alarmową do wody zawierającej „zapach” każdej z tych ryb. Po takim skojarzeniu

obu sygnałów strzebla rozpoznawała je jako niebezpieczne, chociaż tilapia nie jest przecież gatunkiem drapieżnym. Warto tu dodać, że sygnał pochodzący od najedzonego drapieżnika działa silniej na potencjalne ofiary niż sygnał pochodzący od drapieżnika głodnego. Dzieje się tak prawdopodobnie dlatego, iż substancja alarmowa zawarta w tkankach zjedzonych ofiar pasażuje przez przewód pokarmowy drapieżnika „znakując” jego zapach, dzięki czemu jest on odczytywany przez potencjalne ofiary jako sygnał o niebezpieczeństwie. Silniejsza reakcja uklei na obecność najedzonego, a więc „niosącego” substancję alarmową szczupaka, niż głodnego (JACHNER 1997) oraz wspomniana zdolność uczenia się odczytywania chemicznego sygnału pochodzącego od innych gatunków poprzez skojarzenie z substancją alarmową sugeruje decydującą rolę tej substancji (tlenku hypoksantyny) w rozpoznawaniu niebezpieczeństwa.

Działanie substancji alarmowej nie ogranicza się, jak się zdaje, do informowania współplemieńców o grożącym im niebezpieczeństwie. Wydaje się, że może ona również spełniać rolę informatora dla drapieżników. Wykazano bowiem, że substancja alarmowa „przyciąga” uwagę młodych osobników szczupaka (*Esox lucius*) oraz chrząszczy (*Dystiscidae*), zwierząt, które są drapieżnikami strzebli potokowej (MATHIS i współaut. 1995). Stwierdzono również, że osobniki zranione przez drapieżnika uwalniając substancję alarmową zwabiają na miejsce ataku kolejnego drapieżnika. Drugi drapieżnik próbuje wykraść ofiarę pochwyconą przez pierwszego, atakując go w trakcie, gdy ten próbuje ją pożreć. Taka interwencja często umożliwia zaatakowanej ofierze umknienie z paszczy napastnika, ale i zaalarmowanie współplemieńców o zagrożeniu (poprzez wydzielenie z komórek zranionego naskórka substancji alarmowej, CHIVERS i współaut. 1996). Tym samym zaalarmowane jest nie tylko całe stado, ale również, jak się wydaje, większość drapieżników znajdujących się w pobliżu, (o czym jednak autorzy tej hipotezy nie wspominają). Teoretycznie więc możliwe jest zwabienie wielu drapieżników w miejsce ataku jednego z nich, a więc i wzmożona (lokalnie) ich presja na stado ofiar — a wtedy ucieczka potencjalnych ofiar z zagrożonego miejsca byłaby znacznie utrudniona. Wydaje się więc, że substancja alarmowa informując jednocześnie ofiary i drapieżniki powodowałaby

raczej wzmożoną śmiertelność wśród ofiar, a tym samym wytwarzanie jej byłoby stopniowo eliminowane z populacji wraz z trzebionymi jej „nosicielami”.

Wzrokowe postrzeganie drapieżnika można uznać za ostateczność w łańcuchu sygnałów umożliwiających reakcje antydrapieżnicze. W porównaniu z sygnałami chemicznymi działa słabiej, choć w połączeniu z nimi wywołuje reakcje najsilniejszą (JACHNER 1995b). O ile percepcja substancji alarmowej działa jak pierwsze ostrzeżenie wprowadzające stado ofiar w stan pogotowia i „podejrzliwości”, a bezpośredni sygnał obecności drapieżnika potwierdza i wzmacnia tę informację, to widok daje pewność, że niebezpieczeństwo nie tyle jest prawdopodobne, co rzeczywiście istnieje. Jeżeli natomiast jedynym sygnałem o zagrożeniu jest widok drapieżnika, nie potwierdzony przez sygnały chemiczne uwalniane w trakcie atakowania ofiar, to nie jest dziwne, że sygnał taki może być ignorowany jako niepewny, czy wręcz fałszywy. Dzięki zdolności do oceny stopnia zagrożenia poprzez odpowiednio interpretowane sygnały, ryby nie poświęcają czasu na zbyt liczne zachowania obronne wobec nieaktywnych drapieżników i mogą zająć się takimi „codziennymi aktywnościami”, jak zdobywanie pokarmu.

Znacznie słabiej niż system alarmowy Ostriophysi poznane są inne systemy alarmowe. Ostatnio potwierdzono, że do grupy ryb reagujących na substancję alarmową należą również niektóre gatunki ryb z rzędu okoniokształtnych (okoniowate i Gobiidae oraz głowaczowate). Jest to jednak inna niż u Ostriophysi substancja, o której niewiele wiadomo, ani też nie została ona do tej pory wyizolowana. Podobnie, jak substancja alarmowa systemu Ostriophysi, substancja ta dostaje się do środowiska przy zranieniu ofiary, a wiadomo o niej jedynie, iż po zamrożeniu traci aktywność i syntetyzowana jest w komórkach epidermy. Typową reakcją na substancję alarmową u ryb z rzędu okoniokształtnych jest pozostawanie w bezruchu, przy dnie lub w ukryciu (SMITH 1992).

Gatunki, które wykształciły zdolność rozpoznawania i reagowania na chemiczny sygnał pochodzący od drapieżnika (pośredni i bezpośredni) mają możliwość z jednej strony wczesnego, a z drugiej precyzyjnego rozpoznania niebezpieczeństwa, co z kolei poprzez odpowiednią modyfikację zachowań zmniejsza ryzyko śmierci.



## TWORZENIE ŁAWIC — W GRUPIE BEZPIECZNIEJ

Od dawna znane jest zjawisko skupiania się ryb w agregacje, ale stosunkowo niedawno tworzenie ławic związane jest z obroną przed drapieżnictwem (PITCHER 1986, PARRISH 1992). Wiadomo, że tworzenie ławic wywoływane jest nie tylko fizyczną obecnością drapieżnika, ale również chemicznym śladem jego obecności. Potwierdzono eksperymentalnie, że liczba udanych ataków wielu gatunków ryb drapieżnych, między innymi szczupaka, okonia i ciernika, spada wraz ze wzrostem wielkości stada ofiar. Strzeble, które odłączają się od grupy, są atakowane znacznie częściej niż osobniki w stadzie. Jak zatem ławica „ochrania” ryby przed atakiem?

Antydrapieżnicze zachowania mogą być „stosowane” przez potencjalne ofiary na każdym z etapów sekwencji zachowań drapieżnika prowadzących od wytopienia do pochwycenia ofiary. Ofiara może zmienić swój behawior tak, by nie dopuścić do spotkania z drapieżnikiem, by zmylić go w trakcie pościgu lub utrudnić atak i schwytanie.

Ławica odgrywa niebagatelną rolę w „wytopieniu” drapieżnika. Dziesiątki potencjalnych ofiar wchodzących w skład stada dysponują wieloma parami oczu obserwującymi otoczenie, dzięki czemu są w stanie dostrzec drapieżnika znacznie wcześniej niż pojedynczy osobnik. Osobniki, które dostrzegają zagrożenie jako pierwsze, natychmiast zmieniają zachowanie tym samym ostrzegając pozostałych członków grupy, nieświadomych jeszcze niebezpieczeństwa. Istnieje, jak się wydaje, jeszcze jeden sposób na lokalizowanie niebezpieczeństwa, określany jako „inspekcja” (ang. predator inspection behaviour). Zachowanie to polega na tym, iż niewielka grupa złożona z kilku osobników odrywa się od czoła ławicy i pod pływa na kilka sekund do nieznanego lub podejrzanego obiektu, by natychmiast powrócić do ławicy. Nie jest do końca jasne, czy ten behawior ma na celu raczej odstraszenie drapieżnika („powiadomienie” go, że został spostrzeżony), czy też zebranie informacji i przekazywanie ich (poprzez zmianę zachowania) innym członkom ławicy, tak by je ostrzec o zagrożeniu lub uspokoić. Inspekcję podejmują kolejne ryby w ławicy, zatem grupa „dobrze poinformowanych” po jakimś czasie wzrasta.

Wiadomo, że stado składające się z kilku gatunków ryb przeorganizowuje się, gdy dra-

pieżnik zostanie wykryty i osobniki segregują się według gatunku. Każdy odmiennie wyglądający członek stada może przyciągnąć uwagę drapieżnika, zwiększając tym samym szansę ataku na ławicę. Ponadto, osobniki należące do stada zmieniają swoje położenie zmniejszając odległość pomiędzy sobą tak, że ławica staje się bardziej zwarta. Spójna grupa ma większą możliwość poruszania się w skoordynowany sposób, co zmniejsza ryzyko ataku. Jeżeli doszłoby do pościgu, osobniki wewnątrz grupy, bliżej jej środka, są relatywnie najbardziej bezpieczne i mają największą szansę przeżycia w razie ataku. Osobniki należące do stada mają wiele sposobów reagowania na atakującego już drapieżnika poprzez zmianę położenia w ławicy. Na przykład zbijają w się niezwykle ciasną grupę (ang. ball), albo wielokrotnie, synchronicznie zmieniają kierunek pływania (ang. Trafalgar effect), mogą też rozpiezchać się chwilowo w różnych kierunkach (ang. flash expansion) lub też rozdzielać się na dwie duże grupy, by zaraz połączyć się ponownie w jedną (ang. split). Te wszystkie zmiany w konfiguracji osobników w grupie i grupy jako całości wprowadzają drapieżnika w stan niepewności co do kierunku ataku. Jeżeli drapieżnik zbyt długo decyduje się na atak, nie może on być skuteczny.

Jednak i drapieżniki mają swoje sposoby skutecznego wyboru i polowania na osobniki należące do stada. Zachowanie takie określa się w języku angielskim „visual lock-on,” a polega ono na upatrzeniu pojedynczej ryby z grupy stale przemieszczających się osobników i nie spuszczenie jej ani na moment z oczu. Osobnik płynący w miarę jednostajnie i pozostający w zasięgu wzroku drapieżnika ryzykuje śmierć w jego paszczy. By uniknąć „wzrokowego przymocowania się” drapieżnika, pojedyncze osobniki wykonują często szybkie zmiany kierunku pływania, przemieszczając się z ogromną prędkością (ang. skittering). Zachowanie takie trwa krótko i osobniki, które je manifestują wracają do spokojnego pływania w stadzie, ale za moment ponawia je następna potencjalna ofiara. Wydaje się, że gdyby tak zachowywała się większość osobników w ławicy, wkrótce zachowanie takie mogłoby wręcz zwabić drapieżnika, dlatego też wykonują je jedynie niewielkie grupy ryb i to nie jednocześnie.

Niekiedy jednak ławica nie daje schronienia. Duże (w stosunku do stada ofiar), szybko poru-

szające się drapieżniki, o zdolności detekcji na duże odległości, takie jak nurkujące ptaki: kormorany, mewy, rybitwy, perkozy, pelikany oraz ssaki: delfiny i foki, łatwiej zauważają ławicę niż pojedyncze ryby. Będąc pod wodą ścigają swoje

ofiary polegając na znacznie większej niż u ryb drapieżnych prędkości ataku. Mówi się, że delfiny i foki kompensują brak jednoznacznej decyzji co do wyboru ofiary, atakując często i w różnych kierunkach.

#### CYKLICZNA ZMIANA SIEDLISKA — GDZIE I KIEDY ŻEROWAĆ

Zgodnie z teorią optymalizacji, zwierzęta kierują się maksymalizacją zysku energetycznego przy podejmowaniu decyzji o tym, gdzie i kiedy zdobywać pokarm (MACARTHUR i PIANKA 1966). Od pewnego jednak czasu uważa się, że wybór czasu i miejsca żerowania podyktowany jest dodatkowo koniecznością uniknięcia drapieżnika (SIH 1987, DILL 1987).

Siedlisko oferujące obfity, bogaty energetycznie pokarm, ale i znaczne ryzyko spotkania drapieżnika, jest postrzegane przez potencjalne ofiary jako mniej atrakcyjne niż takie, które oferuje mniejszy zysk energetyczny, ale jest bezpieczne. Wybór siedliska podyktowany jest zatem z jednej strony potrzebą najedzenia się, a z drugiej — zminimalizowaniem częstości spotkań z drapieżnikiem. Oczywiście, wybór ten jest modyfikowany tak poziomem głodu, jak i intensywnością drapieżnictwa: im większy głód, tym większa skłonność do podejmowania ryzyka i im mniejsza presja drapieżników, tym atrakcyjniejsze siedlisko.

Pewne gatunki ryb słodkowodnych zamieszkujących jeziora strefy umiarkowanej, latem wykonują dobowe poziome migracje. Są to głównie gatunki Cyprinidae, odżywiające się zooplanktonem, między innymi ukleja (*Alburnus alburnus*), młodociana płoć (*Rutilus rutilus*), czy amerykańska *Menidia berylina* (np. BOHL 1980). Migrowanie ławic tych gatunków polega na cyklicznej zmianie siedliska: w ciągu dnia przebywają w litoralu, obszarze zarośniętym roślinnością wynurzoną i zanurzoną, o zmierzchu zaś przemieszczają się do wody otwartej — pelagialu, by o świcie powrócić do strefy przybrzeżnej. Oba te siedliska różnią się zasadniczo pod dwoma względami: nasileniem drapieżnictwa i ofertą pokarmową. Latem litoral oferuje mało obfity pokarm zooplanktonowy (wyjadany przez liczny narybek wielu gatunków ryb, nie tylko litoralnych), ale za to liczne miejsca schronień i mało intensywne drapieżnictwo, podczas gdy strefa wody otwartej — obfity i atrakcyjny pokarm planktonowy, ale i niebezpieczeństwo licznych spotkań z drapieżnikami (więcej o tym w artykule SŁONIA w tym numerze KOSMOSU). Migracje dobowe można tłumaczyć wynikiem kompromisu pomiędzy zaspokojeniem dwóch konieczności: zdobyciem jak największej porcji

energii (pochodzącej z pokarmu) w jednostce czasu i jednoczesnym unikaniem pożarcia przez drapieżnika. W eksperymentach laboratoryjnych ukleja w obecności szczupaka, mając do wyboru żerowanie lub chronienie się w zaroślach, wybiera refugium, w którym spędza niekiedy nieruchomo wiele godzin (JACHNER 1995a, JACHNER 1996). W pewnych jednak warunkach decyduje się na żerowanie: przy długotrwałym głodzie, po dłuższym czasie ekspozycji na sygnał chemiczny i wreszcie przy zmniejszonym natężeniu światła. Wygłodniałe osobniki decydują się na wyjście ze schronienia i żerowanie, ale czynią to w grupach, a nie pojedynczo jak ma to miejsce w przypadku osobników nie narażonych na obecność drapieżnika. Zatem przestają się chronić w roślinności, a znajdują „schronienie” przebywając w grupie (Ryc. 2). Agregowanie się i przemieszczanie się w ławicach skutecznie chroni osobniki należące do stada, umożliwiając im żerowanie nawet w warunkach zagrożenia.

Migracje ryb odbywają się o świcie i o zachodzie słońca, a więc przy zmniejszonym, w stosunku do dziennego, natężeniu światła. Eksperymentalnie ustalono, że ukleja ekspozowana na sygnał obecności szczupaka przestaje reagować na informację o zagrożeniu, gdy oświetlenie zmniejsza się do poniżej 5 luksów, co odpowiada natężeniu światła w wodzie przy pogodnym zachodzie słońca latem. Jest to pora dnia, w którym obserwuje się masowe migracje ryb ze strefy przybrzeżnej jezior. Wydaje się zatem wielce prawdopodobne, że sygnałem do ignorowania obecności drapieżników, a zatem do przemieszczania się do obfitującej w pokarm wody otwartej jest zmiana (z dziennego na zmierzchowe) natężenia światła. Analogicznie, poranne ustępowanie ciemności sygnalizuje konieczność powrotu do roślinności strefy przybrzeżnej, gdzie można się ukryć, i uniknąć grożącego ponownie niebezpieczeństwa. Opisanie zachowanie jest uzasadnione tym, że zarówno ryby drapieżne (przede wszystkim szczupak), jak i ptaki wodne żerują w dzień, potrzebują bowiem dobrego oświetlenia do wzrokowej lokalizacji ofiar. Ponadto, szczupak znany jest z tego, że źle widzi nocą i nie próbuje wówczas łapać swoich ofiar. Natomiast zooplanktonożerne Cyprinidae



widzą nawet nocą przy natężeniu światła 0.001 luksa, a do skutecznego polowania na swoje ofiary wystarcza im oświetlenie 1.25 luksa (TOWNSEND i RISEBROW 1982). Zatem przebywanie w otwartej wodzie po zmierzchu umożliwia migrującym osobnikom żerowanie na obfitszym niż w litoralu zooplanktonie, bez jednoczesnego narażenia się na schwytanie przez polujące w dziennym oświetleniu drapieżniki. Natomiast przebywanie w ciągu dnia w strefie przybrzeżnej, wśród roślinności, umożliwia ukrycie się przed drapieżnikami, jednocześnie dając możliwość odżywiania się obecnym tam pokarmem.

W niektórych głębokich jeziorach obserwuje się również dobowe migracje pionowe ryb stale zamieszkujących pelagial, takich, jak na przykład stynka (*Osmerus eperlanus*) (np. GLIWICZ i JACHNER 1992). Migracje te polegają na przemieszczaniu się ławic z hypolimnionu, przydennej, ciemnej warstwy jeziora, gdzie ryby pozostają w ciągu dnia, do prześwietlonej powierzchniowej warstwy — epilimnionu, o zachodzie słońca. Nocą stynka przebywa przy powierzchni, poszukując i polując na obficie tam występujący zooplankton, podczas gdy w ciągu dnia schodzi do warstw dennych, praktycznie pozbawionych pokarmu. Podobnie, jak ryby karpio-wate, stynka zmienia siedlisko w cyklu dobowym, z jednej strony by się najeść, a z drugiej by uniknąć polujących w ciągu dnia ptaków, atakujących nie tylko z powietrza, ale i z wody (np. perkozy).

Żerowanie ryb nocą w pelagialu, oprócz korzyści jakie daje bezpieczeństwo, wiąże się z pewnymi kosztami. Pokarm jest co prawda obfity, jednak na skutek wzrastającej ciemności mniej dostępny, niż przy pełnym oświetleniu, co z pewnością wpływa na efektywność żerowania. Skoro jednak wędrówki pomiędzy litoralem a pelagialem są podejmowane co noc, zysk energetyczny z żerowania w wodzie otwartej, mimo kosztów poniesionych na przemieszczanie się, musi być większy niż zysk pochodzący z polo-

wania w litoralu, na mniej obficie występujący przy brzegu zooplankton. Jak już wspomniano, w strefie przybrzeżnej zooplankton jest stosunkowo mało obfity (wielu konsumentów), a dodatkowo czas, który ryby mogłyby poświęcić na żerowanie, częściowo muszą zużyć na unikanie, czy „wypatrywanie” potencjalnego zagrożenia. Wykazano w badaniach laboratoryjnych, że ukleja żerująca w obecności drapieżnika konsumuje o 20–40% mniej pokarmu niż osobniki nie eksponowane na jego obecność, a ściślej na obecność chemicznych lub wzrokowych sygnałów zwiastujących te obecność (JACHNER 1995b). Zmniejszenie racji pokarmowej wynika nie tylko z tego, że ryby nie żerują przebywając w zaroślach, ale dodatkowo i z tego, iż będąc nawet w miejscu obfitego występowania pokarmu, sporadycznie po ten pokarm sięgają, poświęcając się głównie penetrowaniu terenu w obawie przed atakiem drapieżnika, tak zwanej inspekcji (JACHNER 1997).

Schodzenie do głębokich warstw umożliwia schronienie przed drapieżnikiem polującym przy powierzchni, podczas gdy wypłynięcie w ciągu dnia ku płytszym warstwom przy zmniejszonym oświetleniu pozwala na stosunkowo bezpieczne najadanie się (JACHNER 1988, GLIWICZ i JACHNER 1992). Kosztami wędrówek pionowych są nie tylko, jak w przypadku migracji horyzontalnych, zmniejszona efektywność żerowania (nocą), ale i obniżony metabolizm (wolniejszy przyrost masy ciała i dłuższy okres dojrzewania) związany z niższą temperaturą wody hypolimnionu, w której stynka przebywa w ciągu dnia. Zjawisko migracji (pionowych i horyzontalnych) ryb planktonożernych jest wynikiem kompromisu pomiędzy mniej efektywnym żerowaniem, ale za to w stosunkowo bezpiecznym środowisku, a pozyskaniem obfitego pokarmu w warunkach wysokiego ryzyka (więcej o kompromisowych strategiach — w artykułach DAWIDOWICZA i GLIWICZA w tym numerze KOS-MOSU).

#### ZMIANY KSZTAŁTÓW CIAŁA

Reakcje potencjalnych ofiar na obecność drapieżników można bardzo ogólnie podzielić na reakcje natychmiastowe, polegające na zmianie zachowania i reakcje wymagające dłuższego czasu, a polegające między innymi na adaptacyjnych zmianach w ich morfologii. Pierwsze interesujące przykłady indukowanych przez drapieżnika zmian w morfologii kręgowców wodnych opublikowano stosunkowo niedawno (BRONMARK i współaut. 1998).

Wykryto, iż karaś (*Carassius carassius*) eksponowany na chemiczny ślad obecności drapieżnej ryby (szczupaka) zmienia kształt ciała na znacznie bardziej wygrzbiecony, niż osobniki nie mających kontaktu z drapieżnikiem. Wygrzbiecenie ciała wykształca się nie tyle pod wpływem samej obecności drapieżnika, co pod wpływem substancji alarmowej uwalniającej się ze skóry ofiar. Sygnał pochodzący od drapieżnika odżywiającego się innymi niż karaś

ofiarami nie wpływa na zmianę kształtu ciała. W niektórych zbiornikach karasie są głównym pokarmem szczupaka, z reguły łatwym do pochwycenia. Każda więc, nawet niewielka, modyfikacja prowadząca do utrudnienia szczupakowi polowania, może mieć ogromne znaczenie obronne. Wygrzbiecie ciała utrudnia szczupakowi pochwycenie i połknięcie ofiary, zatem wielokrotnie zwiększa czas potrzebny do jej pożarcia. Te utrudnienia zwiększają znakomicie szansę ucieczki zaatakowanego osobnika. Obserwowano wiele (wygrzbieconych) osobników z ranami na ciele, co świadczy o skuteczności obronnej tak zmodyfikowanych kształtów. Dodatkowym utrudnieniem dla szczupaka, któremu manipulowanie ofiarą zajmuje zbyt długi czas, jest kleptopasożytnictwo, zjawisko polegające na tym, że ofiara złapana przez jednego drapieżnika jest „kradziona” przez drugiego. Oczywiście ten drugi będzie miał ten sam kłopot z manipulowaniem silnie wygrzbieconą ofiarą, tymczasem jej szansę na ucieczkę rosną, gdy dochodzi do konfliktu pomiędzy drapieżcami.

Podobnie, jak zachowania antydrapieżnicze, tak i zmiany morfologiczne mają swoje koszty. Kosztem bezpośrednim wygrzbiecenia ciała jest wzrost energii wydatkowanej na pły-

wanie. Ciało tak zmodyfikowane ma większą powierzchnię, która z kolei powiększa opór w trakcie pływania, co jest ze względów hydrodynamicznych niekorzystne. Energia wydatkowana na przemieszczanie się jest wprost proporcjonalna do oporu jaki stawia ciało, zatem osobniki wygrzbiecone zużywają więcej energii na pływanie, niż osobniki typowe. Kosztowna energetycznie przebudowa ciała powinna być „zaniechana” z chwilą, gdy presja drapieżców słabnie. Osobniki wygrzbiecone, osiągnąwszy już bezpieczne kształty, powinny przeznaczać energię na dalszy przyrost długości (BRONMARK i współaut. 1998).

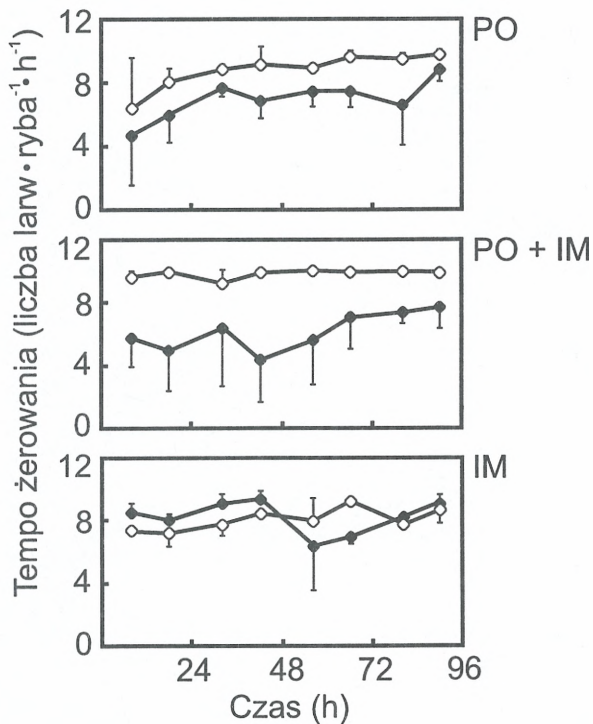
Inne straty energetyczne związane pośrednio ze zwiększonym oporem, jaki stawia wygrzbiecone ciało przy pływaniu polega na tym, że wolniej pływające wygrzbiecone karasie mogą mieć trudności z efektywnym chwytaniem ofiar, a więc ich racja pokarmowa może się znacząco zmniejszyć. Pośrednie i bezpośrednie koszty zmian morfologicznych, w dalszej perspektywie, mogą prowadzić do zmniejszenia liczby i wielkości jaj produkowanych przez wygrzbiecone samice, a w efekcie do zmniejszenia liczby potomstwa.

#### ZMIANY ROZMIARÓW CIAŁA

Ryby wyczuwając obecność drapieżnika skłonne są do poszukiwania schronienia i pozostawania w nim, a nie do intensywnego żerowania, które zapewniłoby im zaspokojenie potrzeb energetycznych. Zmniejszenie intensywności żerowania w obecności drapieżnika generalnie prowadzi do zmniejszenia tempa wzrostu u potencjalnych ofiar. Jednak taka generalizacja nie jest prawdziwa, jeśli wziąć po uwagę różne klasy wielkości ofiar oraz poziom pokarmu i stresu (ciągły lub przerywany dopływ informacji o obecności drapieżnika) dostępnego dla ofiar. W badaniach laboratoryjnych wykazano, że kilka gatunków ryb należących do rodziny Cyprinidae (ukleja, płoć i strzebla potokowa) wyczuwając obecność drapieżnika znacznie redukują ilość zjadanego pokarmu, nawet do 70–80% (IRVING i MAGURRAN 1996, JACHNER 1995, 1997, JACHNER i JANECKI 1999) (Ryc. 3). Jeśli porówna się żerowanie płoci w trzech klasach wiekowych poddanych stresowi obecności szczupaka (ich najgroźniejszego drapieżnika), to okazuje się, że najsilniej ograniczają żerowanie osobniki najstarsze (2+), a najslabiej — najmłodsze (0+). Wynika to z faktu, iż najstarsze mając zgromadzone zapasy w tkance tłuszczo-

wej, mogą sobie pozwolić na przerwy w żerowaniu, podczas gdy najmłodsze mając intensywniejszy metabolizm i brak dostatecznie rozwiniętej tkanki tłuszczowej, zmuszone są do podjęcia żerowania pomimo ryzyka narażenia się na atak drapieżnika. Wydaje się, że zmniejszona konsumpcja spowodowana strachem przed atakiem drapieżnika nie tyle ogranicza wzrost potencjalnych ofiar na długość, co przyrost ich masy. Jeżeli mierzyć stosunek długości ciała do masy, który może być miarą kondycji zwierząt, to się okazuje, że najmniejsze osobniki mają znacznie niższą wartość wskaźnika kondycji, niż osobniki większe (Ryc. 4). Oznacza to, że wszystkie ofiary rosną na długość kosztem przyrostu masy ciała z tym, że u osobników najmniejszych zaznacza się to najsilniej — są długie ale chude, podczas gdy przyrost długości u osobników najstarszych (spośród badanych) jest proporcjonalny do przyrostu masy ciała. Osobniki najmłodsze, a więc i najmniejsze, przeznaczają zawartą w pożywieniu energię na wydłużenie ciała kosztem budowania masy, co najprawdopodobniej związane jest z potrzebą szybkiego powiększenia liniowych rozmiarów ciała, innymi słowy szybkiego „wyrośnięcia” z

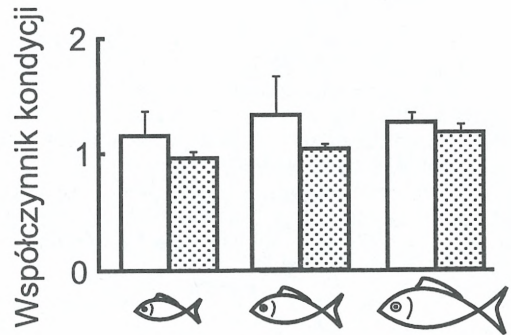




Ryc. 3. Zmiany tempa żerowania ryb nie eksponowanych (jasne romby) i eksponowanych (ciemne romby) na symulowaną na różne sposoby obecność drapieżcy: sygnał chemiczny (PO), sygnał chemiczny i wizualny (PO+IM) i sygnał wizualny (IM). Najsilniejsza redukcja tempa żerowania następuje u osobników eksponowanych na podwójny sygnał o obecności drapieżnika (chemiczny i wizualny). Odosobniony sygnał wizualny nie wywołuje zmniejszenia tempa żerowania.

niebezpiecznego, małego rozmiaru (WERNER i GILIAM 1984). Najbardziej bowiem zagrożone przez drapieżniki są ryby małe, które budzą zainteresowanie i małych i dużych drapieżników.

Podobne zjawisko szybkiego wzrastania na długość osobników zagrożonych atakiem drapieżnika obserwuje się u młodocianych płoci (0+) stale eksponowanych na obecność drapieżnika — szczupaka (JACHNER, niepublikowane). Osobniki mające pokarm w nadmiarze, jak i te, które doświadczają pewnych niedoborów pokarmowych, w warunkach stałego dopływu informacji o obecności szczupaka, rosną na długość znacznie szybciej niż te, które tej informacji są pozbawione. Oczywiście osobniki, które żerują *ad libitum* rosną szybciej niż te, które



Ryc. 4. Współczynnik kondycji ryb z trzech klas wielkości, eksponowanych (zakropkowane słupki) i nie eksponowanych (jasne słupki) na obecność substancji alarmowej.

żerują w warunkach pewnych niedoborów pokarmu. Osobniki poddane stresowi obecności drapieżnika i odżywające się *ad libitum* przyrastają szybciej nie tylko na długość; również ich masa powiększa się szybciej, niż osobników wolnych od stresu a żerujących w takich samych warunkach pokarmowych.

Szybki wzrost na długość ryb eksponowanych na informację o obecności drapieżnika, czego kosztem jest zmniejszanie się ich masy ciała, może być uznany za mechanizm umożliwiający szybsze wychodzenie z niebezpiecznych (małych) rozmiarów ciała, tym samym skracający czas, w którym ryzyko pożarcia jest największe. Nie bardzo jednak wiadomo, czy ograniczenie wzrostu obserwowane u ryb mających jedynie sporadycznie do czynienia z obecnością drapieżnika wynika po prostu z obniżenia racji pokarmowej wywołanej strachem przed drapieżcą, czy też jest „produktem ubocznym” tego stresu. Niewykluczone, że silny stres uniemożliwia wręcz żerowanie, czego wynikiem jest zatrzymanie wzrostu. Słabszy z kolei stres nie blokuje żerowania, a dodatkowo uruchamia mechanizmy umożliwiające szybszy wzrost na długość, a więc szybsze wymknięcie się presji drapieżników.

Bardzo dziękuję dr Joannie Pijanowskiej, prof. Andrzejowi Prejsowi i dr Piotrowi Dawidowiczowi za cenne uwagi dotyczące wcześniejszej wersji artykułu. Mógł on powstać dzięki grantowi KBN (6 P04F 07414) kierowanemu przez prof. Z. Macieja Gliwicza.

## PREDATOR-INDUCED DEFENCE IN FISH

### Summary

Many aspects of life history, behaviour, physiology and morphology of animals have evolved as mechanisms minimising the risk of death caused by predators. Anti-predator behaviour almost always incurs costs, which decrease the

animal's efficiency in feeding, growth rate and reproduction. If the costs of anti-predator behaviour significantly reduced fitness, one could suspect that natural selection would favour some plasticity of these mechanisms, which means

that they would be manifested only under a real danger from predators. There are two conditions favouring the plasticity of defensive traits: first, the risk of predator attack should be unpredictable and second, the signals informing the potential prey of the predator's presence should be reliable. Fish may rely on a wide range of signals informing of the predator's presence, of which the chemical ones are the most important. Fish from the superorder Ostariophysi, respond to two types of chemical signals: direct ones, from

the predatory fish (the source of the substance is not yet known) and indirect, originating from the prey itself (the alarm substance, hypoxanthine-3(N)-oxide, synthesised in specialised club cells of the skin). The article shows the role of chemical signals in predator recognition and in anti-predator behaviour of Ostariophysi. Some mechanisms of anti-predator defence such as shoaling behaviour, changes in the foraging time and habitat, defensive morphological traits and growth rate patterns have been presented.

## LITERATURA

- ADLER F. R., HARVELL C. D., 1990. *Inducible defences, phenotypic variability and biotic environments*. TREE 5, 407–410.
- BOHL E., 1980. *Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish*. Oecologia (Berl.) 44, 368–375.
- BRÖNMARK C., PETTERSSON L. B., NILSSON P. A., 1998. *Predator-induced defense in crucian carp*. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. TOLLRIAN R., HARVELL C. D., (red.) Princeton University Press, Princeton, USA, 203–217.
- CHIVERS D. P., BROWN G. E., SMITH R. J. F., 1996. *The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders*. Am. Nat. 230, 649–659.
- DILL L., M. 1987. *Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour*. Can. J. Zool. 65, 803–811.
- GLIWICZ Z. M., JACHNER A., 1992. *Diel migration of juvenile fish: a ghost of predation past?* Arch. Hydrobiol. 1124, 385–410.
- IRVING P. W., MAGURRAN A. E., 1996. *Context-dependent fright reaction in captive European minnows – the importance of naturalness in laboratory experiments*. Anim. Behav. 53, 1193–1201.
- JACHNER A., 1988. *Biomanipulacja IV. Zagęszczenie i aktywność pokarmowa ryb planktonożernych*. Wiad. Ekol. 34, 143–163.
- JACHNER A., 1995a. *Chemiczna komunikacja u ryb słodkowodnych*. Wiad. Ekol. 41, 53–175.
- JACHNER A., 1995b. *Chemically-induced habitat shifts in bleak (Alburnus alburnus (L.))*. Arch. Hydrobiol. 133, 71–79.
- JACHNER A., 1995c. *Changes in feeding behavior of bleak (Alburnus alburnus (L.)) in response to visual and chemical stimuli from predators*. Arch. Hydrobiol. 133, 305–314.
- JACHNER A., 1996. *Alarm reaction in bleak (Alburnus alburnus (L.)) in response to chemical stimuli from injured conspecifics*. Hydrobiologia 325, 151–155.
- JACHNER A., 1997. *A response of bleak to predator odour of unfed and recently fed pike*. J. Fish Biol. 50, 878–886.
- JACHNER A., JANECKI T., 1999. *Feeding and growth response of roach, Rutilus rutilus, to alarm substance*. Environ. Biol. Fish. 54, 433–437.
- MACARTHUR D. J., PIANKA E. R., 1966. *On the optimal use of patchy environment*. Amer. Nat. 100, 603–609.
- MAGURRAN A. E., 1989. *Acquired recognition of predator odour in the European minnow (Phoxinus phoxinus)*. Ethology 82, 216–223.
- MAGURRAN A. E., GIRLING S. L., 1986. *Predator recognition as response habituation in shoaling minnows*. Anim. Behav. 34, 510–518.
- MATHIS A., CHIVERS D. P., SMITH R. J. F., 1995. *Chemical alarm signals: predator deterrents or predator attractants?* Am. Nat. 145, 994–1005.
- PARRISH J. K., 1992. *Do predators „shape” fish schools: interactions between predators and their schooling prey*. Netherlands J. Zool. 42, 358–370.
- PITCHER T. J., 1986. *Functions of shoaling in teleosts*. [W:] *The behaviour of teleost fishes*. PITCHER T. J., (red.) The John Hopkins University Press, Baltimore Maryland, 294–337.
- SIH A., 1987. *Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview* [W:] *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. KERFOOT W. C., SIH A., (red.) University Press of New England, Hanover, 203–244.
- SMITH R. J. F., 1992. *Alarm signals in fishes*. Rev. Fish Biol. 2, 33–63.
- TOWNSEND C. R., RISEBROW A. J., 1982. *The influence of light level on functional response of zooplanktivorous fish*. Oecologia 53, 93–295.
- WERNER E. E., GILIAM J. F., 1984. *The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 393–425.