

DARIUSZ H. RUTKOWSKI

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

MECHANIZMY OBRONY PRZED DRAPIEŹNICTWEM U BEZKRĘGOWCÓW LITORALNYCH

WSTĘP

Litoral — strefa przybrzeżna zbiorników wód słodkich, prześwietlona do dna i zwykle porośnięta roślinnością — jest bogato zasiedlony przez liczne zwierzęta bezkręgowce, a jednocześnie stanowi środowisko życia wielu gatunków ryb, płazów i ptaków. Z bezkręgowców występują tu zwierzęta planktonowe, nektonowe (aktywnie pływające) oraz przede wszystkim zwierzęta w różnym stopniu związane z podłożem, określane ogólnym mianem bentosu. Wiele z nich osiąga duże (makroskopowe) rozmiary ciała, prowadzi aktywny tryb życia i występuje, przynajmniej okresowo, w wysokich liczebnościach, stanowiąc tym samym obiekt szczególnego zainteresowania drapieżników posługujących się przy lokalizowaniu ofiar wzrokiem — na przykład ryb i ptaków. Wśród ryb spotykanych w litoralu wszystkie gatunki (choć niektóre tylko w początkowym okresie rozwoju osobniczego) odżywiają się bezkręgowcami. Na litoralne zwierzęta bezkręgowce polują także ptaki, między innymi niektóre chruściele (np. łyska, wodnik), rybitwy (np. rybitwa czarna), tracze i kaczki gąrzyce (np. gągoł, czernica) oraz, w mniejszych zbiornikach wodnych, larwy i postaci dorosłe płazów ogoniastych. Pomimo częstego poglądu, że kaczki pobierają pokarm zwierzęcy jedynie przypadkowo wraz z frgmentami zjadanych roślin, bezkręgowce stanowią dominujący składnik pokarmu gąrzy (np. WINFIELD i WINFIELD 1994). Zapewne więc ptaki te selektywnie wybierają bezkręgowce z podłoża i jako polujące na inne zwierzęta powinny zostać włączone do ekologicznej kategorii drapieżników. Ryby, płazy i ptaki żerujące w litoralu

lokalizują swoje ofiary posługując się przede wszystkim wzrokiem, przy czym z reguły połykają je w całości (są holofagami). Oznacza to, że z wyjątkiem największych osobników gąbek, raków i małży, wszystkie litoralne bezkręgowce mieszczą się w spektrum wielkości zjadanych przez nie ofiar, ale preferowane są ofiary duże i ruchliwe. Pomimo obecności w środowisku licznych i szybkich drapieżników, ich potencjalne ofiary osiągają w litoralu wysokie zagęszczenia, dochodzące nawet do wielu tysięcy osobników na jednym metrze kwadratowym powierzchni dna i kilkuset osobników w jednym decymetrze sześciennym wody. Zapewne źródła tego zjawiska upatrywać należy w specyfice środowiska litoralnego, wynikającej z wysokiej koncentracji zasobów pokarmowych (obfitości roślin, peryfitonu, detrytusu, często również materii organicznej, docierającej ze zlewni), przy równoczesnej ogromnej i bardzo zróżnicowanej przestrzeni dostępnej do zasiedlenia. Przestrzeni, rozumianej jako kombinacja powierzchni i objętości, oparta z jednej strony o różnorodną rzeźbę dna i architekturę roślin wodnych (makrofitów), z drugiej zaś o jednorodną masę otaczającej wody. Ta specyficzna mozaika obfitości zasobów pokarmowych oraz heterogennej przestrzeni jest kreatorem trudnej do ogarnięcia różnorodności nisz i mikrosiedlisk, a równocześnie, niestety, przyczyną wielu trudności i zaskakujących problemów — często natury czysto technicznej — jakie napotykały podejmując próby jej badania. Możliwość zasiedlania różnorodnych siedlisk oferowanych przez litoral pociąga za sobą mnogość form i przystosowań, czyniąc go

strefą jeziora najbogatszą w gatunki roślin i zwierząt, ale też właśnie dlatego zamieszkiwaną lub chętnie odwiedzaną przez liczne grono poszukujących pokarmu drapieżców. Obraz drapieżnictwa w litoralu w istotnym stopniu komplikuje fakt, że wiele występujących tu bezkręgowców to zwierzęta drapieżne, które — co więcej — zjadają się nawzajem, przy czym szeroko rozpowszechnione jest tu zjawisko kanibalizmu. Do drapieżnych bezkręgowców litoralnych należą między innymi wszystkie wypławki i larwy ważek, część skorupiaków oraz larw chruścików, większość pijawek, wodopójek, pluskwiaków różnoskrzydłych oraz larw i postaci dorosłych chrząszczy. Zdecydowanie przeważają wśród nich hemifagi — drapieżniki rozdrabniające lub wysysające swoje ofiary (więcej o tym w artykule KOPERSKIEGO w tym numerze KOSMOSU). Są wśród nich drapieżniki polujące z zasadzki oraz drapieżniki, które łażąc po podłożu lub pływając w toni wodnej aktywnie poszukują zdobyczy. Jedne i drugie mogą lokalizować swoje ofiary posługując się wzrokiem lub mechanorecepcją. Ostatecznie, bezkręgowce litoralne pędzą swój żywot w obliczu silnej presji drapieżców należących do odległych grup taksonomicznych, mających zróżnicowane preferencje pokarmowe i stosujących różne sposoby polowania. Wymusza to na potencjalnych ofiarach gotowość do stałego rozpoznawania zagrażającego w danej chwili drapieżnika, a następnie uruchomienia odpowiedniej reakcji obronnej. Podobnie jak w przypadku ryb i zooplanktonu pelagicznego, informacja o obecności drapieżcy lub o jego aktywności pokarmowej

może być odbierana przez potencjalne ofiary litoralne na drodze sygnału chemicznego: albo poprzez kairomony — związki chemiczne mimowolnie emitowane przez drapieżcę, albo poprzez substancje alarmowe — związki chemiczne, wydzielane przez inne zaniepokojone lub zranione osobniki ofiar. Wiele bezkręgowców litoralnych potrafi wykrywać zbliżającego się drapieżcę również wizualnie lub przy użyciu mechanorecepcji.

Na wybranych przykładach chciałbym pokazać, że specyficzny charakter stref przybrzeżnych zbiorników wód słodkich, wynikający z różnorodności zwierząt drapieżnych i heterogenności przestrzeni, umożliwia czy nawet wręcz wymusza istnienie niezwykle bogatej palety mechanizmów obrony przed drapieżnictwem — fizjologicznych, morfologicznych i behawioralnych. W obrębie każdej grupy występują mechanizmy służące zmniejszeniu ryzyka spotkania drapieżcy (mogące mieć charakter indukowany lub utrwalony), jak również mechanizmy zwiększające szansę przeżycia ofiary już przez niego wykrytej bądź zaatakowanej (więcej na ten temat: PIJANOWSKA 1985, 1998; KALINOWSKA i PIJANOWSKA 1987). Chciałbym także pokazać, że stosowanie każdej obrony niesie ze sobą nieuchronne choć nie zawsze łatwe do oszacowania koszty oraz że wysokość kosztów decyduje o „opłacalności” danej strategii obronnej, czyli innymi słowy o tym, czy stosowanie jej w danych warunkach środowiskowych zwiększy, czy też zmniejszy dostosowanie osobnika.

MECHANIZMY FIZJOLOGICZNE

OBRONA CHEMICZNA

Wiele wodopójek (Hydrachnellae), chrząszczy (Coleoptera), pluskwiaków różnoskrzydłych (Hemiptera) oraz niektóre pijawki (Hirudinea) i larwy chruścików (Trichoptera) produkują substancje chemiczne niesmaczne, odurzające, paraliżujące, a nawet śmiertelnie trujące dla drapieżcy (KERFOOT 1982, SCRIMSHAW i KERFOOT 1987). Synteza substancji obronnych zachodzi stale, ale ich funkcja obronna uruchamiana jest dopiero w chwili pochwycenia ofiary, przy czym przeważa obrona polegająca na wydzielaniu na zewnątrz substancji odrażających w smaku dla drapieżcy. W przeciwieństwie do wysycenia ciała toksynami daje ona pochwycionej ofierze szansę na odrzucenie przez drapieżcę. Niektóre bezkręgowce litoralne pływające w toni wodnej,

gdzie wyeksponowane są na presję wielu drapieżników, wykształciły w toku ewolucji substancje obronne o szerokim spektrum działania. Wodopójki produkują substancje chemiczne niesmaczne dla ryb oraz szeregu drapieżców bezkręgowych często pływających wśród roślinności. Chrząszcze z rodziny krętakowatych (Gyrinidae) produkują cztery różne substancje, których mieszanina jest niesmaczna dla ryb, ptaków i małych ssaków. Zwierzęta narażone na kontakt z mniejszą rzeszą drapieżców, zamieszkujące określone mikrosiedliska (np. kamieniste fragmenty dna w ciekach) wykształciły obronę przeciwko drapieżcy stanowiącemu największe zagrożenie. Podrażnione larwy chruścika *Apatania fimbriata* wydzielają mieszaninę substancji obronnych, działającą paraliżująco na małe, drapieżne larwy chruścików z rodzaju *Ryacophila* i *Hydropsyche* swobodnie pene-

trujące ich mikrosiedlisko, nie działającą jednak na ryby oraz większe drapieżniki bezkręgowce (larwy widelnic i chrzączek z rodzajów *Dinocras* i *Plectrocnemia*) mające utrudniony do nich dostęp.

Choć zmuszony do posłużenia się obroną chemiczną osobnik nie odnosi zwykle bezpośrednich obrażeń (nawet jeśli został przez drapieżcę pochwycony, a następnie porzucony), to jednak ponosi koszty metaboliczne związane z syntezą substancji obronnej, włączeniem mechanizmu jej uwalniania, czy choćby zakłóceniem żerowania. Obrona chemiczna jest zatem tym skuteczniejsza, im szybciej drapieżca uczy się omijać nieatrakcyjną zdobycz. „Edukacja” drapieżcy rozpoczyna się w chwili pochwylenia pierwszego osobnika z populacji ofiary, a tempo jego uczenia się uzależnione jest od tego, na ile dokładną i łatwą do zapamiętania informację otrzymuje on od ofiar. Dlatego obrona chemiczna często połączona jest z ostrzegawczym ubarwieniem ochronnym. Wśród wodopójek (polifiletycznej grupy roztoczy słodkowodnych) prawdopodobnie wszystkie gatunki produkują substancje obronne, jednakże liczba i stopień rozwoju wydzielających je gruczołów oraz barwa i rozmiary ciała gatunków w obrębie poszczególnych rodzajów są bardzo zmienne. Gatunki, których osobniki osiągają największe rozmiary ciała, niezależnie od przynależności rodzajowej są w ogromnej większości ubarwione jaskrawo czerwono. KERFOOT (1982) wykazał, że ryby bardzo szybko uczą się je omijać oraz że produkowane przez nie substancje obronne są odrażające w smaku dla ryb w o wiele większym stopniu niż substancje produkowane przez gatunki, których osobniki osiągają mniejsze rozmiary ciała i są mniej jaskrawo ubarwione. KERFOOT (1982) uważa, że jaskrawa czerwień wodopójek (doskonale widoczna na tle zielonej roślinności) ostrzega o ich niesmaczności, co jego zdaniem sugeruje, że zbieżność ubarwienia gatunków należących do różnych linii rozwojowych jest w tym wypadku przykładem występowania mimikry Müllerskiej, polegającej na wzajemnym naśladowaniu się gatunków trujących lub niesmacznych, częściej u owadów lądowych, na przykład pszczoł i os.

UBARWIENIE MASKUJĄCE

Oczywistym jest, że ofiary lepiej widoczne są częściej chwytane przez drapieżniki posługujące się wzrokiem, a zatem każda fizjologiczna czy strukturalna modyfikacja czyniąca potencjalną ofiarę trudniejszą do zauważenia, zwiększa szanse na przetrwanie. Potencjalna ofiara jest tym mniej widoczna, im mniejszy jest kontrast pomiędzy jej ubarwieniem, a barwą otoczenia. U wielu bezkręgowych zwierząt słodkowodnych istnieje ścisły związek między ubarwieniem ciała a kolorem podłoża, na którym zwierzę żyje. Występujące powszechnie w litoralu jezior, łążące po powierzchni roślin larwy jętek z rodziny murzyńkowatych (Baetidae) i ważek równoskrzydłych (Zygoptera) są zielone lub zielonobrazowe. Larwy jętek i ważek przebywające stale w pobliżu dna jak choćby larwy jętek z rodziny Caenidae lub larwy wielu ważek różnoskrzydłych (Anisoptera), są zabarwione ciemno z przewagą kolorów ciemnobrazowego i czarnego. Należy odróżnić tu ten rodzaj ubarwienia maskującego, charakterystycznego dla gatunku i zwykle niezmiennego w ontogenezie, od mechanizmu obronnego jakim jest zdolność do zmiany ubarwienia ciała, wraz ze zmianami koloru otoczenia, zachodzącymi w trakcie życia osobnika. Ubarwienie ciała larw ważki — zalotki (*Leucorhina dubia*) może zmieniać się od żółtobrazowego do wyraźnie zielonego, lecz zawsze jest zgodne z kolorem podłoża. Na przykład zielone larwy zalotki eksperymentalnie hodowane na brązowych podłożach po niecałych dwóch tygodniach zmieniają barwę na brązową (HENRIKSON 1993). Larwy zalotki występują przeważnie w silnie zakwaszonych, bezrybnych zbiornikach, postuluje się więc, że czynnikiem wywołującym presję selekcyjną, odpowiedzialną za utrzymywanie się u nich zdolności do zmiany ubarwienia ciała, jest drapieżnictwo niektórych ptaków, chętnie żerujących w bezrybnych zbiornikach (EADIE i KEAST 1982). Umiejętność zmiany ubarwienia ciała stwierdzono także u larw północnoamerykańskiej ważki *Ischnura verticalis* (MUM i BAKER 1988).

MECHANIZMY MORFOLOGICZNE

Zmiany kształtów ciała i wytwarzanie wszelkiego rodzaju struktur obronnych na przykład kolców, szpicinek jest częstym sposobem obrony w obliczu zagrożenia ze strony hemifagów, które zmuszone są do skomplikowanego mani-

pulowania ofiarą, aby poprzez słabiej osłonięte fragmenty ciała dostać się do jej miękkiego wnętrza. W przeciwieństwie do sytuacji spotykanej w środowiskach pelagicznych, natężenie presji hemifagów w litoralu podlega w ciągu

roku nieznacznym tylko wahaniom, prawdopodobnie zbyt małym, aby wyewoluować mogły mechanizmy obronne polegające na okresowych, indukowanych obecnością drapieżcy zmianach w budowie ciała (porównaj artykuł RUTKOWSKIEJ i PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Dlatego obrona morfologiczna ma tu zwykle charakter utrwalony. HERSHEY i DODSON (1987) przypuszczają, że strukturami o charakterze obronnym są wszelkiego rodzaju włoski i szczecinki pokrywające różne części ciała wielu wodnych bezkręgowców, na przykład skąposzczetów (*Oligochaeta*) i larw komarów. Być może nieprzypadkowo więc jedynym opisanym jak dotąd przykładem sezonowej zmienności morfologicznej bezkręgowców litoralnych, podtrzymywanej presją drapieżcy, są zmiany długości włosków odwłokowych u larw muchówki *Cricotopus sylvestris* z rodziny ochotkowatych (*Chironomide*), żyjących w warunkach zmiennej w cyklu rocznym presji ze strony stułbi. Pęki długich i elastycznych włosków umieszczonych na bocznych krawędziach segmentów odwłoka larw, utrudniają ramionom stułbi dostęp do ciała ofiary, a w dodatku pozbawiają je komórek parzydełkowych. Od jesieni do wiosny, w okresach wysokiej liczebności stułbi, larwy są gęsto owłosione, w lecie natomiast, kiedy liczebność stułbi jest mała, spotykane są wyłącznie larwy z nielicznymi krótkimi włoskami. Dzięki ujemnej allometrii, włoski są proporcjonalnie najdłuższe u młodych larw, najbardziej podatnych na presję stułbi z powodu niewielkich rozmiarów ciała (HERSHEY i DODSON 1987).

Tam, gdzie największe zagrożenie stanowią holofagi, modyfikacje morfologiczne mają z reguły mniejsze znaczenie, ponieważ zapewniają skuteczną ochronę tylko wtedy, gdy potencjalna ofiara wytworzy struktury obronne (pojawiające się jak najwcześniej w ontogenezie), powiększające całkowitą wielkość ciała do rozmiarów przekraczających rozmiary otworu gębowego

drapieżcy. Jednego z nielicznych przykładów takiej obrony dostarczają wspomniane wcześniej larwy ważki zalotki, które w północnej Szwecji występują nie tylko w bezrybnych zbiornikach, lecz również spotykane są w jeziorach zarybionych. Larwy zalotki z jezior zarybionych mają w porównaniu z larwami ze środowisk bezrybnych dłuższe i mocniejsze kolce na grzbietowej stronie i bocznych krawędziach segmentów odwłokowych. JOHANSSON i SAMUELSOON (1994) zaobserwowali, że czas manipulowania larwami schwytanymi przez okonie jest najdłuższy w przypadku osobników z powiększonymi kolcami. Niedługo potem, ARNOVIST i JOHANSSON (1998) wykazali, że najdłuższe kolce wykształcają larwy hodowane w obecności chemicznego sygnału pochodzącego od okonia, przy czym długość kolców nie jest związana z rozmiarami ciała osobnika. A zatem, zmienna długość kolców larw zalotki jest adaptacją zwiększającą dostosowanie w środowiskach o różnym stopniu zagrożenia ze strony ryb. Za szczególną odmianę ewolucyjnie utrwalonej obrony morfologicznej uznać można budowanie wszelkiego rodzaju schronień mieszkalnych z materiałów pobieranych ze środowiska. Larwy chrzączek z podrzędu *Integripalpia* mieszkają w rurkowatych domkach, które stale noszą na sobie. Funkcje obronne domków polegają na skutecznym kamuflażu osiąganym poprzez dopasowanie koloru i kształtu domku do charakteru podłoża oraz na ochronie mechanicznej miękkiego ciała larwy. Choć duży i masywny domek jest ciężki i utrudnia poszukiwanie pokarmu tym z reguły wolnożyjącym i wszystkożernym zwierzętom, larwy niektórych chrzączek budują domki o rozmiarach znacznie przekraczające rozmiary ich ciała, dzięki czemu stają się one trudne do połknięcia dla ryb. Jest to więc obrona łącząca w sobie cechy ubarwienia maskującego, modyfikacji morfologii ciała oraz zachowań obronnych.

MECHANIZMY BEHAWIORALNE

AKTYWNA UCIECZKA

Szybka ucieczka jest jednym z mechanizmów obronnych zwiększających prawdopodobieństwo przeżycia zlokalizowanej lub zaatakowanej ofiary. Szanse ofiary są rzecz jasna tym mniejsze, im wolniej porusza się ona w stosunku do atakującego drapieżnika. Większość potencjalnych ofiar bezkręgowych ma więc znikomą możliwość ucieczki przed rybami. W litoralu

jezior wyjątkiem są naroślinne larwy jętek z rodziny *Baetidae*, które potrafią nagłym, „pchlim” skokiem przemieścić się na odległość kilkunastu centymetrów, co prawdopodobnie w zupełności wystarcza, aby umknąć każdemu z zagrażających im drapieżców. Aktywna ucieczka ma jednak największe znaczenie wobec zagrożenia ze strony drapieżnych bezkręgowców, gdyż wiele z nich nie jest w stanie skutecznie gonić swoich ofiar. Dla płucodysznych ślimaków z rodziny *Physidae* największe zagrożenie

stanowią wypławki oraz wysysające ich ciała, niektóre pijawki z rodziny Glossiphoniidae, zwłaszcza *Glossiphonia complanata*. Jeśli wędrująca po podłożu rozdętka pospolita (*Physa fontinalis*) zostanie zaatakowana przez pijawkę, zaczyna wykonywać serię energicznych, wadłowych ruchów muszlą. W pewnym momencie odczepia swoją stopę od podłoża i dzięki uzyskanej poprzez kołysanie muszlą inercji odskakuje o kilka centymetrów w bok. Jeżeli mimo to atak jest kontynuowany, rozdętka w zależności od ciśnienia gazów w jamie płaszczowej i od swojej pozycji w stosunku do dna, nagle zanurza się albo wypływa na powierzchnię, definitywnie „rozstając się” z drapieżcą (BRÖNMARK i MALMGVIST 1986). Sposób ucieczki zależy niekiedy od rodzaju atakującego drapieżcy: nartniki (Gerridae, Heteroptera) unikają kanibalistycznych ataków ze strony większych osobników własnego gatunku poprzez gwałtowny odskok w bok, a następnie okrążenie atakującego osobnika. W tym przypadku jest to bardzo skuteczna taktyka, ponieważ rozpędzonemu nartnikowi trudno jest zmienić kierunek (JAMIESON i SCUDDER 1979). Uciekający nartnik może także wyskoczyć w powietrze, sprawiając, że rozpędzony napastnik minie go pod spodem. W obliczu zagrożenia ze strony innych drapieżników nartniki stosują odmienną taktykę ucieczki (porównaj rozdział następny).

TWORZENIE SKUPISK I AGREGACJI OBRONNYCH

U niektórych owadów wodnych ze zdolnością do szybkiej ucieczki związany jest mechanizm obronny polegający na tworzeniu w ciągu dnia gęstych skupisk (ang. swarms) złożonych z wielu osobników jednego, a niekiedy kilku spokrewnionych gatunków. Podobnie jak w przypadku ławic ryb, adaptatywna rola tworzenia gęstych skupisk polega tu na dezorientowaniu drapieżcy (gotowego podążać za upatrzonym osobnikiem) przez chmurę gwałtownie rozpraszających się potencjalnych ofiar (tzw. efekt konfuzji). Najlepiej znanym przykładem są dzienne skupienia nartników (Gerridae), błyskawicznie rozbiegających się w wielu kierunkach w razie zaniepokojenia któregośkolwiek z osobników. Wspomniane wcześniej, znane z obrony chemicznej północnoamerykańskie gatunki chrząszczy z rodziny krętakowatych, formują za dnia wielotysięczne agregacje unoszące się na powierzchni wody, rozpraszające się nocą w celu żerowania. Choć krętakowate należą do najszybciej pływających słodkowodnych zwierząt bezkręgowych, obronna rola przebywania w skupiskach polega u nich nie tylko na dezorientowaniu atakującego drapieżcy, lecz rów-

nież na skuteczniejszym ostrzeganiu o swojej niesmaczności przez wiele podobnie wyglądających potencjalnych ofiar skupionych na małej przestrzeni. „Znakiem ostrzegawczym” krętakowatych nie jest jednak ich ubarwienie, lecz bardzo charakterystyczny sposób pływania, od którego pochodzi nazwa rodziny (HEINRICH i VOGT 1980).

OGRANICZANIE AKTYWNOŚCI LOKOMOTORYCZNEJ

Ruchliwość potencjalnej ofiary zwiększa jej atrakcyjność nie tylko dla drapieżców posługujących się wzrokiem, lecz również dla tych, które wyposażone są w zmysł mechanorecepcji. Oba rodzaje drapieżców odróżniają ofiary mało ruchliwe od szybko poruszających się przy czym bardziej ruchliwe ofiary chwywane są z reguły częściej, zarówno przez drapieżniki kręgowce (np. WARE 1973), jak i przez drapieżne bezkręgowce odbierające drgania wody wywołane ruchami ofiary (SIH 1986, JOHANSSON 1992). Ograniczenie aktywności lokomotorycznej (np. pływania, łażenia po podłożu) ma, rzecz jasna, największe znaczenie w sytuacji zagrożenia ze strony drapieżców bez trudu doganiających swoje ofiary, a więc drapieżników kręgowych i szybko pływających drapieżnych bezkręgowców, na przykład wielu chrząszczy i pluskwiaków. Spadek aktywności lokomotorycznej w obecności ryb obserwowano między innymi u raków (STEIN i MAGNUSON 1976) i larw ważek (np. JOHNSON 1991), a w obecności pluskwiaka pluskolca u larw komarów (SIH 1986).

Wiele zwierząt zasiedlających litoral jezior — egzystujących w warunkach presji różnych drapieżców, nabyło w toku ewolucji umiejętność rozpoznawania charakteru zagrażającego w danej chwili drapieżcy i uruchamiania odpowiedniej reakcji obronnej. Dobrego przykładu dostarczają tu kielże (*Gammarus lacustris*), chętnie zjadane przez młode szczupaki chwytające ofiary w toni wodnej, a także przez larwy ważek z rodziny żagnicowatych, polujące w pobliżu dna. Kielże odbierające sygnał chemiczny pochodzący od szczupaka ograniczały pływanie spędzając więcej czasu w pobliżu dna, natomiast kielże odbierające sygnał pochodzący od ważki częściej przebywały w toni pływając nad roślinami (WUDKEVICH i współaut. 1997). Elastyczność behawioru obronnego wykazują także zwierzęta bezkręgowce zasiedlające małe rzeki i strumienie. Potencjalne ofiary w okresach wzrostu zagrożenia ze strony drapieżcy bezkręgowego wykazują wzmożoną ruchliwość dającą w efekcie nasilenie częstości dryfowania, natomiast zwykle ograniczają aktywność ruchową w odpowiedzi na sygnały chemiczne pochodzące

od drapieżników kręgowych (WOOSTER i SIH 1995, KOŁODZIEJCZYK w tym numerze KOSMOSU).

AKINEZA

Częstą reakcją obronną uruchamianą w sytuacji bezpośredniego zagrożenia ze strony drapieżnika posługującego się wzrokiem jest akineza, zwana potocznie udawaniem trupa (ang. feigning dead), polegająca na zamieraniu w bezruchu w chwili, gdy potencjalna ofiara została przez drapieżcę dostrzeżona lub nawet zaatakowana, co ma szansę spowodować utratę zainteresowania drapieżcy. Zaskoczony podczas pływania przez bodziec mechaniczny (ruch wody towarzyszący atakowi ryby) małżoraczki (Ostracoda) i litoralne wioślarki (Cladocera) nieruchomieją, opadając biernie na dno. Znieruchomienie może ocalić życie ofierze nawet już schwytanej przez drapieżcę. Wiele ryb chwytając swoje ofiary w ściśle określony sposób, przy czym znaczna część ofiar złapanych z niewłaściwej strony zostaje wypłuta (odrzucona). Uwolnione w ten sposób zwierzę jeśli, pozostaje w bezruchu, zwykle nie przyciąga powtórnie uwagi drapieżcy. Na znaczenie akinezy jako mechanizmu obrony przed drapieżnikiem posługującym się wzrokiem, wskazują także różnice w reakcji na bodziec mechaniczny bekregowców z litoralu zbiorników zarybionych i niezarybionych, w zależności od warunków świetlnych panujących w środowisku. Wiele bezkręgowców zasiedlających zbiorniki zarybione, w odpowiedzi na bodziec mechaniczny (odbierany jako atak drapieżcy) reaguje zastyganiem w bezruchu jedynie w dzień. W nocy, gdy presja ryb maleje a największym zagrożeniem stają się drapieżne bezkręgowce, reakcją na bodziec mechaniczny jest z reguły gwałtowna ucieczka. Natomiast zwierzęta zasiedlające zbiorniki bezrybne, znajdujące się pod stałą w ciągu doby presją drapieżców bezkręgowych, na bodziec mechaniczny reagują ucieczką niezależnie od warunków świetlnych. W warunkach laboratoryjnych powyższą prawidłowość w zachowaniach obronnych stwierdzono na przykład u larw ważek (JOHNSON 1991).

UNIKANIE DRAPIEŻNIKA W CZASIE I PRZESTRZENI

Litoral, dzięki swej przestrzennej heterogeniczności, obfituje w miejsca mogące stanowić schronienie przed drapieżcą (refugia). W takim środowisku najprostszą i prawdopodobnie najmniej kosztowną formą obrony jest anachoreza — życie w ukryciu. Skryty tryb życia, polegający na wyłącznym zasiedlaniu stref niedostępnych

lub trudno dostępnych dla drapieżnika, nawet w okresach jego nieobecności, można traktować jako głęboko utrwaloną strategię obronną, zmniejszającą niebezpieczeństwo kontaktu z drapieżcą. Strefa najpłytszego litoralu w jeziorze, leżąca najbliżej granicy ładu i wody — całkowicie niedostępna dla ryb — jest siedliskiem larw ważki *Platycnemis pennipes* (Zygoptera). Podobnie, występowanie wielu gatunków skorupiaków i owadów wodnych ograniczone jest do płytkich, zwykle gęsto porośniętych roślinnością stref zbiornika, zapewniających bezpieczne schronienie przed rybami (np. OSCARSON 1987). W powierzchniowej warstwie osadów dennych żyją grzebiące larwy niektórych jętek i ważek oraz ryjące larwy wielu gatunków muchówek z rodziny ochotkowatych (Chironomidae), pozostające całkowicie poza zasięgiem drapieżników posługujących się wzrokiem. Larwy wielu innych gatunków ochotkowatych spędzają cały okres larwalny wewnątrz tkanek roślinnych. Skryty tryb życia ma jednak dużą wadę: zmusza do stałego przebywania w bezpiecznej strefie siedliska. Mogą sobie na to pozwolić jedynie te zwierzęta, które są w stanie zaspokoić wszystkie potrzeby bytowe bez opuszczania refugium. Zwykle jednak warunki panujące w refugiach nie oferują takiej możliwości, co wymusza konieczność okresowego ich opuszczania w celu zaspokojenia rozmaitych potrzeb (np. zdobycie pokarmu lub partnera do reprodukcji). Może to przybierać formę cyklicznego migrowania do bezpiecznych stref siedliska w okresach wysokiej aktywności drapieżnika i opuszczania ich gdy presja drapieżcy słabnie, albo tylko doraźnego korzystania z kryjówek w chwilach zagrożenia.

W litoralu jezior aktywność potencjalnych ofiar uzależniona jest od dobowego rytmu aktywności pokarmowej ryb, które pełnią tu rolę drapieżców szczytowych. Z nastaniem nocy, kiedy presja drapieżcy szczytowego znacznie maleje, zaczynają intensywnie żerować zwierzęta bezkręgowce aktywnie poszukujące pokarmu: roślinożerne, peryfitonożerne, detrytusożerne oraz przede wszystkim polujące zwierzęta drapieżne. Może to w efekcie powodować dobowe zmiany rozmieszczenia wielu litoralnych bezkręgowców wynikające z kompromisu pomiędzy potrzebą zdobywania pokarmu i koniecznością uniknięcia kontaktu z drapieżcą (przeżycia do chwili reprodukcji). W jeziorach zwierzęta bezkręgowce mogą migrować pomiędzy siedliskami (np. pionowe migracje zooplanktonu pelagicznego), jak też w obrębie jednego siedliska lub nawet mikrosiedliska (zmiany rozmieszczenia fauny naroślinnej w skupiskach makrofitów). Dobowe zmiany rozmieszczenia

zooplanktonu obserwowane były jak dotąd niemal wyłącznie w pelagialu, gdzie homogenność przestrzenna środowiska i silna presja ryb planktonożernych zmusza zwierzęta planktonowe do podejmowania dalekich wędrówek pionowych i kosztownego przebywania w ciągu dnia w zimnych, ciemnych, pozbawionych pokarmu wodach hypolimnionu (DAWIDOWICZ 1999 i artykuł w tym numerze KOSMOSU). Coraz częściej jednak pojawiają się sygnały, że w litoralu jezior liczebności dużych skorupiaków planktonowych w górnych warstwach wody (nad łakami podwodnymi) są wyższe w nocy niż w dzień (np. PATERSON 1993). Prawdopodobnie planktonowe skorupiaki litoralne szukające schronienia przed rybami, migrują za dnia do przydennych warstw wody, gdzie chowają się wśród gęsto rosnących makrofitów. Docierające tam małe ilości światła dziennego z jednej strony sprawiają, że miejsca te są bezpiecznym schronieniem przed rybami, ale z drugiej strony są przyczyną utrzymywania się (podczas letniej stagnacji) niższych koncentracji fitoplanktonu, zapewne krótkotrwałych, ale jednak skłaniających glonożerne wioślarki (*Cladocera*) do wędrówki nocą ku górnym warstwom wody, gdzie fitoplanktonu jest więcej. Migrują także bezkręgowce drapieżniki planktonowe (niektóre Cyclopoida), odżywiające się drobnym, niemiędrzącym zooplanktonem a spędzające dzień w powierzchniowej warstwie osadów dennych. Stąd w litoralu nocne zagęszczenia zooplanktonu w górnych warstwach wód (w dzień prawie pustych) nierzadko dochodzą do kilkuset osobników w jednym decymetrze sześciennym wody (Rutkowski, dane nie opublikowane).

Dobowe zmiany rozmieszczenia zachodzące w obrębie jednego mikrosiedliska dotyczą przede wszystkim aktywnie żerujących bezkręgowców zasiedlających podłoża (np. makrofity, kamienie). Z powodu bardzo małych odległości pokonywanych przez migrujące zwierzęta bentosowe, zmiany ich rozmieszczenia są bardzo

trudne do uchwycenia w jeziorach. Zapewne dlatego nieliczne przykłady tego rodzaju zmian obserwowanych w warunkach naturalnych (jakie można znaleźć w literaturze) pochodzą z płytkich strumieni, których głębokość umożliwia swobodne prowadzenie obserwacji *in situ*. W obecności ryb larwy jętek (odżywiające się peryfitonem) spędzają tam dzień chowając się pod kamieniami, wychodząc na ich górną powierzchnię (w celu zdobycia pokarmu) jedynie nocą (np. COWAN i PECKARSKY 1994).

Zmiany rozmieszczenia bezkręgowców litoralnych wywołane migrowaniem do kryjówek wyłącznie w chwilach zagrożenia obserwowano (w warunkach eksperymentalnych) u małżoraczek (*Ostracoda*) zasiedlających skupiska makrofitów w jeziorach. Te drobne, ruchliwe skorupiaki, najchętniej przebywają na górnych odciśnięciach łądy, obficie porośniętych peryfitonem stanowiącym ich pokarm. UIBLEIN i współaut. (1996) stwierdzili, że w obecności chemicznego sygnału pochodzącego od ryby małżoraczki spędzają istotnie więcej czasu przebywając na powierzchni dna i na dolnych partiach łądy z rzadka porośniętych peryfitonem, a więc w strefie mikrosiedliska ubogiej w pokarm ale oferującej bezpieczną kryjówekę przed drapieżcami. Najbardziej spektakularnym przykładem doraźnego korzystania z refugium wśród bezkręgowców litoralnych są jednak niektóre ślimaki płucodyszne (np. *Physella virgata*), migrujące ponad powierzchnię wody (wzdłuż pędów roślin wynurzonych) w odpowiedzi na wzrost zagrożenia ze strony raków. Ponieważ przebywanie w środowisku lądowym naraża je na szereg nowych niebezpieczeństw (np. wyschnięcie, presja ptaków), ślimaki te ignorują obecność drapieżcy nieaktywnego pokarmowo. Reakcją obronną wyzwala u nich dopiero równoczesne pojawienie się w środowisku kairomonów drapieżcy i substancji alarmowych pochodzących od zranionych osobników własnego gatunku (ALEXANDER i COVICH 1991).

KOSZTY MECHANIZMÓW OBRONNYCH W LITORALU

Nawet najskuteczniejsza obrona traci sens, jeśli koszty energetyczne wynikające z jej stosowania przewyższą spodziewane zyski (uwolnienie spod presji drapieżcy), ponieważ wtedy stosujące ją osobniki zostaną wyeliminowane przez dobór. Najbardziej korzystną strategią dla każdej potencjalnej ofiary jest więc dążenie do maksymalizowania prawdopodobieństwa przeżycia przy równoczesnym minimalizowaniu wydatków energetycznych ponoszonych na obronę. W litoralu jezior koszty obrony behawioral-

nej polegającej na unikaniu drapieżcy posługującego się wzrokiem wydają się niższe, niż w przypadku środowisk pelagicznych. Wynika to z faktu, że w przeciwieństwie do planktonu pelagicznego, zwierzęta z wód przybrzeżnych nie doświadczają podczas swoich wędrówek ostrego gradientu temperatury. Prawdopodobnie więc jedynym istotnym kosztem unikania drapieżcy posługującego się wzrokiem, ponoszonym przez bezkręgowce w litoralu jest redukcja żerowania (mniejsza racja pokarmowa) wynika-

jąca z przebywania w gorszych warunkach pokarmowych, jakie panują w refugiach lub, w przypadku zwierząt aktywnie poszukujących pokarmu, z ograniczenia aktywności pokarmowej w dzień. Unikanie drapieżcy pociągające za sobą ograniczenie żerowania może więc w konsekwencji prowadzić do zwolnienia tempa wzrostu i rozwoju poszczególnych osobników, jak eksperymentalnie stwierdzono to u larw ważek (HEADS 1986, SCHAFFNER i ANHOLT 1998) i muchówek z rodziny Chironomide (BALL i BAKER 1996). Wolniejsze tempo wzrostu jest jednak wysoką ceną skutecznej obrony larw ważek. U wielu ważek rozmiar ciała osobników dorosłych wpływa na ich sukces reprodukcyjny (zdolność do skutecznej obrony terytorium i zwycięskiej walki o samice). Większe samce wygrywają konkurencję, a jak wiadomo, u owadów rozmiary ciała osobników dorosłych są wyznaczone przez rozmiary jakie osiąga larwa w ostatnim stadium. HARVEY i CORBET (1985) stwierdzili silną korelację pomiędzy szerokością głowy (miara wielkości ciała osobnika) larw i osobników dorosłych u *Pyrrhosoma nymphula* (Zygoptera) oraz późniejszą korelację pomiędzy rozmiarami dorosłych samców a ich sukcesem rozrodczym. Dobór naturalny faworyzuje więc te larwy (płci

męskiej), które szybko osiągają jak największe rozmiary ciała. Natomiast dla larw obu płci szybkie tempo wzrostu oznacza krótszy czas potrzebny do osiągnięcia dojrzałości, wcześniejsze opuszczenie środowiska wodnego i w konsekwencji skrócenie okresu ekspozycji na presję drapieżców (imagines ważek mają mniej wrogów niż larwy). W przypadku gatunków o krótkich cyklach życiowych szybsze dojrzewanie zakończony wcześniejszym wylotem imagines daje nadzieję na drugą generację larw i kolejny wylot podczas tego samego sezonu. Dobór naturalny powinien więc faworyzować wszelkie zachowania larw prowadzące do zwiększenia tempa wzrostu. Nawet u tych gatunków ważek, u których największy sukces rozrodczy osiągają samce o średnich rozmiarach ciała (niektóre gatunki z rodzaju *Enallagma*), może istnieć selekcja w kierunku maksymalizowania tempa wzrostu w celu skracania czasu potrzebnego do osiągnięcia optymalnych rozmiarów ciała. Dlatego larwy wielu gatunków ważek prowadzą aktywny tryb życia, a behawioralne mechanizmy obronne mają u nich charakter obrony indukowanej (np. HEADS 1986, JOHNSON 1991, SCHAFFNER i ANHOLT 1998).

ZAKOŃCZENIE

Najlepszym wykładnikiem skuteczności mechanizmów obronnych w warunkach naturalnych jest fakt, że populacje potencjalnych ofiar koegzystują z populacjami zagrażających im drapieżców. ALLAN (1982) sugeruje, że potencjalne ofiary są niejednokrotnie tak dobrze przystosowane do obecności drapieżcy w środowisku, że nie jest on w stanie w istotnym stopniu wpływać na ich liczebność. Z drugiej jednak strony „dobre przystosowanie” oznacza, że poszczególne osobniki potencjalnych ofiar zmuszone są stale podporządkowywać swoją fizjologię, morfologię i zachowanie konieczności „przechytrzenia” drapieżcy. Tam, gdzie presja drapieżcy jest silna i stała, przybiera to formę trwałego wykształcenia cech o charakterze obronnym, natomiast przy zmiennym natężeniu (a także rodzaju) presji drapieżcy faworyzowana jest plastyczność cech obronnych polegająca na dopasowywaniu reakcji zwierzęcia do aktualnie panujących warunków. Brak mechanizmów obronnych lub ich nieplastyczność ograniczają występowanie gatunku do środowisk wolnych od drapieżcy lub do takich, gdzie wykształcone cechy obronne są skuteczne. Można przypuszczać więc, że w naturalnych środowiskach presja drapieżców kształtuje nie tylko liczebność

potencjalnych ofiar, lecz również skład gatunkowy ich zespołów. W penetrowanym przez ryby litoralu jeziornym obecne są tylko te grupy bezkręgowców, których biologia pozwala na skryty tryb życia (przynajmniej w ciągu dnia) albo takie, które z racji stosowania obrony chemicznej nie są dla ryb atrakcyjną zdobyczą. To właśnie presja ryb jest przyczyną nieomal całkowitego braku w jeziorach, niektórych dużych owadów wodnych prowadzących aktywny tryb życia (np. chrząszczy z rodziny pływakowatych, pluskwiaków z rodziny pluskolcowatych), tak pospolitych w zbiornikach bezrybnych oraz w obficie zarośniętych roślinnością wynurzona stawach. Zwierzęta te oddychają tlenem atmosferycznym dla zaczerpnięcia którego muszą co jakiś czas podpływać pod powierzchnię wody. Częste przebywanie w niebezpiecznej strefie (pomiędzy roślinami zanurzonymi a powierzchnią wody) musiałoby więc skończyć się dla chemicznie bezbronnych larw szybką eliminacją przez ryby. Wysoka skuteczność, a w konsekwencji powszechność mechanizmu obronnego polegającego na unikaniu drapieżcy w czasie i przestrzeni — poprzez spędzanie dnia w ukryciu — sprawia, że choć wśród makrofitów zanurzonych często roi się od bezkręgowców, to od-

słonięte fragmenty roślin i toń wody w litoralu jezior są w dzień prawie zupełnie puste, jeśli nie liczyć niejadalnych dla ryb wodopójek. W prześwietlonej światłem dnia wodzie krążą czyhające na zdobycz ryby...

Pragnę serdecznie podziękować moim kolegom: Andrzejowi Kołodziejczykowi i Pawłowi Koperskiemu za wnikliwe i rzeczowe recenzje mojego artykułu, które bardzo pomogły mi w pracy nad jego ostateczną wersją.

THE MECHANISMS OF ANTI-PREDATOR DEFENCE IN LITTORAL INVERTEBRATES

Summary

Heterogeneous habitats with strong predator pressure favour the evolution of diverse anti-predator mechanisms, which eventually decrease prey mortality rates. Common anti-predator mechanisms of littoral dwelling invertebrates can be classified as physiological (toxicity, unpalatability, aposematism, cryptic coloration), morphological (modifications of body size and shape) and behavioural (quick escape,

swarming, reduction of motion activity, thanatosis, migrations, searching the safe refuge) defences. The possible metabolic and life-history costs of these anti-predator mechanisms are discussed, and the role of fish predation in shaping the composition of inshore prey communities is emphasized.

LITERATURA

- ALEXANDER J. E., COVICH A. P., 1991. *Predation and risk and avoidance behavior in two freshwater snails*. Biol. Bull. 180, 387-393.
- ALLAN J. D. 1982. *The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream*. Ecology 63, 1444-1455.
- ARNQVIST G., JOHANSSON F., 1998. *Ontogenetic reaction norms of predator-induced defensive morphology in dragonfly larvae*. Ecology 79, 1847-1858.
- BALL S. L., BAKER R. L., 1996. *Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts?* Ecology 77, 116-1124.
- BRÖNMARK C., MALMQUIST B., 1986. *Interactions between the leech *Glossiphonia complanata* and its gastropod prey*. Oecologia 69, 268-276.
- COWAN A., PECKARSKY B. L., 1994. *Diel feeding and positioning periodicity of grazing mayfly in a trout stream and a fishless stream*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51, 450-459.
- DAWIDOWICZ P., 1999. *Koszty behawioralnej obrony przed drapieżnictwem: model dobowych migracji pionowych zwierząt planktonowych*. Wiad. Ekol. 45, 3-16.
- EADIE J. M., KEAST A., 1982. *Do goldeneye and perch compete for food?*. Oecologia 55, 225-230.
- HARVEY I. F., CORBET P. S., 1985. *Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies*. Anim. Behav. 33, 561-565.
- HEADS P. A., 1986. *The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness in *Ischnura verticalis* larvae (Odonata: Zygoptera)*. Ecol. Entomol. 11, 369-377.
- HEINRICH B., VOGT F. D., 1980. *Aggregation and foraging behavior of whirligig beetles (Gyrinidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 7, 179-186.
- HENRIKSON B. I., 1993. *Sphagnum mosses as a microhabitat for invertebrates in acidified lakes and the colour adaptation and substrate preference in *Leucorrhinia dubia* (Odonata, Anisoptera)*. Ecography 16, 143-153.
- HERSHEY A. E., DODSON A. S., 1987. *Predator avoidance of *Cricotopus*: cyclomorphosis and the importance of being big and hairy*. Ecology 68, 913-920.
- JAMIESON G. S., SCUDDER G. G. E., 1979. *Predation in *Gerris* (Hemiptera): reactive distances and locomotion rates*. Oecologia 14, 13-20.
- JOHANSSON F., 1992. *Predator life style and prey mobility: a comparison of two predatory odonate larvae*. Arch. Hydrobiol. 126, 163-173.
- JOHANSSON F. J., SAMUELSSON L., 1994. *Fish-induced variation in abdominal spine length of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) larvae?* Oecologia 100, 74-79.
- JOHNSON D. M., 1991. *Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies*. TREE 6, 8-13.
- KALINOWSKA A., PIJANOWSKA J., 1987. *Jak się nie dać zjeść? „Żywy pokarm w kontrataku”*. Wiad. Ekol. 33, 3-20.
- KERFOOT W. C., 1982. *A question of taste: *Crypsis* and warning coloration in zooplankton communities*. Ecology 63, 538-553.
- MOUM S. E., BAKER R. L., 1988. *Colour change and substrate selection in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae: Odonata)*. Can. J. Zool. 68, 221-224.
- OSCARSON H. G., 1987. *Habitat segregation in water boatman (Corixidae) assemblage — the role of predation*. Oikos 49, 133-140.
- PATERSON M., 1993. *The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake*. Hydrobiologia 263, 173-183.
- 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. Ecol. 44, 123-172.
- SCHAFFNER A. K., ANHOLT B. R., 1998. *Influence of predator presence and prey density on behavior and growth of damselfly larvae (*Ischnura elegans*) (Odonata: Zygoptera)*. Journ. Insect Behav. 11, 793-809.
- SCRIMSHAW S., KERFOOT W. C., 1987. *Chemical defenses of freshwater organisms: beetles and bugs*. [W:] *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. Red. W. C., KERFOOT, A. SIH) - University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 263-279.
- SIH A., 1986. *Antipredator responses and the perception of danger by mosquito larvae*. Ecology 67, 434-441.
- STEIN R. A., MAGNUSON J. J., 1976. *Behavioral response of crayfish to a fish predator*. Ecology 57, 751-761.
- UIBLEIN F., ROCA J. R., BALTANÁS A., DANIELOPOL D. L., 1996. *Trade-off between foraging and antipredator behaviour in a macrophyte dwelling ostracod*. Arch. Hydrobiol. 137, 119-133.
- WARE D. M., 1973. *Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*)*. J. Res. Bd. Can. 30, 787-797.
- WINFIELD I. J., WINFIELD D. K., 1994. *Feeding ecology of the diving ducks pochard (*Aythya ferina*), tufted duck (*A. fuligula*), scaup (*A. marila*) and goldeneye (*Bucephala**

- clangula*) overwintering on Lough Neagh, Northern Ireland. *Freshwat. Biol.* 32, 467-477.
- WOOSTER D., SIH A., 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* 73, 3-8.
- WUDKEVICH K., WISENDEN B. D., CHIVERS D. P., SMITH R. J. F., 1997. Reactions of *Gammarus lacustris* to chemical stimuli from natural predators and injured conspecifics. *J. Chem. Ecol.* 23, 1163-1173.