

Rozmieszczenie idealnie swobodne *Daphnia* w gradiencie obfitości pokarmu i w gradiencie niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy – ryby planktonożerne

Piotr Maszczyk

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

Promotor: Prof. dr hab. Z. Maciej Gliwicz

Recenzenci:

Dr hab. Marcin Czarnołęski

Zespół Ewolucji Strategii Życiowych, Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński

Prof. dr hab. Ryszard Kornijów

Zakład Oceanografii Rybackiej i Ekologii Morza, Morski Instytut Rybacki, Gdynia

Pionowe rozmieszczenie zwierząt planktonowych w słupie wody jeziora czy oceanu jest z reguły nierównomierne. Na ogół ta nierównomierność wyjaśniana jest indywidualnymi zachowaniami osobników zmierzających do optymalizacji położenia pionowego ze względu na szanse przeżycia i zysk energetyczny netto. W literaturze przedmiotu dotyczącej zwierząt planktonowych opisane są liczne przykłady prac eksperymentalnych, które dostarczają jedynie jakościowych (opisowych) dowodów potwierdzających słuszność tego wyjaśnienia. Dowody ilościowe są natomiast mniej liczne i sprowadzały się dotychczas jedynie do wygenerowania wirtualnych rozmieszczeń otrzymanych w wyniku wyliczeń matematycznych na podstawie założeń optymalizacyjnego modelu matematycznego, bez eksperymentalnej weryfikacji ich prognoz.

Celem badań w ramach rozprawy doktorskiej była weryfikacja hipotezy "rozmieszczenia zooplanktonu wynikającego z indywidualnej optymalizacji". Hipoteza ta postuluje, że rozmieszczenie pionowe osobników w populacji modelowego zwierzęcia planktonowego takiego, jak wioślarka z rodzaju *Daphnia*, w różnych kombinacjach gradientów cech środowiska, wynika z indywidualnych zachowań zmierzających do optymalizacji głębokości wybranej przez osobnika, na której odnajduje on największe szanse przeżycia i najwyższe tempo wzrostu. Miejsce to zależy od wielkości ciała osobnika, zagęszczenia jego populacji i jego „wiedzy” o przestrzennym zróżnicowaniu warunków odpowiedzialnych za potencjalne tempo wzrostu i za potencjalne ryzyko śmierci. Hipoteza została zweryfikowana w każdej z czterech kombinacji dwóch gradientów, tj. w obecności lub w nieobecności gradientu pokarmu z maksimum jego stężenia w warstwach przypowierzchniowych i gradientu informacji o niebezpieczeństwie ze strony drapieżcy - ryby planktonożerne posługującej się wzrokiem przy lokalizacji ofiary, w gradiencie natężenia i spektrum światła. Weryfikacja hipotezy polegała na porównaniu rzeczywistego rozmieszczenia *Daphnia* (młodych i dojrzałych) w różnych zagęszczeniach ich populacji otrzymanego w eksperymentach z rozmieszczeniem teoretycznym otrzymanym w symulacjach. Symulacje te wygenerowane zostały na podstawie czterech wersji założeń modelu optymalizacyjnego (napisanego w języku programowania NetLogo), opartego na założeniach koncepcji interferencyjnego rozmieszczenia idealnie swobodnego z uwzględnieniem kosztów (IIFDC), w warunkach odzwierciedlających warunki w eksperymencie rzeczywistym. Wersje modelu różniły się każdą możliwą kombinacją dwóch założeń, po pierwsze, że kształt odpowiedzi funkcjonalnej ryby (zależności tempa konsumpcji młodych lub dojrzałych *Daphnia* od zagęszczenia ich populacji) jest zgodny z przebiegiem odpowiedzi II lub III typu wg Hollinga (1959) oraz, po drugie, że każdy osobnik *Daphnia* ma kompletną lub niekompletną wiedzę o potencjalnym tempie wzrostu i potencjalnym ryzyku śmierci na każdej głębokości. Hipoteza zostałaby potwierdzona, kiedy rozmieszczenia rzeczywiste okazałyby się podobne do rozmieszczeń wygenerowanych w symulacjach na podstawie założeń przynajmniej jednej z czterech wersji modelu.

Hipoteza została zweryfikowana dla *D. longispina* (typowego jeziornego gatunku wioślarki współwystępującej z rybą planktonożerną) poprzez: (1) ustalenie i ujednoczenie warunków w eksperymentach wirtualnych i rzeczywistych; (2) skonstruowanie modelu symulacyjnego; (3) konstrukcję trzech kolejno udoskonalanych układów eksperymentalnych niezbędnych dla badania rozmieszczenia zwierząt planktonowych (od „układu poziomego”, przez „wstępny układ pionowy” do „właściwego układu pionowego”); (4) przeprowadzenie eksperymentów laboratoryjnych dla parametryzacji modelu polegających na oszacowaniu (a) zależności indywidualnego tempa wzrostu od stężenia pokarmu glonowego, zagęszczenia populacji *Daphnia*, wieku osobnika oraz od natężenia światła, (b) spowolnienia tempa wzrostu

Daphnia (młodych i dojrzałych) w gradiencie pokarmu w wyniku braku perfekcyjnej wiedzy o zasobności każdego miejsca, (c) zależności odległości reakcji ryby planktonożerne (względem każdej z dwóch klas wiekowych) od natężenia i składu spektralnego światła, (d) zależności ryzyka śmierci *per capita* ze strony ryby planktonożerne od zagęszczenia populacji planktonowej ofiary (młodych lub dojrzałych osobników), w każdej z czterech grup eksperymentów (a, b, c i d) korzystając z innych układów eksperymentalnych (odpowiednio: „komór przepływowych Lamperta” dla a, finalnej wersji układu eksperymentalnego dla badania rozmieszczenia zooplanktonu złożonego z dwóch 1-metrowej wysokości pionowych kolumn dla b, układu eksperymentalnego skonstruowanego dla obserwacji zachowań pokarmowych ryb żerujących w stałym zagęszczeniu planktonowych ofiar dla c oraz dużego układu eksperymentalnego złożonego z dwóch zestawów po dziesięć 200-litrowych zbiorników połączonych w okrąg, aby umożliwić swobodne przemieszczanie się ryb między nimi dla d); (5) wygenerowanie rozmieszczeń wirtualnych *Daphnia* w symulacjach dla każdej z czterech wersji założeń modelowych (uwzględniających II lub III typ odpowiedzi funkcjonalnej dla *Daphnia* „bezbłędnej” lub popełniającej błędy; (6) przeprowadzenie eksperymentów laboratoryjnych (w układzie pionowym dla badania rozmieszczenia *Daphnia*, Rys. 1, Maszczyk 2016) w takich samych warunkach środowiska eksperymentalnego, i dla tych samych klas wiekowych *Daphnia*, co w eksperymentach wirtualnych; (7) skonfrontowanie ze sobą rozmieszczeń *Daphnia* w eksperymentach rzeczywistych z ich rozmieszczeniami w eksperymentach wirtualnych wygenerowanych na podstawie założeń każdej z czterech wersji założeń modelowych (Rys. 2).

Wyniki otrzymane w ramach realizacji rozprawy nie potwierdziły jednoznacznie prawdziwości hipotezy "rozmieszczenia zooplanktonu wynikającego z indywidualnej optymalizacji", ponieważ tylko w niektórych sytuacjach (w obydwu nakładających się na siebie gradientach dla obydwu klas wiekowych oraz w gradiencie pokarmu jedynie dla osobników dojrzałych) wyniki średnich i rozkładów głębokości występowania *Daphnia* w stanie ostatecznie ukształtowanej równowagi w ich rozmieszczeniu otrzymanych w eksperymentach rzeczywistych pokryły się z wynikami otrzymanymi w symulacjach (Rys. 2). Najlepsze dopasowanie rozkładów stwierdzono dla symulacji wygenerowanych na podstawie scenariusza zakładającego, że przebieg ryzyka śmierci wraz z zagęszczeniem populacji ofiary jest zgodny z typem III odpowiedzi funkcjonalnej i że *Daphnia* popełniają błędy w szacowaniu tempa wzrostu i ryzyka śmierci ze strony drapieżcy. Obserwacja wyboru głębokości pojedynczych osobników wykazała, że *Daphnia*, szczególnie osobniki dojrzałe, nawet w stanie ostatecznie ukształtowanej równowagi w ich rozmieszczeniu, pozostawały w ciągłym ruchu, z tym, że ich ruchliwość była najmniejsza w samym gradiencie pokarmu. Największa ich ruchliwość była natomiast obserwowana w obydwu nakładających się na siebie gradientach, choć ruch ten odbywał się relatywnie (w stosunku do pozostałych wariantów) w niewielkim zakresie głębokości.

Wydaje się, że różnice w średnich głębokościach (i w rozkładach) w eksperymentach rzeczywistych i w eksperymentach wirtualnych w gradiencie pokarmu u młodych osobników mogły wynikać z przeszacowania znaczenia błędu w szacowaniu stężenia pokarmu przez osobniki młode, wyznaczonego w eksperymentach dla parametryzacji modelu. Natomiast najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem tłumaczącym to, że osobniki każdej z dwóch klas wiekowych przebywały bliżej powierzchni w eksperymentach rzeczywistych (niż w symulacjach) w wariantach w nieobecności gradientu pokarmu (w obecności i w nieobecności gradientu informacji o niebezpieczeństwie) jest istnienie, nieuwzględnionej w założeniach modelowych, „pamięci ewolucyjnej” tj. dodatkowej motywacji *Daphnia* do przemieszczania się ku powierzchni (gdzie woda jest na ogół bardziej zasobna w pokarm), szczególnie w warunkach niskiego stężenia pokarmu.

Wyniki otrzymane w ramach realizacji projektu rozprawy pozwoliły na weryfikację hipotezy „rozmieszczenia zooplanktonu wynikającego z indywidualnej optymalizacji”. Moim zdaniem jest to pierwsza metodycznie prawidłowo przeprowadzona weryfikacja tej hipotezy dla zwierząt planktonowych z wykorzystaniem porównania ze sobą wyników symulacji wygenerowanych na podstawie założeń ilościowego modelu optymalizacyjnego, z wynikami eksperymentu rzeczywistego. Taka ilościowa weryfikacja hipotezy jest jedną z nielicznych znanych mi prób przeprowadzonych w nakładających się na siebie gradientach pokarmu i niebezpieczeństwa ze strony drapieżcy u zwierząt, nie tylko planktonowych.

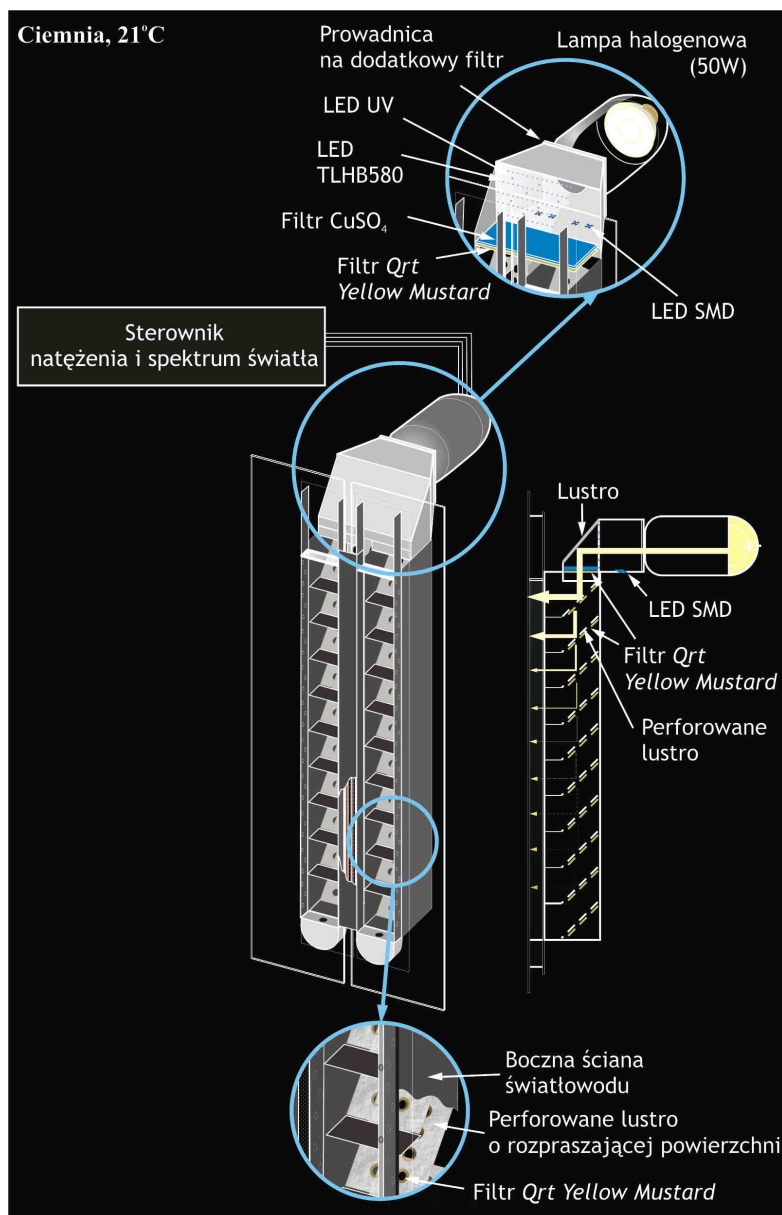
Badania przeprowadzone w ramach realizacji tego projektu pozwoliły również na zweryfikowanie kilku innych hipotez, np. że kształt odpowiedzi funkcjonalnej ryby planktonożerne żerującej na zooplanktonie, w przeciwieństwie do wyników otrzymanych we wcześniejszych badaniach przeprowadzonych w zminiaturyzowanych układach eksperymentalnych, jest zgodny z III, a nie z II typem. Spodziewam się, że skonstruowanie w ramach realizacji projektu rozprawy pionowego układu eksperymentalnego dla badania rozmieszczenia zooplanktonu w stabilnych, niezależnych od siebie i wyskalowanych względem warunków

w jeziorze gradientach pokarmu, informacji o niebezpieczeństwie ze strony drapieżcy, promieniowania UV i temperatury (Rys. 1), pozwoli w niedalekiej przyszłości na weryfikację kolejnych hipotez.

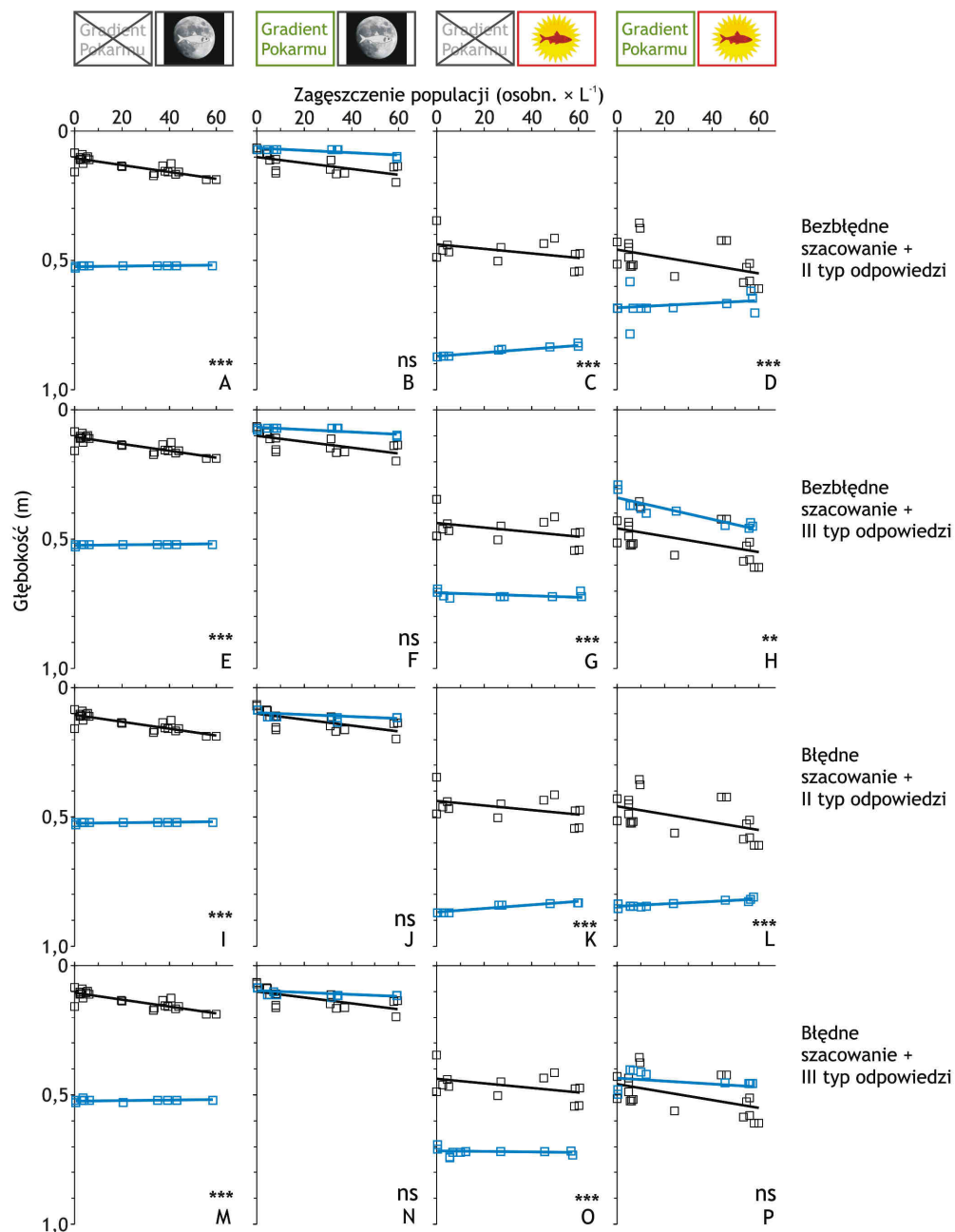
Referencje

Holling C.S. 1959 – The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly – *Can. Ent.* 91: 293–320.

Maszczyk P. 2016 – Miniature plankton columns to study the depth distribution of zooplankton at gradients of food, predation risk, temperature, and UV radiation – *Limnology and Oceanography Methods* 14: 210–223.



Rys. 1. Schemat elementów konstrukcyjnych finalnej wersji układu (dwóch pionowych kolumn) odpowiedzialnych za tworzenie czasowych i przestrzennych zmian w natężeniu i spektrum światła zarówno w zakresie UV-A (300-400 nm, jak i w zakresie widzialnym (400-780 nm), co umożliwiło odzwierciedlenie (w skali) każdego gradientu natężenia i spektrum światła z wybranego scenariusza w jeziorze, wg. Maszczyka (2016). Dla większej przejrzystości rysunku, elementy konstrukcyjne odpowiedzialne za tworzenie niezależnego od obecności innych gradientów, stabilnego, powtarzalnego i typowego dla większości jezior gradientu pokarmu glonowego (z maksimum stężenia w warstwach przy powierzchniowych) nie zostały pokazane.



Rys. 2. Rzeczywiste rozmieszczenie dojrzałych (5,5 dniowych) *Daphnia* w różnym zagęszczeniu populacji (pokazane jako głębokości średnie) w każdym z czterech wariantów eksperymentalnych (czarne punkty i linie trendu) na tle wyników symulacji (niebieskie punkty i linie trendu) w czterech różnych sytuacjach: (1) w nieobecności gradientu pokarmu glonowego i w nieobecności gradientu informacji o niebezpieczeństwie ze strony drapieżcy (A, E, I, M), (2) w obecności jedynie gradientu pokarmu (B, F, J, N), (3) w obecności jedynie gradientu informacji o niebezpieczeństwie (C, G, K, O), i (4) w nakładających się na siebie obydwu gradientach (D, H, L, P), w eksperymentach rzeczywistych dla weryfikacji prognoz modelowych; czarne koła średnie dla każdego eksperymentu, czarna linia – linia trendu) na tle wyników z eksperymentów wirtualnych powstałych wskutek symulacji w tych samych zagęszczeniach populacji (niebieskie koła – średnie dla każdego eksperymentu, niebieska linia – linia trendu) dla każdego z 4 scenariuszy założeń modelu optymalizacyjnego: (1) *Daphnia* mają kompletną wiedzę o jakości na każdej głębokości, a żerowanie ryby jest zgodne z II typem odpowiedzi funkcjonalnej Hollinga (A, B, C, D), (2) *Daphnia* mają kompletną wiedzę o jakości na każdej głębokości, a żerowanie ryby jest zgodne z III typem odpowiedzi (E, F, G, H), (3) *Daphnia* popełniają błąd zarówno przy szacowaniu stężenia pokarmu (a tym samym tempa wzrostu), jak również, natężenia światła (a tym samym ryzyka śmierci), a żerowanie ryby jest zgodne z II typem odpowiedzi (I, J, K, L) oraz (4) *Daphnia* popełniają błąd zarówno przy szacowaniu stężenia pokarmu, jak również, natężenia światła, a żerowanie ryby jest zgodne z III typem odpowiedzi (M, N, O, P). Istotnie statystycznie różnice w *intercepts* pokazane jako ** dla $P < 0,0013$ i *** dla $P < 0,00013$, różnice nieistotne jako ns.

Prace opublikowane w trakcie realizacji rozprawy

- Maszczyk P. 2016 – Miniature plankton columns to study the depth distribution of zooplankton at gradients of food, predation risk, temperature, and UV radiation – *Limnology and Oceanography Methods* 14: 210–223.
- Bartosiewicz, M., Jabłoński, J., Kozłowski, J. i Maszczyk, P. 2015 – Brood space limitation of reproduction may explain growth after maturity in differently sized *Daphnia* species – *Journal of Plankton Research*. 37: 417–428.
- Maszczyk P. i Gliwicz Z.M. 2014 – Selectivity by planktivorous fish at different prey densities, heterogeneities and spatial scales – *Limnology and Oceanography* 59: 68–78.
- Maszczyk P., Bartosiewicz M., Jurkowski J.E., Wyszomirski T. 2014 – Interference competition in a planktivorous fish (*Rutilus rutilus*) at different prey densities and temperatures – *Limnology* 15: 155–162.
- Gliwicz Z. M., Maszczyk P., Jabłoński J., Wrzosek D. 2013 – Patch exploitation by planktivorous fish and the concept of aggregation as an antipredation defense in zooplankton – *Limnology and Oceanography* 58: 1621–1639.
- Maszczyk, P. i Bartosiewicz, M. 2012 – Threat of treat: the role of fish exudate in the growth and life history of *Daphnia* – *Ecosphere*. 3 (10): 1–19.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P., Uszko W. 2012 – Enhanced growth at low population density in *Daphnia*: the absence of crowding effects or relief from visual predation? – *Freshwater Biology* 57: 1166–1179.
- Maszczyk P. 2008 – Koncepcja rozmieszczenia idealnie swobodnego: czy tylko zasoby? – *Wiadomości Ekologiczne* 54: 113–141.