

Podczas gdy marzenia o podróżach w czasie od dawna lrozpalają udzką wyobraźnię, większość organizmów podejmuje regularne wyprawy ku przyszłości. Artykuł ten traktuje o sposobach, funkcjach, konsekwencjach, miejscach i okresach tych bezpowrotnych wędrówek.

Diapauza jako strategia przetrwania.

Wiadomości Ekologiczne 44: 279-303

Mirosław Ślusarczyk

1. Wstęp

Wszystkie organizmy posiadają mechanizmy umożliwiające tolerancję lub unikanie zmian warunków życiowych - nieodłącznej cechy wszystkich środowisk. Kiedy oddziaływanie lokalnych czynników środowiskowych przekroczy możliwość adaptacji organizmów, a migracja do bardziej sprzyjających środowisk nie jest możliwa, jedynym mechanizmem, który zapewnić im może przetrwanie jest wytwarzanie form spoczynkowych, odpornych na okresowe oddziaływanie niesprzyjających warunków. Mechanizm ten nazywać tu będę diapauzą, choć w dostępnej literaturze można znaleźć kilkadziesiąt innych terminów dla jego określenia.

Przedmiotem artykułu są ewolucyjne i ekologiczne aspekty diapauzy, jej funkcje, konsekwencje, koszty i sposoby indukcji. Moje zoologiczno-limnologiczne zainteresowania zaważyły w silnym stopniu na doborze przykładów ilustrujących prezentowane zagadnienia. Niemniej głęboko wierzę w to, że istota omawianego zjawiska pozostaje w gruncie rzeczy taka sama, niezależnie od systematycznej przynależności organizmów, u których możemy je obserwować.

Ze względu na powszechność zjawiska i różnorodność spotykanych rozwiązań zdefiniowanie diapauzy nie jest zadaniem łatwym. Trudno bowiem nie znaleźć wyjątków od arbitralnie wyznaczonych granic tego fenomenu. Proponuję więc za Danksem (1987) możliwie ogólną definicję:

Diapauza to sterowany wewnątrznie (hormonalnie lub neurohormonalnie) okresowy stan zahamowania rozwoju osobniczego.

Diapauza (ang. diapause, physiological rest, spontaneous arrest, prospective dormancy, auto-dormancy, endodormancy) to jeden z dwóch przejawów spowolnienia procesów rozwojowych, które najogólniej określa się angielskim terminem dormancy. O ile pierwszy z nich - diapauza, jest adaptacją powstałą w wyniku działania sił doboru naturalnego, drugi, z angielska zwany torpidity (synonimy: quiescence, oligopause, physical rest, consecutive dormancy, pseudo-diapause, ecodormancy) jest jedynie konsekwencją oddziaływania niekorzystnych czynników środowiskowych ograniczających normalne funkcjonowanie organizmu. Zazwyczaj oba zjawiska indukowane są przez zewnętrzne bodźce środowiskowe. Jednak w pierwszym przypadku bodźce te stymulują sterowany hormonalnie lub neurohormonalnie proces, który może trwać długo po ustąpieniu niekorzystnego czynnika. W drugim natomiast, bodźce środowiskowe są bezpośrednią przyczyną zmian fizjologicznych, po ustąpieniu których organizm szybko powraca do stanu normalnej aktywności życiowej, o ile jego struktury nie uległy uszkodzeniu, a funkcje upośledzeniu. Oba procesy mogą być jednak trudne do odróżnienia.

Niestety do dziś nie ma jednoznacznej terminologii związanej z wymienionymi zjawiskami. Często te same terminy używane są do opisu różnych zjawisk i odwrotnie, te same w gruncie rzeczy zjawiska, występujące u różnych organizmów, noszą różne nazwy, zresztą nie tylko w języku polskim. I tak np. Lang i in. (1987) przytaczają około 40 różnych terminów określających stan zahamowanego wzrostu roślin. Ogromny bałagan w nomenklaturze jest konsekwencją, trwającej do dzisiaj izolacji badaczy pracujących nad podobnym zagadnieniem - spowolnionym rozwojem - różnych organizmów. Niezbędne wydaje się dziś podjęcie próby syntetycznego opisu wymienionych zjawisk występujących u różnych organizmów, jak też uporządkowanie stosowanego nazewnictwa.

Po raz pierwszy termin diapauza został użyty przez Wheelera w roku 1893, dla określenia zahamowanego rozwoju jaj pasikonika *Conocephalus ensiferum*; jedenaście lat później Henneguy rozszerzył go o różne przejawy powstrzymanego rozwoju innych owadów. Obecnie termin ten stosuje się w odniesieniu do analogicznego zjawiska u różnych zwierząt, głównie bezkręgowców. Nie używa się go natomiast dla określenia podobnego zjawiska występującego u roślin. W tym artykule odchodzę od przyjętej konwencji i wspólnym terminem diapauza określam wszelkie zjawiska mieszczące się w wyżej przytoczonej definicji, niezależnie od gatunków w jakich występują. Niemniej, aby nie nadużywać tego określenia, na kilkunastu najbliższych stronach będę używać wymienne określeń: diapauza, faza spoczynkowa, spoczynek, uśpienie. Diapauzą określam różnorodne przejawy spowolnionego rozwoju mające charakter adaptacyjny, występujące u różnych organizmów. Mogą one polegać zarówno na zahamowaniu wszelkiej aktywności życiowej (aktywności metabolicznej) lub tylko na ograniczeniu najważniejszych przejawów tej aktywności (tj. rozwoju lub rozrodu), przy równoczesnym zachowaniu wysokiego tempa procesów metabolicznych. W każdym przypadku tempo propagacji genotypu takich organizmów ulega spowolnieniu. W określeniu tym mieszczą się więc "klasyczne" przypadki produkcji form spoczynkowych przez bezkręgowce (jaja przetrwalne, cysty, larwy przetrwalne), bakterie (spory), pierwotniaki (cysty, spory), grzyby (zarodniki, spory), rośliny (zarodniki, spory, nasiona, organy śpiące), jak i mniej powszechnie akceptowane jako forma diapauzy zjawiska okresowego zahamowania procesów rozrodczych (tzw. reproduktywnej diapauzy), czy "snu zimowego" kręgowców.

2. Diapauza w ontogenezie organizmów

Diapauza pojawia się na różnych etapach rozwoju różnych organizmów, od wczesnej embriogenezy do późnej starości. Zajmuje ona przy tym najczęściej jedno, uwarunkowane genetycznie miejsce w ontogenezie osobników poszczególnych gatunków. "Decyzja" o rozpoczęciu diapauzy należy do osobnika lub podejmowana jest przez jego rodziców, zwłaszcza w przypadku uśpienia na wczesnych etapach rozwoju osobniczego. Wytwarzanie form spoczynkowych powszechnie związane jest z rozrodem, z produkcją potomstwa zapadającego w obligatoryjną diapauzę (spory, nasiona, jaja przetrwalne). Wytwarzające je osobniki semelparyczne (rozmnajające się jednokrotnie) w konfrontacji ze zmienionym środowiskiem zazwyczaj giną. W stan spoczynku zapada cały osobnik, bądź też, jak to ma miejsce u roślin wieloletnich, tylko wyspecjalizowane organy takie jak: kłącza, pąki śpiące czy bulwy, z których odtwarzany jest organizm po ustąpieniu czynnika selekcyjnego.

Diapauza może mieć charakter obligatoryjny i pojawiać się w rozwoju każdego osobnika lub też fakultatywny i występować u niektórych tylko osobników lub kohort, narażonych bezpośrednio na oddziaływanie czynników selekcyjnych. Pierwszy typ występuje zazwyczaj u gatunków długowiecznych, w środowiskach, w których każdy osobnik narażony jest na działanie stresu środowiskowego. Drugi typ występuje u gatunków o krótkim, w porównaniu z częstotliwością zmian presji czynników selekcyjnych, czasie generacji, np. u planktonowych skorupiaków i wrotków, których długość życia nie przekracza zazwyczaj kilku tygodni, w zmiennym sezonowo środowisku (Hutchinson 1967).

Osobniki większości gatunków zamieszkujące sezonowo zmienne środowiska swój cykl życiowy zamykają w obrębie jednej fazy cyklu zmian środowiskowych, rozwój i rozród odbywając w okresach sprzyjających, a formy przetrwalne wytwarzając przed nastaniem niekorzystnych warunków. Osobniki tych gatunków mają więc zazwyczaj tylko jedną fazę spoczynkową, np. większość roślin jednorocznych wytwarza nasiona raz tylko w cyklu

życiowym. Rozwój organizmów o dłuższych cyklach życiowych (w stosunku do tempa zmian środowiskowych) przebiega często w kilku etapach przedzielonych okresami diapauzy. Kolejne formy spoczynkowe zabezpieczają wówczas organizm przed oddziaływaniem różnych, bądź tych samych czynników środowiskowych w różnym czasie. I tak wiele gatunków pasikonikowatych mających dwuletni cykl rozwojowy pierwszą zimę spędza w postaci jaj przetrwalnych, drugą natomiast w postaci diapauzującej larwy (Pickford 1953). Z kolei u wielu gatunków stawonogów zamieszkujących tereny arktyczne, gdzie krótkie lato pozwala jedynie na jedną wylinkę w sezonie, diapauza występuje w kilku kolejnych stadiach rozwojowych (Danks 1981). U organizmów długowiecznych, np. drzew żyjących setki lat, faza spoczynkowa występuje wielokrotnie, corocznie w okresie zimowym, na różnych etapach rozwoju ontogenetycznego.

3. Fenologia diapauzy

Występowanie, termin i forma diapauzy zależą zazwyczaj od lokalnych warunków środowiskowych. Wraz ze zmianą okresu oddziaływania i nasilenia czynników selekcyjnych, można obserwować zmienność ww. parametrów w różnych rejonach geograficznych u osobników różnych, a nawet tych samych gatunków, np. brak diapauzy u wioślarek planktonowych w środowiskach względnie stabilnych, letnią diapauzę (estywację) w strefie subtropikalnej, diapauzę zimową (hibernację) w strefie klimatu umiarkowanego i arktycznego, której czas trwania wydłuża się na wraz ze wzrostem szerokości geograficznej (Stross 1971, Frey 1982). Szeroko rozpowszechnione gatunki owadów, które w rejonach północnych zimą najczęściej w stanie uśpienia, na południu mogą zapadać w diapauzę w okresie letnim, np. *Coccinella septempunctata* (Hodek i in. 1984), bądź też jak np. u motyla *Papilio polyxenes* faza spoczynkowa nie pojawia się wcale (Blau 1981). Odmierna reakcja osobników tego samego gatunku na czynniki stresowe występujące w różnym miejscu lub czasie może wynikać z selekcji genotypów wykazujących określone reakcje, spośród zróżnicowanej genetycznie populacji, lub też może być wynikiem zaprogramowanej plastycznej reakcji określonych genotypów lub stadiów rozwojowych na różny zestaw bodźców indukujących diapauzę.

Po ustąpieniu powtarzalnego czynnika selekcyjnego, diapauza zazwyczaj jest przerywana. U wielu gatunków obserwuje się jednak występowanie tzw "przedłużonej diapauzy" (ang. ELD - extra long diapause, superpause, hyperpause), gdy część form przetrwalnych pozostaje w spoczynku pomimo powrotu korzystnych warunków środowiskowych, "budząc" się dopiero w następnej lub kolejnej sprzyjającej fazie okresowych zmian środowiska. Stadia przetrwalne nie mogą pozostawać w uśpieniu nieskończenie długo. Maksymalny okres spoczynku ograniczony jest przez poziom ich metabolizmu i ilość zgromadzonych substancji zapasowych. Rekordzistami są tu stadia przetrwalne na wczesnych etapach ontogenezy, wymagające stosunkowo niewiele substancji zapasowych. Ponadto metabolizm tych form, ze względu na prostszą budowę, może być w silniejszym stopniu ograniczony, niż form na późniejszych etapach rozwoju. I tak np. jaja przetrwalne słodkowodnego widłonoga *Diaptomus sanguineus* zdolne są do rozwoju po ponad trzystu latach uśpienia, choć wartość adaptatywną mogą mieć już kilkutygodniowe okresy spoczynku (Hairston i in. 1995). Dłuższe okresy uśpienia zanotowano u nasion kilku gatunków roślin (Oren i Bass 1978). W specyficznych warunkach spoczynek nasion może trwać nawet dłużej. Odkryte w plejstoceńskiej zmarzlinie nasiona łubinu zachowały zdolność kiełkowania po 10 000 latach uśpienia (Porsild i in. 1967). Jednak do rekordowych wyników należy podchodzić z ostrożnością, wiarygodność podobnych doniesień była bowiem wielokrotnie podważana (Oren i Bass 1978). Niemniej jednak metabolizm wieloletnich form spoczynkowych, z powodu ograniczonych możliwości wyposażania ich w substancje zapasowe, musi być niezmiernie spowolniony, wręcz bliski zeru (anabioza). Badania aktywności metabolicznej jaj spoczynkowych skorupaika *Artemia franciscana*, prowadzone przez Clegga i współpracowników (Clegg i in. 1996, Clegg 1997), nie wykryły najmniejszych śladów takiej aktywności, co uwzględniając czułość użytej metody badawczej wskazuje na co najmniej 50 000-krotne spowolnienie procesów metabolicznych jaj przetrwalnych w porównaniu z metabolizmem form aktywnych. *Artemia* nie należy przy tym do rekordzistów pod względem czasu pozostawania w spoczynku. Zastanawiające jest w jaki sposób, przy niemal zerowym tempie metabolizmu, formy spoczynkowe utrzymują stabilność materiałów i struktur komórkowych. Podczas gdy aktywne osobniki mogą naprawić lub też zastępować uszkodzone elementy komórkowe, formy przetrwalne wzmacniają prawdopodobnie ich stabilność wykorzystując substancje "konserwujące", takie jak dwucukier trehalozę, czy też białko p26 występujące w strukturach przetrwalnych w wysokich koncentracjach (Jacksson i Clegg 1996, Liang i in. 1997). Tempo metabolizmu form przetrwalnych innych, zbadanych dotychczas gatunków różni się w znacznie mniejszym stopniu, tj. kilku- lub kilkunastokrotnie w porównaniu z metabolizmem aktywnych osobników (Danks 1987, Alekseev i Starobogatov 1996).

4. Odporność na czynniki środowiskowe

Zdaniem wielu autorów odporność na działanie czynników środowiskowych i diapauza to dwa zjawiska zbieżne w czasie, lecz od siebie niezależne (Salt 1961, Minder i Chesnek 1970, Baust 1982, Gehrken 1985). Nie zawsze bowiem formy spoczynkowe odporne są w większym stopniu na oddziaływanie naturalnych czynników selekcyjnych niż aktywne osobniki. Wartość adaptatywną może mieć już sama zdolność spowolnienia metabolizmu. "Sen zimowy" wielu gatunków ssaków nie zwiększa ich tolerancji na oddziaływanie ekstremalnych czynników abiotycznych (np. temperatury). Pozwala "jedynie" przetrwać okresy niedoboru pokarmu bez konieczności, kłopotliwego w tym okresie, uzupełniania zapasów energetycznych i wody. Zmiany fizjologiczne związane ze spowolnieniem metabolizmu form przetrwalnych mogą powodować wzrost tolerancji tych form na niektóre czynniki środowiskowe, np. niskie stężenie tlenu, oddziaływanie substancji toksycznych, niedobory pokarmu lub wody. Zwykle formy uśpione charakteryzują się wzmoczoną odpornością na oddziaływanie ekstremalnych czynników, co wskazuje na wyraźną selekcję takiego mechanizmu. Zwiększona odporność może trwać przez cały okres diapauzy lub tylko przez jej pewien okres, w którym osobniki narażone są na oddziaływanie czynnika selekcyjnego (Lozina-Lozinski 1974).

Najbardziej typowa dla form przetrwalnych jest odporność na oddziaływanie skrajnych czynników fizycznych (wysychanie, oddziaływanie wysokiej lub niskiej temperatury, mutagenne promieniowanie UV), rzadziej chemicznych (niskiego stężenia tlenu, ekstremalnej wartości pH lub zasolenia). Formy spoczynkowe mogą wykazywać zadziwiająco wręcz odporność na oddziaływanie ekstremalnych wartości tych czynników, np. jaja przetrwalne niektórych skorupiaków mogą przeżyć oddziaływanie temperatury bliskiej absolutnemu zeru, jak i bliskiej 100°C (Alekseev i Starobogatov 1996). Dzięki różnorodnym strukturom ochronnym utrudniającym ich zjedzenie (kolce, mechaniczne wzmocnienia osłon) lub strawienie, stadia przetrwalne mogą być odporne na presję konsumentów, mogą wręcz nietknięte pasażować przez przewód pokarmowy (Mellors 1975, Gliwicz i Rowan 1984, SaintJean i Pagano 1995).

Najczęściej formy przetrwalne odporne są na oddziaływanie wielu czynników środowiskowych, chociaż wartość adaptatywną w lokalnym środowisku ma zazwyczaj tolerancja na jeden lub zaledwie kilka z nich. Odporność na różnorodne czynniki środowiskowe może wynikać z faktu uruchomienia mechanizmów ochronnych, skutecznych przed oddziaływaniem różnych czynników środowiskowych (np. produkcja osmotycznie czynnych substancji zabezpieczających komórki przed utratą wody wskutek przemarzania jak i wysychania - Block 1996). Może też wynikać z wielokrotnej adaptacji form przetrwalnych do tolerancji kolejnych czynników środowiskowych. Dyspersja osobników lub ich form przetrwalnych pomiędzy odmiennymi środowiskami może sprzyjać utrzymaniu "nabytej" odporności na oddziaływanie różnorodnych czynników selekcyjnych.

5 Funkcje diapauzy

5.1. Dyspersja w czasie

Diapauza postrzegana jest powszechnie jako adaptacja zapewniająca ochronę genotypu przed okresowym oddziaływaniem stresu środowiskowego przekraczającego zdolność tolerancji form aktywnych. Jest ona "pomostem w czasie" umożliwiającym rekolonizację środowisk lokalnych po okresach przejściowych "katastrof". Organizmy nie posiadające tej adaptacji nie są w stanie na trwałe zasiedlać środowisk, w których dochodzi do krótkotrwałego

nawet pogorszenia warunków życiowych. Zasięg ich występowania ogranicza się wówczas do środowisk względnie stabilnych oraz do miejsc zmiennych cyklicznie na ich obrzeżach, dokąd mogą migrować w okresach sprzyjających. Zasiadanie olbrzymich połaci ekosystemów lądowych i słodkowodnych strefy umiarkowanej i arktycznej, w których dochodzi do cyklicznych, znacznych zmian warunków środowiskowych, stało się, dla większości występujących tam obecnie poikilotermicznych gatunków, możliwe dopiero wraz z ewolucją diapauzy.

Nawet stabilne pod względem warunków abiotycznych środowiska bywają okresowo niesprzyjające z powodu silnego oddziaływania czynników natury biotycznej, takich jak konkurencja między- i wewnątrzgatunkowa, drapieżnictwo lub pasożytnictwo. Nadprodukcja potomstwa sprawia, że w każdym środowisku pogorszenie warunków jest jedynie kwestią czasu - populacje szybko bowiem wysycają pierwotnie sprzyjające środowiska. Rosnąca konkurencja nie tylko ogranicza realizację potencjału rozrodczego, lecz wręcz zagraża przeżyciu osobników. Diapauza i nierównoczesny rozwój może umożliwić czasowy podział atrybutów środowiska pomiędzy blisko spokrewnionymi organizmami: matki z potomstwem (parent offspring conflict) i potomstwa między sobą (sib competition) (Ellner 1986, Ellner 1987, Lundberg i in. 1996), ograniczając ich konkurencję. Diapauza pozwala też na unikanie skutków oddziaływania środowiska zmienionego przez organizmy własnego gatunku (Ellner i Hairston 1994) lub gatunków konkurencyjnych (Chesson i Warner 1981, Chesson 1983, Shmida i Ellner 1984), jak i bezpośredniego oddziaływania pasożytów (Ebert i Mangin, dane niepubl.) lub drapieżników (Strickler i Twombly 1975, Hairston 1987, Tuomi i in. 1994, Ślusarczyk 1995). Przedłużonej diapauzie przypisuje się ponadto funkcję ochronną przed występowaniem nieprzewidywalnych fluktuacji warunków środowiskowych, uniemożliwiających rozród lub przeżycie organizmów. Bez takiego zabezpieczenia linie genetyczne organizmów byłyby narażone w większym stopniu na wymarcie (Templeton i Levin 1979, Ellner 1985, Hairston i De Stasio 1988).

5.2. Dyspersja w przestrzeni

Wprawdzie zdolność do dyspersji i zdolność do diapauzy postrzegane są jako alternatywne sposoby radzenia sobie z ze zmianami warunków środowiskowych (por. rozdz. 10), to w pewnych sytuacjach obie strategie najwyraźniej wzajemnie się wspomagają.

Poprzedzającą diapauzę, występującą u wielu gatunków, migracja do lokalnych mikrosiedlisk, osłoniętych przed bezpośrednim oddziaływaniem czynników letalnych, niewątpliwie zwiększa szansę przetrwania niekorzystnych warunków środowiskowych. Z drugiej strony odporność na różnorodne warunki środowiskowe i spowolnienie procesów metabolicznych zwiększają szansę form przetrwalnych na rozległą dyspersję i rozwój w sytuacji znacznego rozproszenia miejsc dogodnych do zasiedlenia. Dzieje się tak zwłaszcza, gdy osiągnięcie tych miejsc wymaga dalekiej - długiej i "niebezpiecznej" wędrówki. Skorupiaki słodkowodne - wioślarki i widłonogi - to jedne z najbardziej rozpowszechnionych i jedne z pierwszych inwazyjnych organizmów zamieszkujących różnej wielkości, izolowane, wyspowo rozmieszczone zbiorniki wodne (Fryer 1996). Pokonanie przez nie w stanie aktywnym, strefy lądowej oddzielającej sąsiadujące zbiorniki jest mało prawdopodobne lub wręcz niemożliwe, zwłaszcza, gdy odległości pomiędzy zbiornikami są znaczne. Ekspansja ich możliwa jest dzięki przenoszeniu form przetrwalnych przez wiatr lub zwierzęta. Formy przetrwalne organizmów o ograniczonych możliwościach aktywnej dyspersji wyposażone są często w struktury ułatwiające ich bierny transport przez zwierzęta (smaczna owocnia otaczająca nasioną, haczyki, lepka powierzchnia), wodę (komory powietrzne utrzymujące nasioną lub jaja przetrwalne przy powierzchni wody), czy powietrze (niewielkie rozmiary, rozbudowana powierzchnia) (przeгляд tego typu adaptacji nasion można znaleźć w artykule Howe'a i Smallwood 1982). Dla wielu gatunków pasożytniczych struktury przetrwalne są często jedyną formą inwazyjną, zapewniającą horyzontalną transmisję pomiędzy kolejnymi, rozproszonymi żywicielami, np. u bakterii *Pasteuria ramosa* (Ebert 1996), pierwotniaków *Pleistophora intestinalis* (Ebert 1995), czy nicieni włosogłówki ludzkiej (*Trichiurus trichiura*), lub włosienia krętego (*Trichinella spiralis*) (Jura 1983).

5.3. Synchronizacja rozwoju osobniczego

Diapauza może być czymś więcej, niż tylko sposobem ochrony przed oddziaływaniem czynników ekstremalnych. Możliwa dzięki diapauzie synchronizacja rozwoju osobników w populacji i związane z nią masowe występowanie aktywnych form organizmów mogą ograniczać niebezpieczeństwo śmierci ze strony drapieżników (zwłaszcza w przypadku, gdy zdarzenia te mają dla drapieżnika nieprzewidywalny charakter). Charakter ochronny tego zjawiska może wynikać z kilku czynników, takich jak czysto statystyczny efekt "rozcieńczenia" ofiary, tj. zmniejszenie prawdopodobieństwa śmierci poszczególnych osobników w grupie (Bertram 1978, Fels i in. 1995), konfuzję drapieżnika i spadek jego efektywności łowieckiej, spowodowany dużą liczbą podobnych potencjalnych ofiar (Neill i Cullen 1974), czy choćby z powodu ograniczonej możliwości konsumpcji pokarmu przez drapieżnika. Synchronizacja rozwoju osobników w populacji może ponadto ułatwić znalezienie partnera w fazie rozrodczej, a tym samym zapłodnienie i wydanie potomstwa. Synchroniczny wylot oraz późniejszy lot godowy niektórych owadów, np. jętek, może odbywać się raz w roku, w ciągu zaledwie kilku godzin.

6. Konsekwencje

Diapauza niesie ze sobą określone konsekwencje, które nie powinny być utożsamiane z funkcjami tego mechanizmu, gdyż nie mają bezpośredniego dostosowawczego znaczenia dla osobników. Wytwarzanie form przetrwalnych może utrzymywać zarówno różnorodność genetyczną w obrębie populacji, jak i różnorodność gatunkową lokalnych biocenoz, umożliwiając w ten sposób czasowy podział atrybutów środowiska pomiędzy konkurencyjnymi organizmami o zmiennej w czasie sile konkurencyjnej (Chesson i Warner 1981, Chesson 1983, Shmida i Ellner 1984, Ellner i Hairston 1994). Diapauza nie jest jednak mechanizmem wystarczającym, który może zapewnić trwałe utrzymywanie się form i gatunków słabszych konkurencyjnie.

Obecność form przetrwalnych spowalnia tempo przemian puli genowej (ewolucji genotypów) w populacjach. Wytwarzanie form spoczynkowych, odpornych na oddziaływanie różnorodnych czynników środowiskowych, może bowiem ograniczać nacisk selekcyjny różnorodnych czynników środowiskowych na formy aktywne, a ściślej mówiąc może uwalniać organizmy od "konieczności" stosowania innych, alternatywnych mechanizmów ochronnych. Ponadto wydłużenie wskutek diapauzy czasu generacji osobników ogranicza liczbę pokoleń w jednostce czasu, a więc częstość okresów, w których dochodzi do konfrontacji i selekcji odmiennych genotypów (Templeton i Levin 1979). Ciągły dopływ "starszych" genotypów ze zdeponowanej w środowisku frakcji form przetrwalnych o przedłużonym okresie uśpienia nazywanej często "bankiem" (ang. seed bank - bank nasion u roślin, ang. egg bank - bank jaj u zwierząt) spowalnia z kolei tempo rozprzestrzeniania się w populacji "nowych" cech (Hairston i De Stasio 1988, Ellner i Hairston 1994, Hairston 1996). Konkurencyjne wyparcie starszych (słabszych) genotypów jest tym wolniejsze, im dłużej mogą one pozostawać w uśpieniu.

Pomimo spowalniającego wpływu na tempo przemian puli genowej populacji, diapauza paradoksalnie może sprzyjać procesowi specjacji gatunków. Rozprzestrzenianie form przetrwalnych do odległych środowisk może stanowić pierwszy krok w kierunku późniejszej allopatrycznej specjacji izolowanych populacji. W każdej, nawet synchronicznej populacji część osobników rozpoczyna lub przerywa diapauzę w różnym czasie. Jeśli taka cecha ma utrwalony genetycznie, kierunkowy charakter, może potencjalnie prowadzić do specjacji sympatrycznej, a ściślej mówiąc specjacji allochronicznej, będącej wynikiem izolacji genetycznej osobników o odmiennym okresie aktywności/reprodukcji (Tauber i Tauber 1977a, 1977b, Tauber i in. 1986).

7. Koszty diapauzy

7.1. Wprowadzenie

Selekcja i utrzymanie każdej adaptacji zachodzi pod warunkiem, że zyski jakie przynosi co najmniej równoważą jej koszty. Choć koszty związane z diapauzą wydają się szczególnie wysokie, szerokie jej rozpowszechnienie świadczy o dużych względnych korzyściach, jakie zyskują diapauzujące osobniki.

7.2. Zwolniony rozwój i rozmnażanie

Niewątpliwie główny koszt diapauzy związany jest ze skutkami spowolnionego wzrostu, rozwoju i rozrodu. Wytwarzanie form przetrwalnych w okresie, gdy rozwój i rozród jest możliwy powoduje spowolnienie tempa propagacji własnych genów, co w konsekwencji może prowadzić do spadku frekwencji genotypu "diapauzującej formy" w puli genowej populacji i jej konkurencyjnego wyparcia. Są to koszty, które uwidaczniają się w warunkach korzystnych do wzrostu i rozrodu, równoważone przez zyski wynikające ze zwiększonej przeżywalności, gdy wzrost i reprodukcja są w silnym stopniu ograniczone przez niekorzystne warunki.

Wytwarzanie form przetrwalnych może ograniczać tempo propagacji własnych genów także w bardziej bezpośredni sposób. Wioślarki z rodzaju *Daphnia* mogą składać do kilkudziesięciu jaj o natychmiastowym rozwoju albo najwyżej dwa jaja przetrwalne w jednym złoju. Złożenie jaj przetrwalnych może pociągać za sobą dalsze okresowe ograniczenie produkcji aktywnych form potomnych (Zaffagnini 1987, Ślusarczyk 1995).

7.3. Śmiertelność form przetrwalnych i wytwarzających je osobników

Spowolniony rozwój wydłuża czas oddziaływania na osobniki czynników środowiskowych, w tym czynników letalnych, zwiększa więc potencjalnie ryzyko śmierci. W stadium uśpienia repertuar mechanizmów obronnych jest ograniczony, osobniki nie mogą np. "aktywnie" (behawioralnie) bronić się przed oddziaływaniem niekorzystnych czynników. Z powodu zawieszenia mechanizmów naprawczych nawet drobne mechaniczne uszkodzenia mogą prowadzić do śmierci osobnika. Formy przetrwalne mogą być jedynym stadium rozwojowym, wrażliwym na oddziaływanie określonych czynników selekcyjnych, przykładowo, nasiona mogą być dla wielu gatunków zwierząt podstawowym źródłem pokarmu.

Śmiertelność form przetrwalnych może także wynikać z błędnej kontroli okresu występowania diapauzy. Wcześniejsze jesienne lub nagle wiosenne przymrozki mogą powodować znaczną śmiertelność wśród aktywnych organizmów. Wyjątkowo łagodna zima może być dla form przetrwalnych bardziej tragiczna w skutkach niż zima mroźna. Wyższa temperatura zimą może się przyczynić do wyczerpania substancji zapasowych, zanim nastąpi odpowiedni moment do przerwania diapauzy (Remmert 1985).

Wytwarzanie potomnych form przetrwalnych może wiązać się też ze zwiększonym ryzykiem śmierci dla wytwarzających je osobników. Obecność jaj przetrwalnych w komorach łęgowych *Daphnia* może ekspozycjonować "ciężarne" samice na oddziaływanie czynników selekcyjnych. Dobrze widoczne jaja przetrwalne zwiększają atrakcyjność "ciężarnych" samic dla ryb, choć same, są w dużym stopniu odporne na spasanie przez drapieżniki (Mellors 1975). Obciążone przetrwalną formą osobniki mogą mniej sprawnie unikać oddziaływania lokalnych czynników środowiskowych, w tym drapieżników. Produkcja potomnych form przetrwalnych może także znacznie uszczuplać zasoby energetyczne matek, zmniejszając ich odporność na oddziaływanie czynników środowiskowych.

7.4. Metaboliczne koszty przestawienia metabolizmu

Składać się na nie mogą, trudne do oszacowania, koszty związane z przestawieniem metabolizmu z aktywnego wzrostu i rozwoju na metabolizm struktur przetrwalnych i odwrotnie, koszty wyposażenia form przetrwalnych w struktury i substancje ochronne oraz w substancje zapasowe. Stadia przetrwalne wyposażone są zazwyczaj obficie w substancje zapasowe, np. zapasy tłuszczu mogą stanowić ponad połowę suchej masy form przetrwalnych wielu gatunków owadów (Danks 1987).

7.5. Koszty rozmnażania płciowego

U organizmów cyklicznie partenogenetycznych (heterogonia), np. u wioślarek, wrotków, mszyc, produkcja form przetrwalnych związana jest najczęściej z fazą rozmnażania płciowego, która pociąga za sobą dodatkowe koszty omówione szeroko w wielu artykułach (m.in. Lewis 1987). Są to m.in. koszty:

- rozrzedzenia genomu - 50% redukcji udziału własnych genów w genomie potomstwa,
- rekombinacji materiału genetycznego (utruty korzystnych kombinacji genów lub chromosomów),
- ryzyka niezaplodnienia,
- ekspozycji na oddziaływanie drapieżników i pasożytów, związanej z koniecznością kojarzenia się osobników obu płci,
- selekcji płciowej (konkurencji o samca/samicę, oraz koszty dymorfizmu płciowego), - inne, np. spowolnienie tempa procesów komórkowych (mejozy, syngamii, kariogamii).

8. Czynniki decydujące o ewolucji diapauzy

Do powstania mechanizmu diapauzy dochodzi zapewne w środowiskach, w których na skutek oddziaływania czynników selekcyjnych następuje znaczny, okresowy i powtarzalny spadek dostosowania organizmów. Tylko silne czynniki selekcyjne mogą prowadzić do powstania tego mechanizmu. Koszty diapauzy wydają się bowiem szczególnie wysokie. Do obrony przed skutkami słabiej działających czynników środowiskowych zaangażowane być mogą inne, mniej kosztowne, skuteczne adaptacje. Z oczywistych względów, do selekcji diapauzy nie może dojść w warunkach permanentnego oddziaływania czynnika selekcyjnego. Co więcej - przerwa pomiędzy okresami jego oddziaływania musi pozwolić osobnikom na osiągnięcie następnej fazy rozwojowej, w której diapauza jest możliwa. Warunkiem koniecznym powstania jakiegokolwiek adaptacji, w odpowiedzi na oddziaływanie okresowego czynnika jest z kolei jego powtarzalność. Ewolucji tego mechanizmu może sprzyjać dodatkowo wysoka przewidywalność zmian czynnika selekcyjnego, choć teoretycznie nie jest ona warunkiem koniecznym (por. rozdz. 9).

Nie tylko oddziaływanie skrajnych, letalnych czynników faworyzuje diapauzę. Bez pomyślnego rozrodu dostosowanie osobników jest równe zeru, nawet jeśli osobniki dorosłe "doskonale" sobie radzą w określonym środowisku. Oddziaływanie czynników ograniczających rozród lub szansę przeżycia młodych osobników (zwykle najbardziej wrażliwych) może prowadzić do okresowego zaprzestania rozrodu lub zahamowania rozwoju zarodka (Renfree 1978), zwanych reproduktywną diapauzą, a w przypadku przedłużających się okresów niesprzyjających powinny prowadzić do ewolucji klasycznej diapauzy.

Zdeponowane w środowisku stadia przetrwalne mogą stanowić zabezpieczenie przed oddziaływaniem wielu czynników środowiskowych. Nie znaczy to jednak, że wszystkie czynniki, które o to podejrzewamy, brały lub biorą udział w selekcji tej adaptacji. Ochronna rola form przetrwalnych przed ich oddziaływaniem może mieć bowiem jedynie charakter przypadkowy i wynikać z obecności w środowisku stadiów przetrwalnych wyprodukowanych "w celu" ochrony przed innymi czynnikami.

Do tej pory zaledwie kilka czynników środowiskowych rozpoznano jako czynniki ulmatywne, decydujące o ewolucji diapauzy. Spośród nich najlepiej

rozpoznanym i najpowszechniej występującym jest oddziaływanie skrajnych czynników abiotycznych: wysokiej lub niskiej temperatury i zbyt niskiej wilgotności środowiska. Tylko niewiele organizmów, kosztem znacznych wydatków energetycznych, jest odpornych na długotrwałe oddziaływanie temperatur spoza zakresu 0-40°C (wyznaczonego z jednej strony przez temperaturę zrzepnięcia wody, z drugiej przez temperaturę denaturacji białek). Większość organizmów wodnych nie toleruje najmniejszych zmian wilgotności, występujących w drobnych zbiornikach efemerycznych. Funkcjonowanie organizmów lądowych, broniących się nieskutecznie przed ubytkiem wody z organizmu, możliwe jest jedynie pod warunkiem okresowego uzupełniania tych zapasów. Brak wody doskwierać może nie tylko w gorących, suchych środowiskach, lecz także zimą, w chłodnym klimacie, gdy zamrożona woda niedostępna jest dla większości organizmów. Zmiany powyższych czynników w wielu środowiskach mają sezonowy, wysoce przewidywalny charakter. Sprzyja to ewolucji mechanizmów obronnych, w tym diapauzy. Rola innych czynników abiotycznych w selekcji diapauzy, podobnie jak wpływ czynników biotycznych (drapieżnictwa, konkurencji i pasożytnictwa, może z wyjątkiem roli pokarmu) jest znacznie słabiej rozpoznana.

Występująca u większości organizmów zamieszkujących strefę umiarkowaną zimowa diapauza związana jest zapewne nie tylko z obroną przed skrajnymi warunkami fizycznymi, ale także przed występującym w tym okresie brakiem pokarmu i wody. Wytwarzanie form przetrwalnych w naturalnych populacjach wielu gatunków zbiega się w czasie z okresowym ograniczeniem ilości lub dostępności pokarmu (Danks 1987, Alekseev 1990). Ponadto było ono stymulowane wielokrotnie w warunkach eksperymentalnych niską koncentracją pokarmu (Banta 1939, D'Abramo 1980).

Istnieje zaledwie kilka dowodów świadczących o roli drapieżnictwa w selekcji mechanizmu produkcji form przetrwalnych. Wszystkie one dotyczą diapauzy słodkowodnych skorupiaków planktonowych: widłonogów z rzędu Cyclopoida (Nilssen 1977) i Calanoida (Hairston i Munns 1984, Hairston 1987) oraz wioślarek (Ślusarczyk 1995, Pijanowska i Stolpe 1996) spowodowanej drapieżnictwem ryb lub drapieżnych bezkręgowców.

Rola konkurencji w selekcji diapauzy, teoretycznie możliwa (Ellner 1987), pozostaje wciąż słabo udokumentowana. W sytuacji przegęszczenia naturalnych populacji wielu gatunków dochodzi często do tworzenia struktur przetrwalnych (Danks 1987, Alekseev 1990). Nie wiadomo jednak, czy obserwowana diapauza w okresach nasilenia oddziaływań konkurencyjnych indukowana jest bezpośrednio przez samą obecność konkurentów, czy też przez towarzyszący przegęszczeniu ubytek zasobów. Aktywne fazy cykli życiowych gatunków o podobnych niszach pokarmowych zamieszkujących te same środowiska często rozmiągają się w czasie. Dobrze widoczne jest to w przypadku roślin (np. stopniowy, piętrowy rozwój roślin runa leśnego, podszytu i drzew wiosną), których podobne wymagania pokarmowe (w stosunku do światła, wody i pierwiastków biogennych) sprawiają, że konkurencja między nimi jest szczególnie silna.

Znany mi jest zaledwie jeden przykład, który może wskazywać na pasożytnictwo, jako ultimatywny czynnik diapauzy. W eksperymentalnie zainfekowanej paszowatym pierwotniakiem *Tuzetia* sp. grupie wioślarek *D. magna*, Ebert i Mangin (dane niepubl.) obserwowali zwiększoną produkcję jaj przetrwalnych w porównaniu z pozabawioną pasożytów grupą kontrolną. Sami autorzy otrzymują efekt przypisują procesowi płciowemu (nierozdzielnie związanego u tego gatunku z produkcją form przetrwalnych), który miałby ich zdaniem, zgodnie z hipotezą Czerwonej Królowej (Van Valen 1973), przyspieszać ewolucję form odpornych na oddziaływanie pasożytów. Wytwarzanie form przetrwalnych jako ochrona linii genetycznej przed okresowym oddziaływaniem pasożytów może być prostszym, komplementarnym wytłumaczeniem zaobserwowanego zjawiska.

9. Regulacja diapauzy

9.1 Wprowadzenie

Skuteczność diapauzy zależy w dużym stopniu od sprawnego sposobu kontroli jej występowania. Zbyt późna indukcja może zakończyć się śmiercią osobnika, zanim zdąży on wytworzyć formy przetrwalne. Podobnie - zbyt wczesne przerwanie spoczynku. Wcześniejsza lub przedłużająca się diapauza może być wprawdzie bezpieczna, wydłuża jednak okres uśpienia zwiększając koszty tej adaptacji. Zarówno moment rozpoczęcia, jak i zakończenia fazy spoczynkowej powinien więc znajdować się pod silnym naciskiem doboru naturalnego.

9.2. Indukcja diapauzy

Wytworzenie form przetrwalnych wymaga czasu; "decyzja" o podjęciu ich produkcji musi więc poprzedzać wystąpienie lub nasilenie oddziaływania czynnika selekcyjnego. Konieczność wcześniejszej indukcji fazy spoczynkowej potęguje fakt, że diapauza występuje zazwyczaj tylko w ściśle określonym, specyficznym momencie rozwoju ontogenetycznego. Osobniki w różnym wieku potrzebują więc różnego czasu na osiągnięcie fazy rozwojowej, w której wytworzenie formy przetrwalnej jest możliwe (w tym lub następnym pokoleniu). W konsekwencji, w populacjach asynchronicznych, w których w momencie wystąpienia czynnika selekcyjnego osobniki mogą znajdować się na różnym etapie rozwoju, może dochodzić do selekcji stosunkowo wczesnego - optymalnego (bezpiecznego) momentu indukcji diapauzy, który zapewni "wszystkim" osobnikom, niezależnie od ich wieku, możliwość wytworzenia formy przetrwalnej (rys. 1a). Zgodnie z rozważaniami teoretycznymi, opierającymi się na powyższych założeniach (Taylor 1980, 1986, Taylor i Spalding 1989), pierwsze osobniki w populacji powinny wytwarzać formy przetrwalne około jedną generację przed nasileniem oddziaływania czynnika selekcyjnego (jest to ostatni moment przed wystąpieniem czynnika, w którym osobniki, znajdujące się w fazie rozwoju, w której diapauza jest możliwa, mają szansę wyprodukować formy przetrwalne). Okres ten może ulec niewielkiemu wydłużeniu, ze względu na fluktuacje okresu występowania "katastrofy" (Hairston i Munns 1984). Produkcja form przetrwalnych powinna być kontynuowana przez inne osobniki (znajdujące się na innym etapie rozwoju) aż do momentu nasilenia oddziaływania czynnika selekcyjnego. Okres produkcji form przetrwalnych w takich populacjach rozciągnięty jest więc w czasie. Zgodnie z teoretycznymi przewidywaniami, w populacji planktonowego skorupiaka *Diatomus sanguineus* pierwsze osobniki wytwarzają jaja przetrwalne kilka tygodni przed okresem występowania czynnika selekcyjnego, tj. około 1,3 czasu generacji wcześniej. Ostatnie osobniki - w momencie jego nadejścia (Hairston i Munns 1984, Hairston 1987).

Rozwój osobniczy organizmów niektórych gatunków dostosowany jest do przewidywalnych zmian warunków środowiskowych (w tym wystąpienia czynnika letalnego), powodując synchronizację ich ontogenezy. I tak np. w klimacie umiarkowanym, wegetacja i produkcja nasion wielu gatunków roślin runa leśnego odbywa się wczesną wiosną, zanim zostaną one zacenione przez wolniej rozwijające się drzewa. W rezultacie, w takich populacjach moment wytworzenia form przetrwalnych zachodzić może niemal równocześnie, dzięki czemu poprzedzać może tylko nieznacznie wystąpienie czynnika selekcyjnego (rys. 1b).

Selekcja efektywnego mechanizmu indukcji diapauzy jest możliwa jedynie wówczas, gdy oddziaływanie czynnika środowiskowego jest wysoce przewidywalne, tj. cykliczne lub poprzedzone odpowiednio wcześniej wiarygodnymi sygnałami o jego nadejściu. W siedliskach, w których zmiany środowiskowe są wysoce nieprzewidywalne, a mechanizm indukcji nieskuteczny, może dojść do selekcji spontanicznego sposobu produkcji form przetrwalnych. Zmniejsza on ryzyko ekstynkcji genetycznej linii osobników (Cohen 1966, Stearns 1976). Mechanizm ten może polegać na obligatoryjnej, równoczesnej lub naprzemiennej produkcji form spoczynkowych i produkcji form o natychmiastowym rozwoju, niezależnie od aktualnych warunków. Spontaniczna produkcja form przetrwalnych jest jednak niezmiernie kosztowna. Na taką rozrzutność mogą sobie pozwolić jedynie organizmy wytwarzające dużą liczbę stosunkowo "tanich" form przetrwalnych. W taki sposób wydaje się zachodzić rozwój osobników populacji słodkowodnego skorupiaka *Microcyclops varicans*, zasiedlającego drobne efemeryczne zbiorniki wodne. Podczas gdy część osobników w populacji zapada w diapauzę na wczesnym etapie rozwoju, pozostałe osobniki rozwijają się bez spoczynku. Z kolei potomstwo drugiej grupy dzieli się na dwie podgrupy osobników, z których pierwsze zapadają w diapauzę na wczesnym etapie rozwoju, drugie rozwijają się bez spoczynku. Podobny cykl może powtarzać się wielokrotnie (Alekseev i

Starobogatov 1996). Brak efektywnego sposobu indukcji diapauzy może być podstawową przeszkodą przy wykorzystaniu diapauzy do ochrony przed wieloma czynnikami selekcyjnymi, których występowanie ma nieprzewidywalny charakter.

9.3. Zakończenie diapauzy

W odróżnieniu od indukcji diapauzy, która musi być zainicjowana przed pogorszeniem się warunków środowiskowych, właściwy moment do przerwania diapauzy występuje po kolejnej zmianie środowiska, tj. po ponownym nastaniu sprzyjających warunków. Uśpione osobniki nie muszą więc przewidywać momentu korzystnych warunków życiowych. Wystarczy, że potrafią rejestrować przebieg zmian w środowisku. Proces wychodzenia z diapauzy jest najczęściej indukowany przez zewnętrzne sygnały środowiskowe. W przypadku braku naturalnych czynników sygnałowych, które zazwyczaj przerywają diapauzę, formy przetrwalne mogą budzić się z czasem "spontanicznie", niezależnie od panujących warunków lub też giną nie kończąc diapauzy (Eichorn 1977). Wrażliwość na bodźce indukujące proces wychodzenia z diapauzy u wielu gatunków roślin

(Bewley i Black 1985, Dennis 1994) i zwierząt (Danks 1987) pojawia się dopiero po pewnym okresie przebywania w określonych warunkach środowiskowych, np. nasiona wielu gatunków roślin strefy umiarkowanej kielkują dopiero po stratyfikacji, tj. kilku dniach, tygodniach lub miesiącach przebywania w określonym przedziale niskiej temperatury. Tego typu mechanizmy uważa się za sposób zabezpieczenia przed zbyt wczesnym wyjściem z diapauzy, co mogłoby nastąpić po przypadkowej, krótkotrwałej poprawie warunków środowiskowych.

Inną formą zabezpieczenia ciągłości linii genetycznej przed nieprzewidywalnymi fluktuacjami warunków środowiskowych jest wytwarzanie potomnych form przetrwalnych różniących się długością okresu uśpienia (Cohen 1966, Templeton i Levin 1979, Brown i Venable 1986). Mechanizm ten rozpowszechniony jest przede wszystkim wśród gatunków zamieszkujących niestabilne środowiska, w których zmiany warunków życiowych są wysoce nieprzewidywalne, np. w drobnych efemerycznych zbiornikach wodnych (Brendonck 1996), ruderalnych lub pustynnych środowiskach lądowych (Gutterman 1994). Wykorzystywany jest on także w środowiskach zmiennych cyklicznie.

Powrót do aktywnego rozwoju może następować bezpośrednio po fazie spoczynkowej lub też może być poprzedzony fazą odrętwienia (ang. torpidity). W drugim przypadku diapauza przerywana jest jeszcze w okresie oddziaływania niesprzyjających (lecz już nie letalnych) warunków środowiskowych. Pełna aktywność nie powraca jednak aż do momentu powrotu sprzyjających warunków. Wyjście z odrętwienia następuje szybciej niż z fazy uśpienia, co umożliwia wcześniejszą eksploatację sprzyjającego środowiska.

9.4. Czynniki bezpośrednio inicjujące początek i zakończenie diapauzy

Decyzja o rozpoczęciu lub przerwaniu diapauzy podejmowana jest najczęściej przy udziale różnorodnych bodźców środowiskowych, informujących o aktualnym lub przyszłym stanie środowiska. Obraz środowiska może być budowany na podstawie wielu lub tylko nielicznych sygnałów, niosących najistotniejsze informacje. Wybór czynnika sygnałowego zależy od wagi informacji jaką niesie, jego wiarygodności oraz od możliwości i kosztów jego recepcji. Czynniki sygnałowe nie muszą być przy tym bezpośrednio związane z wydarzeniem. Wystarczy, że są z nim jedynie silnie skorelowane (Pijanowska 1993). Kwestią sporną pozostaje nadal rola w indukcji diapauzy wewnętrznego zegara biologicznego organizmów (Takeda i Skopik 1997). Utrzymywane w stałych warunkach laboratoryjnych, pozbawione dopływu bodźców zewnętrznych, organizmy mogą wykazywać podobną sezonowość diapauzy, jak osobniki w warunkach naturalnych. Nie jest wykluczone, że w wielu przypadkach zmienne sezonowo sygnały środowiskowe odgrywają jedynie rolę czynników korygujących działanie zegara wewnętrznego, kontrolującego proces uśpienia.

W porównaniu z mnogością czynników przerywających diapauzę, repertuar bodźców ją indukujących jest bardzo ubogi. Bowiem nieliczne tylko sygnały są w stanie wiarygodnie informować o zbliżającej się zmianie warunków środowiskowych z odpowiednim wyprzedzeniem, istotnym dla efektywnego procesu indukcji fazy spoczynkowej (zazwyczaj wiarygodność czynników sygnałowych maleje wraz z wyprzedzeniem). Podstawowym czynnikiem sygnałowym indukującym diapauzę większości organizmów jest fotoperiod, tj. określony stosunek długości dnia do długości nocy lub też kierunkowa zmiana tego parametru (Danielewski 1965, Harper 1977, Danks 1987, Alekseev 1990). Zmiany długości dnia są szczególnie wyraźne na wyższych szerokościach geograficznych, gdzie diapauza jest zjawiskiem powszechnym. Cykliczny, wysoce powtarzalny charakter zmian tego parametru wykorzystywany jest przez organizmy do prognozowania zmiennych sezonowo wydarzeń środowiskowych różnej natury. Dowolnemu sezonowo zmiennemu wydarzeniu towarzyszy określony fotoperiod. Jego wystąpienie może więc być przewidziane na podstawie wcześniejszej wartości fotoperiodu zmieniającego się także w sposób cykliczny. Wyselekcjonowana może być przy tym reakcja na ten fotoperiod, który w sposób optymalny wyprzedza zmiany warunków środowiskowych.

Fotoperiod nie niesie jednak istotnych informacji o rzeczywistym stanie środowiska. Reakcja na określony fotoperiod może być więc modyfikowana na podstawie informacji niesionych przez inne bodźce środowiskowe, takie jak: temperatura, wilgotność środowiska, koncentracja tlenu, zasolenie, obfitość lub rodzaj pokarmu (Danielewski 1965, Danks 1987, Alekseev 1990). Spośród wymienionych czynników rola temperatury wydaje się szczególnie istotna. Sezonowe zmiany warunków termicznych (termoperiod) mogą w podobny sposób jak fotoperiod indukować diapauzę cykliczną (Fujiyama 1996). Czynnikiem ten wykorzystywany jest przede wszystkim w środowiskach, w których zmiany warunków termicznych są wysoce powtarzalne, a wykorzystanie fotoperiodu niemożliwe: w siedliskach bez dostępu światła (jaskinie, gleba), w okolicach okołorównikowych, gdzie sezonowe zmiany fotoperiodu są niewielkie, czy też w strefie polarnej, w której dzień lub noc polarna trwać mogą przez wiele dni lub tygodni. Temperatura otoczenia może wpływać na indukcję diapauzy także w inny, bardziej bezpośredni sposób - poprzez oddziaływanie na tempo rozwoju organizmów poikilotermicznych. Wraz ze zmianą temperatury zmienia się tempo ich metabolizmu, co wpływa w silnym stopniu na ich czas generacji, a więc także na optymalny moment indukcji diapauzy. Podczas gdy w temperaturze 20°C skorupiak *Moina macrocopa* osiąga dojrzałość płciową po 65 godzinach, w temperaturze 25°C - w ciągu zaledwie 38 godzin (Banta i Brown 1929). U wielu organizmów w warunkach niższej temperatury diapauza indukowana jest więc wcześniej (tzn. osobniki reagują na wcześniejszy fotoperiod). Umożliwia to terminowe wytworzenie form przetrwalnych, pomimo spowolnienia tempa procesów życiowych.

Zmienne sezonowo sygnały środowiskowe takie jak foto- lub termoperiod nie mogą wiarygodnie informować o wystąpieniu czynników niecyklicznych. Do kontroli mechanizmów chroniących przed tego typu wydarzeniami stosowane są natomiast sygnały bezpośrednio związane z ich oddziaływaniem. Sygnały te, choć niezmiernie wiarygodne, nie informują jednak o nadchodzących wydarzeniach z odpowiednim wyprzedzeniem, niezbędnym do terminowego wytworzenia form przetrwalnych. Stąd też zapewne wynika mniej częste ich wykorzystanie w procesie indukcji diapauzy. Brak lub zmiana jakości pokarmu (Banta 1939), obecność specyficznych substancji chemicznych wydzielanych przez drapieżniki (Ślusarczyk 1995, Pijanowska i Stolpe 1996) lub osobniki tego samego gatunku w warunkach przepełnienia (Banta 1939, Kleiven i in. 1992, Ban i Minoda 1994), to nieliczne sygnały bezpośredniego zagrożenia wykorzystywane przez wioślarki planktonowe do indukcji diapauzy. Wyjaśnienie w jaki sposób sygnały bezpośrednie mogą skutecznie kontrolować fazę spoczynkową wymaga jednak dalszych badań. Kluczem do rozwiązania tej zagadki jest prawdopodobnie stopniowy wzrost natężenia oddziaływania czynników selekcyjnych anonsowanych przez te sygnały. Letalna faza ich oddziaływania może być więc przewidziana na podstawie wcześniejszych zmian siły sygnału, co może umożliwić, przynajmniej niektórym osobnikom, wytworzenie form przetrwalnych przed jej nadejściem.

W odróżnieniu od indukcji diapauzy, zakończenie fazy spoczynkowej nie powinno poprzedzać zmiany (tym razem na lepsze) warunków środowiskowych. Czynniki sygnałowe nie muszą więc, choć mogą, informować o tym fakcie z wyprzedzeniem. Zakończenie diapauzy rzadziej niż jej indukcja odbywa się przy

udziale pośrednich czynników sygnałnych (foto- lub termoperiodu), częściej natomiast wykorzystywane są bodźce bezpośrednie, które bardziej wiarygodnie informują o zmianie istotnych dla rozwoju organizmów warunków środowiskowych. Przerwanie diapauzy następuje często po zmianie tych parametrów środowiska, które były sprawczym czynnikiem diapauzy. Wzrost temperatury środowiska jest powszechnym czynnikiem indukującym proces wychodzenia z sezonowej zimowej diapauzy roślin (Dennis 1994) i owadów (Danks 1987). Z kolei wzrost wilgotności środowiska umożliwia i indukuje rozwój form spoczynkowych wielu gatunków skorupiaków zamieszkujących efemeryczne zbiorniki wodne (Alekseev 1990), czy nasion roślin ze środowisk pustynnych i ruderalnych (Gutterman 1994).

Stymulacja rozwoju form przetrwalnych niektórych gatunków wymaga specyficznych sygnałów. Wysoka temperatura towarzysząca częstym pożarom nawiedzającym śródziemnomorskie zbiorowiska roślinne, stymuluje rozwój nasion wielu gatunków roślin charakterystycznych dla tego rejonu, np. *Calicotome villosa*, *Anthyllis hermanniae*, *Convolvulus elegantissimus*, *Rhus coriaria* i in. (Doussi i Thanos 1994). Niektóre pasożytnicze gatunki owadów wykorzystują informacje z układu hormonalnego żywiciela do synchronizacji własnego rozwoju (w tym diapauzy) z rozwojem żywiciela (Maselnikova 1961, Maselnikova i Chernysh 1973, Baronio i Sehnal 1980).

10. Uwagi końcowe

Problem zmienności warunków środowiskowych organizmy rozwiązują na kilka sposobów. Wszystkie organizmy mają szereg przystosowań fizjologicznych, morfologicznych lub behawioralnych, dzięki którym są w stanie tolerować pewien zakres zmian warunków środowiskowych. Zdolność tolerancji i różnorodność mechanizmów ochronnych rosną wraz ze stopniem uorganizowania organizmów. Stąd jak się wydaje produkcja form przetrwalnych stosunkowo najrzadziej spotykana jest u ptaków i ssaków, które w dużym stopniu uniezależniły się od występujących w zasiedlanych środowiskach wahań temperatury najpowszechniejszego ułtymatywnego czynnika diapauzy.

Jeśli środowisko zróżnicowane jest nie tylko czasowo, ale i przestrzennie, i jeśli możliwa jest okresowa dyspersja organizmów do miejsc sprzyjających, migracja zapewnić może alternatywne wobec diapauzy rozwiązanie (Venable i Lawlor 1980, Levin i in. 1984, Venable i Brown 1988). Gatunki zdolne do aktywnej lub biernej dyspersji wytwarzają rzadziej formy przetrwalne, niż gatunki o słabych możliwościach rozprzestrzeniania się. Zdolność pozostawania w uśpieniu tych pierwszych jest przy tym znacznie krótsza niż gatunków niemobilnych (Venable i Brown 1988, Rees 1993, 1996).

W sytuacji, gdy warunki środowiskowe uniemożliwiają okresowo rozród organizmów, nie powodując ich śmierci, szansę na wydanie potomstwa i kontynuację linii genetycznej, obok dwóch wymienionych wcześniej mechanizmów, może zapewnić powtórny lub wielokrotny rozród (ang. iteroparity) (Rees 1993, 1994). Zdolność nasion do pozostawania w uśpieniu jest odwrotnie proporcjonalna do długości życia roślin, które je wytwarzają, a ściślej mówiąc do długości okresu produkcji nasion. Podobne zależności długości życia i maksymalnego czasu pozostawania w uśpieniu znaleziono u skorupiaków (Hairston i Caceres 1996).

Każda z wymienionych alternatywnych strategii niesie ze sobą wysokie koszty, a skuteczność jednej z nich zmniejsza "potrzebę" ewolucji innych. Dlatego też diapauzę przede wszystkim można obserwować u organizmów krótkowiecznych, o słabych możliwościach dyspersji (biernej lub aktywnej) i niewielkich możliwościach tolerancji zmian warunków środowiskowych, zamieszkujących zmienne okresowo, izolowane środowiska (Venable i Brown 1988, Rees 1994, Hairston i Caceres 1996).

Podziękowania:

Serdecznie dziękuję prof. Z.M. Gliwiczowi, prof. S. Lewakowi, dr J. Pijanowskiej oraz anonimowemu recenzentowi, za uwagi dotyczące treści artykułu. Artykuł został przygotowany w ramach projektu promotorskiego zatytułowanego "Adaptatywne funkcje diapauzy i mechanizmy jej indukcji", finansowanego przez KBN (KBN 6PO4C-007-08).

Piśmiennictwo

- Alekseev V. R. 1990 - Diapauza u rakoobraznykh: ekologo-fizjologičeskije aspekty Nauka Press, Moskva.
- Alekseev V. R., Starobogatov Y. I. 1996 - Types of diapause in Crustacea: definitions, distributions, evolution - *Hydrobiologia*, 320: 15-26.
- Ban S., Minoda T. 1994 - Induction of diapause egg-production in *Eurytemora affinis* by their own metabolites - *Hydrobiologia*, 293: 185-189.
- Banta A. M., Brown L. A. 1929 - Control of sex in Cladocera. III. Localization of the critical period for control of sex - *Proc. Nat. Acad. Sci.* 15: 71-81.
- Banta A. M. 1939 - Studies on the physiology, genetics, and evolution of some Cladocera Department of Genetics, Carnegie Institution of Washington, Washington, Paper 39.
- Baronio P., Sehnal F. 1980 - Dependence of the parasitoid *Gonia cinerascens* on the hormones of its lepidopterous hosts - *J. Insect Physiol.* 26: 619-626.
- Baust J. G. 1982 - Environmental triggers to cold hardening - *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, 73: 563-570.
- Bertram B. C. R. 1978 - Living in groups: predators and prey (W: *Behavioural ecology*. Red. J. R. Krebs, N. B. Davies) - Blackwell Scientific Publications, Oxford, 64-96.
- Bewley J. D., Black M. 1985 - Seeds: Physiology of development and germination - Plenum Press, New York.
- Blau W. S. 1981 - Life history variation in the black swallowtail butterfly - *Oecologia*, 48: 116-122.
- Block W. 1996 - Cold or drought: the lesser of 2 evils for terrestrial arthropods - *Eur. J. Entomol.* 93: 325-339.
- Brendonck L. 1996 - Diapause, quiescence and hatching requirements: what we can learn from large freshwater brachiopods (Crustacea: Brachiopoda: Anostraca, Notostraca, 'Conchostraca') - *Hydrobiologia*, 320: 85-97.
- Brown J. S., Venable L. 1986 - Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporarily varying environments - *Am. Nat.* 127: 31-47.
- Chesson P. L. 1983 - Coexistence of competitors in a stochastic environment: the storage effect - *Lect. Notes Biomath.* 54: 188-198.
- Chesson P. L., Warner R. R. 1981 - Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems - *Am. Nat.* 117: 923-943.
- Clegg J. S. 1997 - Embryos of *Artemia franciscana* survive four years of continuous anoxia: the case for complete metabolic rate depression - *J. Exp. Biol.* 200: 467-475.
- Clegg J. S., Drinkwater L.E., Sorgeloos P. 1996 - The metabolic status of diapause embryos of *Artemia franciscana* (SFB) - *Physiol. Zool.* 69: 49-66.
- Cohen D. 1966 - Optimizing reproduction in a randomly varying environment - *J. Theor. Biol.* 12: 119-129.
- D'Abramo L. R. 1980 - The stimulus for the asexual-sexual switch in *Moina macrocopa* Limnol. *Oceanogr.* 25: 422-429.
- Danielewski A. S. 1965 - Photoperiodism and seasonal development of insects - Oliver and Boyd, London.
- Danks H. V. 1981 - Arctic arthropods. A review of systematic and ecology with particular reference to the North American fauna - Entomological Society of Canada, Ottawa.
- Danks H. V. 1987 - Insect dormancy: an ecological perspective - Biological Survey of Canada, Monogr. Ser. 1, National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Dennis F. G. Jr. 1994 - Dormancy: Manifestation and causes. (W: *Handbook of Plant Crop Physiology*. Red. M. Pessaraki. Marcel Dekker Inc.), New York, ss. 437-459.

- Doussi M. A., Thanos C. A. 1994 - Post fire regeneration of hardseed plants: ecophysiology of seed germination - Proc. 2nd Conf. Forest Fire Res. Vol. II, 25: 1035-1044.
- Ebert D. 1995 - The ecological interactions between a microsporidian parasite and its host *Daphnia magna* - J. Anim. Ecol. 64: 361-369.
- Ebert D., Rainey P., Embley T. M., Scholz D. 1996 - Development, life-cycle, ultrastructure and phylogenetic position of *Pasteuria ramosa* Metchnikoff 1888: rediscovery of an obligate endoparasite of *Daphnia magna* Straus - Philos. Trans. of the R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 351: 1689-1701.
- Eichorn O. 1977 - Autoekologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen KiefernBuschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym.: Diprionidae) - Anz. Schaedlingskd.
- Pflanzenschutz. Umweltschutz, 51: 65-69.
- Ellner S. 1985 - ESS germination strategies in randomly varying environments. I. Logistic-type models - Theor. Popul. Biol. 28: 50-79.
- Ellner S. 1986 - Germination dimorphism and parent-offspring conflict in seed germination J. Theor. Biol. 123: 173-185.
- Ellner S. 1987 - Competition and dormancy: a reanalysis and review - Am. Nat. 130: 798-803. Ellner S., Hairston N. G. Jr. 1994 - Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment - Am. Nat. 143: 403-417.
- Fels D., Rhisart A., Vollrath F. 1995 - The selfish crouton - Behaviour, 132: 49-55.
- Frey D. G. 1982 - Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern populations of Cladocera - Ecology, 63: 223-241.
- Fryer G. 1996 - Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans Hydrobiologia, 320: 1-14.
- Fujiyama S. 1996 - Annual thermal period regulating an 8-year life-cycle of a periodical diplopod, *Parafontaria laminata armigera* Verhoeff (Diplopoda) - Pedobiologia, 40: 541-547. Gehrken U. 1985 - Physiology of diapause in the adult bark beetle, *Ips acuminatus* Gyll., studied in relation to cold hardiness - J. Insect. Physiol. 31: 909-916.
- Gliwicz Z. M., Rowan M. 1984 - Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lake stocked with planktivorous fish - Limnol. Oceanogr. 29: 1290-1299. Gutterman Y. 1994 - Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts - Bot. Rev., 60: 373-425.
- Hairston N. G. 1987 - Diapause as a predator-avoidance adaptation (W: Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities, Red. W. C. Kerfoot, A. Sih) - University Press of New England, Hanover, London, 281-290.
- Hairston N. G. 1996 - Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments Limnol. Oceanogr. 41: 1087-1092.
- Hairston N. G., Caceres C. E. 1996 - Distribution of crustacean diapause: microevolutionary and macroevolutionary pattern and process - Hydrobiologia, 320: 27-44.
- Hairston N. G. Jr., De Stasio B. T. Jr. 1988 - Rate of evolution slowed down by a dormant propagule pool - Nature, 336: 239-242.
- Hairston N. G. Jr., Munns W. R. Jr. 1984 - The timing of copepod diapause as an evolutionary stable strategy - Am. Nat. 123: 733-751.
- Hairston N. G., Vanbrunt R. A., Kearns C. M., Engstrom D. R. 1995 - Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank - Ecology, 76: 1706-1711.
- Harper J. L. 1977 - Population biology of plants - Academic Press, New York.
- Hodek I., Okuda T., Hodkova M. 1984 - Reverse photoperiodic responses in two subspecies of *Coccinella septempunctata* - Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere, 111: 439-448.
- Howe H. F., Smallwood J. 1982 - Ecology of seed dispersal - Annu. Rev. Ecol. Syst. 13: 201-228.
- Hutchinson G. E. 1967 - A treatise on limnology. Volume II. Introduction to lake biology and limnoplankton - John Wiley & Sons, INC., New York, London, Sydney.
- Jackson S. A., Clegg J. S. 1996 - Ontogeny of low molecular weight stress protein p26 during early development of the brine shrimp, *Artemia franciscana* - Dev. Growth Differ. 38: 153-160.
- Jura C. 1983 - Bezkregowce - PWN, Warszawa.
- Kleiven O. T., Larsson P., Hobaek A. 1992 - Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli - Oikos, 65: 197-206.
- Lang G. A., Early J. D., Martin C. G., Darnell R. L. 1987 - Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research - Hortscience, 22: 371-377. Levin S. A., Cohen D., Hastings A. 1984 - Dispersal strategies in patchy environments - Theor. Popul. Biol. 26: 165-191.
- Lewis W. M. Jr. 1987 - The cost of sex (W: The evolution of sex and its consequences Red. S. C. Stearns) - Birkhauser Verlag, Basel, Boston, ss. 33-55.
- Liang P., Amons R., Macrae T., Clegg J. S. 1997 - Purification, structure and in vitro molecular-chaperone activity of *Artemia* p26, a small heat-shock/alfa-crystallin protein - Eur. J. Biochem. 243, 225-232.
- Lozina-Lozinski L. K. 1974 - Studies in cryobiology - Wiley, New York, Toronto.
- Lundberg S., Nilsson P., Fagerstrom T. 1996 - Seed dormancy and frequency-dependent selection due to sib competition: the effect of age-specific gene-expression - J. Theor. Biol. 183: 9-17.
- Maslennikova V. A. 1961 - Effect of the host's hormones on the diapause in *Pteromalus puparum* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea) - Dokl. Akad. Nauk SSSR, 139: 249-251.
- Maslennikova V. A., Chernysh S. I. 1973 - Effect of ecdysterone on determination of diapause of *Pteromalus puparum* L. - Dokl. Akad. Nauk SSSR, 213: 480-482.
- Mellors W. R. 1975 - Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion - Ecology 56: 974-980.
- Minder I. F., Chesnek S. I. 1970 - Dependence of cold resistance of the Colorado beetle from the time of diapause - Zool. Zh. 49: 855-861.
- Neill S. R., Cullen J. M. 1974 - Experiments whether schooling by their prey affects hunting behaviour of cephalopods and fish predators - J. Zool. 172: 549-569.
- Nilssen J. P. 1977 - Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods - Mem. Inst. Ital. Idrobiol. Dott. Marco Marchi, 34: 187-196.
- Oren L. J., Bass L. N. 1978 - Principles and practices of seed storage - U. S. Department of Agriculture, Washington D. C.
- Pickford R. 1953 - A two-year life-cycle in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) overwintering as eggs and nymphs - Can. Entomol. 85: 9-14.
- Pijanowska J. 1993 - Diel vertical migration in zooplankton: fixed or inducible behavior? Arch. Hydrobiol. 39: 89-97.
- Pijanowska J., Stolpe G. 1996 - Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish - J. Plankton Res., 18: 1407-1412.
- Porsild A. E., Harington C. R., Mulligan G. A. 1967 - *Lupinus arcticus* Wats. grown from seeds of pleistocene age - Science, 158: 113-114.
- Rees M. 1993 - Trade-offs among dispersal strategies in British plants - Nature, 366: 150-152. Rees M. 1994 - Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure - Am. Nat. 144: 43-64.
- Rees M. 1996 - Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size - Philos. Trans. R. Acad. Sci. 351: 1299-1308.
- Reefree M. B. 1978 - Embryonic diapause in mammals - a developmental strategy (W: Dormancy and developmental strategy. Red. M. E. Clutter) - Academic Press, New York, San Francisco, London, 1-46.
- Remmert H. 1985 - Ekologia - PWRiL, Warszawa.
- Saint-Jean L., Pagano M. 1995 - Egg mortality through predation in egg-carrying zooplankters: studies on heterobranchus-longifilis larvae fed on copepods, cladocerans and rotifers - J. Plankton Res. 17: 150-151.

- Salt R. W. 1961 - Principles of insect cold-hardiness - *Annu. Rev. Entomol.* 6: 55-74.
- Shmida A., Ellner S. 1984 - Coexistence of plant species with similar niches - *Vegetatio*, 58: 29-55.
- Stearns S. C. 1976 - Life-history tactics: a review of the ideas - *Q. Rev. of Biol.* 51: 3-47. Strickler J. R., Twombly S. 1975 - Reynolds number, diapause and predatory copepods - *Verh. Int. Vereinig. Limnol.* 19: 2943-2950.
- Stross R. 1971 - Photoperiodism and diapause in *Daphnia*: a strategy for all seasons - *Trans. Am. Microsc. Soc.* 90: 110-112.
- Ślusarczyk M. 1995 - Predator-induced diapause in *Daphnia* - *Ecology*, 76: 108-113.
- Takeda M., Skopik S. D. 1997 - Photoperiodic time measurement and related physiological-mechanisms in insects and mites - *Annu. Rev. Entomol.* 42: 323-349.
- Tauber C. A., Tauber M. J. 1977a - A genetic model for sympatric speciation through habitat diversification and seasonal isolation - *Nature*, 258: 702-705.
- Tauber C. A., Tauber M. J. 1977b - Sympatric speciation based on allelic changes at three loci: evidence from natural populations of two habitats - *Science*, 197: 1298-1299. Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986 - *Seasonal adaptations of insects* - Oxford University Press, New York.
- Taylor F. 1980 - Optimal switching to diapause in relation to the onset of winter - *Theor. Popul. Biol.* 18: 125-133.
- Taylor F. 1986 - Towards a theory for the evolution of the timing of hibernation diapause (W: *The evolution of insect life cycles*. Red. F. Taylor, R. Karban), Springer-Verlag, New York, ss. 236-257.
- Taylor F., Spalding J. B. 1989. Timing of diapause in relation to temporally variable catastrophes - *J. Evol. Biol.* 2: 285-297.
- Templeton A. R., Levin D. A. 1979 - Evolutionary consequences of seed pools - *Am. Nat.* 114: 232-249.
- Tuomi J., Nilsson P., Astrom M. 1994 - Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory - *Ecology*, 75: 1429-1436.
- Van Valen L. 1973 - A new evolutionary law - *Evol. Theory*, 1: 1-30.
- Venable D. L., Lawlor L. 1980 - Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time - *Oecologia*, 46: 272-282.
- Venable D. L., Brown J. S. 1988 - The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments - *Am. Nat.* 131: 360-384. Zaffagnini F. 1987 - Reproduction in *Daphnia* - *Mem. Inst. Ital. Idrobiol. Dott. Marco Marchi*, 45: 245-284.

Ślusarczyk, M. 1998 - Diapause as a strategy for survival - *Wiadomości Ekologiczne* 44: 279-303.

Summary

The ecological and evolutionary role of diapause (defined here as neurohormonally controlled periodic mechanism of developmental suppression) in life cycles of living organisms is reviewed. The evolutionary costs, functions, consequences and mechanisms of diapause timing are considered and illustrated with crustaceans and insect life cycles as examples.

Diapause which is commonly associated with increased tolerance of dormant forms to unfavourable conditions seems to be a key adaptation enabling inhabitation of periodically deteriorating environments. It is especially widespread in seasonally changing environments of the temperate and the arctic zones within organisms of low dispersal capabilities and low abilities to tolerate environmental extremes. Though, it draws high evolutionary costs it enables organisms to survive time of high mortality risk or extended periods of low reproduction. The diapause may allow organisms to persist time of various abiotic unfavourableness as well as periods of biotic extremes like food deterioration, intensive predation, competition, or parasitism. Moreover, reduced metabolism and increased tolerance to environmental factors of dormant forms may favour their dispersal and hence, spacial escape from deteriorated environments.

Diapause may also draw profound consequences for populations and biocenosis diversity. It may slow down the rate of evolutionary change of a genome pool within a population and process of extinction of inferior genotypes from a local environment. Moreover, it may allow coexistence of various species and genotypes due to temporal segregation of their niches.

The most common seasonal diapause is typically initiated well before environmental change, by an appropriate value of a cyclically-varying environmental cue like photo- or thermoperiod, which both correlate with catastrophic events. Factors which change unpredictably like many biotic events cannot be announced by seasonally-changing environmental stimuli, but might instead be anticipated by other cues closely related to a selective force, like chemical cues associated with overcrowding or predation. This way of induction of resting form production is however limited by some constraints and thus, seems to be less commonly utilized.

Unlike initiation, termination of diapause is commonly triggered by more direct cues. There is typically some fraction of dormant forms (called seed or egg bank) in the environment which doesn't develop with the first onset of favourable period but in the following ones which may protect against unpredictable catastrophes.

(wpłynęło: 22 VI 1998r.)

Fig 1. The diapause occurrence in the ontogenetic development of asynchronously a and synchronously b developing specimens tuned into predictable change of a selective factor intensity with marked optimal moment of diapause induction. The vertical lines separate successive generations (shown on the graph as thin horizontal lines) of three different individuals