

Barbara Pietrzak

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Banacha 2
02-097 Warszawa

**Długowieczność organizmu
klonalnego: ewolucja,
ekologia, fizjologia**
Longevity of a clonal organism:
evolution, ecology, physiology**1. Wstęp**

Starzenie się, rozumiane jako następujący z wiekiem spadek prawdopodobieństwa przeżycia i zdolności reprodukcyjnej (Charlesworth 1994, Stearns 2000, Partridge 2010), jest produktem ubocznym działania doboru naturalnego, którego siła oddziaływania spada z wiekiem (Hamilton 1966), stąd jest nieodłącznym elementem historii życia wszystkich tych organizmów, u których osobniki potomne odróżniają się od rodziców (Partridge i Barton 1993). Dzielące się asymetrycznie bakterie również zatem podlegają procesom starzenia się (Ackermann i in. 2003, Stewart i in. 2005). Chociaż wydaje się, że organizmy klonalne mogą opóźnić lub wręcz uniknąć starzenia się na poziomie osobnika genetycznego, gametu, czy też klonu jako całości (Orive 1995, Gardner i Mangel 1997), pojedyncze osobniki w jego obrębie, wegety bądź ramety w przypadku roślin lub zwierząt osiadłych, mogą się starzeć (Martínez i Levinton 1992, Watkinson 1992, Dudycha i Tessier 1999, Nilsson Sköld i Obst 2011).

Organizmami, u których prawdopodobna jest ewolucja opóźnienia procesów starzenia się, są m.in. organizmy o nieograniczonym wzroście (Reznick i in. 2002, Vaupel i in. 2004). Wynika to z jednej strony z tego, że z ciągłym wzrostem związane jest stałe utrzymywanie obecności dzielących się komórek oraz aktywności telomerazy, czyli mechanizmów odpowiedzialnych także za utrzymywanie ciała w dobrej kondycji. To pociąga za sobą opóźnienie wzrostu prawdopodobieństwa śmierci (Kishi i in. 2003). Z drugiej strony, u organizmów o nieograniczonym wzroście, wzrastający z wiekiem potencjał reprodukcyjny (gdyż ze wzrostem rośnie płodność: Blueweiss i in. 1978, Honěk 1993, Fleming 1996, Reznick i in. 2002) przeciwdziała spadkowi siły działania doboru, pozwalając mu działać efektywnie również i w późnym wieku (Vaupel i in. 2004, Ally i in. 2010). Postawiono nawet hipotezę, że osobniki gatunków, u których dojrzałość płciowa jest osiągana przy rozmiarach ciała mniejszych niż maksymalne, a których potencjał reprodukcyjny wzrasta z rozmiarami ciała, charakteryzują się

poprawą funkcji odwrotną do procesów starzenia się (*negative senescence*; Vaupel i in. 2004).

Kontynuacja wzrostu po osiągnięciu dojrzałości płciowej cechuje tak różne organizmy, jak rośliny wieloletnie, mięczaki, szkarłupnie czy niektóre ryby, a wśród nich nieograniczony wzrost charakteryzuje wiele organizmów klonalnych (Jackson 1977, Ally i in. 2010), których sposób rozrodu umożliwia do pewnego stopnia „ucieczkę” przed starzeniem się osobnika genetycznego, całego klonu, pomimo obserwowanego starzenia się pojedynczych osobników w jego obrębie. Takie organizmy, u których objawy starzenia się są trudne do wykrycia, były dotychczas pomijane w głównym nurcie badań nad biologicznymi podstawami starzenia się. Badania te skupiały się na organizmach kończących wzrost przed rozpoczęciem reprodukcji, takich jak owady, ptaki i wiele ssaków, u których objawy starzenia się są wyraźne (Vaupel i in. 2004, Baudisch 2005). Do tej grupy należą najważniejsze w laboratoryjnych badaniach nad procesami starzenia się organizmy modelowe: drożdże *Saccharomyces cerevisiae*, nicienie *Caenorhabditis elegans*, muszka owocowa *Drosophila melanogaster*, czy mysz domowa *Mus musculus*, które przynajmniej ze względu na ograniczony wzrost są dobrymi modelami dla starzenia się człowieka (Partridge 2010). Obecnie jednak, wobec empirycznego i teoretycznego rozwoju tej dziedziny badań, poszukiwane są nowe organizmy modelowe (Reznick 1993, Holmes i Kristan 2008, Abele i in. 2009, Vogt 2010, Nilsson Sköld i Obst 2011). Charakteryzujące się nieograniczonym wzrostem skorupiaki, a wśród nich partenogenetyczne Branchiopoda, do których należy *Daphnia*, wskazywane są jako obiecujący model, umożliwiający zarówno testowanie hipotez wynikających z ewolucyjnej teorii starzenia się (Reznick 1993), jak i poznanie fizjologicznych i molekularnych mechanizmów leżących u podstaw długowieczności (Vogt 2010).

Rozradzająca się cyklicznie partenogenetycznie *Daphnia* tworzy w trakcie sezonu populacje składające się z klonalnych linii genetycznie identycznych osobników, a przystępuje do rozrodu dwupłciowego, gdy warunki środowiska pogarszają się (Zaffagnini 1987, Kleiven i in. 1992, Pijanowska i Stolpe 1996). Badania genetyczne ujawniły też występowanie obligatoryjnie partenogenetycznych linii *Daphnia pulex* (Hebert i in. 1988); niektóre z tych linii zdają się rzeczywiście być długowieczne, a ich wiek oceniany jest na tysiące lat (Lynch i in. 2008).

Daphnia charakteryzuje się też nieograniczonym wzrostem (Hartnoll 2001): po osiągnięciu dojrzałości płciowej rozmiary ciała samicy mogą wzrosnąć jeszcze dwukrotnie, przyrost długości ciała następuje przy każdej wylince, a liczba wyprodukowanych jaj w partenogenetycznym miocie (kładce), w warunkach obfitości pokarmu, jest silnie skorelowana z rozmiarami ciała (Taylor 1985). Jednak pomimo nieograniczonego wzrostu, u *Daphnia* wykazano upośledzenie funkcjonowania,

rozpoczynające się od obniżenia rezerw energetycznych w ciele tłuszczowym i postępujące wraz z uszkodzeniami przewodu pokarmowego (Schulze-Röbbecke 1951, za: Vogt 2010). Charakterystyczne dla populacji starzejących się osobników krzywe przeżywania pokazano dla *Daphnia* niejednokrotnie (Dunham 1938, Vijverberg 1976, Lynch i Ennis 1983, Dudycha i Tessier 1999). Jednak choć spadek zdolności przeżycia, bez towarzyszącego mu spadku płodności, może świadczyć o zachodzących procesach starzenia się, może być także wynikiem realokacji wysiłku między tymi składowymi dostosowania (Kozłowski 1993, Charnov i Downhower 1995). Wydaje się, że wraz z wiekiem *Daphnia magna* może, kosztem utrzymania ciała, realokować zasoby we wzrastającą płodność (Pietrzak 2011). Dudycha i Tessier (1999) badając populacje *Daphnia* z kompleksu *pulex-pulicaria* udokumentowali jednak starzenie się poprzez udokumentowanie spadku wartości zależnych od wieku wskaźników łączących obie składowe dostosowania – przeżycie i płodność.

2. Zmienność czasu trwania życia

2.1. Polimorfizm genetyczny w czasie trwania życia

Różnice długowieczności wśród zwierząt są przynajmniej 10 000-krotne: od żyjących tylko kilka dni zwierząt takich jak wrotki (Kirk 2001) po mogące żyć ponad dwieście lat małże (Schöne i in. 2005) czy walenie (Austad 2005). Także w obrębie wąskich grup taksonomicznych różnice w czasie trwania życia między organizmami mogą być wielokrotne (Keller i Genoud 1997, Ricklefs 1998, Holmes i in. 2001). Różnice wewnątrzgatunkowe pomiędzy zwierzętami blisko spokrewnionymi i biologicznie podobnymi, a różniącymi się jedynie elementami fizjologii, behawioru czy historii życia też mogą być istotne (Tatar i in. 1997a, Reznick i in. 2004). Znaczna część badań nad molekularnymi i ewolucyjnymi mechanizmami starzenia się i długowieczności skupia się na różnicach wewnątrzgatunkowych i można tu wyróżnić trzy główne nurty. Po pierwsze, liczne są badania wpływu mutacji pojedynczych genów na długowieczność. Znokautowanie bądź wstawienie pojedynczego genu może prowadzić do znaczących różnic w czasie trwania życia (Kenyon i in. 1993, Lithgow i in. 1995, Kimura i in. 1997, Lin i in. 1997, Tatar i in. 1997b, 2001, Pinkston i in. 2006). W ten sposób ujawniane są kolejne mechanizmy molekularne składające się na złożone zjawisko długowieczności. Po drugie, prowadzi się w warunkach laboratoryjnych dobór sztuczny na długo- bądź krótkowieczność, ujawniając w ten sposób podstawowe mechanizmy ewolucyjne i wyjaśniając występujące w populacjach naturalnych zróżnicowanie (Luckinbill i in. 1984, Rose

1984, Partridge i in. 1999, Stearns i in. 2000, Khazaeli i in. 2005). Po trzecie, wiąże się występujące w populacjach naturalnych zróżnicowanie długości życia ze zróżnicowaniem warunków środowiskowych, m.in. badając występujące na poziomie organizmalnym zróżnicowanie fizjologii, morfologii, behawioru i historii życia (Austad 1993, Tatar i in. 1997a, Dudycha i Tessier 1999, Reznick i in. 2001, 2004, Hendry i in. 2004, Bronikowski 2008, Nevoux i in. 2010).

Teoria historii życia przewiduje, że genetyczna zmienność w tempie starzenia się, a więc i w długowieczności, będzie odzwierciedlać ekologiczną zmienność w ryzyku śmierci (Williams 1957). Gdy organizmy doświadczają dużej śmiertelności z przyczyn zewnętrznych, takich jak pasożytnictwo czy drapieżnictwo, mniej osobników dożywa późnego wieku, czego konsekwencją jest osłabienie siły doboru działającej w późnym wieku (Hamilton 1966). Zgodnie z klasycznym wyprowadzonym wprost z teorii przewidywaniem, niska śmiertelność w warunkach słabej presji drapieżców prowadzi do ewolucji mniej znaczących inwestycji we wczesną płodność i tym samym do długowieczności (Austad 1993, Ricklefs 1998, Reznick i in. 2001), choć obserwuje się też odstępstwa, gdy uwzględnić czynniki zależne od zagęszczenia (Abrams 1993) lub stanu fizjologicznego (Reznick i in. 2004). W podobny sposób różnice w śmiertelności związanej z sezonowością środowiska prowadzą do różnic w długowieczności (Tatar i in. 1997a).

Wiele czynników, które wpływają na doświadczane przez wioślarki planktonowe z rodzaju *Daphnia* ryzyko śmierci, takich jak różnice w presji drapieżników, dostępności zasobów czy w warunkach abiotycznych, związanych jest z różnicami siedliskowymi między jeziorami a zbiornikami okresowymi (Wellborn i in. 1996, Dudycha 2001, Søndergaard i in. 2005). Jeziora są stałymi, stabilnymi środowiskami (Geedey i in. 1996), gdzie oczekiwane tempo śmiertelności jest niższe niż w drobnych, okresowych zbiornikach, w których warunki środowiskowe zmieniają się bardzo szybko (Dudycha 2001). A bardziej stałe środowiska faworyzują długowieczne formy (Pianka 1970, Grime 1977).

Wiadomo, że pomimo szerokich zasięgów gatunkowych, populacje *Daphnia* charakteryzują się dużą zmiennością genetyczną (Vanoverbeke i De Meester 1997, Ebert i in. 1998) i fenotypową (Baird i in. 1990, Teschner 1995, Deng 1997), zarówno między środowiskami, jak i w obrębie zbiornika, sugerując powszechność lokalnych adaptacji do warunków środowiska (Lynch i in. 1999, Cousyn i in. 2001, Declerck i in. 2001). Międzypopulacyjne różnice w doświadczanej presji drapieżników lub trwałości środowiska powinny więc przekładać się na dobór odmiennych cech historii życia skorupiaków, w tym na różnice w tempie starzenia się (Reznick 1993, Marcus i Weeks 1997). Rzeczywiście, *Daphnia* z siostrzanych gatunków z kompleksu *D. pulex-pulicaria*, zamieszkujących wspomniane wcześniej

dwa różne typy środowisk, różnią się czasem trwania życia i tempem związanych z procesami starzenia się zmian zachodzących z wiekiem (Dudyha i Tessier 1999, Dudyha 2001, 2003, 2004). Podobne różnice zdają się być widoczne także w obrębie gatunku – samice *Daphnia magna* z populacji pochodzącej ze zbiornika okresowego żyją krócej niż samice pochodzące z populacji jeziornej (Pietrzak 2011). Międzyklonalne różnice w długowieczności mogą być też widoczne w obrębie zbiornika: *Daphnia* z kompleksu *longispina* pochodzące z klonów zasiedlających głębokie, ciemne warstwy wód jeziornych, dające schronienie przed posługującym się wzrokiem drapieżnikiem, zdają się mieć dłuższy wrodzony czas trwania życia niż *Daphnia* z klonów przebywających w dzień w prześwietlonych, żyznych ale niebezpiecznych wodach epilimnionu (Dawidowicz i in., dane niepublikowane).

2.2. Plastyczność fenotypowa

Wrodzone tempo starzenia się i związany z nim wrodzony maksymalny czas trwania życia tworzą jedynie genetyczne ramy, w których realizuje się historia życia poszczególnych osobników. Czas trwania życia oraz zmieniające się z wiekiem wartości wskaźników dostosowania są elementem fenotypu, a więc wynikiem bezpośredniej interakcji pomiędzy genotypem a środowiskiem. Wpływ czynników środowiskowych na realizowany czas trwania życia organizmu rozpatrywany jest zwykle w kontekście teorii historii życia – jako efekt optymalizacji alokacji zasobów (Stearns 1989, 1992), albo teorii tempa życia – wiążącej długowieczność z tempem metabolizmu i poziomem doświadczanego stresu (Sohal i in. 2002). Powyższe spojrzenia na temat długowieczności nie wykluczają się i oba wskazują na fakt, że czas trwania życia organizmu nie jest jego stałą, wewnętrzną własnością, a charakteryzuje go jedynie w kontekście określonych warunków środowiskowych (Arking 1998).

Mechanistyczne teorie starzenia się (Beckman i Ames 1998, Hughes i Reynolds 2005) widzą realizowany czas trwania życia organizmu jako pochodną zużycia, wynikającą z doświadczanego w ciągu życia stresu. Podczas gdy chroniczny lub silny stres ma niekorzystny wpływ na organizm (Sapolsky 1999, Golden i in. 2002), odpowiedź na powtarzający się stres o niewielkim natężeniu aktywuje komórkowe procesy obronne i umożliwia adaptacje do zmian postępujących w środowisku zewnętrznym i wewnętrznym organizmu (Fonager i in. 2002, Calabrese i Baldwin 2003, Hercus i in. 2003). W ten sposób, na zasadzie hormezy, może dojść do wydłużenia czasu trwania życia przez czynniki środowiskowe (przegląd w: Minois 2000, Verbeke i in. 2001, Rattan 2008). Spośród wielu czynników środowiskowych o udokumentowanym, zależnym od natężenia, wpływie na czas trwania życia (szok termiczny: Lithgow i in. 1995, Khazaeli i in. 1997;

promieniowanie: Allen i Sohal 1982), jednym z najlepiej poznanych jest wpływ limitacji pokarmowej. Wydłużenie czasu trwania życia w warunkach ograniczonej dostępności pokarmu jest znanym zjawiskiem, które zostało opisane u różnych organizmów, od nicieni po człowieka (przegląd w: Masoro 2000, 2005, Sinclair 2005), a jego ewolucyjnego sensu należy upatrywać w przystosowaniu do przetrwania okresów niedoboru pokarmu (Holliday 1989, Masoro i Austad 1996, Shanley i Kirkwood 2000).

Konsekwencje niedoboru zasobów na historię życia zwierząt planktonowych były badane m.in. u wrotków (Weithoff 2007), a także u wioślarek z rodzaju *Daphnia* (Lynch 1989, McCauley i in. 1990). W warunkach niskiej koncentracji pokarmu wartości wskaźników dostosowania mogą być zmniejszone (Orcutt i Porter 1983, Weider 1993, Giebelhausen i Lampert 2001), a relatywnie obniżona alokacja energii we wzrost i reprodukcję i zwiększona jednocześnie alokacja w utrzymanie somy (Glazier i Calow 1992) może zwiększać szansę przeżycia okresów braku dostępności pokarmu. To z kolei zwiększa szansę przyszłej reprodukcji. Badania różnych autorów pokazały, że manipulacja poziomem pokarmu wpływa na czas trwania życia różnych gatunków *Daphnia*. Najdłuższy średni i maksymalny czas trwania życia samic *D. magna* (Porter i in. 1983, Pietrzak i in. 2010b) i *D. pulex* (Lynch 1989, McCauley i in. 1990) obserwowano w średnich koncentracjach pokarmu, w których dzienna płodność była istotnie niższa niż w wysokich koncentracjach pokarmu. Większość badań dotyczących wpływu obfitości pokarmu na czas trwania życia przeprowadzono przy użyciu tylko jednego klonu (Arnold 1971, Vijverberg 1976, Lynch i Ennis 1983, Porter i in. 1983, Lynch 1989, McCauley i in. 1990) lub populacji składającej się z osobników o nieokreślonej przynależności klonalnej (Orcutt i Porter 1983, Martínez-Jerónimo i in. 1994, Muñoz-Mejía i Martínez-Jerónimo 2007) i nieliczne są dane o potencjalnym międzyklonalnym zróżnicowaniu odpowiedzi (Dudycha 2003, Pietrzak i in. 2010b).

Literatura sugeruje, że istnieje kompromis między składowymi dostosowania we wczesnym i późnym wieku. W odpowiedzi na sygnały płynące ze środowiska organizm może odpowiedzieć adaptatywną zmianą w historii życia, a zmiany prowadzące do zwiększenia tempa wzrostu lub wysiłku reprodukcyjnego we wczesnym wieku mogą objawić się kosztami w wieku późniejszym (Stearns 1992, 2000, Metcalfe i Monaghan 2003). Dokonująca się w ramach fenotypowej plastyczności maksymalizacja bieżącego wysiłku reprodukcyjnego kosztem inwestycji we wzrost i utrzymanie somy będzie optymalną strategią w sytuacji, gdy postrzegane prawdopodobieństwo dożycia do kolejnego epizodu rozrodczego jest małe. Tego typu adaptatywne zmiany w historii życia *Daphnia* i innych wioślarek planktonowych zachodzą w sytuacji postrzeganego przez nie zagrożenia ze strony selekcyjnych

największe ofiary drapieżników kręgowych – ryb. W obecności ryb *Daphnia* wcześniej przystępują do rozrodu, przy czym wzrasta alokacja zasobów w reprodukcję kosztem somatycznego wzrostu (Machaček 1991, Dawidowicz i Loose 1992, Stibor 1992, Fiksen 1997, Tollrian i Dodson 1999). Na kosztowność takiej odpowiedzi wskazuje też fakt, że jest ona indukowana w obliczu bezpośredniego zagrożenia (Pijanowska 1993, Lass i Spaak 2003), a potwierdzają ją badania laboratoryjne i teoretyczne (De Meester i Weider 1999, Rinke i in. 2008). Kosztem wzmoczonego wczesnego wysiłku reprodukcyjnego w sytuacji zagrożenia drapieżnictwem może być skrócony czas trwania życia, który z kolei może pociągać za sobą zmniejszenie całkowitej płodności w ciągu życia (Dawidowicz i in. 2010).

Prócz adaptatywnych zmian w historii życia u wioślarek w odpowiedzi na obecność drapieżnika obserwuje się wachlarz strategii obronnych przejawiających się w morfologii (Dodson 1974, Pijanowska 1990, Scoville i Prender 2010) lub behawiorze (Drenner i McComas 1980, Stich i Lampert 1981, Pijanowska i Kowalczewski 1997, Szulkin i in. 2006). Powszechnie stosowaną przez *Daphnia* obroną behawioralną są dobowe migracje pionowe (Stich i Lampert 1981), tzn. przebywanie w ciągu dnia w refugium ciemnych, głębszych warstw wody, w których ryzyko presji ze strony posługujących się wzrokiem ryb jest zmniejszone (Gliwicz 1986), i powrót do ciepłych i żyznych przypowierzchniowych warstw nocą. Choć wobec bezpośredniej konfrontacji z drapieżnikiem *Daphnia* zdolna jest do aktywnej ucieczki, jej skuteczność jest ograniczona (De Meester i Pijanowska 1997, Pijanowska i in. 2006). Inne wioślarki, np. z rodzaju *Diaphanosoma*, stosują przeciwną strategię: pozostają całą dobę w przypowierzchniowych, ciepłych i prześwietlonych warstwach wody, są natomiast zdolne do efektywnej ucieczki (Drenner i in. 1978, Drenner i McComas 1980). Jednoczesne wykorzystanie różnych strategii może zapewnić maksymalną ochronę przed drapieżnictwem, jest ono jednak kosztowne (Sakwińska i Dawidowicz 2005). W rezultacie klony i gatunki różnią się kombinacjami stosowanych strategii, zapewniającymi podobne szanse przeżycia i pozostawienia potomstwa w obecności drapieżnika (De Meester i in. 1995, Boersma i in. 1998), a behawior migracyjny i modyfikacje historii życia stosowane są przez *Daphnia* jako alternatywne mechanizmy obronne (Sakwińska i Dawidowicz 2005). Można więc oczekiwać, że u różniących się behawioralną strategią unikania drapieżnika wioślarek różna będzie plastyczna reakcja w historii życia na obecność drapieżnika.

2.3. Płeć a czas trwania życia

U wielu gatunków samce i samice maksymalizują dostosowanie stosując różne strategie, co prowadzi do znaczących różnic między płciami – w morfologii, behawiorze i historii życia, w tym w czasie trwania życia (Hunt i in. 2004, Blanckenhorn 2005, Maklakov i in. 2008). Różnice w czasie trwania życia przypisywane są różnym zależnym od płci kosztom reprodukcji (Kotiaho i Simmons 2003). U większości zwierząt, u których różnice takie badano, samce okazywały się bardziej krótkowieczną płcią. U skorupiaków krótkowieczność samców pokazano u Amphipoda (Moore 1981) i Euphausiacea, a to zarówno przy podobnym (Siegel 1987), jak i wyższym (Kawaguchi i in. 2007) tempie wzrostu samców. Badania nad owadami społecznymi pokazują jednak, że w warunkach odpowiedniej presji selekcyjnej wrodzony czas trwania życia samców może być wyjątkowo długi (Heinze i Schrempf 2008). Te różnice między płciami nie muszą wpływać z różnic w genotypie i mogą być przejawem fenotypowej plastyczności. U zwierząt, u których działają środowiskowe mechanizmy determinujące płeć, różnice w czasie trwania życia samców i samic także bywają znaczne: samce żółwi błotnych, osiągające dojrzałość płciową wcześniej niż samice, żyją krócej (Congdon i in. 2003, Litzgus 2006)

Większość gatunków z rodzaju *Daphnia* charakteryzuje się cykliczną partenogenezą i, gdy warunki środowiskowe są korzystne, tworzy jednopłciowe, składające się wyłącznie z samic klony, które często stają się dominującym składnikiem zooplanktonu stawów i jezior. Sygnałem do przejścia do rozrodu płciowego jest pogorszenie się warunków, wtedy też samce oraz receptywne samice pojawiają się w populacji, a zapłodnione jaja, będące jajami przetrwalnymi, czy inaczej spoczynkowymi (Hebert 1987), zostają zamknięte w ochronnej strukturze *ephippium*, które jest składane podczas wylinki w toni wodnej lub na powierzchni wody (Ślusarczyk i Pietrzak 2008). Choć rozmnażanie płciowe ma kluczowe znaczenie dla długotrwałego zachowania populacji *Daphnia*, jako że prowadzi do powstawania genetycznie zróżnicowanych banków jaj przetrwalnych, z których przyszłe populacje mogą zostać odtworzone (De Meester 1996, Grebelnyi 1996), większość badań koncentrowała się na ekologii samic, a badania dotyczące dostosowania samców są rzadkie.

Samice maksymalizują dostosowanie poprzez maksymalizację liczby potomstwa, co pociąga za sobą metaboliczne koszty związane z koniecznością szybkiego wzrostu i osiągnięciem rozmiarów ciała umożliwiających zgromadzenie zasobów niezbędnych do wyprodukowania licznych kładek jajowych. To z kolei wiąże się ze zwiększonym ryzykiem ze strony posługującego się wzrokiem drapieżnika, ponieważ nie tylko większe samice są lepiej widoczne, ale konieczność utrzymania wysokiego tempa

wzrostu zmusza samice do wykorzystania niebezpiecznych, choć ciepłych i bogatych w pokarm, wód powierzchniowych, gdzie rozwój może przebiegać szybciej.

Samce, choć genetycznie identyczne ze swoimi matkami i siostrami (Hebert i Ward 1972), odgrywają odmienną biologiczną rolę, a więc stosują też odmienne strategie maksymalizacji dostosowania. Samce dążą do maksymalizacji liczby zapłodnionych samic, co wiąże się z koniecznością napotkania i kopulacją z jak największą liczbą pochodzących z innego klonu samic. To może oznaczać mniejsze koszty niż te ponoszone przez samice, ponieważ nie ponosząc nakładów na produkcję potomstwa, samce rosną wolniej, osiągając mniejsze rozmiary ciała (MacArthur i Baillie 1929a, Munro i White 1975). Pozostają także głębiej w kolumnie wody (Brewer 1998, Spaak i Boersma 2001, Bentkowski i in. 2010, Mikulski i in. 2011), wykazując zachowania, które zwiększają szansę napotkania samic, a jednocześnie zmniejszają ryzyko związane z drapieżnictwem (Brewer 1998). Brewer (1998) pokazał, że samce *Daphnia* poruszają się szybciej niż samice i poruszają się w płaszczyźnie poziomej, prostopadle do przeważającego kierunku ruchu samic. Podobny behavior „poszukiwania” obserwowany był także u innych organizmów planktonowych (Kerfoot i Peterson 1980, Watras 1983). Potrzeba aktywnego poszukiwania samicy może tłumaczyć wysokie zapotrzebowanie metaboliczne, jako że samce charakteryzują się wyższym tempem bicia serca oraz respiracji (MacArthur i Baillie 1926, 1929b), a także wyższą częstotliwością uderzeń odnóży filtracyjnych niż samice (Peñalva-Arana i in. 2007). Jednocześnie, samce są bardziej wrażliwe na zmiany temperatury (MacArthur i Baillie 1929a), ale mniej wrażliwe na działanie rozmaitych czynników stresowych, takich jak obecność sinic (Lürling i Beekman 2006), wysokie stężenia rozpuszczonych substancji humusowych (Euent i in. 2008) oraz związków chemicznych, jak np. dwuchromian potasu czy chlorofenole (Ikuno i in. 2008) (ale patrz: Breukelman 1932).

Niskie inwestycje we wczesny wzrost (Arendt 1997, Mangel i Stamps 2001, Metcalfe i Monaghan 2001), przebywanie w środowisku wolnym od presji drapieżnika (Austad 1993, Kirkwood i Austad 2000), wysoka wydajność ruchowa (Reznick i in. 2004) oraz odporność na stres (Jazwinski 1996) – wszystkie te cechy są związane z dłuższym fizjologicznym czasem trwania życia. Długi czas trwania życia przy minimalnym ryzyku śmierci sprzyjałby także realizowaniu biologicznej roli samców: maksymalizacji liczby zapłodnionych samic. Ponadto, chociaż małe rozmiary ciała i wysokie tempo metabolizmu są tradycyjnie związane z krótszym fizjologicznym czasem trwania życia (Sohal i in. 2002), wykazano też, że mniejsze osobniki o wyższym tempie metabolizmu żyją dłużej niż więksi i wolniejsi przedstawiciele tego samego gatunku (Speakman 2005). W świetle ogromnej plastyczności fenotypowej *Daphnia* (Dodson 1989, Stibor 1992, Pijanowska i Kloc 2004,

Schwarzenberger i in. 2010) można się spodziewać istnienia fizjologicznych różnic między płciami pomimo ich genetycznej tożsamości. Istnieją przesłanki, by oczekiwać zarówno długowieczności, jak i krótkowieczności samców względem samic *Daphnia*.

Samce *Daphnia*, jako mniejsze od równowiekowych dorosłych samic i pojawiające się w populacji jedynie okresowo, uważane były anegdotycznie za krótkowieczne, jednak badania dotyczące czasu trwania życia samców są nieliczne i pochodzą z eksperymentów wykonanych na jednym klonie. Według wyników wczesnej pracy MacArthura i Baillie'go (1929a) samce żyły krócej niż samice. Euent i in. (2008) także wykazali krótki czas trwania życia samców, jednak różnice w długowieczności między płciami zależne były od warunków środowiskowych. Poza tym, u skorupiaków bezpancerzowych wydłużenie czasu trwania życia w odpowiedzi na zmniejszoną obfitość pokarmu jest wyraźniejsze u samców niż u samic (Anaya-Soto i in. 2003). Ostatnio Pietrzak i in. (2010a) nie wykazali istnienia różnic w fizjologicznym czasie trwania życia między płciami *Daphnia*.

3. Fizjologiczne podłoże długowieczności

Według klasycznej teorii tempa życia (*rate-of-living theory*, Pearl 1928) osobniczy czas trwania życia zależy od tempa zużycia energii – tempa metabolizmu, i od genetycznie określonej ilości energii konsumowanej w dorosłym życiu – potencjału metabolicznego (Sohal i in. 2002). Ponieważ potencjał metaboliczny u blisko spokrewnionych organizmów jest podobny (Speakman 2005), można oczekiwać, że obserwowane u blisko spokrewnionych linii *Daphnia* różnice w długości życia będą związane z różnym tempem metabolizmu.

Różnice w tempie metabolizmu mogą wynikać z różnic genetycznych lub środowiskowych. Spośród wielu czynników środowiskowych wpływających na zapotrzebowanie energetyczne zwierząt jednym z najważniejszych jest temperatura. Temperatura rządzi metabolizmem poprzez swój wpływ na tempo przemian biochemicznych, a obserwowane na poziomie całego organizmu tempo metabolizmu wzrasta wykładniczo z temperaturą (Gillooly i in. 2001). Teoria tempa życia, według której tempo przemian energetycznych w organizmie wiąże się bezpośrednio z procesami starzenia się i w konsekwencji czasem trwania życia (Sohal i in. 2002), jest dziś w swej klasycznej formie odrzucana jako teoria uniwersalna (Van Voorhies 2004, Speakman 2005, Muller i in. 2007). Wyniki badań na zwierzętach stałocieplnych często przeczą wyprowadzonym z niej wprost przewidywaniom (Austad i Fischer 1991, Speakman i in. 2004), jednak przewidywania te są potwierdzane w przypadku zmiennocieplnych bezkręgowców (Ragland i Sohal 1975, Miquel

i in. 1976, McArthur i Sohal 1982, Wolf i Schmid-Hempel 1989, Beckman i Ames 1998, Van Voorhies i Ward 1999, Yan i Sohal 2000, Van Voorhies 2002). U tych zwierząt niższa temperatura pociąga za sobą wydłużenie czasu trwania życia (Miquel i in. 1976, McArthur i Sohal 1982, Leiser i in. 2011), co obserwowano także u *Daphnia* (MacArthur i Baillie 1929a, Orcutt i Porter 1983). W stratyfikowanych termicznie jeziorach niższej temperatury doświadczają zwierzęta przebywające w głębszych warstwach, stąd przebywający głębiej, stale lub w rytmie dobowym, przedstawiciele różnych fenotypów (np. samce) lub klonów mogą różnić się realizowanym czasem trwania życia.

Wiele zachodzących w organizmie procesów wpływa na tempo jego starzenia się, jednak te, których wpływ jest najsilniejszy i najbardziej bezpośredni związane są z kilkoma kluczowymi mechanizmami: z gospodarowaniem energią (Cichoń 1997, Kirkwood 2003) oraz ochroną przed i naprawą uszkodzeń molekularnych (Hekimi i in. 2001). Zgodnie z hipotezą „ciała jednorazowego użytku” (*disposable soma*, Kirkwood i Holliday 1979), długowieczność wiąże się z inwestycjami w sprawniejsze mechanizmy utrzymujące organizm w dobrej kondycji. Te mechanizmy są jednocześnie odpowiedzialne za odporność na różnego rodzaju stres środowiskowy (Tatar i in. 1997b), a jeden z ważniejszych elementów systemów ochronnych i naprawczych stanowią białka szoku cieplnego, HSP (Finkel i Holbrook 2000, Söti i in. 2005).

Białka z grupy HSP są wysoce konserwowane, obecne prawdopodobnie u wszystkich organizmów, i pełnią rozmaite funkcje białek opiekuńczych uczestnicząc m.in. w zwijaniu, wewnątrzkomórkowym transporcie, regulacji i degradacji innych białek (Hartl 1996, Feder i Hofmann 1999). Choć ich zwiększona ekspresja wynikająca bezpośrednio ze zmian w genotypie nie musi prowadzić do wydłużenia życia (Minois i in. 2001), fenotypowe wydłużenie życia w wyniku umiarkowanego stresu związane jest przynajmniej częściowo ze zwiększoną indukowaną ekspresją tych białek (Tatar i in. 1997b, Verbeke i in. 2001, Walker i Lithgow 2003). Ekspresja białek szoku cieplnego zmienia się też z wiekiem (Wheeler i in. 1995, King i Tower 1999). W starzejącym się organizmie, w miarę przybywania rozmaitych uszkodzeń wraz z wiekiem, równowaga między uszkodzonymi białkami a dostępnymi białkami opiekuńczymi zostaje zachwiana (Gidalevitz i in. 2006). Zgodnie z hipotezą przeciążenia białek opiekuńczych (*chaperone overload*, Söti i Csermely 2003), u starszych osobników można oczekiwać zwiększonej konstytutywnej ekspresji białek HSP, a jednocześnie osłabienia indukowanej stresem odpowiedzi.

Pomimo wysokiej konserwatywności, eksperymentalna ewolucja w populacjach eksponowanych na stres termiczny efektywnie i w sposób powtarzalny prowadzi do zmian w ekspresji tych białek, konstytutywnej bądź indukowanej, oraz

w związanym z nią fenotypie (Bettencourt i in. 1999, Ketola i in. 2004). Ponadto, obserwowano zgodne z gradientami warunków abiotycznych lub biotycznych różnice w ekspresji tych białek między populacjami naturalnymi stonkowatych z rodzaju *Chrysomela* (Dahlhoff i Rank 2000) oraz wioślarek z rodzaju *Daphnia* (Pauwels i in. 2007). Można więc też oczekiwać, że pochodzące z populacji naturalnych genotypy długowieczne będą posiadać sprawniejsze mechanizmy utrzymujące organizm w dobrej kondycji, a obserwowana u nich konstytutywna i/lub indukowana ekspresja HSP będzie większa.

4. *Daphnia* z Czarnego Stawu pod Rysami – przykład odmiennych strategii

W jeziorach i stawach strefy umiarkowanej cykl życiowy większości gatunków wioślarek planktonowych jest krótki (Threlkeld 1987). Duża śmiertelność spowodowana presją drapieżnictwa ryb sprawia, że *Daphnia* maksymalizując dostosowanie inwestuje we wczesną reprodukcję, gdyż i tak prawdopodobieństwo dożycia do kolejnego epizodu rozrodczego jest nieduże (Threlkeld 1979, Boersma i in. 1998, Pijanowska i in. 2006). W środowiskach bezrybnych, uwolnione spod ostrej presji selekcyjnej na wczesną płodność *Daphnia* mogą maksymalizować dostosowanie stosując różne strategie, w tym opóźnianie reprodukcji i przedłużanie życia. Możliwe jest to przy jednoczesnej trwałości i stabilności środowiska, która sprzyja ewolucji długowieczności (Pianka 1970, Grime 1977).

Taka sytuacja ma miejsce w Czarnym Stawie pod Rysami w Tatrach (1581 m n.p.m.) – skrajnie ubogim w pierwiastki biogenne, bezrybnym, głębokim jeziorze. Bardzo niska koncentracja pokarmu oraz niskie temperatury wody przez cały rok naturalnie wydłużają czas trwania życia wioślarek wskutek obniżonego tempa metabolizmu. Jednak warunki te w połączeniu z krótkim sezonem wegetacyjnym, ograniczonym przez długość zalegania pokrywy lodowej, wymagają innych niż te sprawdzające się w jeziorach niżowych strategii przetrwania zimy. Współwystępują tu dwa gatunki pochodzące z dwóch blisko spokrewnionych linii *Daphnia* z kompleksu gatunków *pulicaria* (Marková i in. 2007, Dufresne i in. 2011), reprezentowanych przez pojedyncze klony (Černý, informacja ustna). Osobniki z tych klonów są bardzo podobne morfologicznie, różnią się jedynie zabarwieniem kul tłuszczowych obecnych u obu klonów. Różnią się też strategią przetrwania zimy i, co się z tym wiąże, długowiecznością (Gliwicz i in. 2001, Ślusarczyk 2009).

Zamieszkujący Czarny Staw klon przezroczysty, o niezabarwionych kulach tłuszczowych, jest obligatoryjnie partenogenetyczny i zamyka cykl życiowy w toni wodnej w ciągu jednego sezonu wegetacyjnego. Osobniki z tego klonu wykluwają się

na wiosnę z jaj przetrwalnych, rosną relatywnie szybko, mogą przystąpić do produkcji jaj natychmiastowego rozwoju i już pierwsze oraz ewentualnie drugie pokolenie produkuje, bez udziału samców, późnym latem/jesienią jaja przetrwalne i tylko w tej formie osobniki przeczekują zimę. Populacja znika na zimę z kolumny wody, a następnej wiosny nowe pokolenie wykluwa się z jaj przetrwalnych. Osobniki z tego klonu żyją nie dłużej niż 5–6 miesięcy (Gliwicz i in. 2001, Ślusarczyk 2009). Przejście na rozród obligatoryjnie partenogenetyczny prowadzi tu do skrócenia cyklu życiowego (Edmondson 1955, Stross i Kangas 1969). U cyklicznie partenogenetycznych *Daphnia* z utworzonych w wyniku zapłodnienia jaj przetrwalnych wykluwają się wyłącznie samice (Zaffagnini 1987), samce zaś, a więc i kolejne jaja przetrwalne, mogą pojawić się dopiero w drugim pokoleniu. Obligatoryjnie partenogenetyczny rozród prowadzi do tworzenia jaj przetrwalnych bez zapłodnienia, a więc umożliwia produkcję kolejnych jaj przetrwalnych już w pierwszym pokoleniu przez wyklute z jaj przetrwalnych samice; obserwowany jest u *Daphnia* w środowiskach arktycznych (Edmondson 1955, Hobaek i Weider 1999, Weider i in. 1999) i wysokogórskich (Aguilera i in. 2007, Ślusarczyk 2009).

Drugą strategią obserwowaną w Czarnym Stawie jest opóźnienie reprodukcji i przystępowanie do rozrodu w cyklu dwuletnim (Gliwicz i in. 2001, Larsson i Wathne 2006, Ślusarczyk 2009). Osobniki z drugiego zamieszkującego to jezioro klonu, pomarańczowego od zawierających karotenoidy kul tłuszczowych, nie produkują jaj przetrwalnych, lecz przeczekują zimę w formie aktywnej w toni wodnej, żyjąc nawet 13–14 miesięcy. Osiągane jest to przez rezygnację z reprodukcji w pierwszym roku życia i zgromadzenie rezerw tłuszczowych, które umożliwiają przetrwanie zimy i wczesne wydanie potomstwa kolejnej wiosny (Ślusarczyk 2009), w krótkim czasie, w którym warunki pokarmowe umożliwiają rozwój młodych *Daphnia* (Gliwicz 1990). Choć w jeziorze osobniki tego klonu nie przystępują do reprodukcji w pierwszym roku życia, w warunkach laboratoryjnych w wysokiej koncentracji pokarmu młode osobniki z tego klonu mogą podjąć reprodukcję (Gliwicz i in. 2010).

Strategie historii życia obu linii zostały dobrze opisane, wciąż nieznane są jednak mechanizmy leżące u podstaw obserwowanych różnic – mechanizmy, które mogą jednocześnie tłumaczyć trwałą koegzystencję tych dwóch linii. Prowadzone obecnie badania sugerują, że za obserwowane różnice odpowiedzialne są zarówno mechanizmy behawioralne – pozostawanie przez klon długowieczny w zimniejszych warstwach wody, jak i fizjologiczne – wolniejsze tempo metabolizmu u długowiecznego klonu (Ślusarczyk, Pietrzak i in., dane niepublikowane).

5. Podsumowanie

Niniejszy artykuł stanowi przegląd wybranych zagadnień związanych głównie z ekologią starzenia się i długowieczności, wskazujących, że pomimo cech pozornie dyskwalifikujących organizm w badaniach długowieczności – klonalności i nieograniczonego wzrostu, wioślarki planktonowe z rodzaju *Daphnia* mogą być przydatnym modelem. Wobec zsekwencjonowania i coraz lepszego poznania genomu jednego z gatunków, *Daphnia pulex*, i przybywających narzędzi molekularnych także dla pozostałych gatunków z rodzaju (Colbourne i in. 2011), otwierają się nowe możliwości, a badania zarówno genetycznych różnic w długowieczności, jak i mechanizmów leżących u podstaw plastyczności genotypowej czasu trwania życia, mogą wkrótce nabrać rumieńców.

6. Piśmiennictwo

- Abele D., Brey T., Philipp E. 2009 – Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans – *Exp. Gerontol.* 44: 307–315.
- Abrams P.A. 1993 – Does increased mortality favor the evolution of more rapid senescence? – *Evolution*, 47: 877–887.
- Ackermann M., Stearns S.C., Jenal U. 2003 – Senescence in a bacterium with asymmetric division – *Science*, 300: 1920–1920.
- Aguilera X., Mergeay J., Wollebrants A., Declerck S., De Meester L. 2007 – Asexuality and polyploidy in *Daphnia* from the tropical Andes – *Limnol. Oceanogr.* 52: 2079–2088.
- Allen R.G., Sohal R.S. 1982 – Life lengthening effects of γ -radiation on the adult house fly, *Musca domestica* – *Mech. Ageing Dev.* 20: 369–375.
- Ally D., Ritland K., Otto S.P. 2010 – Aging in a long-lived clonal tree – *PLoS Biol.* 8: e1000454.
- Anaya-Soto A., Sarma S.S.S., Nandini S. 2003 – Longevity of the freshwater anostracan *Streptocephalus mackini* (Crustacean: Anostraca) in relation to food (*Chlorella vulgaris*) concentration – *Freshwater Biol.* 48: 432–439.
- Arendt J.D. 1997 – Adaptive intrinsic growth rates: An integration across taxa – *Q. Rev. Biol.* 72: 149–177.
- Arking R. 1998 – *Biology of aging: Observations and principles* – Sinauer and Associates, Massachusetts.
- Arnold D.E. 1971 – Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of bluegreen algae – *Limnol. Oceanogr.* 16: 906–920.

- Austad S.N. 1993 – Retarded senescence in an insular population of Virginia opossums (*Didelphis virginiana*) – J. Zool. 229: 695–708.
- Austad S.N. 2005 – Diverse aging rates in metazoans: targets for functional genomics – Mech. Ageing Dev. 126: 43–49.
- Austad S.N., Fischer K.E. 1991 – Mammalian aging, metabolism, and ecology: Evidence from the bats and marsupials – J. Gerontol. 46: B47–B53.
- Baird D.J., Barber I., Calow P. 1990 – Clonal variation in general responses of *Daphnia magna* Straus to toxic stress. I. Chronic life-history effects – Funct. Ecol. 4: 399–407.
- Baudisch A. 2005 – Hamilton's indicators of the force of selection – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 102: 8263–8268.
- Beckman K.B., Ames B.N. 1998 – The free radical theory of aging matures – Physiol. Rev. 78: 547–581.
- Bentkowski P., Markowska M., Pijanowska J. 2010 – Role of melatonin in the control of depth distribution of *Daphnia magna* – Hydrobiologia, 643: 43–50.
- Bettencourt B.R., Feder M.E., Cavicchi S. 1999 – Experimental evolution of Hsp70 expression and thermotolerance in *Drosophila melanogaster* – Evolution, 53: 484–492.
- Blanckenhorn W.U. 2005 – Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism – Ethology, 111: 977–1016.
- Blueweiss L., Fox H., Kudzma V., Nakashima D., Peters R., Sams S. 1978 – Relationships between body size and some life history parameters – Oecologia, 37: 257–272.
- Boersma M., Spaak P., De Meester L. 1998 – Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: The uncoupling of responses – Am. Nat. 152: 237–248.
- Breukelman J. 1932 – Effect of age and sex on resistance of daphnids to mercuric chloride – Science, 76: 302–302.
- Brewer M.C. 1998 – Mating behaviours of *Daphnia pulicaria*, a cyclic parthenogen: comparisons with copepods – Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, 353: 805–815.
- Bronikowski A.M. 2008 – The evolution of aging phenotypes in snakes: A review and synthesis with new data – AGE, 30: 169–176.
- Calabrese E.J., Baldwin L.A. 2003 – The hormetic dose-response model is more common than the threshold model in toxicology – Toxicol. Sci. 71: 246–250.
- Charlesworth B. 1994 – Evolution in age-structured populations – Cambridge University Press (2 wyd.).
- Charnov E.L., Downhower J.F. 1995 – A trade-off-invariant life-history rule for optimal offspring size – Nature, 376: 418–419.
- Cichoń M. 1997 – Evolution of longevity through optimal resource allocation – Proc. R. Soc. Lond. B, 264: 1383–1388.
- Colbourne J.K., Pfrender M.E. i in. 2011 – The ecoresponsive genome of *Daphnia pulex* – Science, 331: 555–561.

- Congdon J.D., Nagle R.D., Kinney O.M., van Loben Sels R.C., Quinter T., Tinkle D.W. 2003 – Testing hypotheses of aging in long-lived painted turtles (*Chrysemys picta*) – *Exp. Gerontol.* 38: 765–772.
- Cousyn C., De Meester L., Colbourne J.K., Brendonck L., Verschuren D., Volckaert F. 2001 – Rapid, local adaptation of zooplankton behavior to changes in predation pressure in the absence of neutral genetic changes – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 98: 6256–6260.
- Dahlhoff E.P., Rank N.E. 2000 – Functional and physiological consequences of genetic variation at phosphoglucose isomerase: Heat shock protein expression is related to enzyme genotype in a montane beetle – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97: 10056–10061.
- Dawidowicz P., Loose C.J. 1992 – Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration in *Daphnia* – *Limnol. Oceanogr.* 37: 665–669.
- Dawidowicz P., Prędko P., Pietrzak B. 2010 – Shortened lifespan – another cost of predator avoidance in cladocerans? – *Hydrobiologia*, 643: 27–32.
- Declerck S., Cousyn C., De Meester L. 2001 – Evidence for local adaptation in neighbouring *Daphnia* populations: a laboratory transplant experiment – *Freshwater Biol.* 46: 187–198.
- De Meester L. 1996 – Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: Patterns and processes – *Ecoscience*, 3: 385–399.
- De Meester L., Pijanowska J. 1997 – On the trait specificity of the response of *Daphnia* genotypes to the chemical presence of a predator (W: *Zooplankton: Sensory ecology and physiology*. Red. P.H. Lenz, D.K. Hartline, J.E. Purcell, D.L. Macmillan) – Gordon and Breach Publishers, Amsterdam, 407–418.
- De Meester L., Weider J. 1999 – Depth selection behavior, fish kairomones and the life-histories of *Daphnia hyalina* x *galeata* hybrid clones – *Limnol. Oceanogr.* 44: 1248–1258.
- De Meester L., Weider L.J., Tollrian R. 1995 – Alternative antipredator defences and genetic polymorphism in a pelagic predator-prey system – *Nature*, 378: 483–485.
- Deng H.-W. 1997 – Photoperiodic response of sexual reproduction in the *Daphnia pulex* group is reversed in two distinct habitats – *Limnol. Oceanogr.* 42: 609–611.
- Dodson S.I. 1974 – Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis – *Limnol. Oceanogr.* 19: 721–729.
- Dodson S.I. 1989 – The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia* – *Oecologia*, 78: 361–367.
- Drenner R.W., McComas S.R. 1980 – The roles of zooplankton escape ability and fish size-selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish (W: *The evolution and ecology of zooplankton communities*. Red. W.C. Kerfoot) – University Press of New England, Hanover, 587–593.
- Drenner R.W., Strickler J.R., O'Brien W.J. 1978 – Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish – *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1370–1373.

- Dudycha J.L. 2001 – The senescence of *Daphnia* from risky and safe habitats – *Ecol. Lett.* 4: 102–105.
- Dudycha J.L. 2003 – A multi-environment comparison of senescence between sister species of *Daphnia* – *Oecologia*, 135: 555–563.
- Dudycha J.L. 2004 – Mortality dynamics of *Daphnia* in contrasting habitats and their role in ecological divergence – *Freshwater Biol.* 49: 505–514.
- Dudycha J.L., Tessier A.J. 1999 – Natural genetic variation of life span, reproduction, and juvenile growth in *Daphnia* – *Evolution*, 53: 1744–1756.
- Dufresne F., Marková S., Vergilino R., Ventura M., Kotlík P. 2011 – Diversity in the reproductive modes of European *Daphnia pulicaria* deviates from the geographical parthenogenesis – *PLoS ONE*, 6: e20049.
- Dunham H.H. 1938 – Abundant feeding followed by restricted feeding and longevity in *Daphnia* – *Physiol. Zool.* 11: 399–407.
- Ebert D., Zschokke-Rohringer C.D., Carius H.J. 1998 – Within- and between-population variation for resistance of *Daphnia magna* to the bacterial endoparasite *Pasteuria ramose* – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 2127–2134.
- Edmondson W.T. 1955 – The seasonal life history of *Daphnia* in an Arctic lake – *Ecology*, 36: 439–455.
- Euent S., Menzel R., Steinberg C.E.W. 2008 – Gender-specific lifespan modulation in *Daphnia magna* by a dissolved humic substances preparation – *Ann. Environ. Sci.* 2: 7–10.
- Feder M.E., Hofmann G.E. 1999 – Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology – *Annu. Rev. Physiol.* 61: 243–282.
- Fiksen Ø. 1997 – Allocation patterns and diel vertical migration: Modeling the optimal *Daphnia* – *Ecology*, 78: 1446–1456.
- Finkel T., Holbrook N.J. 2000 – Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing – *Nature*, 408: 239–247.
- Fleming I. 1996 – Reproductive strategies ecology and evolution of Atlantic salmon: ecology and evolution – *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 379–416.
- Fonager J., Beedholm R., Clark B.F.C., Rattan S.I.S. 2002 – Mild stress-induced stimulation of heat shock protein synthesis and improved functional ability of human fibroblasts undergoing aging in vitro – *Exp. Gerontol.* 37: 1223–1238.
- Gardner S.N., Mangel M. 1997 – When can a clonal organism escape senescence? – *Am. Nat.* 150: 462–490.
- Geedey C.K., Tessier A.J., Machledt K. 1996 – Habitat heterogeneity, environmental change, and the clonal structure of *Daphnia* populations – *Funct. Ecol.* 10: 613–621.
- Gidalevitz T., Ben-Zvi A., Ho K.H., Brignull H.R., Morimoto R.I. 2006 – Progressive disruption of cellular protein folding in models of polyglutamine diseases – *Science*, 311: 1471–1474.

- Giebelhausen B., Lampert W. 2001 – Temperature reaction norms of *Daphnia magna*: the effect of food concentration – *Freshwater Biol.* 46: 281–289.
- Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M., Charnov E.L. 2001 – Effects of size and temperature on metabolic rate – *Science*, 293: 2248–2251.
- Glazier D.S., Calow P. 1992 – Energy allocation rules in *Daphnia magna*: clonal and age differences in the effects of food limitation – *Oecologia*, 90: 540–549.
- Gliwicz Z.M. 1986 – Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton – *Nature*, 320: 746–748.
- Gliwicz Z.M. 1990 – Food thresholds and body size in cladocerans – *Nature*, 343: 638–640.
- Gliwicz Z.M., Ślusarczyk A., Ślusarczyk M. 2001 – Life history synchronization in a long-lifespan single-cohort *Daphnia* population in a fishless alpine lake – *Oecologia*, 128: 368–378.
- Gliwicz Z.M., Wursbaugh W.A., Szymanska E. 2010 – Absence of predation eliminates coexistence: Experience from fish-zooplankton interface – *Hydrobiologia*, 653: 103–117.
- Golden T.E., Hinerfeld D.A., Melov S. 2002 – Oxidative stress and aging: beyond correlation – *Aging Cell*, 1: 117–123.
- Grebelnyi S.D. 1996 – Influence of parthenogenetic reproduction on the genotypic constitution and evolutionary success of populations and species – *Hydrobiologia*, 320: 55–61.
- Grime J.P. 1977 – Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory – *Am. Nat.* 111: 1169–1194.
- Hamilton W.D. 1966 – The moulding of senescence by natural selection – *J. Theor. Biol.* 12: 12–45.
- Hartl F.U. 1996 – Molecular chaperones in cellular protein folding – *Nature*, 381: 571–580.
- Hartnoll R.G. 2001 – Growth in Crustacea – twenty years on – *Hydrobiologia*, 449: 111–122.
- Hebert P.D.N. 1987 – Genetics of *Daphnia* (W: *Daphnia*. Red. R.H. Peters, R. de Bernardi) – *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 439–460.
- Hebert P.D.N., Ward R.D. 1972 – Inheritance during parthenogenesis in *Daphnia magna* – *Genetics*, 71: 639–642.
- Hebert P.D.N., Ward R.D., Weider L.J. 1988 – Clonal-diversity patterns and breeding-system variation in *Daphnia pulex*, an asexual-sexual complex – *Evolution*, 42: 147–159.
- Heinze J., Schrempf A. 2008 – Aging and reproduction in social insects – a mini-review – *Gerontology*, 54: 160–167.
- Hekimi S., Burgess J., Bussière F., Meng Y., Bénard C. 2001 – Genetics of lifespan in *C. elegans*: molecular diversity, physiological complexity, mechanistic simplicity – *Trends Genet.* 17: 712–718.
- Hendry A.P., Morbey Y.E., Berg O.K., Wenburg J.K. 2004 – Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 259–266.

- Hercus M.J., Loeschcke V., Rattan S.I.S. 2003 – Lifespan extension of *Drosophila melanogaster* through hormesis by repeated mild heat stress – *Biogerontology*, 4: 149–156.
- Hobaek A., Weider L.J. 1999 – A circumpolar study of arctic biodiversity: phylogeographic patterns in the *Daphnia pulex* complex – *Ambio*, 28: 245–250.
- Holliday R. 1989 – Food, reproduction and longevity: is the extended lifespan of calorie restricted animals an evolutionary adaptation? – *Bioessays*, 10: 125–127.
- Holmes D.J., Kristan D. 2008 – Comparative and alternative approaches and novel animal models for aging research – *AGE*, 30: 63–73.
- Holmes D.J., Flückiger R., Austad S.N. 2001 – Comparative biology of aging in birds: an update – *Exp. Gerontol.* 36: 869–883.
- Honěk A. 1993 – Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship – *Oikos*, 66: 483–449.
- Hughes K.A., Reynolds R.M. 2005 – Evolutionary and mechanistic theories of aging – *Annu. Rev. Entomol.* 50: 421–445.
- Hunt J., Brooks R., Jennions M.D., Smith M.J., Bentsen C.L., Bussiere L.F. 2004 – High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young – *Nature*, 432: 1024–1027.
- Ikuno E., Matsumoto T., Okubo T., Itoi S., Sugita H. 2008 – Difference in the sensitivity to chemical compounds between female and male neonates of *Daphnia magna* – *Environ. Toxicol. Chem.* 23: 570–575.
- Jackson J.B.C. 1977 – Competition on marine hard substrata: The adaptive significance of solitary and colonial strategies – *Am. Nat.* 111: 743–767.
- Jazwinski S.M. 1996 – Longevity, genes, and aging – *Science*, 273: 54–59.
- Kawaguchi S., Finley L.A., Jarman S., Candy S.G., Ross R.M., Quetin L.B., Siegel V., Trivelpiece W., Naganobu M., Nicol S. 2007 – Male krill grow fast and die young – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 345: 199–210.
- Keller L., Genoud M. 1997 – Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing – *Nature*, 389: 958–960.
- Kenyon C., Chang J., Gensch E., Rudner A., Tabtiang R. 1993 – A *C. elegans* mutant that lives twice as long as wild type – *Nature*, 366: 461–464.
- Kerfoot W.C., Peterson C. 1980 – Predatory copepods and *Bosmina*: Replacement cycles and further influences of predation upon prey reproduction – *Ecology*, 61: 417–431.
- Ketola T., Laakso J., Kaitala V., Airaksinen S. 2004 – Evolution of Hsp90 expression in *Tetrahymena thermophila* (Protozoa, Ciliata) populations exposed to thermally variable environments – *Evolution*, 58: 741–748.
- Khazaeli A.A., Van Voorhies W., Curtsinger J.W. 2005 – Longevity and metabolism in *Drosophila melanogaster*: Genetic correlations between life span and age-specific metabolic rate in populations artificially selected for long life – *Genetics*, 169: 231–242.

- Khazaeli A.A., Tatar M., Pletcher S.D., Curtsinger J.W. 1997 – Heat-induced longevity extension in *Drosophila*. I. Heat treatment, mortality, and thermotolerance – J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci. 52: B48–B52.
- Kimura K.D., Tissenbaum H.A., Liu X., Ruvkun G. 1997 – *daf-2*, an insulin receptor-like gene that regulates longevity and diapause in *Caenorhabditis elegans* – Science, 277: 942–946.
- King V., Tower J. 1999 – Aging-specific expression of *Drosophila* *hsp22* – Dev. Biol. 207: 107–118.
- Kirk K.L. 2001 – Dietary restriction and aging: Comparative tests of evolutionary hypotheses – J. Gerontol. 56A: B123–B129.
- Kirkwood T.B.L. 2003 – Genes that shape the course of ageing – Trends Endocrinol. Metab. 14: 345–347.
- Kirkwood T.B.L., Austad S.N. 2000 – Why do we age? – Nature, 408: 233–238.
- Kirkwood T.B.L., Holliday R. 1979 – The evolution of ageing and longevity – Proc. R. Soc. Lond. B, 205: 531–546.
- Kishi S., Uchiyama J., Baughman A.M., Goto T., Lin M.C., Tsai S.B. 2003 – The zebrafish as a vertebrate model of functional aging and very gradual senescence – Exp. Gerontol. 38: 777–786.
- Kleiven O.T., Larsson P., Hobaek A. 1992 – Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli – Oikos, 65: 197–206.
- Kotiaho J.S., Simmons L.W. 2003 – Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis* – J. Insect Physiol. 49: 817–822.
- Kozłowski J. 1993 – Measuring fitness in life-history studies – Trends Ecol. Evol. 8: 84–85.
- Larsson P., Wathne I. 2006 – Swim or rest during the winter – what is best for an alpine daphnid? – Arch. Hydrobiol. 167: 265–280.
- Lass S., Spaak P. 2003 – Chemically-induced anti-predator defences in plankton: a review – Hydrobiologia, 491: 221–239.
- Leiser S.F., Begun A., Kaeberlein M. 2011 – HIF-1 modulates longevity and healthspan in a temperature-dependent manner – Aging Cell, 10: 318–326.
- Lin K., Dorman J.B., Rodan A., Kenyon C. 1997 – *daf-16*: an HNF-3/forkhead family member that can function to double the life-span of *Caenorhabditis elegans* – Science, 278: 1319–1322.
- Lithgow G.J., White T.M., Melov S., Johnson T.E. 1995 – Thermotolerance and extended life-span conferred by single-gene mutations and induced by thermal stress – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 92: 7540–7544.
- Litzgus J.D. 2006 – Sex differences in longevity in the Spotted Turtle (*Clemmys guttata*) – Copeia, 2: 281–288.
- Luckinbill L.S., Arking R., Clare M.J., Cirocco W.C., Buck S.A. 1984 – Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster* – Evolution, 38: 996–1003.

- Lürling M., Beekman W. 2006 – Growth of *Daphnia magna* males and females fed with the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the green alga *Scenedesmus obliquus* in different proportions – Acta Hydroch. Hydrobiol. 34: 375–382.
- Lynch M. 1989 – The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex* – Ecology, 70: 246–256.
- Lynch M., Ennis R. 1983 – Resource availability, maternal effects, and longevity – Exp. Gerontol. 18: 147–165.
- Lynch M., Seyfert A., Eads B., Williams E. 2008 – Localization of the genetic determinants of meiosis suppression in *Daphnia pulex* – Genetics, 180: 317–327.
- Lynch M., Pfrender M., Spitze K., Lehman N., Hicks J., Allen D., Latta L., Ottene M., Bogue F., Colbourne J. 1999 – The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species – Evolution, 53: 100–110.
- MacArthur J.W., Baillie W.H.T. 1926 – Sex differences in mortality and metabolic activity in *Daphnia magna* – Science, 64: 229–230.
- MacArthur J.W., Baillie W.H.T. 1929a – Metabolic activity and duration of life. I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna* – J. Exp. Zool. 53: 221–242.
- MacArthur J.W., Baillie W.H.T. 1929b – Metabolic activity and duration of life. II. Metabolic rates and their relation to longevity in *Daphnia magna* – J. Exp. Zool. 53: 243–268.
- Machaček J. 1991 – Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata* – Hydrobiologia, 225: 193–198.
- Maklakov A.A., Simpson S.J., Zajitschek F., Hall M.D., Dessmann J., Clissold F., Raubenheimer D., Bonduriansky R., Brooks R.C. 2008 – Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan – Curr. Biol. 18: 1062–1066.
- Mangel M., Stamps J. 2001 – Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth – Evol. Ecol. Res. 3: 583–593.
- Marcus V., Weeks S.C. 1997 – The effects of pond duration on the life history traits of an ephemeral pond crustacean, *Eulimnadia texana* – Hydrobiologia, 359: 213–221.
- Marková S., Dufresne F., Rees D.J., Černý M., Kotlík P. 2007 – Cryptic intercontinental colonization in water fleas *Daphnia pulicaria* inferred from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA variation – Mol. Phylogenet. Evol. 44: 42–52.
- Martínez D.E., Levinton J.S. 1992 – Asexual metazoans undergo senescence – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 89: 9920–9923.
- Martínez-Jerónimo F., Villaseñor R., Rios G., Espinosa F. 1994 – Effect of food type and concentration on the survival, longevity, and reproduction of *Daphnia magna* – Hydrobiologia, 287: 207–214.
- Masoro E.J. 2000 – Caloric restriction and aging: an update – Exp. Gerontol. 35: 299–305.
- Masoro E.J. 2005 – Overview of caloric restriction and ageing – Mech. Ageing Dev. 126: 913–922.

- Masoro E.J., Austad S. 1996 – The evolution of the antiaging action of dietary restriction: a hypothesis – *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci.* 51: B387–B391.
- McArthur M., Sohal R.S. 1982 – Relationship between metabolic rate, aging, lipid peroxidation, and age pigment in milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera) – *J. Gerontol.* 37: 268–274.
- McCauley E., Murdoch W.W., Nisbet R.M. 1990 – Growth, reproduction, and mortality of *Daphnia pulex* Leydig: Life at low food – *Funct. Ecol.* 4: 505–514.
- Metcalfe N.B., Monaghan P. 2001 – Compensation for a bad start: grow now, pay later? – *Trends Ecol. Evol.* 16: 254–260.
- Metcalfe N.B., Monaghan P. 2003 – Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology – *Exp. Gerontol.* 38: 935–940.
- Mikulski A., Bernatowicz P., Grzesiuk M., Kloc M., Pijanowska J. 2011 – Differential levels of stress proteins (HSPs) in male and female *Daphnia magna* in response to thermal stress: A consequence of sex-related behavioral differences? – *J. Chem. Ecol.* 37: 670–676.
- Minois N. 2000 – Longevity and aging: beneficial effects of exposure to mild stress – *Biogerontology*, 1: 15–29.
- Minois N., Khazaeli A.A., Curtsinger J.W. 2001 – Locomotor activity as a function of age and life span in *Drosophila melanogaster* overexpressing hsp70 – *Exp. Gerontol.* 36: 1137–1153.
- Miquel J., Lundgren P.R., Bensch K.G., Atlan H. 1976 – Effects of temperature on the life span, vitality and fine structure of *Drosophila melanogaster* – *Mech. Ageing Dev.* 5: 347–370.
- Moore P.G. 1981 – The life histories of the amphipods *Lembos websteri* Bate and *Corophium bonnellii* Milne Edwards in kelp holdfasts – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 49: 1–50.
- Muller F.L., Lustgarten M.S., Jang Y., Richardson A., Van Remmen H. 2007 – Trends in oxidative aging theories – *Free Radical Biol. Med.* 43: 477–503.
- Muñoz-Mejía G., Martínez-Jerónimo F. 2007 – Impact of algae and their concentrations on the reproduction and longevity of cladocerans – *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 43: 167–177.
- Munro I.G., White R.W.G. 1975 – Comparison of the influence of temperature on the egg development and growth of *Daphnia longispina* O.F. Müller (Crustacea: Cladocera) from two habitats in Southern England – *Oecologia*, 20: 157–165.
- Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxal J., Weimerskirch H. 2010 – Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison – *Ecology*, 91: 2416–2427.
- Nilsson Sköld H., Obst M. 2011 – Potential for clonal animals in longevity and ageing studies – *Biogerontology*, 12: 387–396.
- Orcutt J.D. Jr., Porter K.G. 1983 – The synergistic effects of temperature and food concentration of life history parameters of *Daphnia* – *Oecologia*, 63: 300–306.

- Orive M.E. 1995 – Senescence in organisms with clonal reproduction and complex life histories – *Am. Nat.* 145: 90–108.
- Partridge L. 2010 – The new biology of ageing – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 365: 147–154.
- Partridge L., Barton N.H. 1993 – Optimality, mutation and the evolution of ageing – *Nature*, 362: 6418–6418.
- Partridge L., Prowse N., Pignatelli P. 1999 – Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster* – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 255–261.
- Pauwels K., Stoks R., Decaestecker E., De Meester L. 2007 – Evolution of heat shock protein expression in a natural population of *Daphnia magna* – *Am. Nat.* 170: 800–805.
- Pearl R. 1928 – The rate of living, being an account of some experimental studies on the biology of life duration – A.A. Knopf, New York.
- Peñalva-Arana D.C., Moore P.A., Feinberg B.A., DeWall J., Strickler J.R. 2007 – Studying *Daphnia* feeding behavior as a black box: a novel electrochemical approach – *Hydrobiologia*, 594: 153–163.
- Pianka E. 1970 – On *r* and *K* selection – *Am. Nat.* 104: 592–597.
- Pietrzak B. 2011 – Interclonal differences in age-specific performance in *Daphnia magna* – *J. Limnol.* 70: 345–352.
- Pietrzak B., Bednarska A., Grzesiuk M. 2010a – Longevity of *Daphnia magna* males and females – *Hydrobiologia*, 643: 71–75.
- Pietrzak B., Grzesiuk M., Bednarska A. 2010b – Food quantity shapes life history and survival strategies in *Daphnia magna* (Cladocera) – *Hydrobiologia*, 643: 51–54.
- Pijanowska J. 1990 – Cyclomorphosis in *Daphnia*: an adaptation to avoid invertebrate predation – *Hydrobiologia*, 198: 41–50.
- Pijanowska J. 1993 – Diel vertical migration in zooplankton: fixed or inducible behavior? – *Arch. Hydrobiol.* 39: 89–97.
- Pijanowska J., Kloc M. 2004 – *Daphnia* response to predation threat involves heat-shock proteins and the actin and tubulin cytoskeleton – *Genesis*, 38: 81–86.
- Pijanowska J., Kowalczewski A. 1997 – Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia* – *Freshwater Biol.* 37: 649–656.
- Pijanowska J., Stolpe G. 1996 – Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish – *J. Plankton Res.* 18: 1407–1412.
- Pijanowska J., Dawidowicz P., Howe A., Weider L.J. 2006 – Predator-induced shifts in *Daphnia* life-histories under different food regimes – *Arch. Hydrobiol.* 167: 37–54.
- Pinkston J.M., Garigan D., Hansen M., Kenyon C. 2006 – Mutations that increase the life span of *C. elegans* inhibit tumor growth – *Science*, 313: 971–975.
- Porter K.G., Orcutt J.D. Jr, Gerritsen J. 1983 – Functional response and fitness in a generalist filter feeder *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea) – *Ecology*, 64: 735–742.

- Ragland S.S., Sohal R.S. 1975 – Ambient temperature, physical activity and aging in the housefly, *Musca domestica* – Exp. Gerontol. 10: 279–289.
- Rattan S.I.S. 2008 – Hormesis in aging – Ageing Res. Rev. 7: 63–78.
- Reznick D. 1993 – New model systems for studying the evolutionary biology of aging: crustacean – Genetica, 91: 79–88.
- Reznick D., Ghalambor C., Nunney L. 2002 – The evolution of senescence in fish – Mech. Ageing Dev. 123: 773–789.
- Reznick D., Buckwalter G., Groff J., Elder D. 2001 – The evolution of senescence in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*): a comparative approach – Exp. Gerontol. 36: 791–812.
- Reznick D.N., Bryant M.J., Roff D., Ghalambor C.K., Ghalambor D.E. 2004 – Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies – Nature, 431: 1095–1099.
- Ricklefs R.E. 1998 – Evolutionary theories of aging: Confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span – Am. Nat. 152: 24–44.
- Rinke K., Hulsmann S., Mooij W.M. 2008 – Energetic costs, underlying resource allocation patterns, and adaptive value of predator-induced life-history shifts – Oikos, 117: 273–285.
- Rose M.R. 1984 – Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster* – Evolution, 38: 1004–1010.
- Sakwińska O., Dawidowicz P. 2005 – Life history strategy and depth selection behavior as alternative antipredator defenses among natural *Daphnia hyalina* populations – Limnol. Oceanogr. 50: 1284–1289.
- Sapolsky R.M. 1999 – Glucocorticoids, stress, and their adverse neurological effects: relevance to aging – Exp. Gerontol. 34: 721–732.
- Schöne B.R., Fiebig J., Pfeiffer M., Gless R., Hickson J., Johnson A.L.A., Dreyer W., Oschmann W. 2005 – Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland) – PALAEO, 228: 130–148.
- Schwarzenberger A., Zitt A., Kroth P., Mueller S., Von Elert E. 2010 – Gene expression and activity of digestive proteases in *Daphnia*: effects of cyanobacterial protease inhibitors – BMC Physiol. 10:6 (doi:10.1186/1472-6793-10-6).
- Scoville A.G., Prender M.E. 2010 – Phenotypic plasticity facilitates recurrent rapid adaptation to introduced predators – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 107: 4260–4263.
- Shanley D.P., Kirkwood T.B. 2000 – Calorie restriction and aging: a life-history analysis – Evolution, 54: 740–750.
- Siegel V. 1987 – Age and growth of Antarctic Euphausiacea (Crustacea) under natural conditions – Mar. Biol. 96: 483–495.
- Sinclair D.A. 2005 – Toward a unified theory of caloric restriction and longevity regulation – Mech. Ageing Dev. 126: 987–1002.

- Sohal R.S., Mockett R.J., Orr W.C. 2002 – Mechanisms of aging: an appraisal of the oxidative stress hypothesis – *Free Radical Biol. Med.* 33: 575–586.
- Søndergaard M., Jeppesen E., Jensen J.P. 2005 – Pond or lake: does it make any difference? – *Arch. Hydrobiol.* 162: 143–165.
- Sóti C., Csermely P. 2003 – Aging and molecular chaperones – *Exp. Gerontol.* 38: 1037–1040.
- Sóti C., Pál C., Balázs P., Csermely P. 2005 – Molecular chaperones as regulatory elements of cellular networks – *Curr. Opin. Cell. Biol.* 17: 210–215.
- Spaak P., Boersma M. 2001 – The influence of fish kairomones on the induction and vertical distribution of sexual individuals of the *Daphnia galeata* species complex – *Hydrobiologia*, 442: 185–193.
- Speakman J.R. 2005 – Body size, energy metabolism and lifespan – *J. Exp. Biol.* 208: 1717–1730.
- Speakman J.R., Talbot D.A., Selman C., Snart S., McLaren J.S., Redman P., Krol E., Jackson D.M., Johnson M.S., Brand M.D. 2004 – Uncoupled and surviving: individual mice with high metabolism have greater mitochondrial uncoupling and live longer – *Aging Cell*, 3: 87–95.
- Stearns S.C. 1989 – The evolutionary significance of phenotypic plasticity – *BioScience*, 39: 436–445.
- Stearns S.C. 1992 – *The evolution of life histories* – Oxford University Press, New York.
- Stearns S.C. 2000 – Life history evolution: successes, limitations, and prospects – *Naturwissenschaften*, 87: 476–486.
- Stearns S.C., Ackermann M., Doebeli M., Kaiser M. 2000 – Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97: 3309–3313.
- Stewart E.J., Madden R., Paul G., Taddei F. 2005 – Aging and death in an organism that reproduces by morphologically symmetric division – *PLoS Biol.* 3: 0295–0300.
- Stich B., Lampert W. 1981 – Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton – *Nature*, 293: 396–398.
- Stibor H. 1992 – Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran – *Oecologia*, 92: 162–165.
- Stross R.G., Kangas D.A. 1969 – The reproductive cycle of *Daphnia* in an arctic pool – *Ecology*, 50: 457–460.
- Szulkin M., Dawidowicz P., Dodson S. 2006 – Behavioural uniformity as a response to cues of predation risk – *Anim. Behav.* 71: 1013–1019.
- Ślusarczyk M. 2009 – Extended lifespan traded for diapause in *Daphnia* – *Freshwater Biol.* 54: 2252–2262.
- Ślusarczyk M., Pietrzak B. 2008 – To sink or float: The fate of dormant offspring is determined by maternal behaviour in *Daphnia* – *Freshwater Biol.* 53: 569–576.

- Tatar M., Gray D.W., Carey J.R. 1997a – Altitudinal variation for senescence in *Melanoplus* grasshoppers – *Oecologia*, 111: 357–364.
- Tatar M., Khazaeli A.A., Curtsinger J.W. 1997b – Chaperoning extended life – *Nature*, 390: 30–30.
- Tatar M., Kopelman A., Epstein D., Tu M.-P., Yin C.-M., Garofalo R.S. 2001 – A mutant *Drosophila* insulin receptor homolog that extends life-span and impairs neuroendocrine function – *Science*, 292: 107–110.
- Taylor B.E. 1985 – Effects of food limitation on growth and reproduction of *Daphnia* – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 285–296.
- Teschner M. 1995 – Effects of salinity on the life history and fitness of *Daphnia magna*: variability within and between populations – *Hydrobiologia*, 307: 33–41.
- Threlkeld S.T. 1979 – The midsummer dynamics of two *Daphnia* species in Wintergreen Lake, Michigan – *Ecology*, 60: 165–179.
- Threlkeld S.T. 1987 – *Daphnia* life history strategies and resource allocation patterns (W: *Daphnia*. Red. R.H. Peters, R. de Bernardi) – *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 353–366.
- Tollrian R., Dodson S.I. 1999 – Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments (W: *The ecology and evolution of inducible defenses*. Red. R. Tollrian, C.D. Harvell) – *Princeton University Press, Princeton*, 177–202.
- Van Voorhies W.A. 2002 – The influence of metabolic rate on longevity in the nematode *Caenorhabditis elegans* – *Aging Cell*, 1: 91–101.
- Van Voorhies W.A. 2004 – Live fast – live long? A commentary on a recent paper by Speakman et al. – *Aging Cell*, 3: 327–330.
- Vanoverbeke J., De Meester L. 1997 – Among populational genetic differentiation in the cyclical parthenogen *Daphnia magna* (Crustacea, Anomopoda) and its relation to geographic distance and clonal diversity – *Hydrobiologia*, 360: 135–142.
- Van Voorhies W.A., Ward S. 1999 – Genetic and environmental conditions that increase longevity in *Caenorhabditis elegans* decrease metabolic rate – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 96: 11399–11403.
- Vaupel J.W., Baudisch A., Dölling M., Roach D.A., Gampe J. 2004 – The case for negative senescence – *Theor. Popul. Biol.* 65: 339–351.
- Verbeke P., Fonager J., Clark B.F.C., Rattan S.I.S. 2001 – Heat shock response and ageing: mechanisms and applications – *Cell Biol. Int. Rep.* 25: 845–857.
- Vijverberg J. 1976 – The effect of food quantity and quality on the growth, birth-rate and longevity of *Daphnia hyalina* Leydig – *Hydrobiologia*, 51: 99–108.
- Vogt G. 2010 – Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans – *Biogerontology*, 11: 643–669.
- Walker G.A., Lithgow G.J. 2003 – Lifespan extension in *C. elegans* by a molecular chaperone dependent upon insulin-like signals – *Aging Cell*, 2: 131–139.

- Watkinson A. 1992 – Plant senescence – Trends Ecol. Evol. 7: 417–420.
- Watras C.J. 1983 – Mate location by diaptomid copepods – J. Plankton Res. 5: 417–423.
- Weider L.J. 1993 – Niche breadth and life history variation in a hybrid *Daphnia* complex – Ecology, 74: 935–943.
- Weider L.J., Hobaek A., Hebert P.D.N., Crease T.J. 1999 – Holarctic phylogeography of an asexual species complex. II. Allozymic variation and clonal structure in Arctic *Daphnia* – Mol. Ecol. 8: 1–13.
- Weithoff G. 2007 – Dietary restriction in two rotifer species – the effect of the length of food deprivation on life span and reproduction – Oecologia, 153: 303–308.
- Wellborn G.A., Skelly D.K., Werner E.E. 1996 – Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient – Annu. Rev. Ecol. Syst. 27: 337–363.
- Wheeler J.C., Bieschke E.T., Tower J. 1995 – Muscle-specific expression of *Drosophila* hsp70 in response to aging and oxidative stress – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 92: 10408–10412.
- Williams G.C. 1957 – Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence – Evolution, 11: 398–411.
- Wolf T.J., Schmid-Hempel P. 1989 – Extra loads and foraging life span in honeybee workers – J. Anim. Ecol. 58: 943–954.
- Yan L.-J., Sohal R.S. 2000 – Prevention of flight activity prolongs the life span of the housefly, *Musca domestica*, and attenuates the age-associated oxidative damage to specific mitochondrial proteins – Free Radical Biol. Med. 29: 1143–1150.
- Zaffagnini F. 1987 – Reproduction in *Daphnia* (W: *Daphnia*. Red. R.H. Peters, R. de Bernardi) – Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 245–284.

7. Summary

The article provides a review of research on evolution, ecology and physiology of aging and longevity, and focuses on results gained from the studies of a facultatively sexual crustacean, *Daphnia*. Despite its clonality and indeterminate growth, evidence for its senescence has been collected. Differences in the dynamics of age-specific parameters were seen between both environmentally developed phenotypes within a genotype and between genotypes, including between sister species. The lifespan of the animals varies depending on the habitat of origin and predation pressure experienced therein, and on environmental conditions – showing a hormetic response, or revealing trade-offs in the life history. Extreme differences in lifespan can be found in closely related lineages and within a single habitat, providing opportunities to study the underlying mechanism. This all makes *Daphnia* a so-far underscored, but already emerging model in the study of ecology and evolution of aging, and its molecular mechanisms.