

Planktonlarda Siklomorfosis Üzerine Derleme

Duygu BERDİ^{1*}, Evren YILDIZTUGAY², Mustafa KÜÇÜKÖDÜK¹, Ahmet ALTINDAĞ³

^{1*}Selçuk Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, KONYA

²Selçuk Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoteknoloji Bölümü, KONYA

³Ankara Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, KONYA

*e-mail: duygu.berdi@selcuk.edu.tr

Öz: Siklomorfizm veya mevsimsel polimorfizm zooplanktonlarda ilk olarak Lauterborn tarafından 1904 yılında tanımlanmıştır. Bu terim günümüzde küçük akuatik organizmalarda abiyotik (sıcaklık, türbülans, ışık) ve biyotik (besin, predatör baskısı) çevrenin etkisiyle vücut yapılarında mevsimsel olarak meydana gelen fiziksel değişiklikler olarak adlandırılmaktadır. Bu mevsimsel değişiklikler türün mevsimsel olarak iki farklı form gibi görünmesine neden olabilmektedir. Siklomorfosis özellikle planktonik kladoseralar arasında daha fazla gözlemlenirken, ayrıca protozoa, dinoflagellat ve rotiferler arasında da yaygın olarak görülmektedir. Siklomorfosis sonucu canlıların fiziksel görünüşlerinde ve davranışlarında birtakım değişiklikler söz konusudur. Siklomorfosis akuatik ortamda organizmanın batma oranını azaltıp yüzmede kolaylık sağlarken, aynı zamanda planktonla beslenen predatörlere karşı da bir savunma mekanizması olarak kullanılmaktadır. Araştırmacılar tarafından bazı avcı türlerin salgıladığı kimyasalların (kairomonlar) canlıda kaudal spin, tepelik gibi vücut çıkıntılarına neden olduğu ortaya konmuştur. Bu derleme de planktonlardaki siklomorfosis olayı ve meydana gelen değişikliklerden detaylı olarak bahsedilmiştir.

Anahtar kelimeler: Siklomorfosis, Plankton, Mevsimsel, Polimorfizm

A Review About Cyclomorphosis in Plankton

Abstract: Cyclomorphism or seasonal polymorphism was first described in zooplankton by Lauterborn at 1904. This term is nowadays referred to as the seasonal changes in body structures affected by the abiotic (temperature, turbulence, light) and biotic (nutrient, predator, pressure) circulation in small aquatic organisms. These seasonal changes may cause the season to look like two different forms. Cyclomorphosis more prevalent, especially among planktonic cladocerans, but also among protozoa, dinoflagellates and rotifers. Cyclomorphosis is a consequence of changes in the physical appearance and behavior of organisms. Cyclomorphosis is reduce the sinking rate of the organism in aquatic environment and facilitates swimming, at the same time, another advantage is the defense against feeding with planktons predators. Researchers have shown that chemicals released by some hunter species (kairomons) cause body spurs such as caudal spin, hump, and defense against the predator. This review also details cyclomorphosis and changes in the plankton.

Keywords: Cyclomorphosis, Plankton, Seasonal, Polymorphism

Giriş

Suda serbest halde yaşayan özel hareket organelleri olmayan veya olsa bile bu organelleri yer değiştirmede aktif olarak kullanamayan, ancak su hareketleri ile pasif olarak yer değiştirebilen organizmalar topluluğuna plankton adı verilmektedir. Bu küçük akuatik organizmalarda abiyotik

(sıcaklık, türbülans, ışık) ve biyotik (besin, predatör baskısı) çevrenin etkisiyle vücut yapılarında mevsimsel olarak meydana gelen fiziksel değişiklikler söz konusudur. Siklomorfizm veya mevsimsel polimorfizm olarak adlandırılan bu olay, özellikle planktonik kladoseralar arasında göze çarpar,

fakat protozoa, dinoflagellat ve rotiferler arasında da oldukça yaygındır (Wetzel, 2001).

Meydana gelen morfolojik deęişiklikler sonucu aynı türün yaz ve kış formları, iki ayrı tür olarak karşılaştırılmalarına neden olacak kadar farklı bir görünüm alır. Kış formu yaz formuna dönüşürken vücut yüzeyi hacmine göre önemli bir artış gösterir. Örneğin üç uzantısı olan *Ceratum hirundinella* yazın dördüncü bir uzantı çıkardığı gibi, vücudu daha uzar ve daha daralır (Tanyolaç, 2011).

Canlının yüzeyi büyüdükçe oransal yüzeyide büyür ve çökme oranı azalır. Suyun vizkozitesinin canlıların batmasında önemli rolü vardır. Sıcaklık arttıkça vizkozite azaldığı için sıcak suların viskozitesi de azdır. Bu nedenle sıcak sularda canlıların batma hızı artar. Siklomorfosis sonucu oluşan uzamış yapılar yaz aylarında yüzey alanını genişleterek yüzmede avantaj oluşturmaktadır (Tanyolaç, 2011). Normal morfolojileri ile karşılaştırıldığında tepelikli *Daphnia* yüksek besin konsantrasyonu içeren yüzey tabakalarında daha rahat yüzeyde kalabilmektedir (Laforsch ve Tollrian, 2004).

Doęal seleksiyon, organizmalarda predatör ile karşı karşıya kalındığında kendilerini güvende tutmak için morfolojilerinde bir takım deęişiklik meydana getirir. Siklomorfik yanıt aslında seçici predasyon nedeniyle, predasyonun gelişini iyi tahmin eden çevresel sinyallerin hareketi olarak bilinmektedir. Sucul ortamda organizmalar genelde predatörler tarafından salınan kairomon sayesinde avcı risk

derecesini hesaplar ve avlanmanın etkisini azaltmak için kendi davranış ve morfolojilerini deęiştirirler (Riessen ve ark., 2012).

Beauchamp (1952) ve Gilbert (1966) yılında *Asplanchna* tarafından ortama salınan kimyasalların *Brachionus calyciflorusta* büyük spin oluşumuna sebep olduğunu gözlemlemişlerdir. Çeşitli avcı varlığında kladoserlerde bu kimyasalların boyun dişı, tepelik, kaudal spin gibi vücut çıkıntılarının uzamasına neden olduğu ve predatöre karşı savunma sağladığı keşfedilmiştir. Bu kimyasal sinyalin 500 mW'dan az, polar, asite ve baza karşı dirençli fakat bakteriyal parçalanmaya dirençli olmayan bir protein olduğu ortaya konmuştur. İndüklenmiş morfolojinin av türlerine avantaj sağladığı bilindiği durumlarda morfolojik savunma kaybolmaktadır (Dodson, 1989; Gilbert, 1966).

Siklomorfosisde Av-Avcı Arasındaki Etkileşimler

Planktivor avcıların avlanma stilleri farklılık göstermektedir ve bu avlanma stillerine göre planktonlar avlanma oranlarını azaltmak için farklı savunma mekanizmaları oluşturabilmektedirler (Beckius, 2013).

1. Omurgasız (dokunsal) avlanmaya karşı savunma: Avını görünürlüklerine göre seçemedikleri için bu predatörler ağız parçasına uygun boyutlarda av seçerler (Beckius, 2013). Bu nedenle bazı rotiferler ve 1 mm'den az kladoserler omurgasız avcı predasyonuna maruz kalabilmektedir (Zaret,

1980). Örneğin dokunsal avcı olan omurgasız *Chaoborus* larvaları suda hareketsiz pusuya yatarak, uygun bir anda avını yakalar, fakat dokunsal avcıya karşı geliştirilen spin, tepelik ve boyun dişi gibi uzamış çıkıntılar larvalar tarafından çiğnenmelerine ve yem olmalarına engel olur (Riessen, 2012).

2. Omurgalı (görsel) avlanmaya karşı savunma: Akuatik sistemlerde bu predatörler avını boyuta göre değil görünürlüğüne göre seçmektedir. Orta boylarda ki (1 ile 2 mm arasındaki) kladoserler vücutlarının görünen orta kısmını (göğüs, karın, baş) küçük tutar ve şeffaf periferik yapılarını genişletip ve uzatarak morfolojik savunma sağlayabilirler (Brooks, 1965-1966; Jacobs, 1966).

Kladoserlerde Siklomorfosisin Tanımı

Birçok zooplanktonda mevsimsel polimorfizm veya siklomorfosis görülmesine rağmen, en önemli örnekleri kladoserlerde görülmektedir. İlkbaharın sonlarında, yazın başında *Daphnia*'da uzamış ya da genişlemiş başlıklar "tepelik" olarak adlandırılmaktadır. Morfolojik savunma bu tepelik, kaudal spin uzunluğunda artış, boyun dişi veya kalın karapaks oluşumunu içerir (Dodson, 1974; Tollrian, 1995; Tollrian ve Dodson, 1999; Laforsch ve Tollrian, 2004; Rabus ve ark., 2013).

İlkbaharda bulunan bireylerin baş kısmı daha yuvarlak olup, daha kısa spinleri vardır. İlkbaharın sonlarında yazın başında oluşan kask ve uzun spinler üreme için dezavantaj oluşturmaktadır (Jacobs, 1967;

Dodson, 1974). Yapılan çalışmalarda yazın kasklı türlerde daha az yumurta bulunmuş ve bunun kask üretimine bağlı enerji kaybından kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Hutchinson TC, 1967). Fakat bu enerji kaybının dışında diğer faktörlerde önemli rol oynamaktadır. Ilıman göllerde otçul zooplankton besin olarak kullanılmaktadır. Yenilebilir fitoplankton oranı ilkbaharda fazla olup yaz aylarında azalır (Wetzel, 1983). Bu nedenle besin seviyesinin yüksek olduğu predasyon baskısının düşük olduğu ilkbahar aylarında yumurta sayısının artışına etkisinden dolayı kask oluşumu gözlenmez (Riessen, 1984).

Kladoserler içinde siklomorfosisize neden olan mekanizma ile ilgili birçok geçerli çalışma vardır. Bu mekanizmalardan abiyotik ve biyotik çevrenin etkileri deneylerle ortaya konmuştur.

Abiyotik Faktörler: Sıcaklık, Işık ve Türbülans

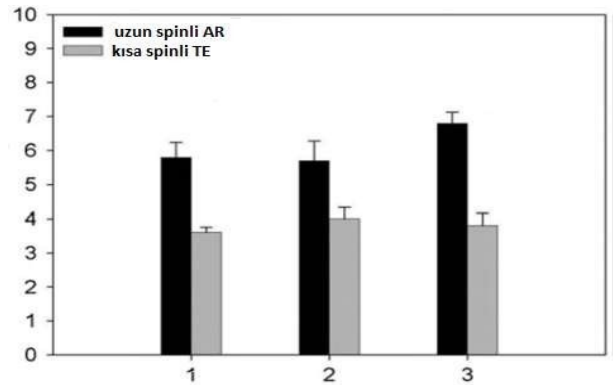
Sıcaklık *Daphnia*'daki kaskın yüksekliğini artıran en önemli uyarandır. Sıcaklık embriyogenezin ortalarına kadar etkilidir (Wetzel, 2001). Kış ve ilkbaharın başına kadar su sıcaklığı ve besin kaynaklarının aşırı kullanılmasının etkisi bahar ayındaki tepe yüksekliğini ve oluşma zamanını etkilemektedir. Bunun sonucunda Nisan ve Mayıs aylarında *Daphnia* biyokütlesi yüksek ve uzun tepeli, sıcaklığın düşük olduğu (10-15 °C) aylarda ise tepelik uzunluğu kısadır (Wojtal, 2004; Benndorf ve ark., 2001). Bunun dışında su türbülansı ve ışık tepe oluşumuna etki eden faktörler

arasındadır. Su türbülansının çok olduğu sularda uzun tepe yapısı görülmektedir (Florkin, 2012).

Biyotik Faktörler: Besin ve Predatör

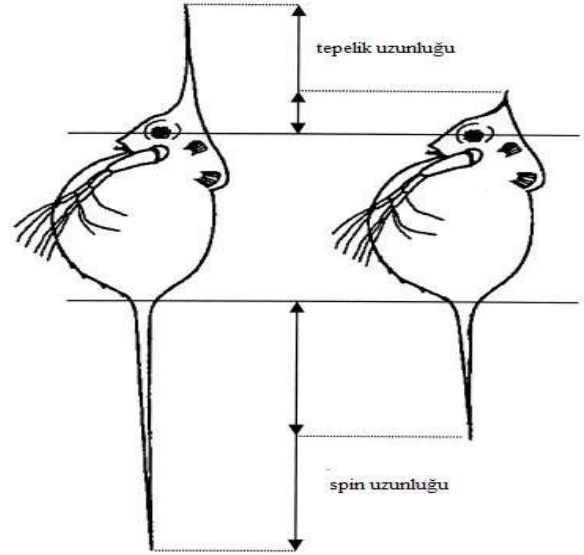
Bazı hipotezler zooplanktonların üreme ve büyüme hızının fitoplankton topluluğunun bolluğuna göre belirlendiği yönündedir. Buna göre büyük boyutlu besin kaynağı olarak daha fazla fitoplankton filtre edebilirler ve büyük türlerin üreme başarısının küçük türlerden daha fazla olduğu görülmüştür (Brooks ve Dodson, 1965). Büyük boyutlu olmak bu nedenle avantaj sağlamaktadır (Gliwicz ve Lampert, 1990). Diğer bir biyotik faktör ise, yaz ortasında artan predatör baskısıdır (Carpenter ve ark., 1985). Balık predatör ve omurgasız *Chaoborus* varlığında uzun spin yapısı *Daphnia*'da avantaj sağlamaktadır. Bu durum *D. lumholtzi* üzerinde yapılan deneylerle desteklenmiştir. Yapılan deneyde genç ve yetişkin *Daphnia*'ların spinlerinin predatörden kaçınmada ne kadar yeterli olduğu ortaya konmuştur. Bunun için *D. lumholtzi* kısa spinli (TE) klonlar seçilmiştir (predatör yokluğunda yetişkinler uzun kaska sahip değildir). Bu klonda ilk yavru larvalar yetişkinliğe kadar geçen zamanda uzunluğu azalan küçük tepe yapısı sergilemektedir. Başka bir gölden temin edilen diğer klon *D. lumholtzi* uzun spinli (AR) klonudur (Şekil 1). Bu uzun spinli form büyük tepeliğe ve uzun kaudal spine sahiptir. Deneyde dikenli balık

(Avrupa, Kuzey Asya ve Kuzey Amerikada yaygın) *Gasterosteus aculeatus* balık predatör olarak kullanılmıştır. Balık predatör deneyi 20 °C florasan ışık altında aynı yaşta ve vücut büyüklükleri aynı hamile olmayan dişiler seçilerek gerçekleştirilmiştir. Vücut uzunluğu ve davranış etkisinin balık tercihi yönünde bir etkisinin olup olmadığını ortaya koymak için dişiler tercih edilmiş ama konu ile ilgili hipotezi destekleyecek herhangi bir veri elde edilememiştir. Balık deneyi sonunda yapılan ölçümler neticesinde vücut uzunlukları arasında her iki klon için belirgin bir farklılık gözlemlenmemiştir. Fakat uzun spinli klonda tepe uzunluğu % 69, kaudal spin uzunluğu % 92, kısa spinli formda ise % 14 ve % 61 olarak ölçümlenmiştir. Bu deney 3 tekrarlar gerçekleştirilmiş ve bunun sonucunda hayatta kalma oranlarının uzun spinli türlerde daha fazla olduğu saptanmıştır. Ardından ortam koşulları değiştirilmiş ve karanlıkta aynı deney tekrarlanmıştır. Karanlık ortamda *Daphnia*'ların yarısının tükenmesi sonucu balık ortamdan alınarak deney sonlandırılmıştır (Engel ve ark., 2014).



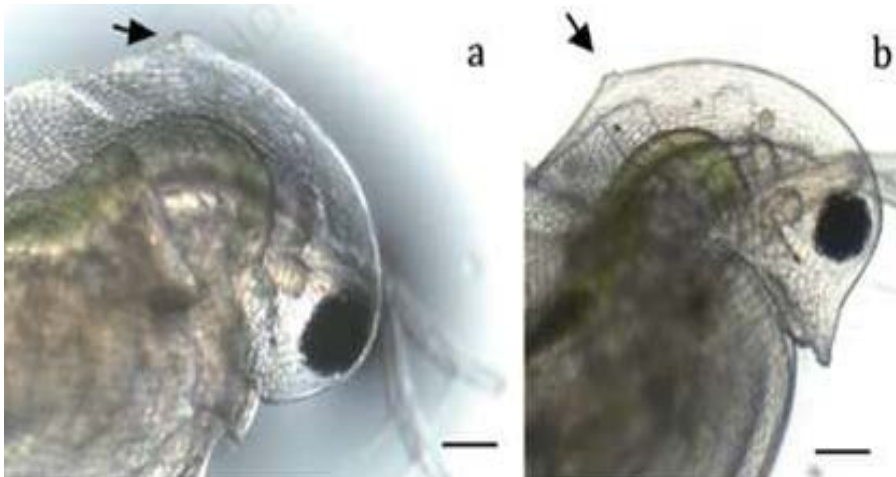
Şekil 1. Predasyon sonucu yetişkin *D. lumholtzi* uzun spin ve kısa spin formlarının hayatta kalım grafiği (Engel ve ark., 2014)

Aynı deneyde omurgasız predatör *Chaoborus*'a karşı gençlerde morfolojik savunmanın ne kadar avantaj sağladığı ortaya konmuştur. Deneyde 1. yenidoğan larva 2. ve 3. genç larvalar seçilip iki *Daphnia lumholtzi* klonu 20 °C'de florasan ışık altında predasyona maruz bırakılmıştır. Deneyde kısa spinli ve uzun spinli türlerin yeni doğan larvaları arasında önemli bir farklılık gözlemlenmemiş, fakat 2. ve 3.'ncü aşama larvalarının uzun spinli türlerinin daha iyi hayatta kaldığı görülmüştür (Şekil 2). Deney sonuçları uzun spinin bir predatöre karşı avantaj olduğunu göstermiştir (Engel ve ark., 2014). Yenidoğanlarda ise belirgin bir farklılık olmamasının nedeni tepe ve spin uzunluklarının vücutlarını koruyabilecekleri boyutlarda olmamasından dolayı *D. pulex* ve *D. cucullata*'da olduğu gibi genç ve yetişkin türlerin daha iyi savunma sağladığı düşünülmüştür (Laforsch ve Tollrian, 2004).



Şekil 2. *Daphnia lumholtzi*'de siklomorfosis (Yurista, 2000)

Siklomorfosisin görüldüğü diğer bir tür *Daphnia pulex* yaz aylarında *Chaoborus*'tan salgılanan kairomonların dışında (sıcaklığın etkisi, besin miktarı gibi etkenlerin etkisiyle) predatörden kaçınma amaçlı mevsimsel bir değişiklik olan karapaksın arka kısmında küçük çıkıntı şeklinde boyun dişini üreterek predasyondan kaçınmıştır (Şekil 3) (Rossi ve ark., 2014).



Şekil 3. Genç *Daphnia pulex* boyun dişi oluşumu a. erkek b. dişi (Rossi ve ark., 2014)

Daphnia magna'da ise *Coloepora* varlığında sıcaklığın siklomorfosis'e etkisi araştırılmıştır (Şekil 4). Deney sonucunda

Nisan ayında su sıcaklığı 16 °C iken *Daphnia* siklomorfosis göstermiş ve kaudal spin uzunluğu 20-25 µm, litrede *Coloepora* sayısı

105 olarak ölçümlenmiştir; Mayıs ayında sıcaklığın 24 °C dereceye yükselmesi ile kaudal spin uzunluğu 100-150 µm, litrede bulunan *Claoptera* sayısı 165; Haziran ayında

ise sıcaklığın 28 °C'ye yükselmesi ile kaudal spin uzunluğu 200-250 µm, *Claoptera* sayısı 253 olarak gözlemlenmiştir (Toumi ve ark., 2015).



Şekil 4. *Daphnia magna*'da mevsimsel değişiklikler (Toumi ve ark., 2015)

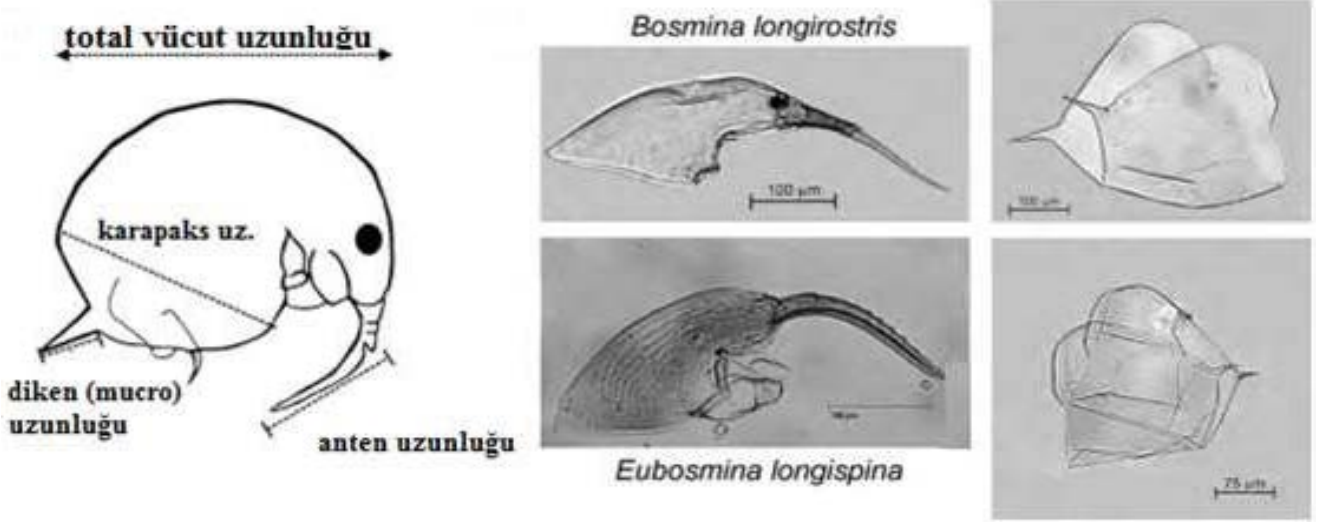
Siklomorfosizin görüldüğü diğer bir tür olan *Bosmina* küçük vücutlu, pelajik ve littoral zonda besinini süzerek elde eden kladoserlerin olduğu göl ve göletlerde yaygın olarak bulunan bir türdür (Korosi ve ark., 2013). Predatör omurgasız kopepot varlığında küçük vücutlu *Bosmina*'da mucro uzunluğu artarken, büyük vücutlu *Eubosmina* türünde anten uzamasında önemli bir büyüme gözlenmez. Bunun nedeni olarak büyük vücudun avantajını kullanan *Eubosmina*'nın daha az savunmasız olmasıdır (Sprules ve

ark., 1984; Wong ve Sprules, 1985).

Bosmina'da uzun antenler karın bölgesine kadar uzanan bir eğri oluşturarak savunmasız yüzme antenleri ve yumuşak olan karın bölgesini predatör saldırılarına karşı bir kalkan olarak korumaktadır (Şekil 5) (Kerfoot, 1975; Sakamoto ve ark., 2007; Sakamoto ve Hanazato, 2008). Teorik olarak *E. longispina*'nın büyük vücut boyutundan dolayı planktivör balık avcılara karşı daha görünür halde olması özellikle büyük boyutlu uzun uzantıları nedeniyle daha fazla

avlanması ve küçük boyutlu *Bosmina*'nın ise balık avcı varlığında vücut büyüklüğünü

azaltması beklenmiştir (Korosi ve ark., 2013).



Şekil 5. *Bosmina*'nın genel görünümü (Korosi ve ark., 2013)

Fakat yapılan deneyler ile bunun böyle olmadığı balık avcının midesinden daha fazla sayıda *Bosmina*'nın çıktığı görülmüştür (Kerfoot, 1975). Bu durumun açıklayıcı nedeni *E. longispina*'nın yazın vücut yapısında küçülmenin meydana gelmesi omurgalı predatöre karşı bir avantaj oluşturmuştur (Black ve Hairston, 1983). *Bosmina longirostris*'in küçük boyutlu olmasına rağmen daha fazla yem olması yüksek oranda göz pigmentasyonu içermesinden kaynaklı bir durum olarak düşünülmüştür (Korosi ve ark., 2013).

Bosmina longirostris'in yeni doğan yavruları üzerine yapılan araştırmada yenidoğanların anten, mucro ve karapaks uzunluklarının sıcaklıkla ters orantılı olarak azaldığı gözlemlenmiştir. Kışın % 65 olan karapaks uzunluğu yazın % 50'ye, mucro uzunluğu ise kışın % 30'dan yazın % 20'ye düşmüştür. Avlanmaya karşı geliştirilmiş bu

savunmada *B. longirostris*'in yenidoğanlarında bulunan anten ve mucrolar, onların gerçek vücut boyutundan daha büyük olduğu izlenimini vermiş ve kopepot avcılarında kolaylıkla kaçmalarını sağlamıştır. Fakat planktivor balıkların yaz aylarında büyük zooplanktonları, kış aylarında ise omurgasız kopepotların küçük bireyleri avlaması nedeniyle *B. longirostris*'in yaz ayında küçük boyut, kış ayında ise büyük vücut büyüklüğü tercih ederek predatörden kaçtığı ve böyle bir stratejinin diğer kladoserler için geçerli olmadığı ortaya konmuştur (Razak ve Saisho, 2011).

Rotiferlerde Siklomorfozis

Siklomorfozis, lorikalı (sert ya da yarı sert kabuk içeren) rotiferler arasında, genellikle sıcaklık, türbülans, besin kalitesi gibi çevresel faktörler etkisiyle mevcut spin uzaması veya ilave spinler geliştirerek vücut boyutunun uzunluğunda bir artış şeklinde

görülmektedir (Alam, 1998). Bazı rotiferler arasında büyüme şeklinde yaygın olarak görülen değişiklikler şunlardır;

1. Vücut genişliğine göre uzama:

Asplanchna'nın bazı türlerinde, yaz ortasında populasyon genişliği yaklaşık 5 katı olabilir. İlkbaharın sonlarında ve yaz ortasına kadar küresel şekilleri belirgin olarak değişmiştir. Bu uzamış yapılar yaz ortasından bir sonraki ilkbahara kadar kaybolmaktadır (Wetzel, 2001).

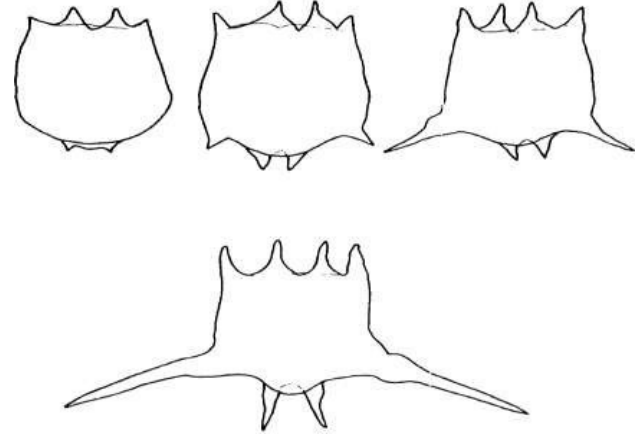
2. Genişleme: Gövde duvarından dışarı doğru büyüme ve tepe oluşumu ile genişleme meydana gelir. *Asplanchna sieboldi*'de tartışıldığı gibi bu mevsimsel değişiklikler bitki kaynaklı besin tokoferol içeriğine bağlı görünmekte ve büyük olasılıkla daha büyük boyutlu besinlerle başa çıkmak için bir adaptasyon olarak düşünülmektedir (Wetzel, 2001).

3. Boyutta meydana gelen azalma:

Genellikle yaz aylarında daha yüksek sıcaklıkta, lorikal spinlerin uzunluğunda orantısız azalma meydana gelir. Bu mekanizma tam olarak belirgin olmasa da bu değişiklik *Keratella*'nın birçok türleri arasında görülmektedir. Yüksek yaz sıcaklığında spin uzunluğundaki azalma ile suda batma hızını artırır ve vücut boyutundaki azalma ile de bunu telafi eder (Wetzel, 2001).

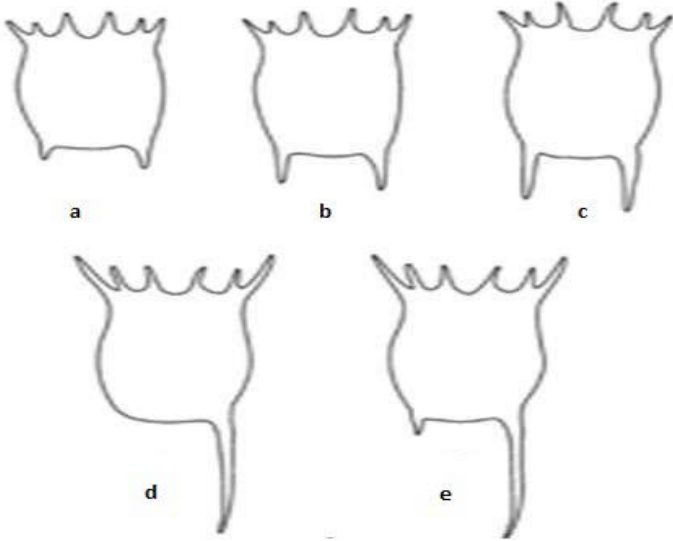
4. Yanal spin üretimi: Siklomorfosizin

bu aşamasında en iyi çalışmalar *Brachionus calyciflorus* üzerinde gerçekleştirilmiştir. Bu türün büyük yırtıcı rotifer *Asplanchna* varlığında arka spinlerinin uzunluğunda bir artış gözlemlenmiştir (Şekil 6) (Wetzel, 2001).



Şekil 6. Predatör *Asplanchna* tarafından tetikleyici kairomonun rotifer *Brachionus calyciflorus*'da spin uzamasını tetikler (Gilbert, 1967).

Asplanchna'dan ve bazı kladoserlerden salınan kairomonlar ve sıcaklığın etkisiyle rotiferler değişik morfolojiler sergilemektedir. Bu durumdan yola çıkılarak *K. tropica*'da sıcaklığın sağ, sol spin uzunluğuna ve lorikaya etkisi araştırılmıştır. Sıcaklığın 20 °C'den 15 °C'ye düşmesiyle sol spinde uzama meydana geldiği gözlemlenmiştir. Ortamda *Daphnia* kairomonları varlığında sıcaklık 20 °C'ye yükseldiğinde her iki arka spin ve lorika uzunluğunda artış, *Asplanchna* varlığında diğer predatörlere göre, sağ arka spinde ekstrem uzama, sol spinde azalma lorika uzunluğunda ve her iki ön spinlerde ve ön iç spinlerde dışa doğru uzama tespit edilmiştir (Şekil 7) (Gilbert, 2011).



Şekil 7. *Keratella tropica*'da spin gelişiminin çeşitli varyasyonları

a. Kairomonların olmadığı ortamda sıcaklık 20 ve 25°C b. Ortamda kairomon yokken sıcaklık 10 ve 15 °C, veya *Daphnia*'lı ortam ve sıcaklık 20 °C. c. Ortam *Daphnia*'lı sıcaklık 15 °C. d. *Asplanchna* varlığında sıcaklık 20 °C. e. *Asplanchna* varlığında sıcaklık 15 °C, veya ortamdaki *Asplanchna* ve *Daphnia* varlığında sıcaklık 20 °C (Gilbert, 2011).

Bir dizi doğal populasyon analizleri, *Asplanchna* tarafından ortama salınan kairomonlardan dolayı *B. calyciflorus* populasyonunda arka-yanal spin oluşumunu kanıtlamıştır (Gilbert ve Waage, 1967; Green ve Lan, 1974). *B. calyciflorus*'da hareketli uzun arka-yanal spinler *Asplanchna* tarafından predasyonu önemli ölçüde azaltmıştır. Bu arka-yanal spin uzunluğu su sıcaklığına bağlı olmayıp *Asplanchna* yoğunluğu ve *Asplanchna*'dan salınan maddenin eşik miktarına bağlı olarak değişebilmektedir (Wetzel, 2001).

Yetişkin *A. sieboldi*, *B. calyciflorus*'a ait yetişkinlerin tamamını normal koşullar altında avlayabilmektedir. Fakat morfolojik savunmanın tetiklenmesi ile *B. calyciflorus*'taki yetişkinlerin % 78'i uzun

spinli forma dönüşmektedirler. Bu durumda avlanma oranı *A. sieboldi*'de % 15 ve altına düşer (Wetzel, 2001).

Rotiferler üzerinde predasyon av-avcı etkileşimine bağlı olarak türlere göre değişmektedir. Örneğin, predatör kopepot *Mesocyclops*, rotifer *Asplanchna* ve *Polyarthra* ile etkili beslenirken bir diğer rotifer türü olan *Keratella* ile beslenemez (Gilbert ve Williamson, 1978). Yakalanan *Keratella*, *Mesocyclops* tarafından geri salınır çünkü bu rotiferin yumuşak kısımlarını avcı kaldıramaz ve taşıyamaz. *Asplanchna* düzenli olarak *Keratella* ile beslenirken, etkili kaçış özelliğinden dolayı *Polyarthra* ile beslenemez (Wetzel, 2001).

Kopepodlarda Siklomorfosis

Çok çabuk ve düzensiz yüzen yetişkin kopepotlarda siklomorfosis olayı diğer türler kadar belirgin değildir. Mevsimsel değişiklikler soğuk mevsimlerde (sıcaklığın düşük olduğu aylarda) büyüme oranlarında artış şeklinde ortaya çıkmaktadır (Havel, 2009). Kopepotlar oldukça hareketli olduklarından avcıdan su sıçratarak uzaklaşma mekanizmaları ile kendilerini çoğu rotiferler ve kladoserlere göre, omurgasız predatörlerden çok daha iyi korumaktadırlar (Anonymus, 2016b).

Fitoplanktonda Siklomorfosis

Zooplankton dışında birkaç fitoplanktonda siklomorfosis olayı yazın ortasına kadar sıcaklık artışının etkisiyle koloni oluşumu veya hücresel uzantıların oluşturulması şeklinde görülmektedir (Wetzel,

2001).

Fitoplanktonlarda ağırlığı ve özgül ağırlığı azaltmaya yarayan yağ damlaları, gaz kabarcıkları, jelatinsi zarflar, su kesecikleri, vakuoller gibi yapılar vardır (Tanyolaç, 2011). Bunlardan bazılarında görülen spin, seta ve uzamış vücut yapıları total yüzey alanlarını artırarak batmaya karşı dayanıklılık sağlamaktadır. Canlının ağırlığını azaltıcı ve özgül yüzey alanını artırıcı etmenler sıcaklığa bağlı olarak veya ortamın viskozitesine bir uyum olarak gelişir. Bu nedenle yüzmeye yarayan yapılar, sıcak sularda soğuk sulardakinden daha fazla gereklidir. Örneğin, yeşil alglerden *Scenedesmus* cinsinin fırça ve spinlere sahip olan türleri, bunlara sahip olmayan türlerinden daha iyi yüzücüdürler. Fakat düşük ve yüksek sıcaklıktaki doğal habitatlarda yapılan gözlemler bunu her zaman doğrulamaz. Fitoplanktonik canlılar hacimlerini artırarak, jelatinsi kılıf veya çeşitli çıkıntılar oluşturarak veya kolonileşerek zooplankton beslenmesine karşı korunurlar. Örneğin planktonik bir *Chlorophyta* olan *Sphaerocypris*'in çeperi jelatinsi bir kılıfla kaplıdır. Bu canlı herbivor bir *Daphnia* tarafından yendiği zaman onun sindirim kanalını yırtar. Buna rağmen krustaselerin çoğu bu canlıları barsaklarına zarar vermeyecek şekilde yutmayı başarırlar (Tanyolaç, 2011). Karsten (1907), uzun spinli *Ceratium* türlerini sıcak sularda gözlemleyen ve bunun adaptif bir karakter olduğunu ortaya koyan ilk araştırmacıdır.

Ceratium sert selüloz zırha (lorika)

sahiptir. Bu özellik onların otçul kladoserler tarafından yem olmalarına engel olmaktadır (Sommer ve ark., 2003). Yapılan deneyler sonucunda *C. hirundinella*'da oluşan spinler balık predatörlerin baskısıyla açıklanmaz. Bunun aksine omurgasız predatör herbivor kladoserlerin beslenme aparatıyla fiziksel temastan kaçmak amaçlı üretilen bir mekanizma olarak açıklanmıştır (Bertolo ve ark., 2010).

Ceratium hirundinella türleri arasındaki bolluk ve morfolojilerini etkileyen faktörler aşağıda belirtildiği gibidir.

1. Bulanıklık: Çeşitli ışık spektrumlarında *C. hirundinella* morfolojisi değişmektedir (Hutchinson, 1957).

2. Planktivor balık varlığı: İki spinli yapılarından ziyade üç spinli yapıları predatör balık tarafından daha etkili bir şekilde ele geçirilmiş ve predatör balıklar arasında negatif bir ilişki gözlenmiştir. Avrupa levreği (*Perca fluviatilis*) ve Çamça balığı (*Rutilus rutilus*) ile yapılan deneyde Çamça balığının üç spinli *C. hirundinella*'yı tükettiği, ama levreklerin küçük partikülleri yakalama yeteneklerinin daha az olmasından dolayı avlanmada başarısız oldukları görülmüştür (Nunn ve ark., 2007).

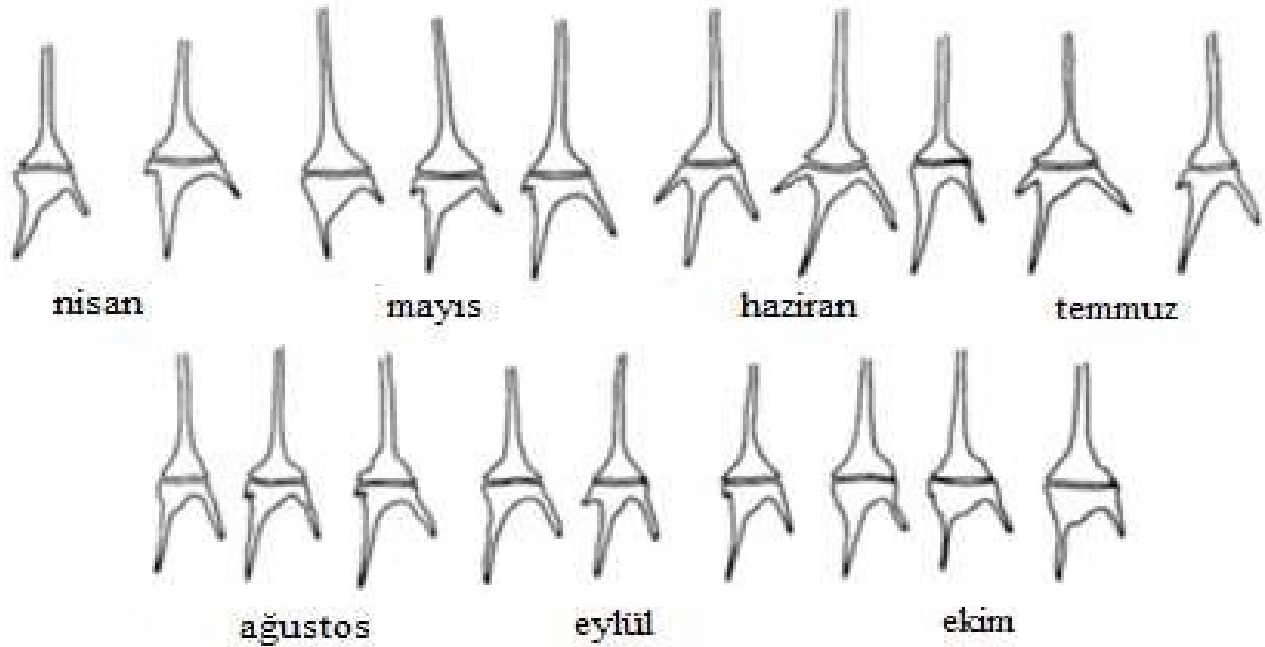
3. Omurgasız yırtıcı varlığı: Üçüncü veya dördüncü bir spin oluşumu avcı rotifer *Asplanchna* varlığında yakalanma olasılığını azaltırken kopepot varlığının *C. hirundinella* morfolojisini etkilemediği görülmüştür. Bunun nedeni kopepotlar için düşük lezzette olmalarıdır (Bertolo ve ark., 2010).

4. Otlama: Besinini süzerek alan

zooplanktonlar ile her ne kadar yenilebilir olmasada *C. hirundinella* morfolojileri arasında pozitif bir ilişki söz konusudur (Bertolo ve ark., 2010). Herbivor kladoserler *C. hirundinella*'da morfolojik çeşitliliğe neden olmaktadır. Gözlemler sonucu *Ceriodaphnia*'nın filtre bölmelerinde *C. hirundinella* hücreleri bulunmuştur. *C. hirundinella*'nın bol olduğu durumlarda büyük kladoserler tarafından önemli ölçüde beslenme gerçekleşir (Xie ve ark., 1998). Herbivor kladoserler filtre edici aparat mekanizmasının işleyişi için geçici olarak solungaç boşluklarında yenilemeyen parçaları tutarlar ve postabdominal uzantılarını kullanarak daha sonra bunları geri dışarı atarlar (Gilbert, 1988; Xie ve ark., 1998). Bunun sonucunda, büyük kladoserlerin hakim olduğu

durumlarda *C. hirundinella* spinlerinde kırıklar gözlemlenmiştir (Cyr ve Curtis, 1999). Bu nedenle üçüncü bir spin oluşumu ile üçten fazla spin görünümü kladoseraların filtreleme boşluklarında savrulma olasılıklarını düşürerek *C. hirundinella*'nın kırılabilirliğini azaltmaktadır (Bertolo ve ark., 2010).

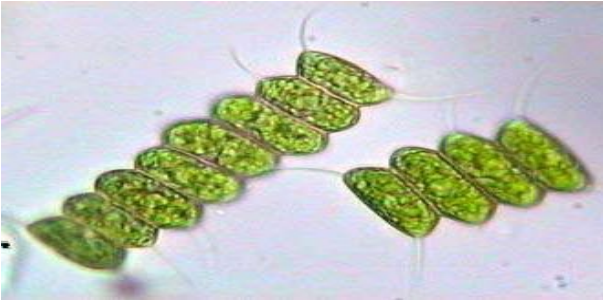
Ceratium'un sıcak sularda spin uzunluğunda artış, hücrelerin genel boyutunda azalma görülmektedir (Şekil 8). Yazın ortasında sıcaklığın artması ile kısa üçüncü bir spin gelişimi gözlenerek bu dörtlü morfoloji azalan viskozite nedeniyle batma oranını azaltmış ve *Ceratium*'un yüzeyle daha fazla kalmalarını sağlamıştır (Wetzel, 2001).



Şekil 8. Sıcaklığa bağlı olarak *Ceratium hirundinella*' da spin gelişimi (Hutchinson GE, 1967)

Morfolojik savunma çeşitli oluşturmaktadır. Bazı herbivorlar küçük predatörlere karşı farklı şekillerde yanıtlar fitoplanktonlarla beslenirken bazıları büyük

boyutlarla beslenme sağlamaktadır. Bu nedenle koloni oluşumu veya küçük tek hücre halinde kalma, fitoplanktonlar için en iyi savunma mekanizmasıdır (Long ve ark., 2007). Örneğin *Daphnia* tarafından salgılanan kairomonlar bir diğer fitoplankton türü olan *Scenedesmus* türünde koloni oluşumunu tetiklemektedir (Hessen ve Van Donk, 1993). *Scenedesmus acutus*, herbivor planktivorlar tarafından salgılanan kairomonlar ve diğer faktörlerin etkisiyle (besin, sıcaklık, ışık) sekiz hücreli bir koloni oluşturmaktadır (Şekil 9) (O'Donnell ve ark., 2013).



Şekil 9. *Scenedesmus* türünde koloni oluşumu (Anonymus, 2016a)

Bunun sonucu olarak daha büyük bir koloni oluşumu ile *Daphnia magna* tarafından beslenme oranlarında azalma görülmüştür (Hessen ve Van Donk, 1993).

Sonuç ve Öneriler

Yukarıdaki bulgular ve konunun örneklerinden anlaşıldığı üzere siklomorfosisin çok karışık bir mekanizma olduğu açıktır. Bu derleme ile siklomorfosisin tanımı ve oluşum sürecine açıklık getirilmesi amaçlanmıştır.

Planktonlar arasında çok farklı biyolojik özelliklere sahip olan siklomorfik karakterlerin, nicelik ve sayı çeşitliliği, durumu daha fazla büyüleyici kılmaktadır. Kapsamlı bir araştırma çalışması ve ılıman bölgelerdeki bir dizi klasik ve modern yayınlar ılıman bölgedeki zooplanktonlardaki siklomorfosisi çok net şekilde ortaya koymaktadır. Sıcaklık değişimleri ve predatör baskısı gibi abiyotik ve biyotik çevrenin etkisiyle oluşan mevsimsel olan bu değişiklikler canlılarda savunma mekanizması olarak hayatta kalım oranlarını artırıcı bir etkiye sahiptir. Tüm bunlardan yola çıkılarak siklomorfosisin canlılar için 2 nedenle gerçekleştirildiği ortaya konulmuştur. Sıcak sularda vizkozitenin azalması canlıların batma hızını artırmaktadır. Bu nedenle yaz sularında meydana gelen uzamış yapılar yüzey alanını genişleterek canlıya yüzmeye kolaylık sağlamaktadır. Bunun dışında siklomorfosis predatörden korunma yöntemi olarak geliştirilmiş bir savunma mekanizması olarak da işlev görmektedir. Avcı varlığında (*Asplancha*'da olduğu gibi) avcı tarafından salgılanan kairomonların *Brachionus calyciflorus*'taki gibi büyük spin oluşumuna veya uzantılara neden olduğu yapılan deneylerle ortaya konmuştur.

Kaynaklar

- Alam A (1998). Studies on the culture and cyclomorphosis of certain freshwater planktonic Rotifers. *Aquaculture and Fisheries Section Department of Zoology Faculty of Life Sciences*, Aligarh Muslim University in India.
- Anonymus (2016a). <http://concerncrisis.blogspot.com.tr/2008/01/scenedesmus.html/>(Erişim Tarihi:14.04.2016)
- Anonymus (2016b). Seasonal changes in zooplankton communities. http://www.people.bethel.edu/Zooplankton_cyclomorph. (Erişim Tarihi: 14.04.2016)
- Beauchamp PDE (1952). Un facteur de la vericabilite chez les rotifers du genre *Brachionus*. *Seances Acad Sci* 234: 219–244.
- Beckius J (2013). Structural cyclomorphosis in populations of low motility zooplankton. University of Wyoming.
- Benndorf J, Kranich J, Mehner T, Wagner A (2001). Temperature impact on the midsummer decline of *Daphnia galeata*: an analysis of long-term data from biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany). *Freshwater Biology* 46(2): 199–211.
- Bertolo A, Lacroix G, Lescher-Moutoué F, Hjelm J (2010). Relationship between fish and the number of horns in *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae): A food web mediated effect on algal morphology. *J Phycol* 46: 33–40.
- Black RW, Hairston N Jr (1983). Cyclomorphosis in *Eubosmina longispina* in a small North American pond. *Hydrobiologia* 102: 61–67.
- Brooks JL (1965). Predation and relative helmet size in cyclomorphic *Daphnia*. *Proc Natl Acad Sci* 53: 119–126.
- Brooks JL, Dodson SI (1965). Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28–35.
- Brooks JL (1966). Cyclomorphosis, turbulence, and overwintering in *Daphnia*. *Verh Int Ver Limnol* 16: 1653–1659.
- Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR (1985). Cascading trophic interactions and lake ecosystem productivity. *Bio Science* 35: 635–639.
- Cyr H, Curtis JM (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia* 118: 306–315.
- Dodson SI (1974). Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnol Oceanogr* 19: 721–729.
- Dodson SI (1989). The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia (Berl.)* 78: 361–367.

- Engel K, Schreder T, Tollrian R (2014). Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators. *J Plankton Res* 36(4): 1140–1145.
- Florkin M (2012). Metabolism and growth, 2012 - books.google.com. Erişim Tarihi: 15.04.2016
- Gilbert JJ (1966). Rotifer ecology and embryological induction. *Science* 151: 1234–1237.
- Gilbert JJ (1967). *Asplanchna* and posterolateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch Hydrobiol* 64: 1–62.
- Gilbert JJ (1988). Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826–1838.
- Gilbert JJ, Waage JK (1967). *Asplanchna*, *Asplanchna*-substance, and posterolateral spine length variation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a natural environment. *Ecology* 48: 1027–1031.
- Gilbert JJ, Williamson CE (1978). Predator-prey behavior and its effect on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis*. *Oecologia* 37: 13–22.
- Gilbert JJ (2011). Induction of different defenses by two enemies in the rotifer *Keratella tropica*: response priority and sensitivity to enemy density. *Freshwater Biology* 56: 926–938.
- Gliwicz ZM, Lampert W (1990). Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology* 71(2): 691–702.
- Green J, Lan OB (1974) *Asplanchna* and the spines of *Brachionus calydflorus* in two Javanese sewage ponds. *Fresh Water Biology* 4: 223–226.
- Havel JE (2009). Stanley Ivan Dodson: a distinguished ecologist, naturalist, and teacher. *Hydrobiologia* 636: 1–6.
- Hessen DO, Van Donk E (1993). Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch Hydrobiol* 127: 129–140.
- Hutchinson GE (1957). A treatise on limnology, 1st ed. Chapman and Hall, 1015, London.
- Hutchinson GE (1967). A treatise on limnology, vol. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. *John Wiley ve Sons*, New York.
- Hutchinson TC (1967). Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. *J Ecol* 55: 291-299.

- Jacobs J (1966). Predation and rate of evolution in cyclomorphic *Daphnia*. *Int Ver Theor Angew Limnol Verh* 16: 1645-1652.
- Jacobs J (1967). Untersuchungen zur funktion and evolution der zyklomorphose bei *Daphnia* mit besonderer berucksichtigung der selektion durch *Fische*. *Arch Hydrobiol* 62: 467-541.
- Karsten G (1907). Das indische phytoplankton. Nach dem Material der Deutschen Tiesee-Expedition 1898-1899. Deutsche Tiefsee- Expedition 1898-1899, 2, 1-328, Taf. 35–54.
- Kerfoot WC (1975). The divergence of adjacent populations. *Ecology* 56: 1298–1313.
- Korosi BJ, Kurek J, Smol PJ (2013). A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in Lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of Plankton Research* 35: 444–460.
- Laforsch C, Tollrian R (2004). Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence. *Limnol Oceanogr* 29(5): 1127–1131.
- Long JD, Smalley GW, Barsby T, Anderson JT, Hay ME (2007). Chemical cues induce consumer-specific defenses in a bloom-forming marine phytoplankton. *Proc Natl Acad Sci* 104: 10512–10517.
- Nunn AD, Harvey JP, Cowx IG (2007). The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. II. Prey selection and the influence of gape. *J Fish Biol* 70: 743–757.
- O'Donnell DR, Fey SB, Cottingham KL (2013). Nutrient availability influences kairomone induced defenses in *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae). *J Plankton Res* 35(1): 191–200.
- Rabus M, Sollradl T, Schaumann HC, Laforsch C (2013). Uncovering ultrastructural defences in *Daphnia magna* an interdisciplinary approach to assess the predator-induced fortification of the carapace. *Plos One* 8: e67856.
- Razak AS, Saisho T (2011). Cyclomorphism in *Bosmina longirostris* (Crustacea: Cladocera) from Lake Ikeda, Japan. *Sains Malaysiana* 40(6): 543–547.
- Riessen HP (1984). The other side of cyclomorphosis: why *Daphnia* lose their helmets. *Limnol Oceanogr* 29: 1123–1127.
- Riessen HP (2012). Costs of predator-induced morphological defences in *Daphnia*. *Freshwater Biology* 57: 1422–1433.
- Riessen HP, Linleyb RD, Altshulerd L, Rabus M, Söllradl T, Schaumannf HC, Laforsche C, Yan NB (2012). Changes in water chemistry can disable plankton prey defenses. *Pnas*

109: 15377–15382.

- Rossi V, Maurone C, Benassi G, Ferrari I (2014). Reproduction of *Daphnia pulex* in a Northern Italy pond. *J Limnol* 73(3): 459–467.
- Sakamoto M, Hanazato T (2008). Antennule shape and body size of *Bosmina*: key factors determining its vulnerability to predacious Copepoda. *Limnology* 9: 27–34.
- Sakamoto M, Chang KH, Hanazato T (2007). Plastic phenotypes of antennule shape in *Bosmina longirostris* controlled by physical stimuli from predators. *Limnol Oceanogr* 52: 2072–2078.
- Sommer U, Sommer F, Santer B, Zollner E, Jurgens K, Jamieson C, Boersma M, Gocke K (2003). *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels. *Oecologia* 135: 639–647.
- Sprules WG, Carter JCH, Ramcharan CW (1984). Phenotypic associations in the Bosminidae (Cladocera): zoogeographic patterns. *Limnol Oceanogr* 29: 161–169.
- Tanyolaç J (2011). Limnoloji. Tatlı su bilimi. 6.Baskı. Hatipoğlu Yayınları.
- Tollrian R (1995). Predator-induced morphological defences: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76: 1691–1705.
- Tollrian R, Dodson SI (1999). Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. In: *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses* (Eds R. Tollrian & C.D. Harvell), pp. 177–202.
- Toumi H, Bejaoui M, Boumaiza M (2015). Cyclomorphosis in *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia reticulate* (Cladocera) from northern Tunisian groundwater: influence of temperature and invertebrates? *Crustaceana* 88: 1139–1148.
- Wetzel RG (1983). *Limnology*, 2nd ed. Saunders. College Publisher, Philadelphia.
- Wetzel RG (2001). *Limnological analyses*, 3rd ed. Limnology: lake and river ecosystems.
- Wojtal A, Frankiewicz P, Lotkowska WI (2004). The evaluation of the role of pelagic invertebrate versus vertebrate predators on the seasonal dynamics of filtering Cladocera in a shallow, eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 515: 123–135.
- Wong CK, Sprules WG (1985). Size-selective feeding by the predatory copepod *Epischura lacustris* Forbes. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 189–193.
- Xie P, Iwakuma T, Fujii K (1998). Changes in the structure of a zooplankton community during a *Ceratium* (Dinoflagellate) bloom in a eutrophic fishless pond. *J Plankton Res* 20: 1663–1678.
- Yurista PM (2000). Cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* induced by temperature. *Fresh Water Biology* 43: 207–213.
- Zaret TM (1980). *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, London, 155–180.