

MARIA GRZYBKOWSKA¹ i MIROSLAW PRZYBYLSKI²

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Łódzkiego

ul. Banacha 12/16, 90-237 Łódź

e-mail: ¹mariagr@biol.uni.lodz.pl

²mprzybyl@biol.uni.lodz.pl

MUCHÓWKI OCHOTKOWATE (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) W POKARMIE BEZKRĘGOWCÓW I KRĘGOWCÓW. JAK NIE DAĆ SIĘ ZJEŚĆ BĘDĄC GŁÓWNYM DANIEM

Zdaniem hydrobiologów Chironomidae (Diptera) osiągnęły niebывały sukces w opanowaniu ekosystemów słodkowodnych, nieporównywalny z żadną inną grupą owadów. Niebывała plastyczność tej grupy spowodowała masowe zasiedlenie wszelkiego rodzaju wód, zarówno lotycznych, jak i lenitycznych, o różnej trofii, od oligotroficznych do silnie zeutrofizowanych (BRUNDIN 1966). Mają one także swoich przedstawicieli, wprawdzie nielicznych, w wodach zasolonych i w glebie. Ochotkowate należą do organizmów merolimnicznych, czyli ich cykl rozwojowy odbywa się w dwu środowiskach. Z jaj złożonych do wody, otoczonych galaretowatą substancją pęczniejącą w wodzie, wykluwają się larwy. Po czterech linieniach, larwa ostatniego — IV stadium, przeobraża się w poczwarkę, a z niej po paru dniach wychodzi owad dorosły, który opuszcza środowisko wodne (patrz okładka). Samice i samce żyją tylko kilka dni. Samce, po rójkach na wysokości kilku metrów ponad powierzchnią wody lub terenów do niej przyległych, odnajdują samice, następuje kopulacja i samice składają jaja do wody. Należy podkreślić, iż tylko larwy pobierają pokarm; dorosłe osobniki ze względu na budowę żuwaczek nie są zdolne do klucia tak jak na przykład komary. Pojawiły się również doniesienia, że samce niektórych gatunków ochotek odżywiają się pyłkiem kwiatowym.

Coraz liczniejsze są doniesienia o uciążliwości tych muchówek. Postępująca eutrofizacja wód powoduje intensywny rozwój larw gatunków ochotek odpornych na znaczne deficyty tlenowe (np. z rodzaju *Chironomus*) i w konsekwencji masowe wyloty uskrzydłych form. Te ogromne „chmury” owadów unoszących się ponad powierzchnią zbiorników i terenów do

nich przyległych to rójki, głównie samców ochotkowatych. Ogromne masy tych organizmów ograniczają aktywność ludzi, zapychając ich nosy czy usta, a martwe imagines pokrywają kilkunasto-, a nawet kilkudziesięcio centymetrową warstwą autostrady czy pasy startowe lotnisk, powodując w efekcie liczne kolizje samochodów czy wręcz unieruchomienie portów lotniczych. Inny z kolei gatunek, partenogenetyczna muchówka, *Paratanytarsus grimmii* Schneider, znalazła doskonałe miejsce do rozwoju w zbiornikach retencjonujących wodę głębinową, skąd może być zasysana do rur rozprowadzających wodę, także do mieszkań (GRZYBKOWSKA i WIEDEŃSKA 1995). Obecność tych owadów stwierdzono w systemach wodociagowych Europy, Ameryki Północnej i Australii.

Wysuszone i sproszkowane larwy ochotkowatych, wykorzystywane masowo jako pokarm ryb akwariowych powodowały alergię wśród akwarystów i pracowników wytwórni tego rodzaju pokarmu. W tym przypadku czynnikiem alergizującym była hemoglobina larw ochotek (GRZYBKOWSKA 1997)

Ze względu na swoje masowe występowanie, zarówno stadia żyjące w wodzie (larwy, poczwarki), jak i unoszące się w powietrzu imagines stanowią ważny element w łańcuchach pokarmowych, ekosystemów słodkowodnych, jak i lądowych. W różnych typach zbiorników wód stojących produkcja Chironomidae stanowi od 18 do 96% produkcji wtórnej makrobezkręgowców, ale w większości badanych ekosystemów jej wartość wahała się od 75 do 95% produkcji bentosu (LINDEGAARD 1989). W przypadku rzek i strumieni udział ochotkowatych w produkcji bezkręgowców jest co prawda nieco niższy

(2–81%), ale podobnie jak w przypadku jezior całkowita produkcja bentosu jest dodatnio skorelowana z produkcją Chironomidae (LINDEGAARD 1989). W ekstremalnych przypadkach produkcja Chironomidae może osiągnąć 128 g suchej masy $m^{-2} rok^{-1}$ (TOKESHI 1995).

O dostępności tej grupy owadów, jako źródła pokarmu dla innych zwierząt, decydują również bardzo wysokie wartości współczynnika produkcji (P) do biomasy (B), który może dochodzić nawet do około 200 rocznie w subtropikalnych rzekach (HAUER i BENKE 1991, BENKE 1998). W warunkach strefy umiarkowanej są one znacznie niższe osiągając wartość najwyżej kilkadziesiąt (WATERS 1977, LINDEGAARD 1989, TOKESHI 1995, GRZYBKOWSKA i współaut. 1996). Stwierdzono również, że niska wartość P/B (5.4) może być utrzymana przy wysokim stanie biomasy (LINDEGAARD i MORTENSEN 1988). Tak więc produktywność ochotkowatych, jak i ich kaloryczność powoduje, że są one bardzo cennym źródłem pokarmu.

Niewątpliwie najwięcej informacji istnieje na temat pożerania Chironomidae przez wodne makrobezkręgowce (KOPERSKI 1998b). Larwy tych owadów stanowią źródło pokarmu dla drapieżnych jamochłonów, wypławków, skaposzczetów, pijawek, skorupiaków, a z owadów widelnic, ważek czy sieciarek (ARMITAGE 1995). Imagines ochotkowatych stanowi również pokarm drapieżnych bezkręgowców atakujących na powierzchni wody (pluskwiaki czy muchówki wujkowate), jak i na lądzie (pajaki i mrówki) oraz polujących w czasie lotu (muchówki z rodziny łowikowatych).

Wśród kręgowców organizmami żerującymi głównie na Chironomidae są ryby. Spośród 63 gatunków krajowych ryb słodkowodnych (BRYLIŃSKA 1986) 54% odżywia się larwami, poczwarkami lub imagines ochotkowatych. Dla dalszych 17% ryb jako istotny składnik treści pokarmowej podawane są Diptera, pośród których prawdopodobnie mogą być również Chironomidae.

Różne gatunki ryb wykazują odrębną specjalizację pokarmową, obejmującą przede wszystkim różne źródła nutrientów, jak i sposób ich zdobywania. Chironomidae dominują przede wszystkim jako składzie pokarmu ryb bentosozżernych to jest leszcza, krąpia, jazgarza, brzana. (BRYLIŃSKA 1986, LAMMENS i HOOGENBOEZEM 1991). Ryby tej grupy, na przykład kiełb, ślíz wykazują wyraźną preferencję tego rodzaju pokarmu w stosunku do innych makrobezkręgowców (PRZYBYLSKI i BAŃBURA 1989). Dla ryb odżywiających się bentosem stwierdzono, że ochotkowate były zjadane przez osobniki dorosłe, jak i narybek, chociaż ich udział procentowy

w diecie ulega wyraźnym zmianom wraz z rozmiarami ciała ryb (LAMMENS i HOOGENBOEZEM 1991). Zmianom tym najprawdopodobniej towarzyszą zmiany w składzie gatunkowym ochotkowatych znajdujących w przewodach pokarmowych ryb o różnej długości. Nieliczne badania nad pokarmem ryb, gdzie Chironomidae oznaczano do niższych jednostek taksonomicznych niż rodzina pokazują, że niektóre ryby preferują różne taksony tej grupy owadów (GRZYBKOWSKA 1988a, MANN i BLACKBURN 1991, MARSZAŁ i współaut. 1996).

Ochotkowate są podstawowym składnikiem pokarmu, i to przez całe życie, ryb wszystkożernych to jest płoci, wzdręgi, uklei, sumika karłowatego (BRYLIŃSKA 1986), ale Chironomidae stanowią również ważny składnik diety gatunków o innej specjalizacji pokarmowej. Ta rodzina muchówek jest ważnym komponentem diety ryb drapieżnych szczególnie dla młodszych stadiów rozwojowych (DZIEKOŃSKA 1954, MANN i BLACKBURN 1991). Sum, największa ryba drapieżna występująca w wodach śródlądowych Polski, w okresie narybku odżywia się bentosem, a w jego diecie dominują larwy ochotkowatych (BRYLIŃSKA 1986). W pokarmie szczupaka i miętusa z Widawki (BREWIŃSKA-ZARAŚ i FRANKIEWICZ 1988), jak również sandacza, boleńa czy klenia (BRYLIŃSKA 1986), udział larw Chironomidae wyraźnie zależał od wielkości ciała ryb. Należy zaznaczyć, że duży udział bezkręgowców (w tym Chironomidae) w pokarmie ryb drapieżnych uznano za kompensację braku właściwych ofiar (ryb).

Wśród rodzimych gatunków wyraźną specjalizację pokarmową wykazują ryby planktonożerne. Ta, raczej mało liczna grupa, obejmuje przede wszystkim sieję, sielawę, słonecznicę (BOIKOVA 1986) oraz gatunki introdukowane to jest tołpygę pstrą i białą (OPUSZYŃSKI i SHIREMAN 1995). W większości przypadków są to ryby odżywiające się przede wszystkim zooplanktonem, ale w ich pokarmie stwierdzono również larwy Chironomidae. Szczególnie duży udział tych larw odnotowano w pokarmie siei gęstofiltrującej (SZCZERBOWSKI 1969). Peluga, gatunek introdukowany, jest przykładem ryby planktonożerne, w pokarmie której udział larw ochotkowatych dochodzi do 50%, a narybek tego gatunku odżywiał się Chironomidae pomimo dużej koncentracji planktonowych skorupiaków (MARCIAK 1970). W większości przypadków zjadanie larw ochotkowatych przez ryby planktonożerne uznano, że są to migrujące osobniki Chironomidae, pobierane z toni wodnej (BRYLIŃSKA 1986).

Różne stadia ochotkowatych były również zjadane przez najbardziej wyspecjalizowane po-

karmowo gatunki ryb w faunie Polski to jest świnkę i różankę. Oba gatunki uznawane są za ryby odżywiające się przede wszystkim glonami, przy czym świnka zjada glony peryfitonowe (PASCHALSKI 1958, IWASZKIEWICZ 1968); obok okrzemek w treści pokarmowej tej ryby stwierdzono larwy Chironomidae. W przypadku różanki larwy ochotek stanowiły ważny składnik diety tylko młodych osobników (PRZYBYLSKI 1996).

Co może być przyczyną tak częstego odżywiania się ryb ochotkowatymi? Zgodnie z teorią optymalnego żerowania, najczęściej zjadana ofiara to ta, która jest najliczniejsza, największa, a jednocześnie najłatwiejsza do schwytania (MACARTHUR i PIANKA 1966). Wykorzystywanie Chironomidae jako pokarmu przez ryby wynika najprawdopodobniej z ich obfitości i przez to łatwości żerowania. W stosunku do ofiar najliczniejszych, występujących masowo, drapieżnik powinien wykazywać wybiórczość w stosunku do osobników większych. Ryby wykazują różną efektywnością żerowania (np. spośród karpiowatych krap odznacza się wyższą efektywność niż leszcz o podobnej wielkości) (LAMMENS i HOOGENBOEZEM 1991). Efektywność wyjadania larw ochotkowatych zależy głównie od możliwości odczucia podłoża pobranego wraz z pokarmem. To z kolei pozostaje w ścisłej zależności z rozmiarami ziaren piasku, jak i gęstości kosza skrzelowego (SIBBING 1991).

W przypadku ryb drapieżnych, o dużych rozmiarach otworu gębowego oraz odmiennej budowie wyrostków filtracyjnych, zjadanie larw ochotkowatych pociąga za sobą wzrost wydatków związanych z żerowaniem (HARTMANN 1981). Osobniki, których głównym źródłem pokarmu były bezkręgowce, wykazywały zmniejszone tempo wzrostu (SZCZEPANEK 1988). Presja ryb na Chironomidae pozostaje również w związku z ich ubarwieniem. Ciernik wykazywał selektywne żerowanie wybierając osobniki czerwone, długie i cienkie, poruszające się z prędkością $4-7 \text{ cm s}^{-1}$ (IBRAHIM i HUNTINGFORD 1989).

Efektywność wyjadania larw ochotkowatych przez ryby związana jest z ich kopaniem w dnie (HERSHEY 1985). Zdolność ryb do głębszego przekopywania podłoża zależy od ich wielkości i w ten sposób zróżnicowanie efektywności wyjadania larw ochotkowatych przez małe i duże ryby (leszcz) uwidaczniają się szczególnie, gdy larwy ochotkowatych zagrzebują się poniżej 1 cm od powierzchni dna (LAMMENS i współaut. 1987). Badając presję okonia na Chironomidae stwierdzono, że większe rozmiary larw tych muchówek występują w głębszych warstwach dna co może być wynikiem ich selektywnego wyżerowania (KORNIJÓW 1997). Tak więc głębsze zagrze-

bywanie się larw ochotkowatych jest prawdopodobnie sposobem unikania presji drapieżnika.

Optymalne żerowanie powinno dotyczyć takiego rodzaju pokarmu, który w jednostce czasu spędzonego na zdobywaniu pokarmu przynosi maksymalną porcję energii (PYKE 1984). Bezpośrednie porównanie wartości kalorycznej ofiar stwierdzonych w pokarmie śliza pokazuje, że Chironomidae miały największą zawartość energii na gram mokrej masy ciała (PENCZAK 1985). Dodatkową zaletą ochotek jako pokarmu ryb w porównaniu z innymi bezkręgowcami jest ich wysoki udział w całkowitej produkcji bezkręgowców, o czym wspomniano wyżej.

Chironomidae są również ważnym źródłem pokarmu dla innych kręgowców związanych ze środowiskiem wód słodkich. Spośród płazów największy udział larw i poczwarek ochotkowatych stwierdzono w diecie traszek. Owady te mogą stanowić nawet 25% ogólnej ilości zjedzonych organizmów przez traszkę zwyczajną (JUSZCZYK 1987). Wielu płazów bezogonowych, w tym także żaba wodna, są gatunkami oportunistycznymi, a skład pokarmu odzwierciedla ilościowy i jakościowy skład bentosu. Stąd też w czasie słonecznej i ciepłej pogody w największych ilościach w jej pokarmie występują imagines muchówek (JUSZCZYK 1987). Dla żab i ropuch masowe pojawienie się imagines (z rodzaju Chironomus), o znacznych jak na tę grupę muchówek rozmiarach, oznacza obfitość łatwo dostępnego pokarmu WILSON (1969).

Wśród ptaków można wyróżnić dwie grupy wywierających silną presję na tę grupę bezkręgowców różniące się sposobem i miejscem poszukiwania pokarmu. Pierwsza z nich to gatunki, która w rozmaity sposób penetrując dno zbiorników i cieków wodnych odżywia się larwami i poczwarkami ochotkowatych (SAFRAN i współaut. 1997), druga z kolei, jako źródło energii, wykorzystuje imagines unoszące się w powietrzu. Rójki samców ochotkowatych przyciągają uwagę wielu gatunków ptaków. Mewy, jeryki i oknówki żerują na rójkach ochotkowatych masowo unoszących się nad otwartymi terenami (Davenport, za ARMITAGE 1995). Stwierdzono również, że sukces lęgowy trzciniczka w znacznym stopniu zależy od obfitości ochotkowatych, zwłaszcza w okresie wiosny (BIBY i THOMAS 1985).

Należy podkreślić, iż w wielu wodach śródlądowych ryby i ptaki często konkurują o te same zasoby pokarmowe. W tym miejscu warto przytoczyć wynik pięcioletnich badań interakcji ryby-kaczki czernice w jeziorach Anglii środkowej (GILES i współaut. 1991). Usunięcie ze zbiornika ryb, takich jak leszcz, lin czy młody okoń, a więc żerujących na makrobentosie, spowodowało

wało gwałtowny wzrost zagęszczenia larw ochotkowatych i w efekcie wzrost sukcesu lęgowego kaczek aż o 33%.

Istnieją udokumentowane dane na temat udziału ochotkowatych w pokarmie nietoperzy oraz ludzi. Wysoka zawartość uskrzydłych imago w przewodach pokarmowych owadożernych nietoperzy jest z pewnością wynikiem behawioru ochotkowatych (ARMITAGE 1995). Rójki samców, wydające dźwięki o różnej częstotliwości (każdy gatunek ma charakterystyczny ton) to doskonałe, wysokokaloryczne, łatwe do lokalizacji, a przy tym masowo pojawiające się źródło pokarmu.

Rójki ochotkowatych to także pokarm dla ludności, głównie w Afryce. BERGERON i współaut. (1988) analizował skład chemiczny sproszkowanych owadów, których głównym składnikiem były muchówki; zawierały one aż 67% białka przyswajalnego w 91%. Celem pozyskania tak bardzo wartościowego pożywienia ludność zamieszkująca tereny wokół jeziora Wiktorii wykorzystuje trend tych owadów do gromadzenia się wokół źródła światła. Spadające owady są następnie zbierane, gotowane i przygotowuje się z nich coś w rodzaju małych ciasteczek, które podobno smakiem przypominają kawior lub szarańczę.

Będąc pokarmem wielu grup zwierząt ochotkowate musiały wykształcić strategie obronne przed drapieżnictwem zarówno bezkręgowców, jak i kręgowców, ale mechanizmy te nie są dobrze poznane. Ogólnie przyjmuje się, że utrzymanie się układu drapieżca - ofiara na poziomie nie zagrażającym istnieniu żadnej ze stron ułatwia różnorodność przestrzenna środowiska dająca duże możliwości schronienia. Aktywna obrona obejmuje również budowanie domków (KOPERSKI 1998a), minowania czy zagrzebywania się w podłożu. Ważną strategią obronną jest samo zachowanie się larw Chironomidae w czasie ataku drapieżnika (OLIVER 1971, BENKE 1978, HERSHEY i DODSON 1985). Wydaje się, że w strumieniach i rzekach szczególnie istotny jest dryf czyli ucieczka w ton wodną i w konsekwencji znoszenie prądem wody. Ponieważ jest to zjawisko mało znane w opracowaniach polskojęzycznych, dlatego warto przybliżyć je w tym miejscu, mimo że ochotkowate nie są częstym obiektem tego rodzaju badań.

W końcu lat sześćdziesiątych i później pojawiło się wiele prac dotyczących dryfu, a właściwie częstotliwości pojawiania się poszczególnych grup makrobezkręgowców w toni wodnej w różnych fazach cyklu dobowego; zjawisko to nazwano dryfem behawioralnym (WATERS 1965, 1972). Decydującym czynnikiem sterującym

rytmicznymi dobowymi zachowaniami fauny dennej jest światło, które wpływa na aktywność organizmów przez zmianę natężenia zachodzącą w ciągu doby oraz zmianę długości dnia i związane z tym pory roku (GRZYBKOWSKA 1991). Bardzo wyraźny trend do nocnego dryfowania wykazują takie makrobezkręgowce jak jętki, widelnice, ważki czy kielże (DANCE i HYNES 1979, SKINNER 1985). Znacznie mniej taksonów ma skłonności do częstszych migracji w ciągu dnia; są także gatunki aperiodyczne. Trend do nocnego dryfowania wśród starszych stadiów rozwojowych niektórych makrobezkręgowców jest tak silny, że nawet intensywne zmiany reżimu hydrologicznego nie wpływają na ich aktywność w cyklu dobowym (BENKE i współaut. 1986, POFF i współaut. 1991). Dlaczego tak się dzieje? Wzrost zagęszczenia dryfu tuż po zachodzie lub też przed wschodem słońca przypisano wzrostowi aktywności wielu organizmów (ALLAN 1984, ELLIOTT 1967). Osobniki o fotoperiodyzmie ujemnym właśnie w tych fazach cyklu dobowego zwiększają aktywność przemieszczając się ze swoich kryjówek na powierzchnię kamieni lub innych elementów dna rzeki w poszukiwaniu pokarmu. W efekcie prowadzi to do ostrej konkurencji o pokarm i przestrzeń w wyniku której część osobników traci kontakt z podłożem i jest porywana przez prąd wody. Należy zaznaczyć, iż nocny trend do dryfowania staje się wyraźniejszy w miarę wzrostu osobników. Młode organizmy z reguły nie wykazują zmiany aktywności okołodobowej, natomiast aktywność starszych, a więc atrakcyjnych dla drapieżników, ma już charakter dobowych oscylacji. W przypadku wielu taksonów o nie zmieniającym się w ciągu doby behawiorze (aperiodycznych) często nie można stwierdzić, czy mamy do czynienia z rzeczywistym brakiem zmian aktywności dobowej czy jest to wynik metodyki badawczej. Przykładem mogą być muchówki z rodziny Chironomidae, których larwy stanowią dominujący element nie tylko zoobentosu, a także i dryfu. W niektórych ciekach szacowano aktywność nie dla poszczególnych gatunków oddzielnie, ale zbiorczo dla taksonów wyższej rangi na przykład podrodziny czy nawet rodziny. Dopiero, gdy oceny aktywności dobowej dokonano dla wybranych gatunków Chironomidae okazało się, że w przypadku wielu form należy odrzucić hipotezę o ich aperiodyczności (ALI i MULLA 1979, FERRINGTON 1984, TILLEY 1989, GRZYBKOWSKA 1992, BOOTHROYD 1995).

Obok zmian natężenia światła zachowanie niektórych organizmów zmienia się wraz ze zmianami temperatury, przepływem wody, jak i wraz z zagęszczeniem zoobentosu (BOOTHROYD 1995); ale w nocy aktywne są również liczne

drapieżne bezkręgowce — ich potencjalnie ofiary mogą uniknąć spotkania z drapieżnikami, jeżeli pozwalają unieść się prądowi. Silna presja drapieżników bezkręgowych z reguły wzmacnia trend do dryfu (ucieczka w ton wodną), przy czym behavior ofiar jest modyfikowany wieloma czynnikami abiotycznymi, takim jak chociażby szybkość prądu. Ucieczka w ton wodną nie zawsze jest strategią korzystną. Często ucieczka przed jednym drapieżnikiem oznacza możliwość stania się ofiarą innego. Poza tym imigranty, które nie znalazły schronień w nowym środowisku są stosunkowo łatwo eliminowane. Osobniki o wzmożonej aktywności migrujące w poszukiwaniu pokarmu lub innych rekwizytów środowiska przez ich ruchliwość często bezpośrednio kontaktują się z drapieżcą. Tak więc efektem konkurencji, której nasilenie zależy od warunków środowiskowych, jest powstawanie grupy osobników bardziej dostępnej dla drapieżcy i właśnie przez tę część populacji, w głównej mierze, odbywa się regulacja liczebności ofiar (KAJAK 1980). Do grupy najczęstszych ofiar zalicza się skąposzczety, a z owadów właśnie ochotkowate, małe nimfy jętek czy widelnice. Drapieżnikami mającymi znaczący wpływ na populację swoich ofiar są budujące sieci chrusci i oraz stulbie czy inne owady takie jak: ważki, widelnice, niektóre chrząszcze i muchówki (BRITAIN i EIKELAND 1988).

Jednak zdaniem wielu hydrobiologów najważniejsze w kształtowaniu wielkości dryfu były i są bezpośrednie interakcje między rybami i makrobezkręgowcami. Generalnie mechanizm lokalizacji ofiar przez ryby jest nieco inny w porównaniu ze sposobem w jakim umiejscawiają swoje ofiary bezkręgowce. O ile w przypadku tych ostatnich do poszukiwania ofiar służą przede wszystkim mechano- i chemoreceptory, to rybom zdobycie ofiar umożliwia orientacja wzrokowa. Uważa się, że selektywne wyżeranie większych form bentofauny przez ryby (najczęściej są to imigranty), ma wpływ na kształtowanie stosunków ilościowych lub nawet składu jakościowego, modyfikuje tempo produkcji, a także stosunki konkurencyjne. Zwykle przy niskiej presji ryb większa jest przeciętna wielkość osobnika zoobentosu oraz wyższy udział drapieżnych bezkręgowców w biomasie.

Danych o mechanizmach kształtujących dryf behawioralny makrobezkręgowców dostarczyła szczegółowa analiza strategii żerowania pstrąga na jętkach, głównych ofiarach. Brak dziennej migracji tych owadów o większych rozmiarach, a więc szczególnie atrakcyjnych dla ryb, można uznać za adaptację pozwalającą unikać intensywnego dziennego żerowania pstrągów (ELLIOTT 1970, ALLAN 1984). Hipoteza,

że dryfowanie nocą jest mechanizmem ochronnym przed presją ryb została potwierdzona także w innych badaniach. W dwu sąsiadujących kanałach, jeden z obsadą ryb żerujących na dryfie, drugi pozbawiony tych kręgowców, określano wymiary dryfujących makrobezkręgowców. Okazało się, że w pierwszym z nich chwymano w sieci większe ofiary w nocy, natomiast w drugim w ciągu dnia (MALMQUIST 1988).

FLECKER (1992) ocenił interakcje między rybami (pstrągi) a makrobezkręgowcami (jętki *Baetis*) w aspekcie historycznym. W Andach znalazł strumienie, o znacznej skali nasilenia drapieżnictwa — od całkowicie pozbawionych tych kręgowców do strumieni o wysokiej presji żerujących ryb, a ponadto w niektórych ciekach udało się ustalić czas trwania relacji drapieżca - ofiara (ponad 60 lat). W strumieniach historycznie pozbawionych pstrągów nie stwierdzono różnic w zagęszczeniu jętek w toni wodnej między nocą i dniem, natomiast w strumieniach z progresywnie wzrastającym drapieżnictwem odnotowano stopniową zmianę behavioru - od aperiodyczności do wzmożonej aktywności nocą. Usunięcie ryb nie powodowało wtórnej aperiodyczności jętek *Baetis*, co zdaniem badacza, świadczy o genetycznie utrwalonym podłożu tego zachowania. Nawet pięcioletni okres nieobecności drapieżnika (ryb) w strumieniu nie zmienia oscylacji aktywności ich ofiar (ALLAN 1982). Wzmożona tendencja do dryfu w nocy innych makrobezkręgowców, ale tylko tych o dużych wymiarach (kieleż) jest zdaniem FRIBERGA i współaut. (1994) mechanizmem obronnym, który ewoluował w odpowiedzi na presję drapieżców. Badacze ci zaobserwowali również, że ponowna, po kilkuletniej przerwie, obecność substancji chemicznych wydzielanych przez ryby introdukowane do strumienia, powodowała natychmiastową reakcję dużych kieleży (unieruchomienie), nie zmieniając zachowania organizmów innych klas wielkości.

Nie wszystkie makrobezkręgowce reagują podobnie na obecność drapieżnych kręgowców. Okazało się, że w tym samym strumieniu, z długoletnią obsadą ryb, różne organizmy makrofauny dennej mogą reprezentować diametralnie różny typ zachowania. Czy aperiodyczność larw ochotkowatych przy równoczesnym silnie wyrażonym nocnym dryfie behawioralnym jętek w tym samym strumieniu może być wynikiem zróżnicowanego nacisku selekcyjnego ryb na te dwa różne taksony makrobentosu (SCHEIBER 1995) jest hipotezą wymagającą weryfikacji.

Należy przy tym pamiętać, że dryf makrobezkręgowców to także efektywny sposób poszukiwania siedlisk bogatych w pokarm (naj-

częściej glony) jak i sposób rozprzestrzeniania się organizmów. Wyjaśnienie i zrozumienie „decyzji” podejmowanej przez potencjalne ofiary (bezkregowce) leży zatem w znalezieniu kompromisowego rozwiązania między koniecznością zdobycia pokarmu i równoczesnym uniknięciem bycia zjedzonym. Taki kompromis między wędrówkami w poszukiwaniu pokarmu a ryzykiem zmniejszenia szans przeżycia może prowadzić to specyficznego dla gatunku i stanowisk zróżnicowanie skłonności do nocnego dryfowania (CULP i współaut. 1991, FLECKER 1992). Oczywiście w kolejnych fazach cyklu dobowego może zmieniać się ważność czynników decydujących o migracji osobników do toni wodnej. Zdaniem RADERA i MCARTHURA (1995) w ciągu dnia, w kolejności znaczenia są to: 1) konfrontacja z drapieżnymi bezkregowcami, 2) dryf i wystawienie na drapieżnictwo ryb, 3) niedrapieżne, agresywne interakcje. Natomiast nocą najważniejsze są wewnętrzne i międzygatunkowe relacje między bezkregowcami.

Dryf oraz inne środki osłabiające możliwość ataku drapieżnika nie wyczerpują listy mechanizmów obronnych larw ochotkowatych (HERSHEY i DODSON 1987). Przykładem skutecznej obrony może być larwa ochotkowatych z rodzaju *Cricotopus* (Orthocladiinae) oraz drapieżny jamochłon *Hydra* sp. W faunie unoszonej (dryfie) znaleziono wiele jamochłonów wypełnionych larwami ochotek z plemienia Tanytarsini (Cladotanytarsus), których udział w pokarmie jamochłona dochodził aż do 70% (GRZYBKOWSKA 1986). Preferowanie tylko tego jednego gatunku ochotek spośród kilku dominujących zrodziło potrzebę znalezienia przyczyn takiej wybiórczo-

ści. O ile kilka innych dominujących gatunków ochotkowatych nie może stać się ofiarami ze względu na odrębność zajmowanych siedlisk, to do dyspozycji drapieżnika pozostały dwie formy: *Cricotopus* i *Cladotanytarsus*. Wydaje się, że skutecznym mechanizmem obronnym młodych larw *Cricotopus* są długie szczecinki, zebrane w pędzelki i sterzące po bokach ich ciała. Długość tych szczecin nie zmienia się wraz z wzrostem osobnika i są one nie tylko przeszkodą w bezpośrednim kontakcie tentakul stulbi ze ścianami ofiary, ale mogą też skutecznie usuwać nematocysty z tentakul tego jamochłona (HERSHEY i DODSON 1987). W przypadku starszych larw, z proporcjonalnie krótszymi w stosunku do wielkości ciała szczecinami, barierą skutecznie chroniącą przed stulbią są już wymiary ciała ofiar. Larwy Tanytarsini nie mają tak długich i licznych szczecin po bokach ciała jak *Cricotopus*. Należy jednak podkreślić, że szczeciny te nie są mechanizmem skutecznie zabezpieczającym przed większymi drapieżcami bezkregowymi np. ważkami. Tak więc czynny obrońca z jednego układu drapieżca-ofiara pozostaje już tylko biernym obiektem konsumpcji w innym układzie.

Dotychczas dane o strategiach obronnych ochotkowatych są nieliczne. Jedną z przyczyn jest na pewno trudność identyfikacji ochotkowatych, co zniechęca wielu biologów przed badaniem behawioru tej grupy muchówek. Należy przypuszczać, że mechanizmów obronnych ochotkowatych jest znacznie więcej i prawdopodobnie to one w połączeniu z ogromnym zróżnicowaniem i wysoką rozrodznością tych zwierząt, przyczyniły się do opanowania przez te owady ekosystemów słodkowodnych.

CHIRONOMIDS AS A FOOD OF INVERTEBRATES AND VERTEBRATES. HOW TO SURVIVE BEING THE MAIN DISH?

Summary

Chironomids are one of the successful freshwater insects dominating in the benthos freshwater communities of different water bodies e.g. lentic and limnetic as well as eutrophic and oligotrophic. Due to their very high abundance and productivity (their annual production can exceed $32\text{g dry mass m}^{-2}\text{year}^{-1}$), chironomids are the most important group of macroinvertebrates in the food chains of freshwater and terrestrial ecosystems. These insects are an important food source for other macroinvertebrates, fish, amphibians, birds and mammals, e.g. chiropteras and man (in Africa). Being the main food resources chironomids have developed several strategies to minimise the risk of predation. Many species have created several defensive charac-

ters such as hair and tube building, as well as escaping response, e.g. burrowing and drifting behaviour. Long hair, growing in clumps and sticking out on the body sites are an efficient defensive mechanism of *Cricotopus* larvae; they obstruct the direct contact of the tentacles of predatory *Hydra* sp. with its prey's walls but may also remove nematocysts from the body of this coelenterate. Behavioural strategies (burrowing, drifting) of predator avoidance can be seen as a trade off between foraging necessity and minimising the risk of predation. Burrowing in the bottom sediments is a kind of strategy observed mostly in limnetic habitats while in running water behavioural drift is seen as an adaptation developed in response to fish predation.

LITERATURA

- ALI A., MULLA M., 1979. *Diel periodicity of chironomid larval and pupal drift in an urban flood control channel system*. Environ. Entomol. 8, 902–907.
- ALLAN J. D., 1982. *The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream*. Ecology 63, 1444–145.
- ALLAN J. D., 1984. *The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain stream*. Oikos 43, 68–76.
- ARMITAGE P., 1995. *Chironomidae as food*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, str. 423–435.
- BENKE A. C., 1978. *Interactions among coexisting predators — a field experiments with dragonfly larvae*. J. Anim. Ecol. 47, 335–350.
- BENKE A. C., 1998. *Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers*. Ecology 79, 899–910.
- BENKE A. C., HUNTER R. J., PARRISH F. K., 1986. *Invertebrate drift dynamics in a subtropical blackwater river*. J. N. Am. Benthol. Soc. 5, 173–190.
- BERGERON D., BUSHWAY R. J., ROBERTS F. L., 1988. *The nutrient composition of an insect flour sample from Lake Victoria*. J. Food Comp. Analysis 1, 371–377.
- BIBY C. J., THOMAS D. K., 1985. *Breeding and diets of the Reed Warbler at the rich and poor site*. Bird Study 32, 19–31.
- BOIKOVA O. S., 1986. *Feeding of fish in Lake Glubokoe*. Hydrobiologia 141, 95–111.
- BOOTHROYD I. K. G., 1995. *Temporal and diel drift of Chironomidae [Diptera: Insecta] larvae in a Northern New Zealand stream*. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.) CSIRO Publications, Melbourne, str. 213–223.
- BREWIŃSKA-ZARAŚ B., FRANKIEWICZ P., 1988. *Pokarm ryb drapieżnych w rzece Widawce*. Acta Univ. Lodz., Folia limnol. 3, 117–134.
- BRITTAIN J. E., EIKELAND T. J., 1988. *Invertebrate drift — a review*. Hydrobiologia, 166, 77–93.
- BRUNDIN L., 1966. *Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with the monograph of the subfamilies Podonominae and Aprotiniinae and the austral Heptagyiinae*. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Fjarde Ser. 2.
- BRYLIŃSKA M. (red.), 1986. *Ryby śródkowodne Polski*. PWN, Warszawa.
- CULP J. M., GLOZIER, N. E., SCRIMGEOUR, G. J., 1991. *Reduction of predation risk under the cover of darkness: avoidance responses of mayfly larvae to a benthic fish*. Oecologia 86, 163–169.
- DANCE K. W., HYNES H. B. N., 1979. *A continuous study of the drift in adjacent intermittent and permanent streams*. Arch. Hydrobiol. 87, 253–261.
- DZIEKOŃSKA J., 1954. *Charakter żywienia się dorosłego szczupaka (Esox lucius L.), okonia (Perca fluviatilis L.) i sandacza (Lucioperca lucioperca L.) w jeziorach*. Pol. Arch. Hydrobiol. 2, 165–183.
- ELLIOTT J. M., 1967. *Invertebrate drift in a Dartmoor stream*. Arch. Hydrobiol. 63, 202–237.
- ELLIOTT J. M., 1970. *Diel changes in an invertebrate drift and the food of trout Salmo trutta L.* J. Fish. Biol. 2, 161–165.
- FERRINGTON L. C., 1984. *Drift dynamics of Chironomidae larvae. 1. Preliminary results and discussion of importance of mesh size and level of taxonomic identification in resolving Chironomidae diel drift patterns*. Hydrobiologia 114, 215–227.
- FLECKER A. S., 1992. *Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams*. Ecology 73, 438–448.
- FRIBERG N., ANDERSEN T. H., HANSEN H. O., IVERSEN T. M., JACOBSEN D., KROJGAARD L., LARSEN S. E., 1994. *The effects of brown trout (Salmo trutta L.) on stream invertebrate drift, with special reference to Gammarus pulex L.* Hydrobiologia 294, 105–110.
- GILES N., STREET M., WRIGHT R., 1991. *A review of the fish and duck research at Great Linford 1986–1990*. Game Conservancy Annual Review 22, 129–133.
- GRZYBKOWSKA M., 1988a. *Pokarm płoci w rzece Widawce*. Acta Univ. Lodz., Folia limnol. 3, 85–130.
- GRZYBKOWSKA M., 1988b. *Selektywne oddziaływanie drapieżnika Hydra sp. na larwy Chironomidae*. Przegląd Zool. 32, 605–609.
- GRZYBKOWSKA M., 1991. *Dryf makrobezkręgowców w rzekach*. Acta Univ. Lodz., Folia limnol. 5, 167–183.
- GRZYBKOWSKA M., 1992. *Diel drift of Chironomidae in a large lowland river (Central Poland)*. Neth. J. Aquat. Ecol. 26, 355–36.
- GRZYBKOWSKA M., 1997. *Owady ochotkowate (Chironomidae) jako czynnik alergizujący*. Wszechświat 98, 176–178.
- GRZYBKOWSKA M., WIEDEŃSKA J., 1995. *Ochotki — „natrętne” owady*. Wszechświat 96, 227–230.
- GRZYBKOWSKA M., TEMECH A., DUKOWSKA M., 1996. *Chironomid production in four lowland rivers in Central Poland*. Pol. Arch. Hydrobiol. 43, 245–255.
- HARTMANN J., 1981. *Two feeding strategies of young fishes*. Arch. Hydrobiol. 96, 496–509.
- HAUER, F. R., BENKE, A. C., 1991. *Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge*. J. North Am. Benthol. Soc., 10, 154–164.
- HERSHEY A. E., 1985. *Effects of predatory sculpin on the chironomid communities in an arctic lake*. Ecology 66, 1131–1138.
- HERSHEY, A. E., DODSON, S. I., 1985. *Selective predation by a sculpin and a stonefly on two chironomids in laboratory feeding trials*. Hydrobiologia 124, 269–273.
- HERSHEY A. E., DODSON S. I., 1987. *Predator avoidance by Cricotopus: cyclomorphopsis and the importance of being big and hairy*. Ecology 68, 913–920.
- IBRAHIM A. A., HUNTINGFORD F. A., 1989. *Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks, Gasterosteus aculeatus L., in relation to profitability and visual features of pray*. J. Fish Biol. 34, 245–257.
- IWASZKIEWICZ M., 1968. *Świnka w dorzeczu Warty*. Zesz. Nauk. WSR Poznań, 43, 43–50.
- JUSZCZYK W., 1987. *Płazy i gady krajowe. Część II. Płazy*. PWN, Warszawa.
- KAJAK Z., 1980. *Bentos*. [W:] *Ekologia wód śródlądowych*. Tarwid K. (red.). PWN, Warszawa, str. 235–313.
- KOPERSKI P., 1998a. *Predator prey interactions between larval damselflies and mining larvae of Glyptotendipes gripecoventi (Chironomidae): reduction of feeding activity as an induced defences*. Freshwat. Biol. 39, 317–324.
- KOPERSKI P., 1998b. *Co jedzą drapieżne owady litoralne?* Wiad. Ekol. 44, 95–130.
- KORNIJÓW R., 1997. *The impact of predation by perch on the size-structure of Chironomus larvae — the role of vertical distribution of the prey in the bottom sediments, and habitat complexity*. Hydrobiologia 342/343, 207–213.
- LAMMENS E. H. R. R., HOOGENDOORN W., 1991. *Diets and feeding behaviour*. [W:] *Cyprinid Fishes. Systematic, biology and exploitation*. WINFIELD I. J., NELSON J. S. (red.), Chapman & Hall, London, str. 353–376.

- LAMMENS E. H. R., GEURSEN J., MCGILLAVRY P. J., 1987. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and white bream *Blicca bjoerkna* in hypertrophic lakes. *Prov. V. Cong. Eur. Ichthyol.* str. 153–162.
- LINDEGAARD C., 1989. A review of secondary production of zoobenthos in freshwater ecosystems with special reference to Chironomidae (Diptera). *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 3, 231–240.
- LINDEGAARD C., MORTENSEN E., 1988. Abundance, life history and production of Chironomidae (Diptera) in a Danish lowland stream. *Arch. Hydrobiol., Suppl.-Band* 81, 563–587.
- MACARTHUR R. H., PIANKA E. R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603–609.
- MALMGVIST B., 1988. Downstream drift in Maderian levadas: tests of hypotheses relating to the influence of predators of the drift of insects. *Aquatic Insects* 10, 141–152.
- MANN R. H. K., BLACKBURN J. H., 1991. The biology of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in an English chalk stream and interactions with juvenile trout *Salmo trutta* L. and salmon *Salmo salar* L. *Hydrobiologia* 218, 65–76.
- MARCIAK Z., 1970. Pokarm pelugi aklimatyzowanej w Polsce. *Gosp. Ryb.* 22, 13–16.
- MARSZAŁ L., GRZYBKOWSKA M., PENCZAK T., GALICKA W. 1996. Diet and feeding of dominant fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 43, 185–201.
- OLIVER D. R., 1971. Life history of Chironomidae. *Ann. Rev. Ent.* 16, 211–230.
- OPUSZYŃSKI K., SHIREMAN J. V., 1995. *Herbivorous fishes: culture and use for weed management*. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London.
- PASCHALSKI J., 1958. Żywnienie się płoci (*Rutilus rutilus*) oraz świnki (*Chondrostoma nasus* L.) w różnowskim zbiorniku zaporowym. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 5, 55–64.
- PENCZAK T., 1985. A method of estimating total food consumption by fish populations. *Hydrobiologia* 123, 241–244.
- POFF N. L., DECINO R. D., WARD J. V., 1991. Size-dependent drift responses of mayflies to experimental hydrologic variation: active predator avoidance or passive hydrodynamic displacement. *Oecologia* 88, 577–586.
- PRZYBYLSKI M., 1996. The diel feeding pattern of bitterling, *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch) in the Wieprz-Krzna Canal, Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 43, 203–212.
- PRZYBYLSKI M., BAŃBURA J., 1989. Feeding relations between the gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) and the stone loach (*Noemacheilus barbatulus* (L.)). *Acta Hydrobiol.* 31, 109–119.
- PYKE G. H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *A. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523–575.
- RAEDER R. B., MCARTHUR J. V., 1995. The relative importance of refugia in determining the drift and habitat selection of predaceous stoneflies in a sandy-bottomed stream. *Oecologia* 103, 1–9.
- SAFRAN R. J., ISOLA C. R., COLWELL M. A., WILLIAMS O. E., 1997. Benthic invertebrates at foraging locations of nine water-bird species in managed wetlands of the Northern San Joaquin Valley, California. *Wetlands* 17, 407–415.
- SCHEIBER E. S. G., 1995. Stream drift of Chironomidae: diel and seasonal patterns in the Archeon River, Victoria, Australia. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.), CSIRO Publications, Melbourne, str. 205–211.
- SIBBING F. A., 1991. Food capture and oral processing. [W:] *Cyprinid Fishes. Systematic, biology and exploitation*. WINFIELD I. J., NELSON J. S. (red.), Chapman & Hall, London, str. 377–412.
- SKINNER W. D., 1985. Night-day drift patterns and the size of larvae of two aquatic insects. *Hydrobiologia* 124, 283–285.
- SZCZEPANEK E., 1988. Wzrost płoci, jelca, szczupaka w rzece Widawce. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.* 3, 135–152.
- SZCZERBOWSKI J. A., 1969. Odżywanie się siei (*Coregonus lavaretus* L.) wprowadzonej do jezior o różnym charakterze limnologicznym. *Rocz. Nauk. Roln.* H 90, str. 689–711.
- TILLEY L. J., 1989. Diel drift of Chironomidae in a pristine Idaho mountain stream. *Hydrobiologia* 174, 133–149.
- TOKESHI M., 1995. Production ecology. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE, P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.), Chapman & Hall, London, str. 269–296.
- WATERS T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46, 327–334.
- WATERS T. F., 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Ent.* 17, 253–272.
- WATERS T. F., 1977. Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res.* 10, 91–164.
- WILSON L. F., 1969. Shoreline aggregation behavior behaviour of adults of a midge *Chironomus* sp. (Diptera: Chironomidae) at Solberg Lake, Wisconsin. *Mich. Ent.* 2, 14–19.