

MARIA GRZYBKOWSKA

*Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Łódzkiego
Banacha 12/16 90-237 Łódź
E-mail: mariagrz@biol.uni.lodz.pl*

POCZWARKI CHIRONOMIDAE (DIPTERA). ADAPTACJE MORFOLOGICZNE, BEHAWIORALNE I FIZJOLOGICZNE

CHIRONOMIDAE – WSZĘDOBYLSKIE OWADY

Poczwarka w przeobrażeniu zupełnym owadów (holometabolia) to stadium, w którym odbywa się intensywna przebudowa anatomiczno-morfologiczna, związana najczęściej ze zmianą przez imago (stadium dorosłe) stylu życia i, najczęściej, środowiska. W przypadku owadów wodnych stadia larwalne, podobnie jak poczwarka, żyją w wodzie, natomiast imago w powietrzu.

Adaptacje morfologiczne, behawioralne i fizjologiczne poczwarek muchówek z rodziny Chironomidae (Diptera) do określonych warunków środowiskowych są obecnie intensywnie badane. Owady te zasiedlają rozmaite ekosystemy słodkowodne takie jak strumienie, rzeki, stawy, jeziora, zbiorniki zaporowe oraz, w znacznie mniejszym stopniu, wody słone i gleby (THIENEMANN 1954, ARMITAGE i współaut. 1995, FROUZ i współaut. 2003). Specjalnymi fizjologicznymi i behawioralnymi adaptacjami charakteryzują się gatunki nie tylko z siedlisk okresowych, ale także z tych permanentnych, ale o skrajnych warunkach środowiskowych (OLIVER 1971, DELETTRE 1988, PINDER 1995, MATEŃA i FROUZ 2000, FROUZ i współaut. 2003, LENCIONI 2004, GRZYBKOWSKA 2006). Długość cyklu życiowego ochotek uzależniona jest od wielu czynników tak biotycznych, jak i abiotycznych; w optymalnych warunkach termicznych, przy dostępności odpowiednich zasobów pokarmowych, rozwój larw może się zamykać w ciągu kilku dni (kałuże w zagłębieniach kamieni w Mato Grosso w Brazylii, przy temperaturze 28°C, w zakresie od 8 do 42°C; NOLTE 1995), natomiast w ekstremalnych wy-

dłuża się do jednego roku lub nawet do 7 lat (w stawach arktycznych; BUTLER 1982). Tylko larwy pobierają pokarm. Osobniki dorosłe, ze względu na budowę żuwaczek, nie są zdolne do klucia (ang. non-biting midges) i zwykle po 3-4 dniach (samce po kopulacji, samice po złożeniu jaj) giną.

Ze względu na obfitość występowania ochotki pełnią podstawową rolę w przepływie energii w ekosystemach słodkowodnych. Szczególnie intensywny rozwój populacji Chironomidae odnotowano w wodach silnie zeutrofizowanych przez człowieka lub naturalnych, ale z niewielką ilością tlenu. Zasiadanie przez niektóre gatunki larw ochotek tego rodzaju środowisk umożliwia wysoka koncentracja hemoglobiny w ich hemolimfie (OSMULSKI i LEYKO 1986). Ze względu na tę cechę larwy *Chironomus* stanowią bardzo dogodny przedmiot badań lub/i hodowli prowadzonych w dwu aspektach: naukowym oraz aplikacyjnym (KONSTANTINOV 1958; KAJAK 1997, 1998). Stadia młodociane, i to zarówno żywe osobniki jak i w formie wysuszonej, są nabywane przez licznych hobbyistów, ponieważ rozdrobnione (sproszkowane) larwy *Chironomus* stanowią podstawowy składnik pokarmu dla ryb akwariowych.

Larwy Chironomidae można w zasadzie podzielić na dwie grupy ekologiczne. Do pierwszej z nich można zaliczyć taksony z optimum rozwoju w ciepłych i bogatych w biogeny ekosystemach. Mają one wysoką zdolność do regulacji pojemności tlenu (ang. high oxy-regulatory capacity), czyli możliwość utrzymania wysokiej wymiany tlenowej

(ang. respiration rate) przy niskich zasobach tlenu (ang. oxy-regulators). Przedstawicielami tej grupy są larwy gatunków z rodzaju *Chironomus*. Druga grupa ochotek, nazywana „oxy-conformers”, z optimum w zimnych i ubogich w biogeny wodach słodkich, nie ma możliwości takiej regulacji (BRODERSEN i współaut. 2004).

Wysoka odporność wielu taksonów ochotek na deficyty tlenu w wodzie ma istotne konsekwencje dla zeutrofizowanych ekosystemów. Bogate w biogeny, a ubogie w tlen wody jezior i zbiorników stają się niezwykle dogodnym siedliskiem dla rozwoju larw *Chironomus*. Eliminacja organizmów o mniejszej tolerancji na deficyty tlenu zmniejsza nasilenie konkurencji międzygatunkowej. Uwolnione spod takiej presji ochotki, o ogromnym potencjale rozrodczym, intensywnie się rozwijają, co kończy się zmasowanym wylotem imagines. Kłębiące się „chmury” złożone z ogromnej liczby samców tych owadów (rójki), o niewielkich przecież rozmiarach, to spektakularny dowód tego zjawiska. Ponieważ dorosłe osobniki nie pobierają pokarmu, po 3–4 dniach gruba warstwa martwych osobników zalega zarówno same zbiorniki, jak i tereny wokół nich. Nagłaśnianie w mediach masowych wylotów Chironomidae w Japonii, Florydy czy Wenecji wynika z uciążliwości zarówno żywych, jak i martwych osobników, tak dla lokalnej ludności, jak i turystów (ALI 1995; ALI i współaut. 1985, 2002; CRANSTON 1995b; LANGTON 1995). Ale takie masowe wyloty mają i inne przyczyny. Periodycznie pojawiające się chmury owadów nad niezamarzającym

islandzkim Jeziorem Ochotek (Myvatn) to efekt zasilania tego zbiornika przez gorące i zimne źródła. Zasobna w biogeny woda i penetracja promieni słonecznych aż do dna tego płytkiego jeziora sprzyjają rozwojowi bentosowych glonów (i innych mikroorganizmów), które stanowią nie tylko pokarm, ale i miejsce schronienia dla licznych populacji ochotek. Z kolei w afrykańskim Jeziorze Wiktorii głównej przyczyną coraz częstszego występowania „chmur” muchówek (złożonych zarówno z Chironomidae, jak i z wodzieni, Chaoboridae) upatruje się nie tylko w eutrofizacji, ale także w zaburzeniu funkcjonowania tego ekosystemu, spowodowanym introdukcją obcego gatunku – okonia nilowego, wyżerającego rodzime gatunki ryb, odżywiających się larwami ochotek. W Polsce, jak dotychczas, spektakularnych wylotów ochotek „doczekaliśmy się” z silnie zeutrofizowanego Zbiornika Włocławskiego (Kukuryko, Grabowski i Jaskuła, inf. ustne). Zbiornik ten, piętrzący zanieczyszczone wody Wisły, w ciągu kilku dekad funkcjonowania skumulował duże ilości rumowiska i materii organicznej znoszonej w ogromnych ilościach z górnego odcinka rzeki. Wizualnym efektem silnej eutrofizacji tego zbiornika są właśnie rójki samców ochotek pojawiające się coraz częściej bądź nad samym zbiornikiem bądź nad terenami do niego przyległymi. Śladem Zbiornika Włocławskiego zdaje się podążać drugi co do powierzchni, nizinny zbiornik w Polsce – Zbiornik Jezioro, piętrzący siedmiorzędowy odcinek Warty (GRZYBKOWSKA i DUKOWSKA 2002, GALICKA i współaut. 2007, DUKOWSKA i GRZYBKOWSKA 2007).

PREFERENCJE ŚRODOWISKOWE POCZWAREK CHIRONOMIDAE

O ile presja selekcyjna środowiska na larwy trwa tygodniami czy miesiącami, to stadium poczwarki trwa krótko, rzadko przekraczając 72 godziny (CRANSTON 1995a, LANGTON 1995). Z tym, że poczwarka Chironomidae rozwija się już w wyrośniętej larwie IV stadium. Przez jej oskórek prześwitują dobrze rozwinięte pochwy skrzydeł i nogi imago, różki oddechowe oraz płat analny ze szczecinami poczwarki. W stosunku do reszty ciała opóźnione jest przeobrażenie głowy, które jest ograniczone do pofałdowania hypodermy dla przyszłych narządów poczwarki. Ale taki zmieniony osobnik w dalszym ciągu reaguje na bodźce zewnętrzne, pobiera i trawi pokarm oraz wydala niestrawione resztki, a

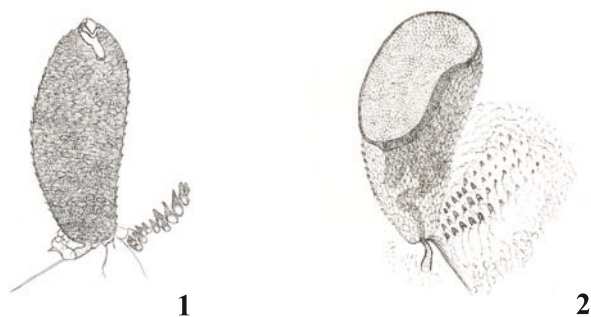
także powiększa, w miarę potrzeby, rurkę, w której przebywa, korzystając z wydzieliny gruczołów ślinowych. Końcowy okres przeobrażenia jest wyjątkowo szybki. Następuje enzymatyczny rozkład wewnętrznego oskórka przydatków (nibynózek, skrzeli krwistych analnych oraz podstawek przedodbytowych pędzelków szczecin), mięśnie głowy larwy degenerują, a po rozkładzie wewnętrznej warstwy starego oskórka wydobywa się głowa i tułów poczwarki. Po chwili uwalnia się całe ciało poczwarki (ang. pharate pupa), w której cały czas postępuje przebudowa wewnętrznych organów (LANGTON 1995).

Głównym zadaniem poczwarki jest dostarczenie przeobrażającemu się osobniko-

wi tlenu (THIENEMANN 1954; LANGTON 1989, 1995; MARZIALI i współaut. 2006). Cel ten realizowany jest kilkoma sposobami. Generalnie poczwarki, zwłaszcza gatunków zasiedlających wody bogate w tlen, absorbują tlen przez kutikulę całego ciała. Jednakże wiele z nich posiada specjalne parzyste organy, tak zwane różki oddechowe, o dużej powierzchni (Ryc. 1, 2). U wolnożyjących poczwarek (nie zasiedlających rurek) wielu gatunków Chironomidae (z podrodziny Podonominae, czy większość z Tanypodinae) (FITTKAU 1962) apikalna powierzchnia każdego różka przekształcona jest w płytkę (ang. plastron plate) (GOTTLIEB i współaut. 1974) (Ryc. 2). O ile Tanypodinae podpływają co jakiś czas do powierzchni wody bezpośrednio pobierając tą płytką powietrze, to Podonominae raczej przebywają na dnie i ich plastrony działają jak bardzo efektywne skrzelotchawki. Z plastronu prowadzi kanał (aeropyle) do przedsionka (atrium), o podwójnej ścianie (wewnętrznej i zewnętrznej połączonej

prostymi lub rozgałęzionymi rozporowymi beleczkami). U gatunków, u których nie ma plastronu, tlen jest absorbowany całą powierzchnią różka; proces ten jest bardzo efektywny, ponieważ zewnętrzna ściana ściśle przylega do powierzchni różka (Ryc. 1). Bardzo ciekawym przykładem jest *Macropelopia fehlmanni* (Kieff.), gatunek o dużej zmienności osobniczej. Jego poczwarki mogą mieć różki oddechowe o różnych wymiarach – od dużych aż do całkowitego ich braku. Warto także zwrócić uwagę na dodatkowe elementy morfologiczne, związane z różkami topograficznie nie fizjologicznie takie jak rząd lub rzędy wyraźnych ząbkowatych wyrostków (haczyków). Pozwalają one mobilnym poczwarkom *Ablabesmyia monilis* (L.) czy *Conchapelopia melanops* (Mg.) (Ryc. 1, 2) utrzymywać się wśród roślinności zanurzonej (LANGTON 1995).

Zimnotenotermiczne Diamesinae i Orthocladiinae, nie tolerujące niskiej ilości tlenu rozpuszczonego w wodzie, mają poczwarki bądź wyposażone w małe różki bądź są ich pozbawione, podczas gdy eurytermiczne Chironominae, żyjące w wodach o niskim nasyceniu tlenem, mają dobrze rozwinięte narządy oddechowe (Ryc. 3). Ale ten ostatni takson nie jest pod względem budowy organów oddechowych jednorodny. Wyraźnie zauważalny jest podział na dwa plemiona: steonooksybiontyczne Tanytarsini z prostymi różkami oraz euryoksybiontyczne Chironomini, z mniej lub bardziej rozbudowanymi różkami i obecnością hemoglobiny rozpuszczonych w hemolimfie. Ale i wśród Chironomini można wyróżnić dwie grupy rodzajów, *Chironomariae connectentes* z 6–12 nićmi różka, nietolerancyjnych na wysokie deficyty tlenu (*Paratendipes*, *Polypedilum*, *Microtendipes*) oraz *Chironomariae genuinae* z bardzo licznymi (około 200) nićmi, zasiedlające ekosystemy uboższe w tlen (MARZIALI i współaut. 2006). Badania ROSSARO i współaut. (2007) wykazały, że istnieje korelacja między wielkością powierzchni pierścieniowatego narządu (RO, ring organ, to miejsce połączenia różka z układem tchawkowym owada) oraz rozmiarami ciała poczwarki a ich wymaganiami tlenowymi i optimum temperatury – im większa poczwarka i powierzchnia RO, tym gatunek może rozwijać się w wyższej temperaturze i przy niewielkich zasobach tlenu rozpuszczonego w wodzie. Natomiast takiej korelacji nie stwierdzono między wielkością narządów oddechowych a zawartością hemoglobiny larw (INT PANIS i współaut. 1996).



Ryc. 1. Różek oddechowy z małym plastronem i grzebieniem tułowia poczwarki *A. monilis*.

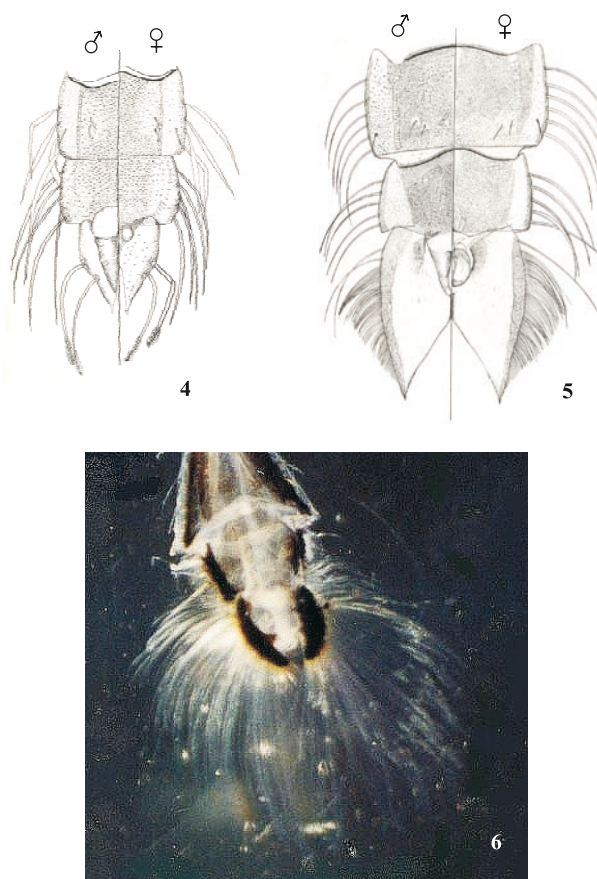
Ryc. 2. Różek oddechowy z dużym plastronem i grzebieniem tułowia poczwarki *C. melanops*.

Ryc. 3. Nitkowate, parzyste narządy oddechowe poczwarki *Chironomus* (fot. R. Sasiadek).

Zdaniem ROSSARO i współaut. 2007) ten brak zależności można wyjaśnić czasem adaptacji: morfologiczno-behawioralne powstają w długim przedziale czasowym, natomiast zmiany stężenia hemoglobiny mogą być szybką reakcją na zmieniającą się zawartość tlenu w środowisku.

Bardzo istotną rolę w zwiększeniu efektywności pobierania tlenu pełnią również trzy ostatnie segmenty poczwarki przekształcone w płaty analne (ang. anal lobes) oraz pochwy genitalne. Boczna krawędź każdego z płatów wyposażona jest w silniejsze, zakrzywione szczeciny (macrosetae, Ryc. 4), często razem z bardziej lub mniej licznymi włosami (Ryc. 5, 6). Wolnożyjącym, mobilnym poczwarkom Tanypodinae płaty te ułatwiają sprawne pływanie (Ryc. 4, 5). Gatunki reofilne mają najczęściej po dwie szczeciny na każdym z płatów, które umożliwiają im zaczepienie się o elementy podłoża, unikając w ten sposób znoszenia przez prąd (dryfu). U niektórych z nich, np. u *A. monilis*, dwie długie szczeciny płata analnego pokryte są lepka substancją, która dodatkowo ułatwia im przyczepianie się do podłoża (Ryc. 4). Jednakże większość poczwarek z innych podrodzin zamieszkuje wytworzone przez ostatnie stadium larwalne rurki. Wymuszają one przepływ wody przez taką rurkę poprzez undulacyjne ruchy ciała, a wykonywanie tych ruchów ułatwiają im liczne, ale niezbyt długie włosy na płatach analnych (CRANSTON 1995a). Przykładem takiej adaptacji są poczwarki z rodzaju *Chironomus* (ROSSARO i współaut. 2007), największe wśród Chironomidae, o największej liczbie nici oddechowych rożka, największej powierzchni narządu pierścieniowego oraz gęsto owłosionych płatach analnych (Ryc. 6). Te elementy budowy umożliwiają im bytowanie w środowisku z niewielką ilością rozpuszczonego tlenu w wodzie (MATEŃA i FROUZ 2000).

MARZIALI i współaut. (2006) na podstawie prób zebranych z 39 jezior Włoch udowodnili, że przy szacowaniu wymagań tlenowych gatunków zasadne jest branie pod uwagę, obok wielkości ciała i narządów oddechowych, także stopnia owłosienia płatów analnych. Jednak od tej reguły są wyjątki, np.



Ryc. 4. VII i VIII segment odwłoka oraz pochwy genitalne i płat analny samca i samicy poczwarki *A. monilis* z dwoma lepkiymi szczecinami.

Ryc. 5. VII i VIII segment odwłoka oraz pochwy genitalne i płat analny z licznymi włosami samca i samicy poczwarki *M. nebulosa*.

Ryc. 6. VII i VIII segment odwłoka oraz pochwy genitalne i płaty analne z licznymi włosami samicy poczwarki *Chironomus* (fot. R. Sąsiadek).

Stictochironomus – takson o wyżej tolerancji na deficyty tlenu niż predestynowałyby go wymiary ciała i liczba nici oddechowych oraz powierzchnia organu pierścieniowego. Zdaniem INT PANISA i współaut. (1996) jest to efekt wędrówek larw tego taksonu pomiędzy powierzchnią osadu, gdzie kumuluje tlen w hemoglobinie, a głębszą warstwą substratu, w którym poszukuje pokarmu i chroni się przed drapieżnikami.

APLIKACYJNY CHARAKTER POCZWAREK I ICH WYLINEK

Chironomidae stosowane są od wielu lat jako wskaźniki trofii i zanieczyszczeń rzek (METCALFE 1989). Początkowo do oceny jako-

ści wód używane były larwy pobierane z dna rzek. W ostatnich latach pojawiły się dobre klucze do identyfikacji poczwarek i wylinek

poczwarkowych tych owadów do poziomu gatunku (WIEDERHOLM 1986, LANGTON 1991), nawet wtedy, gdy na podstawie morfologii larw jest to niemożliwe. Dzięki temu podejmowane są próby wykorzystania wylinek poczwarkowych tak w monitoringu, jak i przy szacowaniu różnorodności gatunkowej badanych ekosystemów (RUSE 1995, 2002; RUSE i WILSON 1995; RUSE i DAVISON 2000). Decyduje o tym niższa pracochłonność przy zbieraniu reprezentatywnych danych, w porównaniu z próbami pozyskanymi z osadów dennych. Gromadzeniu wylinek poczwarek sprzyja ich behavior. Przed przeobrażeniem poczwarka z dna pod pływa do powierzchni wody, oskórek jej pęka i wychodzi imago; taki dorosły osobnik jeszcze przez około 20 s tkwi na lustrze wody, po czym odlatuje. Puste już skórki poczwarek (egzuwia) znoszone są przez prąd (dryfują) w strumieniach i rzekach lub są pchane przez wiatr do linii brzegowej stawów, jezior czy zbiorników. Szybkość ich przemieszczania jest znaczna – nawet wtedy, gdy wiatr nie jest w stanie poruszyć powierzchni lustra wody, to pcha wylinki do brzegu z prędkością $0,05 \text{ m s}^{-1}$. Z kolei, w strumieniach egzuwia są szybciej znoszone przez prąd, ale nie dalej niż na odległość 400 m (WILSON i BRIGHT 1973). W odcinkach rzek o wyższym przepływie (środkowej rzędowości) oskórki poczwarek nie przebywają odcinka dłuższego niż 100 m, zatrzymując się przy brzegu na roślinach lub są porywane przez wiry (RUSE i WILSON 1994). Z reguły po dwu dniach wylinki toną.

Zebrana w konkretnym odcinku rzeki kolekcja wylinek, czasem także dryfujących poczwarek (porwanych przez prąd), dobrze reprezentuje lokalną populację owadów, a tym samym efektywność ustalania na ich podstawie różnorodności gatunkowej rzeki może być bardzo wysoka (SOPONIS 1980; WILSON 1980, 1992; RUSE 1995). Oczywiście uzyskanie reprezentatywnych wyników wymaga zachowania pewnego reżimu dotyczącego czasu poboru prób, tak w cyklu dobowym, jak i rocznym. W klimacie umiarkowanym materiał powinien być pozyskiwany przede wszystkim w okresie późnej wiosny i lata, gdy przewidywana jest maksymalna różnorodność gatunkowa Chironomidae. Najlepiej gromadzić wylinki co najmniej dwa razy w ciągu doby, o zmierzchu i świcie, a więc przy uwzględnieniu dobowej rytmiki wylotów ochotkowatych (WILSON 1992). Na podstawie zebranych wylinek poczwarkowych można także określić status troficzny (ekologiczny) jeziora (RUSE 2002).

Warto zwrócić uwagę na możliwość wykorzystanie informacji o wymaganiach środowiskowych poszczególnych gatunków, uzyskanych na podstawie analizy morfologicznej, behawioralnej i fizjologicznej poczwarek, także do badań paleoekologicznych. Połączenie tych danych z informacjami uzyskanymi na podstawie składu taksonomicznego wybranych z osadów puszek głowowych larw Chironomidae, ułatwia interpretację danych dotyczących przeszłości jezior (ROSSARO i współaut. 2007).

KOMENSALIZM CHIRONOMIDAE

TOKESHI (1993) opisał koegzystencję Chironomidae z innymi owadami, zwracając uwagę na szereg przystosowań foretycznych i pasożytniczych gatunków ochotek do gospodarzy oraz na te cechy owadów-gospodarzy, które determinują ich przydatność dla Chironomidae (morfologia, behavior czy ich historie życiowe). Ochotki unikają raczej taksonów zagrzebujących się w mule, podobnie jak i tych o wysokiej mobilności. Z kolei brak preferencji do bezdomkowych larw Trichoptera wynika raczej z częstego czyszczenia ciała przez tych potencjalnych gospodarzy. Natomiast nieznaną jest przyczyna nieproporcjonalnie rzadkiej relacji między Diptera i Hemiptera. Najczęstszymi gospodarzami ochotek pozostają jętki i widelnice, i nie tylko larwy, ale również poczwarki

ki ochotek wykazują szereg morfologicznych adaptacji do takiej koegzystencji. Na przykład nietypowo dla gatunków zaliczanych do podrodziny Orthocladinae, odwłok poczwarki *Epoicocladus ephemerae* (Kieff.), żyjącej w komensalicznym związku z ryjącymi w piasku jętkami *Ephemera danica* (Müller), wyposażony jest w liczne boczne oraz grzbietowe i brzuszne szczeciny zmysłowe, które ułatwiają wydostanie się poczwarki z piasku i podpłynięcie do powierzchni wody tuż przed wylotem imago. Poczwarka innego gatunku, *Symbiocladus rhithrogenae* (Zavřel), pasożytującego na jętkach *Rhithrogena* sp. przywartych do kamieni w rwących potokach, ma zredukowane rożki oraz płat analny, podobnie jak wszystkie inne "wystające" elementy ciała (LANGTON 1995).

CHIRONOMID (DIPTERA) PUPAE. MORPHOLOGICAL, BEHAVIORAL AND PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS

Summary

For over two recent decades chironomid pupal exuviae instead of larvae of these dipterans have been used as good indicators (biomonitors) of water quality due to difficulties with the larvae: firstly in identifying this stage and secondly in spending much time to sort bottom samples. In turn the collection of pupal exuviae is an effective method to collect complete species assemblages and to gain knowledge on chironomid diversity. The pupal thoracic horn (respiratory organ) is an important diagnostic character used by taxonomists to separate species. Recent investigations of the chironomid thoracic horns show a significant relationship between their morphological characters and physiological and behavioural adaptation of pupae. The primitive respiratory organ of most Podonominae and Tanypodinae is a double-walled tube with a smaller or larger plastron plate (surface of intensive oxygen uptake).

In turn lentic, oxyregulatory species of Chironomini (Chironominae) possess a developed plumose thoracic horns, extensive anal fringe (to perform undulatory movements of the abdomen to drive water through the silken tube), and large body size, like *Chironomus*. This genus inhabited environments poorer in oxygen than those inhabited by taxa with a less extensive respiratory surface and fringe and small body size (*Paratendipes*, *Polypedilum*, *Microtendipes*). Hemoglobin concentration in Chironomini was not correlated with its morphology: both the body size and the surface development of pupal thoracic horns. Probably the hemoglobin level reflects a fast response to short-term environmental fluctuations (oxygen), while morphological changes may be a response to a long-term adaptation to oxygen level.

LITERATURA

- ALI A., 1995. *Nuisance, economic impact and possibilities for control*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 339–364.
- ALI A., CERETTI G., D'ANDREA F., SCATTOLIN M., FERRARESE U. 1985. *A chironomid (Diptera: Chironomidae) midge population study and laboratory evaluation of larvicides against midges inhabiting the lagoon of Venice, Italy*. J. Am. Mosq. Control Assoc. 1, 63–68.
- ALI A., FROUZ J., LOBINSKE R. J., 2002. *Spatio-temporal effects of selected physico-chemical variables of water, algae and sediment chemistry on the larval community of nuisance Chironomidae (Diptera) in a natural and man-made lake in central Florida*. Hydrobiologia 470, 181–193.
- ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.) 1995. *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- BRODERSEN K. P., PEDERSEN O., LINDEGAARD C., HAMBURGER K., 2004. *Chironomids (Diptera) and oxyregulatory capacity: An experimental approach to paleolimnological interpretation*. Limnol. Oceanogr. 49, 1549–1559.
- BUTLER M. G., 1982. *Production dynamics of some arctic Chironomus larvae*. Limnol. Oceanogr. 27, 728–737.
- CRANSTON P. S., 1995a. *Morphology*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 12–30.
- CRANSTON P. S., 1995b. *Medical significance*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman and Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 365–384.
- DELETTRE Y. R., 1988. *Chironomid wing length, dispersal ability and habitat predictability*. Holarct. Ecol. 11, 166–170.
- DUKOWSKA M., GRZYBKOWSKA M., 2007. *Reakcja bentofauny na piętrzenie*. Nauka Przyr. Technol. 1, 2, 65–75.
- FITTKAU E. J., 1962. *Die Tanypodinae (Diptera: Chironomidae). (Die tribus Anatopyiini, Macropelopiini und Pentaneurini)*. Abhandlungen zur Larven Systematik der Insekten, 6, 1–453.
- FROUZ J., MATEŃA J., ALI A. 2003. *Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review*. Eur. J. Entomol. 100, 459–465.
- GALICKA W., KRUK A., ZIEBA G., 2007. *Bilans azotu i fosforu w Zbiorniku Jeziorsko*. Nauka Przyr. Technol. 1, 2, 77–85.
- GOTTLIEB F. J., COFFMAN W. P., CARMODY G. R., 1974. *Pupal respiratory complex of Tanyptus carinatus Sublette var. (Diptera: Chironomidae)*. Int. J. Insect. Morphol. Embryol. 3, 147–155.
- GRZYBKOWSKA M., 2006. *Jak przetrwać w skrajnie trudnych warunkach? Adaptacje ochotek*. Kosmos 55, 197–207.
- GRZYBKOWSKA M., DUKOWSKA M., 2002. *Communities of Chironomidae (Diptera) above and below a reservoir on a lowland river: long-term study*. Annls. Zool. 52, 235–247.
- INT PANIS L., GODDEERIS B., VERHEYEN R., 1996. *On the relationship between vertical micro-distribution and adaptations to oxygen stress in littoral Chironomidae (Diptera)*. Hydrobiologia 318, 61–67.
- KAJAK Z., 1997. *Chironomus plumosus – what regulates its abundance in a shallow reservoir*. Hydrobiologia 342/343, 133–142.
- KAJAK Z., 1998. *Hydrobiologia-Limnologia. Ekosystemy wód śródlądowych*. PWN, Warszawa.
- KONSTANTINOV A. S., 1958. *Biologija chironomid i ich razwedene*. Trudy Saratov. Otd. Kasp. Fil. 5, 1–363.
- LANGTON P. H., 1989. *Functional and phylogenetic interpretation of chironomid pupal structure*. Acta Biol. Debr. Hung. 2, 247–252.

- LANGTON P. H., 1991. *A key to pupal exuviae of West Palaearctic Chironomidae*. Privately published by P. H. Langton, 3 st Felix Road, Ramsey Forty Foot, Cambridgeshire.
- LANGTON P. H., 1995. *The pupa and events leading to eclosion*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman and Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 169-193.
- LENCIONI V., 2004. *Survival strategies of freshwater insects in cold environments*. J. Limnol. 63, 45-55.
- MARZIALI L., LENCIONI V., ROSSARO B., 2006. *Adaptation of pupae of Chironomidae (Insecta: Diptera) to oxygen-poor habitats*. Pol. J. Ecol. 54, 687-693.
- MATEŇA J., FROUZ J., 2000. *Distribution and ecology of Chironomus Meigen in the Czech Republic (Diptera: Chironomidae)*. [W:] *Late 20th Century Research on Chironomidae: an Anthology from 13th International Symposium on Chironomidae*. HOFFRICHTER O. (red.). Shaker Verlag, Aachen, 415-423.
- METCALFE J. L., 1989. *Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: history and present status in Europe*. Environ. Pol. 60, 101-139.
- NOLTE U., 1995. *From egg to imago in less than seven days: Apedilum elachisti (Chironomidae)*. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.). CSIRO Publications, Melbourne, 177-184.
- OLIVER D. R., 1971. *Life history of Chironomidae*. Ann. Rev. Ent. 16, 211-230.
- OSMULSKI P., LEYKO W., 1986. *Structure, function and physiological role of Chironomus hemoglobin*. Comp. Biochem. Physiol. 85B, 701-722.
- PINDER L. C. V., 1995. *The habitats of chironomid larvae*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. [W:] ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman and Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 107-135.
- ROSSARO B., SOLIMINI A., LENCIONI V., MARZIALI L., GIACCHINI R., PARENTI P., 2007. *The relationship between body size, pupal thoracic horn development and dissolved oxygen in Chironomini (Diptera: Chironomidae)*. Fundam. Appl. Limnol., Arch. Hydrobiol. 169, 331-339.
- RUSE L. P., 1995. *Chironomid community structure deduced from larvae and pupal exuviae of a chalk stream*. Hydrobiologia 315, 135-142.
- RUSE L. P., 2002. *Chironomid pupal exuviae as indicators of lake status*. Arch. Hydrobiol. 153, 367-390.
- RUSE L. P., WILSON R. S., 1995. *Long-term assessment of water and sediment quality of the River Thames using chironomid pupal skins*. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.). CSIRO Publications, Melbourne, 113-124.
- RUSE L. P., DAVISON M., 2000. *Long-term data assessment of chironomid taxa structure and function in the River Thames*. Regul. Rivers: Res. Mgmt. 16, 113-126.
- SOPONIS A. R., 1980. *Taxonomic composition of Chironomidae (Diptera) in a sand-bottomed stream of Northern Florida*. [W:] *Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology*. MURRAY D. (red.). Pergamon Press, Oxford and New York: 163-169.
- THIENEMANN A., 1954. *Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden*. Binnengewässer 20, 1-834.
- TOKESHI M., 1993. *On the evolution of commensalism in the Chironomidae*. Freshwat. Biol. 29, 481-489.
- WIEDERHOLM T. (red.), 1986. *The pupae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region – Keys and diagnoses*. Ent. Scand. Suppl. 28, 1-482.
- WILSON R. S., 1980. *Classifying rivers using chironomid pupal exuviae*. [W:] *Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology*. MURRAY D. A. (red.). Pergamon Press, Oxford and New York, 209-216.
- WILSON R. S., 1992. *Monitoring organic enrichment of rivers using chironomid pupal exuviae assemblages*. Neth. J. Aquat. Ecol. 26, 521-525.
- WILSON R. S., BRIGHT P. L., 1973. *The use of chironomid pupal exuviae for characterising streams*. Freshwat. Biol. 3, 283-302.

