

MARIA GRZYBKOWSKA¹, KRZYSZTOF POLAŃSKI², WIKTOR GRZYBKOWSKI²,
MAŁGORZATA DUKOWSKA¹

¹*Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców, Uniwersytet Łódzki,
Banacha 12/16, 90-237 Łódź*

²*Katedra Fizyki Ciała Stałego, Pracownia Badań Materiałowych, Uniwersytet Łódzki
Pomorska 149/153, 90-236 Łódź*

E-mail: mariagr@biol.uni.lodz.pl

kpolansk@mvi.uni.lodz.pl

wiktorgrzybkowski@o2.pl

mdukow@biol.uni.lodz.pl

MUCHÓWKI CHIRONOMIDAE GŁÓWNYM OGNIWEM W SIECIACH TROFICZNYCH WÓD SŁODKICH

WPROWADZENIE

Podstawę łańcuchów i sieci troficznych w ekosystemach słodkowodnych, także w rzekach, stanowią bezkręgowce bentosowe (zoobentos). Wraz z ilością i wielkością dostępnych zasobów pokarmowych (cząstek organicznych) zmieniają się zespoły zoobentosu, które selektywnie wykorzystują wnoszone z zewnątrz (allochtoniczne) bądź wytwarzane w rzekach (autochtoniczne) zasoby pokarmowe. Zespoły te reprezentują różne grupy troficzne, o określonych morfologiczno-behawioralnych adaptacjach do pobierania rozmaitych frakcji materii organicznej, w zależności od zasobów środowiska, które zmieniają się gradientowo z biegiem rzeki (VANNOTE i współaut. 1980). Najważniejsze gildie, czyli grupy organizmów wykorzystujących podobne zasoby pokarmowe, to detrytusozercy, zarówno rozdrabniacze wykorzystujący wielkocząsteczkową materię organiczną, często w postaci liści drzew (ich najwyższy udział obserwuje się w odcinkach rzek o niskiej rzędowości, 1-3), jak i formy odżywiające się drobniejszymi cząstkami zawieszonymi w wodzie (filtrujące zbieracze) albo zbieranymi z powierzchni dna (zbieracze). W dolnym biegu rzek (rzędowość 7-12) dominują filtratory, gdzie utylizują drobną materię organiczną nanoszoną z prądem wody, a zwierzęta mułozerne przyswajające sedy-

mentującą materię organiczną w miejscach o wolnym przepływie. Roślinożercy, odżywiający się żywą tkanką zanurzonych makrofitów, czy peryfitonożercy, zeskrobujący pokarm z rozmaitych elementów podłoża (peryfiton), także epifiton rozwijający się na roślinach naczyniowych, są najliczniejsze w odcinkach rzek o środkowej rzędowości (4-6). Udział drapieżników nie zmienia się gradientowo z biegiem rzeki; stanowią one od 10 do 20% całkowitego zagęszczenia bentosu.

Muchówki z rodziny ochotkowatych (Chironomidae, Diptera) opanowały rozmaite ekosystemy słodkowodne prawie całej hydrosfery, zarówno te stałe, jak i okresowe, takie jak drobne, efemeryczne zbiorniki wodne (kałuże), rowy czy miniakwaria naroślinne różnych stref klimatycznych. Owady te należą do dominujących grup zoobentosu, zarówno w wodach lotycznych (bieżących), jak i lenitycznych (stojących), od niskiej (oligotroficznych) do wysokiej żyzności (zeutrofizowanych); w tych ostatnich osiągając bardzo wysokie zagęszczenie (THIENEMANN 1954, ARMITAGE i współaut. 1995). Należy podkreślić, iż tylko larwy pobierają pokarm; samice, ze względu na budowę żuwaczek nie są zdolne do odżywiania się, tak jak blisko spokrewnione z nimi komary (Culicidae) czy meszki (Simuliidae). Larwy Chironomidae, mimo

„unifikacji budowy”, wykorzystują, w rozmaity sposób, dostępne zasoby pokarmowe, pełniąc kluczową rolę w przepływie materii w ekosystemach wodnych. Przyjrzyjmy się

zatem głównym sposobom pobierania pokarmu i morfologicznym adaptacjom larw Chironomidae, ułatwiającym im wszechstronne korzystanie z dostępnej „oferty” środowiska.

METODYKA BADAWCZA

Fotografie puszek głowowych larw gatunków Chironomidae, reprezentujących rozmaite grupy troficzne, wykonano metodą skaningowej mikroskopii elektronowej. Jej istotną zaletą jest wysoka zdolność rozdzielcza i duża głębia ostrości uzyskiwana w obrazie tworzonym przez wiązkę elektronową (WATT 1985). Badania Chironomidae prowadzono za pomocą cyfrowego, elektronowego mikroskopu skaningowego Vega 5135 produkcji Tescan (POLAŃSKI 2008). Energia stosowanej do analizy wiązki elektronowej wynosiła 30 keV, przy natężeniu prądu około 1 pA. Zdjęcia puszek głowowych larw Chironomidae wykonywane były w modzie elektronów wstecznie, elastycznie rozproszonych (back-scattered electrons-BSE). Aby uniknąć de-

formacji puszek głowowych, wywołanej ich wysuszeniem, wykorzystano niskopróżniowy mod pracy (low vacuum-LV), w którym odpowiedni system wytwarzania próżni zapewnia, na drodze pompowania różnicowego, wysoką próżnię w kolumnie mikroskopu przy jednoczesnym utrzymywaniu dynamicznej niskiej próżni w jego komorze pomiarowej z materiałem biologicznym (BARBACKI 2005). Opóźnia to proces wysuszenia badanych larw, a co za tym idzie ich deformację. Jednocześnie pierwotna wiązka elektronowa przechodząc przez rozrzedzone powietrze komory pomiarowej wytwarza jony dodatnie, które neutralizują szkodliwy ładunek ujemny gromadzący się na preparacie.

DETRYTUSOŻERNOŚĆ

Efektywność asymilacji detrytusu, czyli procent wykorzystania cząsteczkowej materii organicznej (POM) przez bezkręgowce, oceniana jest na 5 do 30% (WEINER 2005). Cząsteczkową materię organiczną, ze względów metodycznych, podzielono na dwie kategorie: CPOM, czyli grubocząsteczkową materię organiczną powyżej 1mm, i FPOM, drobnocząsteczkową materię organiczną poniżej 1 mm (PETERSEN i współaut. 1989).

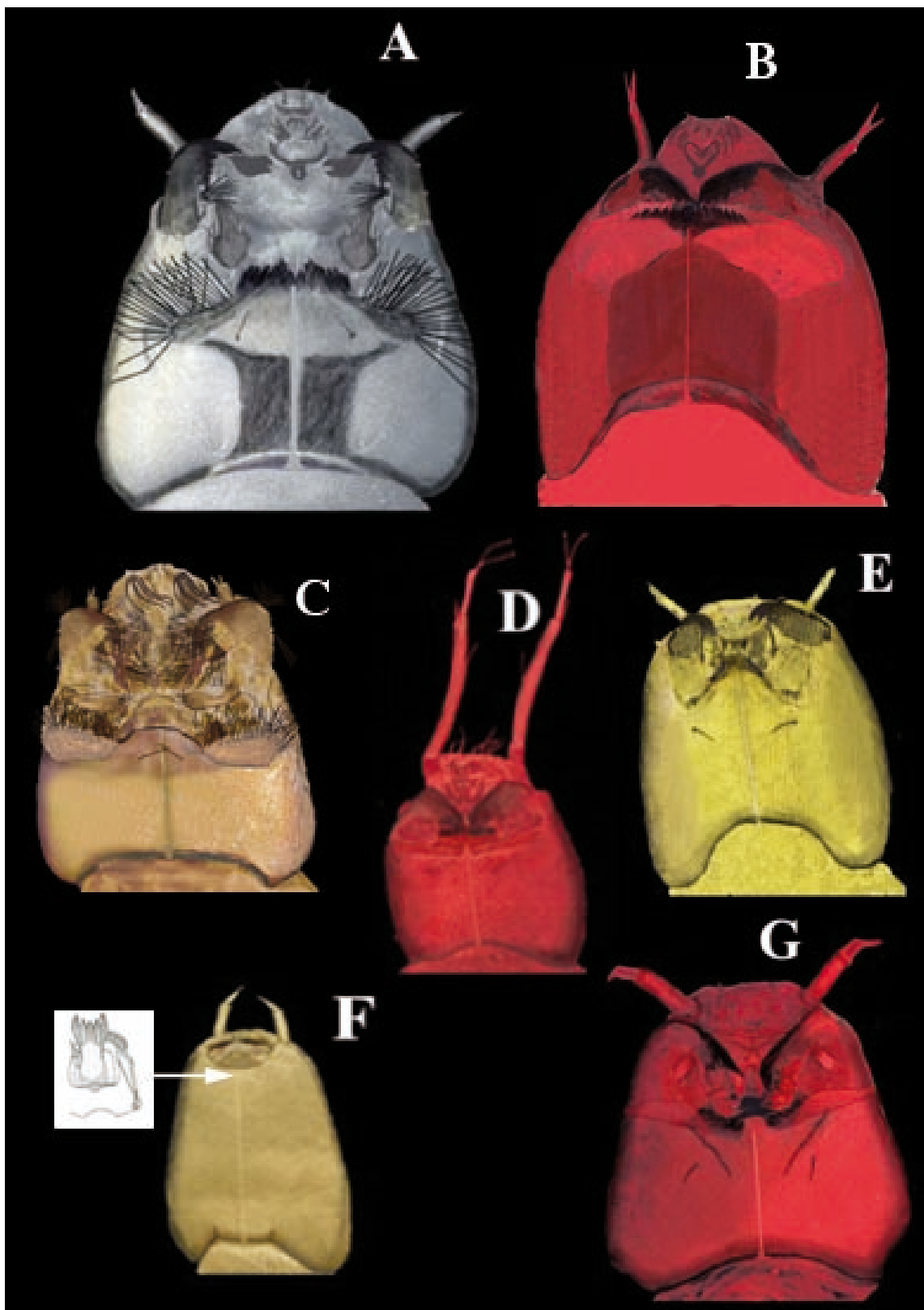
Wiele uwagi poświęcono mechanizmom rozpadu gruboziarnistej materii organicznej z ekotonowej strefy rzeki, głównie liści drzew, które w naszej strefie klimatycznej są naj-

ważniejszym źródłem allochtonicznej materii organicznej. Istotną rolę w szybkości ich dekompozycji odgrywa budowa chemiczna roślin, a właściwie stosunek C:N (im niższy tym szybszy rozkład)(CUMMINS i współaut. 1989), oraz czynniki abiotyczne i biotyczne. Z tych ostatnich bardzo ważne są bakterie i grzyby (głównie Hyphomycetes). Generalnie mikroorganizmy mogą zasymilować ponad 55% masy najdrobniejszych cząstek, dominujących w POM pierwszorzędownego leśnego strumienia w północnej Europie w cyklu rocznym (PETERSEN i współaut. 1989).

ROZDRABIANIE I ZBIERANIE

W procesie rozpadu materii organicznej pewną rolę pełnią także skorupiaki i owady rozdrabniające CPOM; ten pierwszy takson reprezentowany przez kielże i ośliczki, natomiast drugi przez niektóre gatunki chrzączek, jętek, widelnic czy muchówek. Trzeba jednak podkreślić, że udział tej gildii w utylizacji tkanki liściowej wynosi tylko 10% w cyklu rocznym (PETERSEN i współaut. 1989). Jednak pakiety liściowe to nie tylko pokarm dla rozdrabniaczy, ale także siedlisko

zbieraczy. Jednym z efektywnych zbieraczy w takich pakietach są mleczno-białe larwy *Prodiamesa olivacea* (Mg.) (Prodiamesinae), o silnych żuwaczkach i wardze dolnej (Ryc. 1A). Liczebność ich jest skorelowana z sezonowym dopływem allochtonicznej materii organicznej. Gatunek ten jest szczególnie liczny w niskorzędowych odcinkach nizinnych rzek płynących przez zalesione tereny (BISTHOVEN i współaut. 1992, GRZYBKOWSKA 1994). Wysoka liczebność tych organizmów,



Ryc. 1. Larwy Chironomidae – przedstawiciele różnych grup troficznych.

A., B. zbieracze: A. *Prodiamesa olivacea*, B. *Glyptotendipes*; C., D. filtratory: C. *Odontomesa fulva*, D. *Micropsectra*; E. zeskrobujące peryfiton: *Cricotopus*; F., G. drapieżniki: F. *Conchapelopia melanops* z rysunkiem podgębia umieszczonym obok puszki głowowej; G. *Cryptochironomus*.

w połączeniu z ich aktywnością, przyczynia się niewątpliwie do przyspieszenia rozpadu grubocząsteczkowej POM. Należy przy tym zaznaczyć, że jest to jeden z nielicznych, łatwo rozpoznawalnych w stadium larwy, gatunków Chironomidae, przez obecność plamy barwnej w kształcie litery H na brzusznej stronie puszki głowowej.

Zbieracze są najliczniejszą grupą w ekosystemach rzecznych. Zbierające pokarm z dna organizmy, zwane też zjadaczami osadów, to przede wszystkim ochotki oraz larwy innych muchówek (Diptera), a także jętki (głównie Caenidae) i skąposzczety (Oligochaeta). Udział tej grupy troficznej w przepływie

energii wzrasta wraz z rzędowością rzeki; ten trend może być zakłócony przez szereg czynników, zarówno naturalnych (dopływy), jak i zdeterminowanych działalnością człowieka (piętrzenia, zanieczyszczenia itp.). Należą do nich intensywnie czerwone larwy *Glyptotendipes* (Chironomini, Chironominae), o dużej ilości hemoglobiny w limfie (Ryc. 1B). Daje to larwom fizjologiczną możliwość regulacji pojemności tlenu (high oxy-regulatory capacity) czyli pozwala utrzymać wysoką wymianę tlenową (respiration rate) przy niskim natlenieniu wody (oxy-regulators) (BRODERSEN i współaut. 2004).

FILTROWANIE

Filtrujące zbieracze, utylizujące zawieszony w wodzie cząstki, reprezentowane są w rzekach głównie przez larwy muchówek, takich jak meszki czy niektóre chruściki, oraz małże. Bardzo specyficznym filtratorem są larwy *Odontomesa fulva* (Kieff.) z Prodiamesinae (Ryc. 1C). Osobniki te polykają wodę z zawieszonymi w niej cząsteczkami pokarmu; następnie taką zawiesinę wyrzucają na zewnątrz w wyniku skurczu przewodu pokarmowego. Cząsteczki pokarmu osadzają się na

gęstych szczecinach wokół otworu gębowego (BERG 1995).

Wiele innych larw Chironomidae filtruje; wśród nich także osobniki z plemienia Tanytarsini (*Micropectra*, Ryc. 1D). Larwy te wymagają obecności materii organicznej; gdy jej brak są wypierane przez Orthocladinae, ponieważ te ostatnie mogą żerować na biofilmie rozwijającym się na nieorganicznym podłożu (ENTREKIN i współaut. 2007).

ROŚLINOŻERNOŚĆ

Poziom producentów pierwotnych stanowi pośrednio lub bezpośrednio zasoby pokarmowe dla wszystkich poziomów troficznych. Roślinożerność wydaje się jednym z najłatwiejszych sposobów zdobywania żywności w świecie zdominowanym przez eukariotyczne, nieruchliwe autotrofy. Jednakże paradygmat przyjęty w hydrobiologii mówi (LODGE i współaut. 1998), iż rośliny nie stanowią bezpośrednich zasobów pokarmowych dla bezkręgowców; skuteczną barierę przed ich zjadaniem i trawieniem stanowią twarde ściany komórkowe i zawartość ligninu oraz substancje chemiczne o charakterze obronnym, takie jak: alkaloidy, saponiny, steroidy i fenole. Większość produkcji makrofitów wód słodkich jest wykorzystywana dopiero, gdy trafi do puli detrytusy (NEWMAN 1991, KORNIJÓW 1994, PIECZYŃSKA 2002).

Jednakże badania ostatnich lat wykazały, że w ekosystemach słodkowodnych redukcja biomasy hydrofitów przez roślinożerców jest wyższa niż pierwotnie sądzono (PIECZYŃ-

SKA 2002). Nawet jeśli organizmy nie żerują intensywnie na makrofitach, ale stanowią one miejsce bytowania i pokarm dodatkowy lub/i przypadkowy, to liczna obecność i aktywność bezkręgowców może prowadzić do dużych strat biomasy na skutek uszkodzeń tkanek, inicjujących proces rozkładu. Do tego rodzaju presji zwierząt należy zaliczyć tworzenie min (korytarzy) w liściach czy łodygach, wyżerki czy otarcia powierzchni.

Do organizmów odżywiających się żywymi roślinami wodnymi, tak zanurzonymi, jak i wynurzonymi, należą niektóre gatunki ryb, ptaki wodne, a z bezkręgowców raki (Decapoda) oraz chrząszcze Chrysomelidae i Curculionidae. Spośród innych bezkręgowców ślimaki, niektóre chruściki czy minujące tkanki Chironomidae pobierają żywą tkankę makrofitów. Do szczególnie preferowanych przez bezkręgowce roślin należą rdzestnice (*Potamogeton*), ze względu na wysoką zawartość azotu i fosforu oraz bardzo miękkie tkanki. W stawach Kanady, do dobrze udokumentowanych należy presja larw *Cricoto-*

pus myriophylli (Chironomidae), na bardzo ekspansywne makrofity, *Myriophyllum spicatum*. Muchówki te budują domki na szczycie

lodyg, a ich pokarmem jest tkanka merystematyczna pędów (MACRAE i współaut. 1990).

PERYFITONOŻERNOŚĆ

W ostatnich latach, w wodach płynących, dużą wagę przypisuje się peryfitonowi i jego konsumentom ze względu na wysoką efektywność asymilacji przez wodne bezkręgowce (rzędu 30–60%); prawdopodobnie przyczyną tak wysokiego przyswajania peryfitonu jest niski stosunek C:N (w zakresie od 4:1 do 8:1).

Organizmy peryfitonowe (głównie okrzemki, a w mniejszym stopniu zielenice i sinice) różnią się znacznie wielkością, strukturą przestrzenną oraz sposobem powiązania z podłożem; te elementy decydują o ich dostępności. Do peryfitonożerców należą skrobacze, organizmy o przystosowaniach morfologicznych, takich jak: tarki ślimaków czy wyspecjalizowane narządy gębowe wielu owadów, umożliwiającymi zeskrobywanie peryfitonu. Do tej grupy troficznej można zaliczyć wiele taksonów z podrodziny Orthoclaadiinae. Są to z reguły formy zimno-stenotermiczne (temperatura jest głównym czynnikiem determinującym ich geograficzne rozmieszczenie), zasiedlające dobrze natlenione wody (LINDE-

GAARD i BRODERSEN 1995). Niektóre gatunki z tej podrodziny, takie jak *Cricotopus*, należą do form eurytermicznych (BATZER i RESH 1991); jeżeli tylko znajdą odpowiednie środowisko ich udział w zgrupowaniu bentofauny gwałtownie wzrasta, dochodząc nawet do 96% zagęszczenia wszystkich bezkręgowców (RUNCK 2007). Do tego typu preferowanych siedlisk należy powierzchnia porastających koryto rzek, zanurzonych roślin naczyniowych, z rozwiniętym epifitonem (GRZYBKOWSKA i współaut. 2003), czy żwir i kamienie w bystrzu (z biofilmem, DUKOWSKA i współaut. 2007). Ochetki peryfitonożerne charakteryzuje silna budowa wargi dolnej i żuwaczek (Ryc. 1E); larwy oglądane z boku wyglądają jak osobniki z wadami zgryzu o wysuniętej wardze dolnej. Utrzymywanie się w bystrzu ułatwiają im przytwierdzone do podłoża rurki, z których muszą wysuwać przedni koniec ciała, aby zeskrobać biofilm. I właśnie ta cecha behawioru, z jednej strony umożliwia im intensywne żerowanie, z drugiej czyni je bardziej dostępnymi dla drapieżników.

DRAPIEŻNICTWO

Drapieżniki właściwe charakteryzuje wysoka efektywność asymilacji ofiar (od 70% do 95%). Wśród bezkręgowców wodnych są zarówno ofiary (80–90% liczebności zgrupowania), jak i drapieżniki, które odżywiają się innymi bezkręgowcami; wszystkie one jednak podlegają presji ryb. O ile jednak kręgowce pobierają drobne ofiary w całości, to drapieżcy bezkręgowi mogą je także rozdrabniać (engulfers) czy wysysać tak jak pijawki czy pluskwiaki (pierces). Aby przetrwać, organizmy stosują różnorodne mechanizmy obronne – morfologiczne, behawioralne czy chemiczne (GRZYBKOWSKA 1988, KOPERSKI 1999, RUTKOWSKI 1999, GRZYBKOWSKA i PRZYBYLSKI 1999). Niektóre w ogóle nie bronią się, ponieważ koszt regeneracji utraconej części ciała jest niższy niż koszt obrony, tak jak małe *Nuttallia olivacea* w estuarium Naylori (Japonia), których syfony stanowią pokarm dla młodych płastug *Platyichthys bicoloratus*. Koszt odbudowy syfonu jest niższy niż

straty wynikające z zaprzestania filtrowania w chwili zagrożenia (wciągnięcia go w głąb podłoża) (BRODACKI 2003).

W drapieżnym trybie życia Chironomidae wyspecjalizowały się larwy zaliczane do podrodziny Tanypodinae. Drapieżniki te, jeżeli połykają mniejsze larwy, to często bez puszki głowowej, którą po prostu odcinają (DUKOWSKA i współaut. 1999). Z kolei większym ofiarom przecinają powłoki ciała i wyzerają ich miękkie tkanki. Drapieżne larwy Tanypodinae mają szereg morfologiczno-behawioralnych adaptacji, z których najważniejsze, to specyficzny sposób poruszania się oraz słabiej, niż u innych Chironomidae, zesklebotowana puszka głowowa i narządy gębowe; ta elastyczność ułatwia im połykanie ofiar. Haczykowato zakrzywione żuwaczki chwytają ofiarę, przesuując ją do bardzo silnego podgębia (hypopygium) z uzębionym jęczyczkiem i przyjęczyczkami. Ruchliwy (rotacyjny) jęczyzek przepycha całą ofiarę lub/i jej miękkie

tkanki do jelita drapieżnika. Specyficznie zbudowany jest także ich przewód pokarmowy (GRZYBKOWSKA 1981). Larwy Tanypodinae, podobnie jak i ich poczwarki, są formami wolnożyjącymi, dlatego też ich gruczoły ślinowe są stosunkowo małe w porównaniu z gruczołami innych larw Chironomidae, które wytwarzają rurki (elementy podłoża, najczęściej detrytus, zlepione wydzieliną gruczołów ślinowych). Na fotografii pokazano głowę *Conchapelopia melanops* od strony brzusznej, a obok umieszczono rysunek podgębia, które jest widoczne dopiero po spreparowaniu głowy larwy lub w wylince larwalnej (Ryc. 1F). O wyborze ofiar ochotek decyduje ich dostępność; częściej zjadają one larwy Orthoclaadiinae, które w czasie żerowania wysuwają się z rurek, niż Chironomini, które rzad-

ko opuszczają rurki. Ich pokarmem są także skąposzczety (*Oligochaeta*) (BERG 1995).

Drapieżniki to nie tylko Tanypodinae; również w przewodzie pokarmowym larw Orthoclaadiinae znaleziono osobniki tego samego gatunku, co świadczy o znacznej plastyczności tych form w odżywianiu się (karnibalizm *Cricotopus*) (DUKOWSKA i współaut. 1999). Do drapieżników zaliczane są również larwy niektórych taksonów Chironomini czy Tanytarsini (Chironominae), zwłaszcza tych budujących sieci, w które łapano są drobne bezkręgowce. Rycina 1G przedstawia głowę larwy *Cryptochironomus defectus* (Chironomini); ich haczykowato zakrzywione żuwaczki oraz słabo zesklebotyzowana warga dolna ułatwia tak chwytanie, jak i pożeranie ofiar.

UWAGI KOŃCOWE

Klasyfikacja bezkręgowych konsumentów do gildii pokarmowych okazała się wielce użyteczna w zrozumieniu źródeł i sposobów wykorzystania materii organicznej w strumieniach i rzekach, a także pozwoliła uchwycić zaburzenia w funkcjonowaniu tych ekosystemów (CUMMINS i KLUG 1979, MERRITT i CUMMINS 1996, CUMMINS i współaut. 2005). Należy podkreślić, iż analiza struktury zgrupowań bezkręgowców bentosowych jest podstawą oceny jakości wód w Polsce, zgodnie z Ramową Dyrektywą Wodną. W Polsce, podobnie jak w innych krajach Unii, promuje się ekologiczną klasyfikację wód (EQI – Ecological Quality Index), opartą na analizie wieloskładnikowej, tj. na kryteriach fizyko-chemicznych, ekomorfologicznych (dotyczących strukturalnych cech środowiska) i biologicznych (BIS 2007). Jeżeli człowiek w jakikolwiek sposób

zmienia rzeki, np. przez zanieczyszczenia punktowe, spływy powierzchniowe, zmianę reżimu hydrologicznego, termiki itp., to zaburza ich funkcjonowanie, wpływając na przetwarzanie materii organicznej. Zmieniają się przede wszystkim proporcje poszczególnych grup troficznych. Po pojawieniu się dużych odstępstw od przewidywanego modelu dla charakteru określonego odcinka rzeki powinno postawić się pytanie o ich przyczynę.

Przy klasyfikacji poszczególnych osobników do grup troficznych należy jednak zwrócić uwagę na pewne ograniczenia; po części są one wynikiem dużej plastyczności stadiów młodocianych Chironomidae. Larwy wielu taksonów zmieniają dietę wraz z wiekiem, porą roku oraz dostępnością preferowanego pokarmu (ALI 1990, BERG 1995, TAVARES-CROMAR i WILLIAMS 1997).

CHIRONOMID LARVAE AS THE MAIN ELEMENT IN ENERGY FLOW THROUGH FRESHWATER ECOSYSTEMS

Summary

Circulation of energy much depends on biological transformations of organic matter, of both allochthonous and autochthonous origin. Microorganisms (bacteria and fungi) and macroinvertebrates exploiting available local environmental resources play an especially important role in this flow. Because among macroinvertebrates, chironomids (Chironomidae, Diptera) dominate in freshwater ecosystems these insects are very important. Energy flow is affected to the highest degree by detritivores feeding on small particles of organic matter: either suspended in water (filtering collectors, such as *Odontomesa fulva* and *Micropsectra*) or occurring on/in river

bottom (gathering collectors or deposit feeders, *Prodiamesa olivacea*, *Glyptotendipes*). In turn periphyton feeders, such as *Cricotopus*, scrape periphyton from surfaces of various substrate objects, including epiphyton developing on vascular plants. Predators, e.g. *Conchapelopia melanops* and *Cryptochironomus*, constitute from 10 to 20% of total benthos density along the longitudinal river profile. Each of this group shows a morphological adaptation to the kind of food resources used.

Photos of chironomidae head capsules were made by scanning electron microscope Vega 5135 Tescan in low vacuum operation's mod.

LITERATURA

- ALI A., 1990. *Seasonal changes of larval food and feeding of Chironomus crassicaudatus (Diptera: Chironomidae) in a subtropical lake*. J. Am. Mosq. Control Assoc. 6, 84–88.
- ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (reds), 1995. *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- BARBACKI A. (red.), 2005. *Mikroskopia elektronowa*. Wydawnictwo Politechniki Poznańskiej.
- BATZER D. P., RESH V. H., 1991. *Trophic interaction among a beetle predator, a chironomid grazer, and periphyton in a seasonal wetland*. Oikos 60, 251–257.
- BERG M. B., 1995. *Larval food and feeding behaviour*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (reds). Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 136–168.
- BIS B., 2007. *Metodyka reprezentatywnego poboru prób siedliskowych (MHS) zespołów fauny dennej z różnych typów wód oraz standardowych procedur laboratoryjnych dla celów monitoringu ekologicznego rzek zgodnego z założeniami Ramowej Dyrektywy Wodnej 2000/60/WE*. Opracowanie na zlecenie Głównego Inspektora-tu Ochrony Środowiska, PPH EXALL.
- BISTHOVEN L. J., VAN LOOY E., CEUSTERS R., GULLENTROPS F., OLLEVIER F., 1992. *Densities of Prodiamesa olivacea (Meigen) (Diptera: Chironomidae) in a second order stream, the Laan (Belgium): relation to river dynamics*. Neth. J. Aquat. Ecol. 26, 485–490.
- BRODACKI M., 2003. *Sposoby i koszty obrony przed drapieżnikami wśród bezkręgowców dennych*. Wiad. Ekol. 49, 27–47.
- BRODERSEN K. P., PEDERSEN O., LINDEGAARD C., HAMBURGER K., 2004. *Chironomids (Diptera) and oxy-regulatory capacity: An experimental approach to paleolimnological interpretation*. Limnol. Oceanogr. 49, 1549–1559.
- CUMMINS K. W., KLUG M. J., 1979. *Feeding ecology of stream invertebrates*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10, 147–172.
- CUMMINS K. W., WILZBACH M. A., GATES D. M., PERRY J. B., TALIAFERRO W. B., 1989. *Shredders and riparian vegetation*. Bioscience 39, 24–30.
- CUMMINS K. W., MATOUSEK J., SHACKELFORD A., 2005. *Invertebrate functional group analysis for the Freshwater Creek Watershed*. Institute for River Ecosystems, Humboldt State University, California.
- DUKOWSKA M., GRZYBKOWSKA M., SITKOWSKA M., ŻELAZNA-WIECZOREK J., SZELA-WASIELEWSKA E., 1999. *Food resource partitioning between chironomid species associated with submerged vegetation in the Warta River below the dam reservoir, Poland*. Acta Hydrobiol. 41 (Suppl. 6), 219–229.
- DUKOWSKA M., SZCZERKOWSKA E., GRZYBKOWSKA M., TSZYDEL M., PENCZAK T., 2007. *Effect of flow manipulations on benthic fauna communities in a lowland river: interhabitat comparison*. Pol. J. Ecol. 55, 101–112.
- ENTREKIN S. A., WALLACE J. B., EGGERT S. L., 2007. *The response of Chironomidae (Diptera) to a long-term exclusion of terrestrial organic matter*. Hydrobiologia 575, 401–413.
- GRZYBKOWSKA M., 1981. *Budowa przewodu pokarmowego larw niektórych Tanypodinae (Diptera, Chironomidae)*. Ann. Zool. 36, 1–15.
- GRZYBKOWSKA M., 1988. *Selektywne oddziaływanie drapieżnika Hydra sp. na larwy Chironomidae*. Przegl. Zool. 32, 605–609.
- GRZYBKOWSKA M., 1994. *Impact of human-induced flow perturbation on the chironomid communities in the first order stream section of the Bzura River (Central Poland)*. [W:] *Chironomids – from genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.). CSIRO Publications, Victoria, Australia, 247–253.
- GRZYBKOWSKA M., PRZYBYLSKI M., 1999. *Muchówki ochotkowate (Chironomidae, Diptera) w pokarmie bezkręgowców i kregowców. Jak nie dać się zjeść będąc głównym daniem*. Kosmos 48, 1–8.
- GRZYBKOWSKA M., DUKOWSKA M., TAKEDA M., MAJECKI J., KUCHARSKI L., 2003. *Seasonal dynamics of macroinvertebrates associated with submersed macrophytes in a lowland river downstream of the dam reservoir*. Ecohydrol. Hydrobiol. 3, 255–264.
- KOPERSKI P., 1999. *Strategie pokarmowe słodkowodnych drapieżników*. Kosmos 48, 425–434.
- KORNIJÓW R., 1994. *Znaczenie bezkręgowców jako konsumentów makrofitów słodkowodnych*. Wiad. Ekol. 40, 181–195.
- LINDEGAARD C., BRODERSEN K. P., 1995. *Distribution of Chironomidae (Diptera) in the river continuum*. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.). CSIRO Publications, Melbourne, 257–271.
- LODGE D. M., CRONIN G., VAN DONK E., FROELICH A. J., 1998. *Impact of herbivory on plant standing crop, comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa*. [W:] *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. JEPPESEN E., SONDERGAARD M. A., SONDERGAARD M. O., CHRISTOFFERSEN K. (red.). Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 149–174.
- MACRAE I. V., WINCHESTER N. N., RING R. A., 1990. *Feeding activity and host preference of the miofil midge, Cricotopus myriophylli Oliver (Diptera, Chironomidae)*. J. Aquat. Plant Manage. 28, 89–92.
- MERRITT R. W., CUMMINS K. W., 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*, Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- NEWMAN R. M., 1991. *Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates; a review*. J. North. Am. Benthol. Soc. 10, 89–114.
- PETERSEN R. C., CUMMINS K. W., WARD G. M., 1989. *Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream*. Ecol. Monogr. 59, 21–39.
- PIECZYŃSKA E., 2002. *Oddziaływanie roślinożernych bezkręgowców na makrofity zanurzone [The influences of herbivorous invertebrates on submerged macrophytes]*. Wiad. Ekol. 48, 71–98.
- POLAŃSKI K., 2008. *Analityczna mikroskopia elektronowa w badaniach kryształów*. [W:] *Kryształy w przyrodzie i technice*. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, 173–190.
- RUNCK C., 2007. *Macroinvertebrate production and food web energetics in an industrially contaminated stream*. Ecol. Appl. 17, 740–753.
- RUTKOWSKI D. H., 1999. *Mechanizmy obrony przed drapieżnictwem u bezkręgowców litoralnych*. Kosmos 48, 509–518.
- TAVARES-CROMAR A. F., WILLIAMS D. D., 1997. *Dietary overlap and coexistence of chironomid larvae in a detritus – based stream*. Hydrobiologia 354, 67–81.

- THIENEMANN A., 1954. *Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden*. Binnengewässer 20, 1-834.
- VANNOTE R. L., MINSHALL G. W., CUMMINS K. W., SELLELL J. R., CUSHING C. E., 1980. *The river continuum concept*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 130-137.
- WATT I. M., 1985. *The principles and practice of electron microscopy*. Cambridge University Press.
- WEINER J., 2005. *Życie i ewolucja biosfery*. PWN, Warszawa.