

KRZYSZTOF PABIS

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16 Łódź
E-mail: cataclysta@wp.pl*

RÓŻNORODNOŚĆ I BIOLOGIA MOTYLI (LEPIDOPTERA) ZWIĄZANYCH ZE ŚRODOWISKIEM WODNYM

WSTĘP

Owady są największą grupą zwierząt na Ziemi. Przeważająca większość z nich to zwierzęta lądowe. Jedynie niewielka, sięgająca 4,5% wszystkich gatunków grupa przystosowała się wtórnie do życia w środowisku wodnym, w jednym lub kilku stadiach rozwojowych. Niewielki stopień zasiedlania ekosystemów wodnych przez owady jest zjawiskiem obserwowanym również u innych grup typowo lądowych organizmów. Prawdopodobnie istotne są tu dwa elementy. Po pierwsze gorsze przystosowanie do nowego środowiska, a co za tym idzie, konkurencja ze strony dobrze przystosowanych grup typowo wodnych (VERMEIJ i DUDLEY 2000).

Jednak pomimo tego, owady w ekosystemach wodnych stanowią bardzo istotny element zarówno pod względem różnorodności, jak i biomasy. Możemy tu mówić o formach wodnych, ściśle związanych z tym środowiskiem przynajmniej w jednym stadium rozwojowym i posiadających przystosowania do życia pod wodą, oraz o formach półwodnych, żyjących na styku między wodą

a powietrzem lub takich, które żyją normalnie nad powierzchnią wody, a zanurzają się tylko tymczasowo w celu ukrycia się lub wgryzają się w rośliny bagienne. Znajdują się wtedy pod powierzchnią, ale wewnątrz tkanek roślin i nie mają bezpośredniego kontaktu z wodą (WARD 1992). Należy też zwrócić uwagę, że w przypadku niektórych gatunków określenie, czy jest to forma wodna, czy półwodna sprawia trudności, zwłaszcza, że cykle życiowe wielu wodnych owadów są nadal niezbadane. Można więc mówić o gatunkach półwodnych, które w różnym stopniu stanowią formy przejściowe pomiędzy organizmami typowo lądowymi a wodnymi.

Wodne i półwodne owady znane są w 16 rzędach: Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Plecoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Megaloptera, Neuroptera i Trichoptera. Pojedyncze gatunki wodnych owadów spotkać można również wśród przedstawicieli Orthoptera, Mecoptera, Blattodea i Dermaptera (WARD 1992).

RÓŻNORODNOŚĆ MOTYLI W ŚRODOWISKU WODNYM

Na świecie znanych jest ponad 160 000 gatunków motyli i jest to jeden z najliczniejszych rzędów owadów (KRISTENSEN i współaut. 2007). Żyją one przede wszystkim na lądzie, a jedynie nieliczne związane są ze środowiskiem wodnym. Typowo wodne gatunki, których gąsienice żyją zanurzone pod

powierzchnią, znane są w dwóch rodzinach motyli. Pierwsza to rodzina Arctiidae z zaledwie jednym znanym wodnym gatunkiem (*Paracles laboulbeni* (Bar)), natomiast druga, to bardzo zróżnicowana i bogata w gatunki rodzina Crambidae, w której wodne formy można znaleźć w podrodzinach Acentropi-

nae (=Nymphulinae) i Pyraustinae. Podrodzina Acentropinae liczy ponad 700 gatunków i znana jest ze wszystkich krain zoogeograficznych. Olbrzymia większość spośród tych o znanej biologii, to zwierzęta wodne i półwodne. W podrodzynie Pyraustinae znane są jedynie dwa gatunki wodnych motyli. Są to występujące w Neotropiku – *Samea multiplicalis* Guenee i *Niphograptia albiguttalis* Warren. Prawdopodobnie kilka gatunków Pyraustinae z południowowschodniej Azji również ma cykl życiowy związany ze środowiskiem wodnym, jednak szczegóły ich biologii są nieznane. Należy spodziewać się odkrycia wodnych form również wśród przedstawicieli innych rodzin. Zwłaszcza spośród żyjących w tropikach motyli, o których biologii nadal wiemy bardzo niewiele lub nic (MEY i SPIDEL 2008).

W literaturze światowej wymieniane są również inne rodziny motyli, które mają przedstawicieli związanych ze środowiskiem wodnym. Należą do nich: Cosmopterigidae, Yponomeutidae, Tortricidae, Tineidae, Nepticulidae, Noctuidae, Cossidae i Sphingidae (LANGE 1971, WARD 1992). Wśród Nepticulidae wymieniany jest rodzaj *Nepticula* (LANGE 1956). Brak jest jednak w tych doniesieniach informacji o konkretnych gatunkach i szczegółach ich biologii. Najprawdopodobniej większość z tych informacji dotyczy szeroko rozumianych gatunków półwodnych, w tym motyli minujących, związanych z liśćmi i łodygami roślin strefy przybrzeżnej, ale często niemających bezpośredniego kontaktu z wodą. Motyle o takim trybie życia są znane w rodzinach: Cossidae, Noctuidae, Tortricidae, Nepticulidae i Cosmopterigidae (HANNEMANN 1967, WILLIAMS i FELTMATE 1992). Przykładem mogą tu być występujący w Ameryce Północnej przedstawiciele Noctuidae z rodzaju *Bellura*. *B. gortynoides* Walker i *B. melanopyga* Grote żyją na grążelu (*Nuphar*), *B. obliqua* (Walker) na palce wodnej (*Typha*), natomiast *B. densa* (Walker) związana jest z hiacyntem wodnym (*Eichhornia crassipes*) i rozplawem sercowatym (*Pontederia cordata*) (MCGAHA 1954, CENTER i HILL 2002). Podobny tryb życia występuje u europejskich gatunków z rodzaju *Archanara*. Gąsienice *A. sparganii* (Esper) żyją na jeżogłówce

(*Sparganium erectum*), a gąsienice *A. algae* (Esper) na palce wodnej i kosańcu żółtym (*Iris pseudacorus*). Takimi przykładami mogą być również motyle występujące w Polsce takie jak: *Phragmataecia castaneae* (Hübner) z rodziny Cossidae, żyjąca na trzcinie pospolitej (*Phragmites communis*) (CARTER i HARGREAVES 1994), przedstawiciel Cosmopterigidae *Limnaecia phragmitella* Stainton żyjący na palce wodnej (RIEDL 1984), a także przedstawiciele Tortricidae z rodzaju *Bactra* związani z takimi roślinami jak sit (*Juncus*) i sitowie (*Scirpus*) (RAZOWSKI 2001).

Gatunki półwodne znane są również wśród przedstawicieli Acentropinae, a także wśród innych Crambidae z podrodziny Schoenobiinae (VALLENDUUK i CUPPEN 2004).

Jako półwodne można też określić przedstawicieli rodzaju *Hyposmocoma* (Cosmopterigidae) z Hawajów. Kilka gatunków żyje w dolinach strumieni i zeskrobuje glony z wynurzonych, wilgotnych kamieni (ENGLUND i POLHEMUS 2001, ENGLUND i współaut. 2007).

Znane są też ciekawe przypadki powiązań z wodą gatunków typowo lądowych. Przykładem takiej relacji są gąsienice stwierdzonego niedawno w Polsce gatunku *Rhyparioides metelkana* (Lederem) z rodziny Arctiidae. Żyją one na knieci błotnej (*Caltha palustris*) i wilczomleczu błotnym (*Tithymalus palustris*) i są zdolne do przepłynięcia do następnej rośliny w momencie, gdy przypadkowo dostaną się na powierzchnię wody. Nie można ich jednak z tego powodu określać jako wodnych czy nawet półwodnych (HANNEMANN 1967). Z kolei gąsienice innego przedstawiciela Arctiidae – *Spilosoma lubricipeda* (L.), które normalnie żyją na takich roślinach jak mięta (*Menta*), szczaw (*Rumex*) i rdest (*Polygonum*), spotykane były na osocze aloesowatej (*Stratiotes aloides*). Gdy wpadały do wody, podpływały do liści, jednak również nie można ich określać jako wodnych lub nawet półwodnych. Poczwaraki, które pozostają na liściach osoki giną, gdy pod koniec sezonu roślina zanurza się. Szanse na przeżycie mają tylko, gdy gąsienice zdołały wspinać się na rosnące w pobliżu łodygi pałki wodnej lub trzciny (SMOLDERS i VAN DER VELDE 1996).

ŚRODOWISKO WYSTĘPOWANIA I BIOLOGIA

Wodne motyle związane są przede wszystkim z wodami słodkimi zarówno stojący-

mi, jak i z rzekami i strumieniami. Niektóre mogą występować w różnych typach wód.

Znane są też gatunki związane z szybko płynącymi strumieniami, jak np. występujący w obu Amerykach przedstawiciele Crambidae z rodzaju *Petrophila*, czy przedstawiciele rodzaju *Paracymoriza*. Niektóre gatunki z rodzaju *Petrophila* występują w gorących źródłach (LANGE 1956, TUSCES 1977, WARD 1992, STOOPS i współaut. 1998, PING i współaut. 2003).

Nieliczne są doniesienia o występowaniu motyli w wodach słonawych. *Acentria ephemerella* (Den. & Schiff.) był spotykany w ujściach rzecznych. Kilka innych gatunków Crambidae wykazano w słonawych jeziorach w Australii i Ameryce Północnej (WARD 1992). Występujący również w Polsce gatunek *Elophila nymphaeata* (L.) stwierdzono w płytkiej, słonawej lagunie Morza Czarnego (KOVACHEV i współaut. 1999). Nieznane są motyle żyjące w środowisku morskim, choć na przykład wśród blisko spokrewnionych chruścików (Trichoptera) stwierdzono gatunki żyjące w wodach słonych (VERMEIJ i DUDLEY 2000). Możliwe, że oprócz konieczności przystosowania się do niekorzystnych warunków, w tym zwłaszcza problemów osmotycznych, ważna jest też dostępność potencjalnych roślin pokarmowych. Motyle wodne są związane z określonymi grupami lub gatunkami roślin wodnych, których może zabraknąć w środowisku morskim (WARD 1992).

Motyle żyją więc w bardzo wielu typach ekosystemów wodnych. Brak jest jednak jak dotychczas dobrze ugruntowanych teorii tłumaczących ich przejście do środowiska wodnego. Najczęściej wspomina się o dużej plastyczności środowiskowej gąsienic motyli oraz dużym zróżnicowaniu sposobów odżywiania i rodzajów pokarmu. Gąsienice wielu gatunków związane są z wilgotnymi środowiskami, żyją w glebie lub ściółce, a niektóre odżywiają się glonami porastającymi wilgotne powierzchnie (PABIS 2008). Ścieżka ewolucyjna mogła przebiegać od gatunków lądowych związanych z bardzo wilgotnymi siedliskami, przez gatunki półwodne do typowo wodnych. Początkowo mogło wykształcić się szerokie spektrum przystosowań do półwodnego trybu życia. Przejście mogło nastąpić od gatunków minujących i drążących tunele w łodygach i liściach roślin, które zaczęły wykorzystywać jako pokarm rośliny strefy przybrzeżnej, a następnie rośliny wodne. Pierwsze, typowo wodne gatunki mogły oddychać za pomocą różnego rodzaju prostych struktur plastronowych i odżywiać się wynurzonymi i pływającymi liśćmi, a z czasem wykształciły

się przystosowania takie jak skrzelotchawki, a gąsienice zaczęły się odżywiać na zanurzonych roślinach. Zwraca się przy tym uwagę, że oskórek gąsienic ma duży potencjał do przystosowania się do oddychania plastronowego (MEY i SPEIDEL 2008).

Do elementów biologii i cyklu życiowego, najistotniejszych dla życia w środowisku wodnym, należą przystosowania do oddychania, zdobywania oraz przyswajania pokarmu, ochrony przed drapieżnikami i pasożytami, a także wpływ tych czynników na rozmnażanie i rozwój.

WARD (1992) wymienia kilka mechanizmów oddychania motyli w środowisku wodnym. Najprostsze, występujące u gatunków półwodnych, to wykorzystywanie aerenchimy roślin szuwarowych i podpływanie do powierzchni. Owady te są zależne od powietrza atmosferycznego, a takie sposoby oddychania związane są najprawdopodobniej z inicjalnym etapem zasiedlania środowiska wodnego przez owady z otwartym systemem tchawkowym. Z aerenchimy roślin korzysta wiele gatunków minujących i drążących tunele w roślinach i liściach. Z kolei gąsienice *Ostrinia penitalis* Grote (Acentropinae) i *Bellura melanopyga* Grote (Noctuidae) mają zdolność aktywnego pływania tuż przy powierzchni. Wykonują wtedy ruchy przednią częścią ciała na przemian w dół i w górę. Mogą poruszać się w ten sposób jedynie na krótkich odcinkach, a po całkowitym zanurzeniu toną. Pod wodą mogą pozostawać bardzo krótko, bo tylko do 1,5 godziny. Oddychanie u obu gatunków jest w pełni zależne od powietrza atmosferycznego, a gąsienice trzymają się roślin pokarmowych i bardzo rzadko korzystają z możliwości schodzenia na wodę (WELCH 1919).

Inny sposób oddychania gąsienic, który mógł pojawić się w następnym etapie zasiedlania środowiska wodnego, to przetrzymywanie powietrza na ciele, a tym samym zdolność wydłużania czasu pozostawania pod wodą. Pęcherzyk powietrza na ciele owada jest połączony z otwartym systemem tchawkowym, a powietrze jest stopniowo zużywane i uzupełniane przy podpływananiu do powierzchni. Inne sposoby oddychania występujące już u typowo wodnych motyli to: oddychanie całą powierzchnią ciała przez oskórek, plastron, oraz skrzelotchawki.

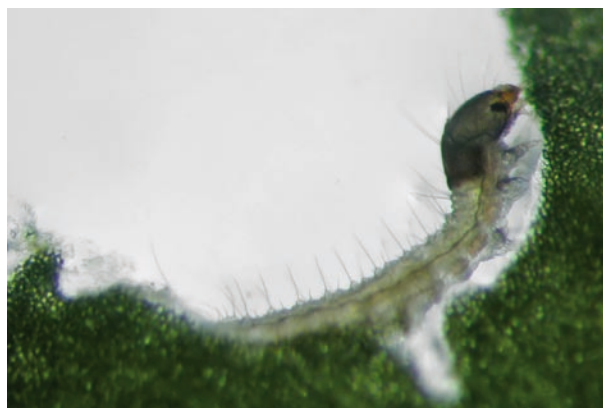
Oddychanie całą powierzchnią ciała przez oskórek jest częste zwłaszcza u młodocianych form wielu owadów oraz u gatunków o niewielkich rozmiarach (WARD 1992). Również

pierwsze stadia wielu gąsienic wodnych motyli oddychają w ten sposób, a u niektórych gatunków taki sposób oddychania występuje przez cały okres rozwoju larwalnego (PETRISCHAK 2000; REICHHOLF 1976, 1978).

Plastron, to przystosowanie, które jest dalszym rozwinięciem mechanizmu związanego z obecnością na ciele pęcherzyka powietrza. Różnica polega na tym, że plastron nie zanika, a objętość pęcherzyka nie zmienia się i podpływanie do powierzchni jest niepotrzebne (THORPE 1950, WARD 1992). Bardzo interesujący przykład plastronu występuje u gąsienic żyjącej w Wenezueli, Kolumbii i Brazylii niedźwiedziówki *Palustrula laboulbeni*. Młode gąsienice odżywiają się glonami z klasy Chlorophyceae (*Oedogonium*) i Chrysophyceae (*Melosira*). Natomiast starsze żywią się świeżymi i rozkładającymi się liśćmi oraz korzeniami makrofitów, głównie z rodzin Graminaceae i Lentibulariaceae, które tworzą podwodne łąki. Elementem plastronu są wyspecjalizowane szczeciny. Na stronie grzbietowej występują pomarańczowe i czarne, długie, zakończone zgrubieniem szczeciny, rozmieszczone na wszystkich segmentach, z wyjątkiem ostatniego. Drugi typ szczecin umiejscowiony jest bocznie w pęczkach na wszystkich segmentach ciała. Tworzą one otaczającą ciało gąsienicy przestrzeń wypełnioną powietrzem, które następnie dostaje się do tchawek przez otwarte przetchlinki. Powietrze jest wymieniane bardzo rzadko, gdy gąsienice podchodzą do powierzchni. Są to więc prawie w pełni wykształcone struktury plastronowe (ADIS 1983, MESSNER i ADIS 1987). Plastron u motyli występuje również u bezskrzydłych samic *Acentria ephemera*, jedynego motyla żyjącego w wodzie jako postać dorosła (BERG 1941, WARD 1992).

Często u jednego gatunku następuje też zmiana sposobu oddychania w okresie rozwoju. Młode gąsienice są hydrofilowe i oddychają przez oskórek (Ryc. 1), natomiast od pewnego stadium stają się hydrofobowe (Ryc. 2), co często połączone jest z tworzeniem domków, które zawierają powietrze i pełnią zarówno funkcje ochronną, jak i stanowią element wspomagający przetrzymywanie zapasu powietrza (REICHHOLF 1976, 1978).

Ostatni znany sposób oddychania gąsienic w środowisku wodnym związany jest z obecnością specjalnych struktur zwanych skrzelotchawkami. Występują one np. u wielu przedstawicieli rodzaju *Parapoynx* (Ryc. 3) i są wyrazem silnego przystosowania do środowiska wodnego (MEY i SPEIDEL 2008). Skrzelot-



Ryc. 1. Hydrofilowa gąsienica *Cataclysta lemnata* (fot. M. Grabowski).

chawki, to uwypukleniami ściany ciała, przez które tlen dostaje się do organizmu na drodze dyfuzji, a następnie jest rozprowadzany przez system tchawkowy (WARD 1992). Niektórzy przedstawiciele rodzaju *Parapoynx* mogą dodatkowo wykonywać szybkie, powtarzające się ruchy ciałem w przód i w tył. Wspomagają one oddychanie, zwłaszcza w typowych dla tych motyli siedliskach, a więc w słabiej natlenionych wodach stojących (BUCKLER 1875, WELCH i SEHON 1928).

Przystosowania do pobierania i magazynowania tlenu w środowisku wodnym występują nie tylko u gąsienic. Stwierdzono je



Ryc. 2. Hydrofobowa gąsienica *Cataclysta lemnata* (fot. M. Grabowski).



Ryc. 3. Gąsienica *Parapoynx stratiotata*.

też u jaj wodnych motyli. Jaja *Elophila nymphaeata* zawierają pod chorionem (otoczką jajową) wypełnione powietrzem struktury pozwalające na rozwój gąsienicy. Natomiast warstwa śluzu, znajdująca się pomiędzy jajem a powierzchnią liścia, może stanowić dodatkowe zewnętrzne źródło tlenu, zależne od fotosyntezy (BARBIER i CHAUVIN 1974). Poczwaraki są najczęściej zamknięte w wypełnionych powietrzem kokonach (LANGE 1956, REICHHOLF 1978, PETRISCHAK 2000).

Ważnym elementem cyklu życiowego jest składanie jaj przez żyjące na lądzie owady dorosłe oraz opuszczanie przez motyla znajdującej się pod wodą poczwaraki. Jest to jedyny moment, w którym imagines mają kontakt z wodą. Wyjątek stanowi tu żyjąca w wodzie bezskrzydła samica *A. ephemerella*. Przy składaniu jaj samice najczęściej siadają na pływających liściach i zanurzają końcówkę odwłoka pod powierzchnię (Ryc. 4) (LANGE 1956, REICHHOLF 1978, PETRISCHAK 2000). Ciekawy sposób składania jaj występuje u północnoamerykańskiego gatunku *Petrophila confusalis* (Walker). Samica zanurza się w całości, przyciska skrzydła do ciała i pozostaje przez ten czas otoczona warstwą powietrza. Może wytrzymać pod wodą nawet kilka godzin (TUSKES 1977). Z kolei podczas opuszczania poczwaraki, dorosłe motyle przebijają kokon i wydostają się na powierzchnię na pęcherzyku powietrza lub wychodzą po roślinach (REICHHOLF 1978). W przypadku gatunków, u których kokony poczwarokowe pływają po powierzchni, motyle wydostają się bezpośrednio nad wodę (PETRISCHAK 2000).

Gąsienice wodnych motyli wykorzystują jako pokarm najczęściej różnego rodzaju makrofity i mają typowy dla większości gąsienic, skierowany do dołu aparat gębowy (LANGE 1956, REICHHOLF 1978, MEY i SPEIDEL 2008). Nieliczne gatunki odżywiają się glonami lub okrzemkami porastającymi kamienie i inne powierzchnie pod wodą (LANGE 1971). Mają one przekształcone żuwaczki. Są one spłaszczone i powiększone, co pomaga przy zeskrobywaniu glonów (LANGE 1956). Przykładem Crambidae odżywiających się glonami są łączone do niedawna w jedno plemię – *Argyractini* rodzaje takie jak: *Argyractis*, *Oxyelophila*, *Paracymoriza* i *Petrophila* (LANGE 1956, PING i współaut. 2003). Gąsienice kilku żyjących w Brazylii gatunków Acentropinae są drapieżne i odżywiają się larwami muchówek z rodziny Simuliidae (SOLIS 2007).

Wodne motyle są najczęściej związane z określonymi grupami roślin wodnych i przy-

stosowane do minimalizowania niekorzystnego wpływu ich substancji obronnych lub zdolne do wykorzystywania tych substancji. Niekiedy jednak substancje obronne roślin mogą hamować rozwój gąsienic lub wydłużać jego czas, co przekłada się na zmniejszenie rozmiarów poczwerek, mniejszą płodność samic, a także wydłużenie czasu, w którym gąsienica jest wystawiona na oddziaływanie drapieżników i parazytoidów. Przykładem takiej zależności może być relacja pomiędzy obcym w Europie gatunkiem rośliny *Elodea nuttalli* a gąsienicami *Acentria ephemerella* (ERHARD i współaut. 2007). Większość wodnych Acentropinae to gatunki polifagiczne (STOOPS i współaut. 1998), jednak najprawdopodobniej występuje u nich również znana u wielu innych motyli indukcja preferencji pokarmowych u młodych gąsienic. Gąsienice wykazują większe przywiązanie do pierwszej rośliny jaką im podano i w skali lokalnej mogą być oligofagami, natomiast w skali całego zasięgu mogą wykorzystywać jako pokarm więcej gatunków roślin (DORN i współaut. 2001, PABIS 2008). Intensywnie żerujące gąsienice mogą też w znaczny sposób wpływać na skład i charakter zgrupowań makrofitów na dnie zbiornika, zwłaszcza w przypadku, gdy zdecydowanie preferują jakiś konkretny gatunek rośliny i przyczyniają się do zminimalizowania jej udziału w danym zbiorniku. Zależności takie stwierdzono w przypadku larw *Acentria ephemerella* (GROSS i współaut. 2001). Poza tym makrofity stanowią dla gąsienic nie tylko pokarm, ale są również, podobnie jak dla innych wodnych bezkręgowców, doskonałym, często bardzo złożonym, zapewniającym wiele kryjówek siedliskiem (GROSS i współaut. 2001, THOMAZ i współaut. 2008).

Niewiele jest dokładnych informacji o naturalnych wrogach gąsienic wodnych motyli. Gąsienice mogą padać ofiarą niektórych ryb, jednak siła tej presji nie została dotychczas zbadana. Prawdopodobnie najczęściej nie jest ona bardzo silna (MUELLER i DEARING 1994, DORN i współaut. 2001). Silny wpływ ryb stwierdzono w przypadku zeskrobywających glony z kamieni gąsienic *Petrophila confusalis* (Walker) (TUSKES 1977). Z kolei gąsienice występujących w Europie, *Cataclysta lemnae* (L.) i *Elophila nymphaeata*, mogą stanowić pokarm dla karpia, lina, kielbia, słonecznicy, uklei, płoci i strzebli. Dane te pochodzą jednak z hodowli laboratoryjnej i nie wydaje się, aby w warunkach naturalnych gąsienice motyli stanowiły istotny składnik diety tych

ryb (WOJTUSIAK i WOJTUSIAK 1960). Wodne gąsienice są również pokarmem dla drapieżnych larw chrząszczy i ważek (AGASSIZ 1996). Nieliczne są też informacje o pasożytach wodnych motyli. Należą do nich muchówki z rodziny Tachinidae (np. północnoamerykański *Ginglymyia acirostris* Townes pasożytujący na larwach *Elophila*) oraz błonkówki z rodziny Ichneumonidae, z rodzajów *Cryptus*, *Trichocryptus*, *Creamastus* i *Neostricklandia* (LANGE 1956, 1971). Przykładem może tu być też występująca w Ameryce Północnej wodna błonkówka *Tanychella pilosa* Dash., która jest parazytoidem motyla *Petrophila confusalis* (Walker) (RESH i JAMIESON 1988).

Jedną z form ochrony przed presją drapieżników, nawet tak dużych jak ryby, oraz parazytoidów są ochronne domki zbudowane z liści roślin. Dla północnoamerykańskiego gatunku *Parapoynx rugosalis* Möschler stwierdzono nie tylko to, że obecność domku lepiej chroni gąsienicę. Wykazano też, że ważny jest czas jego budowy oraz materiał, z którego domek powstaje. Gąsienice wyko-

rzystują młode, bardziej miękkie i elastyczne liście, aby skrócić czas budowania domku, a tym samym być wystawionym na atak drapieżnika przez możliwie najkrótszy czas. Młode liście mogą też zawierać więcej substancji odżywczych oraz różnego rodzaju toksycznych metabolitów. Tym samym wykorzystywanie młodych liści może zmniejszać presję naturalnych wrogów poprzez skrócenie rozwoju oraz wykorzystanie do obrony toksycznych substancji roślinnych (MUELLER i DEARING 1994). Zwracano uwagę, że domki mogą stanowić również, a może nawet przede wszystkim, ochronę przed promieniowaniem UV, wysychaniem i presją drapieżników lądowych w momentach, gdy gąsienica przemieszcza się po powierzchni liści (DORN i współaut. 2001). Do ochrony przed drapieżnikami mogą służyć również podwodne namioty z przędzy. Tworzą je gąsienice odżywiające się glonami porastającymi kamienie w strumieniach między innymi z rodzajów *Petrophila* i *Argyractis* (LANGE 1956, 1971).

EUROPEJSKIE WODNE I PÓŁWODNE CRAMBIDAE

Europejskie Crambidae związane ze środowiskiem wodnym należą do podrodzin Acentropinae i Schoenobiinae.

W Europie występuje dwanaście gatunków Acentropinae i w większości są to motyle rozpowszechnione na całym kontynencie (KARSHOLT i RAZOWSKI 1996, SPEIDEL 2002). Większość z nich obecnych jest również w Polsce, gdzie stwierdzono 8 gatunków (BUSZKO i NOWACKI 2000). W naszym kraju nie występują znane jedynie z Portugalii i Hiszpanii *Elophila feili* Speidel, *Parapoynx andalusica* Speidel, występujący również na Sardynii *Parapoynx fluctuosalis* (Zeller) oraz znany z Hiszpanii i Grecji *Parapoynx stagnalis* (Zeller) (KARSHOLT i RAZOWSKI 1996, SPEIDEL 2002). Spośród tych gatunków biologia i przedimaginalne stadia rozwojowe są znane tylko dla żyjącego na grzybieniach (*Nymphaea*) i ryżu (*Oryza sativa*) *Parapoynx fluctuosalis* (Zeller), oraz dla *Parapoynx stagnalis*, związanego z ryżem i różnymi gatunkami prosa (*Panicum*) (SPEIDEL 2002).

Cztery z występujących w Polsce gatunków: *Elophila nymphaeata*, *Acentria ephemerella*, *Cataclysta lemnata* i *Parapoynx stratiotata* (L.) można określić, jako typowo wodne. Motyle te są pospolite w całym kraju (BUSZKO i NOWACKI 2000). Kolejne trzy

gatunki: *Elophila rivulalis* (Duponchel), *Kasania arundinalis* (Eversmann) i *Parapoynx nivalis* (Den. & Schiff.), są często wymieniane jako wodne, jednak ich cykle życiowe, biologia oraz stadia rozwojowe związane z wodą nie zostały dotychczas poznane. Są włączane do grupy wodnych motyli jedynie na podstawie pokrewieństwa z pozostałymi gatunkami Acentropinae oraz ze względu na środowisko życia imagines, a więc blisko zbiorników wodnych (REICHHOLF 1978, SPEIDEL 2002). Wszystkie trzy z wymienionych tu gatunków są na terenie naszego kraju bardzo rzadkie. Ostatnie dane o występowaniu *E. rivulalis* pochodzą sprzed 1960 r. (BUSZKO i NOWACKI 2000) i motyl ten jest obecnie umieszczony na „Czerwonej liście zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce” jako gatunek o słabo rozpoznanym statusie (kategoria DD) (BUSZKO i NOWACKI 2002). *Parapoynx nivalis*, znany jest tylko ze wschodniej części kraju (BUSZKO i NOWACKI 2000) i określany jako umiarkowanie narażony (kategoria VU) (BUSZKO i NOWACKI 2002). *Kasania arundinalis* jest podawana jedynie z Puszczy Białowieskiej (BUSZKO i NOWACKI 2000, SPEIDEL 2002). Jest to gatunek występujący w Rosji i Kazachstanie, znany z dorzecza Wołgi (SPEIDEL 2002), który prawdopodobnie jednora-

zowo zaleciał na teren naszego kraju lub został tu zawleczony.

W Europie stwierdzono też przypadki zawleczenia gatunków z innych kontynentów. W Wielkiej Brytanii stwierdzono kilka obcych gatunków, które występują w szklarniowych uprawach roślin wodnych. Są to azjatyckie: *Elophila difflualis* (Snellen), *Elophila melagnalis* (Agassiz), *Elophila manilensis* (Hampson), *Parapoynx crisonalis* (Walker), *Oligostigma polydectalis* Walker, *Oligostigma angulipennis* Hampson, *Oligostigma bilinealis* Snellen, oraz pochodzące z Ameryki Północnej *Synclita oblitalis* (Walker) i *Parapoynx obscuralis* (Grote). Z obcych gatunków spotykanych zarówno w Wielkiej Brytanii, jak i na kontynencie Europejskim można wymienić kolejny azjatycki gatunek – *Parapoynx diminutalis* (Snellen). Ponadto w Wielkiej Brytanii, również w warunkach sztucznych spotykany jest znany z południa Europy *Parapoynx fluctuosalis* (GOATER 1986).

W Europie występują też motyle półwodne. Z wyjątkiem występującego jedynie z Bułgarii, Grecji, Rumunii i Rosji *Donacaula nilotica* (Zeller) oraz znanego z pojedynczych stanowisk w Rosji *Scirpophaga xanthopygata* Schawerda, których biologia i rośliny pokarmowe są nieznane, są one powszechne na całym kontynencie i można je spotkać również w Polsce (KARSHOLT i RAZOWSKI 1996, SLAMKA 2008). Są to gatunki, których gąsienice żerują wewnątrz tkanek roślin bagiennych, minując łodygi i liście. Mogą one również wycinać fragmenty liści lub łodyg roślin pokarmowych i przepływać na nich do innej rośliny. Należy do nich pięć gatunków z podrodziny Schoenobiinae. *Schoenobius gigantella* (Den. & Schiff.) związany jest z manną (*Glyceria* spp.) i trzciną (*Phragmites* spp.). Gąsienice *Donacaula forficella* (Thunberg) (Ryc. 5) żyją na mannie i turzycach (*Carex* spp.), a *Donacaula mucronella* (Den. & Schiff.) na turzycach, mannie, trzcinie. Z kolei *Scirpophaga praelata* (Scopoli) związany jest z sitowiem (*Scirpus* spp), oczeretem (*Schoenoplectus* spp.) i sitem (*Juncus* spp.). Natomiast przedstawiciel Acentropinae *Nymphula nitidulata* (Hufn.) żyje na jeżogłowce gałęzistej (*Sparganium erectum*) i jeżogłowce pojedynczej (*Sparganium simplex*) (SLAMKA 1997, VALLENDUUK i CUPPEN 2004).

Wymienione wcześniej wodne Crambidae występujące w Polsce wykazują różny zakres powiązania ze środowiskiem wodnym. Najślabiej powiązane są z nim wspomniane wyżej gatunki półwodne. Pierwszym z gatunków

typowo wodnych jest *Cataclysta lemnata*. W ciągu roku występują dwa zachodzące na siebie pokolenia, a owady dorosłe można spotkać od maja do września. Postacie dorosłe wykazują głównie aktywność dzienną i trzymają się przede wszystkim strefy roślinności przybrzeżnej. Okres zimowy przeżywają w stadium gąsienicy. Zimowanie rozpoczyna się zwykle w pierwszych zimnych dniach listopada. Po zimowaniu, które ma miejsce w roślinach strefy przybrzeżnej lub w lodzie, na powierzchni gąsienice pojawiają się na przełomie kwietnia i maja po kilku pierwszych cieplejszych dniach.

Wszystkie stadia rozwojowe, z wyjątkiem postaci dorosłych, związane są z wodą. Samica składa od 100 do 500 drobnych, półprzezroczystych jaj na spodniej stronie liści roślin pokarmowych. Należą do nich przede wszystkim: spirodela wielokorzeniowa (*Spirodela polyrhiza*), rzęsa drobna (*Lemna minor*), rzęsa garbata (*Lemna gibba*), rzęsa trójrowkowa (*Lemna trisulca*) oraz żabiściek pospolity (*Hydrocharis morsus-ranae*), ale gąsienice mogą zjadać również inne gatunki roślin wodnych takie jak: osoka aloesowata (*Stratiotes aloides*) czy rogatek sztywny (*Ceratophyllum demersum*). Gąsienice opuszczają osłonki jajowe po kilku dniach od złożenia jaj. Młode gąsienice są hydrofilowe i oddychają tlenem rozpuszczonym w wodzie (Ryc. 1). Początkowo odżywiają się parenchymą liści rzęsy i spirodeli. Już po około 5 dniach z fragmentów liści roślin pokarmowych budują pierwsze domki, które na tym etapie pełnią najprawdopodobniej funkcję ochronną. Po około 10 dniach od opuszczenia jaj, gąsienice stają się hydrofobowe i zmieniają barwę na ciemnobrązową (Ryc. 2). Od tej pory oddychają powietrzem atmosferycznym zawartym w domku. Przepoczwarczenie ma miejsce w pływających po powierzchni kokonach zbudowanych ze splecionych przędzą liści rzęsy i spirodeli. Stadium poczwarki trwa od kilku do kilkunastu dni (CHAPMAN 1905, VAN DER VELDE 1988, PETRISCHAK 2000, PABIS i GRABOWSKI 2008).

Kolejnym typowo wodnym motylem jest *Elophila nymphaeata* (Ryc. 6). W ciągu roku występują dwa nakładające się pokolenia. Motyle latają od końca maja do października i, podobnie jak w przypadku poprzedniego gatunku, wykazują głównie aktywność dzienną. Samica składa jaja na spodniej stronie liści roślin pokarmowych, którymi są grązel żółty (*Nuphar luteum*) i grzybienie białe (*Nymphaea alba*) oraz rdest ziemnowodny (*Po-*



Ryc. 4. Samica *Catachysta lemnata* składająca jaja na pokrytej rzesą powierzchni wody (fot. M. Grabowski).



Ryc. 5. Samica półwodnego motyla *Donacaula forficella* (fot. K. Pabis).



Ryc. 6. Samica *Elophila nymphaeata* (fot. M. Grabowski).

lygonum amphibium) i rdestnica pływająca (*Potamogeton natans*). Gąsienice początkowo minują liście i oddychają tlenem rozpuszczonym w wodzie. W okresie pierwszych chłódów we wrześniu i na początku października gąsienice schodzą pod wodę. Wę-



Ryc. 7. Domki gąsienic *Elophila nymphaeata* (fot. M. Grabowski).

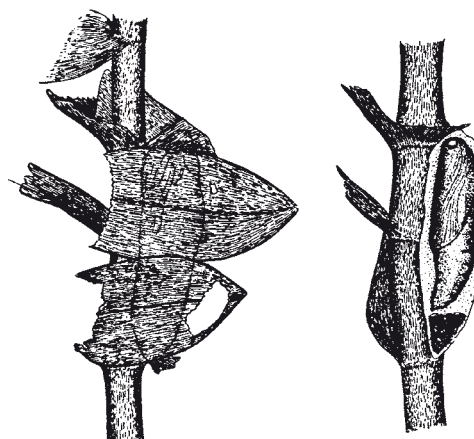
drują wzdłuż łodygi na głębokość 30–40cm. Następnie wygryzają w łodydze niewielką komorę, w której zimują. Wiosną po przeziimowaniu gąsienice rozpoczynają minowanie młodych pozostających jeszcze pod wodą liści. Od drugiego stadium wygryzają fragment liścia i przymocowują go przędzą do jego powierzchni. Jest to pierwszy domek gąsienicy. Po trzecim linieniu gąsienica staje się hydrofobowa i oddycha powietrzem atmosferycznym. Buduje ona kolejny domek. Tym razem składa się on z dwóch zespolonych przędzą kawałków liści i umożliwia jej pływanie po powierzchni oraz zanurzanie się (Ryc. 7). W końcu maja gąsienice schodzą wraz z domkiem pod wodę. Na głębokości około 10 cm przyczepiają domek przędzą do łodygi i przepoczwarzają się w nim. Poczwarka korzysta jedynie z powietrza zawartego w domku. Postać dorosła przeciska się przez oprzęd i na pęcherzyku powietrza, jak na balonie, wydostaje się na powierzchnię. W okresie od czerwca do końca lipca rozwijają się motyle drugiego pokolenia. (REICHHOLF 1970, 1976, 1978; VALLENDUUK i CUPPEN 2004).

Dobrze przystosowany do środowiska wodnego jest *Parapoynx stratiotata*, jednak jego biologia nadal nie jest w pełni poznana. Motyle latają od maja do października. Wykazują zarówno aktywność dzienną, jak i nocną. Prawdopodobnie występują dwa pokolenia w ciągu roku. Początkowo gąsienica oddycha przez oskórek, a od drugiego stadium pojawia się u niej sześć rzędów nitkowatych skrzelotchawek (Ryc. 3). Larwy żerują w luźnym przepuszczalnym dla wody oprzędzie na liściach wywłócznika (*Myriophyllum* spp.), rogatka sztywnego (*Ceratophyllum demersum*), moczarki kanadyjskiej (*Elodea canadensis*) i osoki aloesowatej (*Stratiotes*

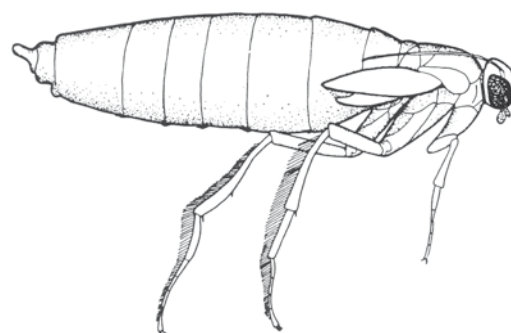
aloides). Przepoczwarczenie ma miejsce w kokonie na roślinach pokarmowych. Zimuje gąsienica (BUCKLER 1875, REICHHOLF 1978, ŚLAMKA 1997, VALLENDUUK i CUPPEN 2004).

Bardzo ciekawym przykładem wodnego motyla jest *Acentria ephemerella*. W Polsce gatunek ten ma dwa pokolenia w ciągu roku. Na północy może występować jedno, a w południowej Europie nawet trzy pokolenia. Postacie dorosłe można spotkać od maja do połowy września. Wykazują zarówno aktywność dzienną, jak i nocną. Gąsienice występują od sierpnia do czerwca i w tym stadium motyl przeżywa zimę. Oddychają one całą powierzchnią ciała tlenem rozpuszczonym w wodzie. Odżywiają się liśćmi moczarki kanadyjskiej (*Elodea canadensis*), rdestnicy grzebieniastej (*Potamogeton pectinatus*), rdestnicy kędzierzawej (*Potamogeton crispus*), rdestnicy przeszytej (*Potamogeton perfoliatus*) oraz ramienicą (*Chara* spp.). Gąsienica może budować domki, jednak są one wypełnione wodą i pełnią jedynie funkcję ochronną. Poczwarzka jest zamknięta w kokonie przyczepionym do roślin pokarmowych (Ryc. 8). To, co sprawia, że *Acentria ephemerella* jest motylem wyjątkowym ma związek z jego postacią dorosłą. Jest to jedyny znany motyl, który żyje w wodzie, w stadium imago. Występują dwie formy samic tego motyla: bezskrzydła i uskrzydłona. Forma, której skrzydła są zredukowane i przekształcone w wioselka żyje pod wodą. Na jej tylnych odnóżach występują dodatkowo liczne, długie włoski ułatwiające pływanie (Ryc. 9). Również w czasie kopulacji samica pozostaje pod wodą wystawiając ponad powierzchnię jedynie koniec odwłoka. Samce mają normalnie wykształcone skrzydła i nie są związane z wodą (Ryc. 10). Obecność u *A. ephemerella* dwóch form samic może mieć związek z możliwością rozprzestrzeniania się i rozrodu. Drobnym motyl może być zniesiony przez wiatr daleko od zbiornika wodnego, co uniemożliwi samicy złożenie jaj. Jednocześnie jednak bezskrzydła traciłby możliwość dyspersji i zasiedlania nowych obszarów (BERG 1941, KOKOCIŃSKI 1963, REICHHOLF 1978, ŚLAMKA 1997, VALLENDUUK i CUPPEN 2004).

Stopień poznania motyli związanych ze środowiskiem wodnym jest nadal niewielki. Słabo zbadane są ich cykle życiowe i zależności ekologiczne, w jakich uczestniczą. Nawet wśród europejskich gatunków istnieją takie, o których biologii wiemy niewiele lub zupełnie nic. Sytuacja staje się jeszcze bardziej skomplikowana, gdy weźmiemy pod uwagę



Ryc. 8. Poczwarzka *Acentria ephemerella* w kokonie na łodydze moczarki kanadyjskiej (wg BERG 1941).



Ryc. 9. Żyjąca w wodzie forma samicy *Acentria ephemerella* (wg BERG 1941).



Ryc. 10. Samiec *Acentria ephemerella* (fot. M. Grabowski).

gatunki żyjące w tropikach zwłaszcza w Azji i Ameryce Południowej. Prawdopodobnie na odkrycie czeka jeszcze wiele wodnych motyli, w tym wśród przedstawicieli rodzin innych niż Crambidae i Arctiidae.

DIVERSITY AND BIOLOGY OF LEPIDOPTERA ASSOCIATED WITH AQUATIC ENVIRONMENT

Summary

Information about the diversity and biology of aquatic and semiaquatic Lepidoptera including habitats, feeding, development and adaptations to respiration, in aquatic ecosystems is given. Moths with true aquatic larvae like Crambidae (Acentropinae

and Pyraustinae) and *Paracles laboulbeni* (Arctiidae) are presented. The information about the European aquatic and semiaquatic Crambidae is given with special reference to Polish fauna.

LITERATURA

- AGASSIZ D. J., 1996. *Lepidoptera Pyralidae (China Mark) Moths*. [W:] *Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook, Tom 1*. NILSSON A. (red.). Apollo Books, Stenstrup, 257–263.
- ADIS J., 1983. *Eco-entomological observations from the Amazon. IV. Occurrence and feeding habits of the aquatic caterpillar Palustrula laboulbeni Bar, 1873 (Arctiidae: Lepidoptera) in the vicinity of Manaus, Brazil*. Acta Amazonica 13, 31–36.
- BARBIER R., CHAUVIN G., 1974. *The aquatic egg of Nymphula nymphaeata (Lepidoptera: Pyralidae)*. Cell Tissue Res. 149, 473–479.
- BERG K., 1941. *Contributions to biology of the aquatic moth Acentropus niveus (Oliv.)*. Vidensk. Medd. Fra Dansk naturh. Foren. 105, 59–139.
- BUCKLER W. M., 1875. *On the larva and habits of Parapoinx stratiotalis*. Entomol. Monthly Magazine 12, 160–163.
- BUSZKO J., NOWACKI J., 2000. *The Lepidoptera of Poland. A Distributional Checklist*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne, Poznań, Toruń.
- BUSZKO J., NOWACKI J., 2002. *Lepidoptera Motyle*. [W:] *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. GŁOWACIŃSKI, Z. (red.). Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków, 80–87.
- CARTER D.J., HARGREAVES B., 1994. *Caterpillars of Britain & Europe*. Harper Collins Publishers, London.
- CENTER T. D., HILL M. P., 2002. *Field efficacy and predicted host range of the pickerelweed borer, Belura densa, a potential biological control agent of water hyacinth*. BioControl 47, 231–243.
- CHAPMAN T. A., 1905. *The earlier stages of Cataclysta lemnata L.* Entomologist 37, 1–5.
- DORN N. J., CRONIN G., LODGE D. M., 2001. *Feeding preferences and performance of an aquatic lepidopteran on macrophytes: plant hosts as food and habitat*. Oecologia 128, 406–415.
- ENGLUND R. A., POLHEMUS D. A., 2001. *Evaluating the effects of introduced rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) on native stream insects on Kauai Island, Hawaii*. J. Insect Conserv. 5, 265–281.
- ENGLUND R. A., WRIGHT M. G., POLHEMUS D. A., 2007. *Aquatic insects as indicators of aquatic species richness, habitat disturbance, and invasive species impacts in Hawaiian streams*. [W:] *Biology of Hawaiian streams and estuaries*. EVENHUIS N. L., FITZSIMONS J. M. (red.). Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3, 207–232.
- ERHARD D., POHNERT G., GROSS E. M., 2007. *Chemical defense in Elodea nuttalli reduces feeding and growth of aquatic herbivorous Lepidoptera*. J. Chem. Ecol. 33, 1646–1661.
- GOATER B., 1986. *British Pyralid Moths*. Harley Books, Colchester.
- GROSS E. M., JOHNSON R. L., HAIRSTON Jr. N. G., 2001. *Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore Acentria ephemerella (Lepidoptera)*. Oecologia 127, 105–114.
- HANNEMANN H. J., 1967. *Lepidoptera*. [W:] *Limnofauna Europea*. ILLIES J. (red.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- KARSHOLT O., RAZOWSKI J., 1996. *The Lepidoptera of Europe. A Distributional Checklist*. Apollo Books, Stenstrup.
- KOKOCIŃSKI W., 1963. *Uwagi o biologii Acentropus niveus Oliv. (Lepidoptera, Pyralidae)*. Polskie Piśmo Entomologiczne 33, 233–242.
- KOVACHEV S., STOICHEV S., HAINADIJEVA V., 1999. *The zoobenthos of several lakes along the Northern Bulgarian Black Sea Coast*. Lauterbornia 35, 33–38.
- KRISTENSEN N. P., SCOBLE M. J., KARSHOLT O., 2007. *Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity*. Zootaxa 1668, 699–747.
- LANGE W. H., 1956. *A Generic Revision of the Aquatic Moths of North America: (Lepidoptera: Pyralidae, Nymphulinae)*. Wasmann J. Biol. 14, 59–144.
- LANGE W. H., 1971. *Aquatic Lepidoptera*. [W:] *Aquatic Insects of California*. USINGER R. L. (red.). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 271–288.
- MCGAHA Y. J., 1954. *Contribution to the biology of some Lepidoptera which feed on certain aquatic flowering plants*. Trans. Am. Micr. Soc. 73, 167–177.
- MESSNER B., ADIS J., 1987. *Die Plastronstrukturen der submersen lebenden neotropischen Bärenraupe von Palustrula laboulbeni Bar, 1873 (Lepidoptera: Arctiidae)*. Zool. Jb. Anat. 115, 531–538.
- MEY W., SPEIDEL W., 2008. *Global diversity of butterflies (Lepidoptera) in freshwater*. Hydrobiologia 595, 521–528.
- MUELLER U. G., DEARING M. D., 1994. *Predation and avoidance of tough leaves by aquatic larvae of the moth Parapoinx rugosalis (Lepidoptera: Pyralidae)*. Ecol. Entomol. 19, 155–158.
- PABIS K., 2008. *Grupy troficzne gąsienic motyli – perspektywa ewolucyjna*. Kosmos 57, 143–156.
- PABIS K., GRABOWSKI M., 2008. *Biologia wodnego motyla Cataclysta lemnata*. Wszecħwiat 109, 303–305.
- PETRISCHAK H., 2000. *Untersuchungen zur Lebensweise des Wasserschmetterlings Cataclysta lemnata L., 1758 in einem schleswig-holsteinischen Kleingewässer (Lepidoptera: Pyralidae)*. Faun. Ökol. Mitt. 8, 61–99.
- PING Y., SHU-XIA W., HOU-HUN L., KE-LIN C., 2003. *Genus Paracymoriza Warren from China (Lepidoptera: Crambidae: Nymphulinae)*. Aquat. Insects 25, 211–217.
- RAZOWSKI J., 2001. *Die Tortriciden (Lepidoptera, Tortricidae) Mitteleuropas*. Frantisek Slamka, Bratislava.

- REICHHOLF J., 1970. *Untersuchungen zur Biologie des Wasserschermlings Nymphula nymphaeata L. (Lepidoptera, Pyralidae)*. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 55, 687-728.
- REICHHOLF J., 1976. *Die Feinstruktur der Cuticula hydrophiler und hydrophober Raupen des Wasserschermlings Nymphula nymphaeata (Lepidoptera: Pyralidae: Nymphulinae)*. Entomol. German. 2, 258-261.
- REICHHOLF J., 1978. *Zur Nischenwahl mitteleuropäischer Wasserschermlinge*. Nachricht. Bayerisch. Entomol. 27, 116-126.
- RESH V. H., JAMIESON W., 1988. *Parasitism of the aquatic moth Petrophila confusalis (Lepidoptera: Pyralidae) by the aquatic wasp Tanychelilla pilosa (Hymenoptera: Ichneumonidae)*. Ent. News 99, 185-188.
- RIEDL T., 1984. *Stathmopodidae, Batrachedridae, Blastodacnidae, Momphidae, Cosmopterigidae, Chrysopeliidae. Klucze do Oznaczenia Owadów Polski Część 28. Motyle – Lepidoptera*. PWN, Warszawa, Wrocław.
- SLAMKA F., 1997. *Die Zünslerartigen (Pyraloidea) Mitteleuropas*. Frantisek Slamka, Bratislava.
- SLAMKA F., 2008. *Pyraloidea of Europe (Lepidoptera) Volume 2. Crambinae & Schoenobiinae*. Frantisek Slamka, Bratislava.
- SOLIS M. A., 2007. *Phylogenetic studies and modern classification of the Pyraloidea (Lepidoptera)*. Rev. Colomb. Entomol. 33, 1-9.
- SMOLDERS A., VAN DER VELDE G., 1996. *Spilosoma lubricipeda (Lepidoptera: Arctiidae) feeding on the aquatic macrophyte Stratiotes aloides*. Ent. Ber. Amst. 56, 33-34.
- SPEIDEL W., 2002. *Insecta: Lepidoptera: Crambidae: Acentropinae*. [W:] *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* SCHWOERBEL J., ZWICK P. (red.) Spektrum, Heidelberg, Berlin. 15-16-17, 87-148.
- STOOPS C. A., ADLER P. H., MCCREADIE J. W., 1998. *Ecology of aquatic Lepidoptera (Crambidae: Nymphulinae) in South Carolina, USA*. Hydrobiologia 379, 33-40.
- THOMAZ S. M., DIBBLE E. D., EVANGELISTA L. R., HIGUTI J., BINI L. M., 2008. *Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons*. Freschw. Biol. 53, 358-367.
- THORPE W. H., 1950. *Plastron respiration in aquatic insects*. Biol. Rev. 25, 344-390.
- TUSCES P. M., 1977. *Observations on the biology of Parargyractis confusalis, an aquatic pyralid (Lepidoptera: Pyralidae)*. Can. Ent. 109, 695-699.
- VALLENDUUK H. J., CUPPEN M. J., 2004. *The aquatic living caterpillars (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae) of Central Europe. A key to the larvae and autecology*. Lauterbornia 49, 1-17.
- VAN DER VELDE G., 1988. *Cataclysta lemnata L. (Lepidoptera, Pyralidae) can survive for several years consuming macrophytes other than Lemnaceae*. Aquat. Botan. 31, 183-189.
- WARD J. W., 1992. *Aquatic Insect Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- WELCH P. S., 1919. *The aquatic adaptations of Pyrausta penitalis Grt. (Lepidoptera)*. Ann. Entomol. Soc. Am. 12, 213-226.
- WELCH P. S., SEHON G. L., 1928. *The periodic vibratory movements of the larva of Nymphula maculalis Clemens (Lepidoptera) and their respiratory significance*. Ann. Entomol. Soc. Am. 21, 243-258.
- WILLIAMS D. D., FELTMATE B. W., 1992. *Aquatic insects*. CAB International, Wallingford.
- WOJTUSIAK H., WOJTUSIAK R. J., 1960. *Biologia, występowanie i użyteczność motyli wodnych z podrodziny Hydrocampinae w stawach doświadczalnych PAN Ochaby*. Polskie Archiwum Hydrobiologii. 8, 253-260.
- VERMEIJ G. J., DUDLEY R., 2000. *Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems?* Biol. J. Linnean Soc. 70, 541-554