

MARIA GRZYBKOWSKA

*Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców
Uniwersytet Łódzki,
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: mariagr@biol.uni.lodz.pl*

ADAPTACJE OWADÓW (CHIRONOMIDAE) DO ANOKSJI I HYPOKSJI

WPROWADZENIE

Owady, zarówno te lądowe jak i wodne, okresowo borykają się z problemem zbyt małej ilości (hypoxia) lub brakiem (anoxia) tlenu w środowisku. Szczególnie dotyczy to tych taksonów, które zasiedlają wodne ekosystemy, tereny zalewane, także wszelkiego rodzaju zagłębienia czy jamy, strefy przejściowe między lądem a wodą (ang. intertidal zones), są uwięzione w lodzie, bądź żyją wysoko w górach. Również inne siedliska, takie jak przewód pokarmowy ssaków, odchody, padlina, ziarno czy dREW-

no, charakteryzują okresowe deficyty tlenu. Generalnie, owady wykształciły wiele mechanizmów, które pozwalają chociaż części populacji przetrwać w takich niesprzyjających warunkach (ang. lethal times, LT). Adaptacje do hypoksji, to przede wszystkim bardzo silne spowolnienie metabolizmu, zdolność przejścia od aerobowego do anaerobowego metabolizmu (anoksybioza), zmieniony behavior i powiększenie objętości systemu tchawek. Przyjrzyjmy się bliżej tym mechanizmom.

ADAPTACJE MORFOLOGICZNE I BEHAVIORALNE DO ŻYCIA PRZY NISKIM STĘŻENIU TLENU

Do morfologicznych adaptacji owadów należy zwiększenie pojemności układu oddechowego. Celem uniknięcia hypoksji *Tenebrio molitor* zwiększa średnicę tchawek, co powoduje wzrost pojemności układu oddechowego tego chrząszcza o 40%, przy 15% stężeniu tlenu, i o 120%, przy 10,5% stężeniu tego pierwiastka (LOUDON 1989).

Jedną z udokumentowanych cech biologii *T. molitor* w warunkach hypoksji jest nie tylko częstsze pojawianie się deformacji morfologicznych, ale także wydłużenie rozwoju larw i poczwarek, zaburzenie proporcji płci, i w konsekwencji, zwiększenie śmiertelności (LOUDON 1988).

Do behawioralnych mechanizmów w odpowiedzi na zmniejszenie ilości dostępnego tlenu należy zwiększanie częstotliwości zarówno otwierania przetchlinek prowa-

dzących do tchawek, jak i wykonywania ruchów oddechowych oraz ogólnie wzrost aktywności organizmu. Jeżeli niedobór tlenu nadal się pogłębia, owady lądowe spowolniają rozwój (ang. quiescence) i przełączają swój metabolizm na anaerobowy. Generalnie owady wodne są bardziej wrażliwe na niedostateczną ilość tlenu, w porównaniu z lądowymi; np. larwy ważek reagują nasileniem wentylacji, a w przypadku pogłębiania się deficytu tlenu, przemieszczają się ku powierzchni wody wystawiając narządy oddechowe ponad jej powierzchnię. Bardziej szczegółowo mechanizmy reakcji na braki tlenu zostaną omówione na przykładzie dwu grup owadów wodnych, muchówek Chironomidae i Chaoboridae, licznych w różnych środowiskach, pomimo okresowych deficytów tlenu w ich siedliskach.

ŚRODOWISKA O WYSOKIEJ CZĘSTOTLIWOŚCI POJAWIANIA SIĘ NIEDOSTATECZNEJ ILOŚCI I/ LUB BRAKU TLENU

OKRESOWO ZALEWANE TERENY; JAMY

Wiele owadów lądowych żyje pod ziemią w specjalnych zagłębieniach (jankach). W zasadzie górna warstwa gleby zawiera ilość tlenu porównywalną z atmosferą, ale rycie organizmów w głąb tego substratu, zwłaszcza z dużą ilością materii organicznej, powoduje, że i ich dotyczy niedostateczna ilość tlenu. Zdaniem LIGHTONA (1998) hypoksja i hypercapnia (nadmierna ilość dwutlenku węgla) stanowią istotne siły selekcyjne w ewolucji wymiany gazu u Arthropoda.

Owady, podobnie jak i inne zamieszkujące głąb organizmy, bywają zalewane. Czas trwania takiego zalania może być różny, czasem jest bardzo krótki, a czasem może trwać nawet miesiącami, jak np. w lasach tropikalnych Amazonii. Owady wykształciły rozmaite mechanizmy adaptacyjne. I tak, chrząszcze z rodzaju *Bledius*, zasiedlające strefę przejściową, zakopują się w jankach z bardzo niewielkim otworem, o średnicy 2–3 mm. W tych schronieniach, zalanych wodą morską, mogą przeżyć nawet 36 godzin. Z kolei pluskwiaki, Aphidae, reprezentowane przez *Pemphigus treherni*, na okresowe zalanie wodą reagują spowolnieniem metabolizmu; w takich warunkach połowa ich populacji może przetrwać nawet przez 40 godzin. Czas ich życia przedłuża się do 240 godzin, jeśli woda jest dobrze natleniona. Inne z kolei owady, takie jak *Anurida maritima* (Collembola), są w stanie przetrwać trzy pierwsze godziny zanurzenia w wyniku przechwytywania pęcherzyków gazu. Jeszcze inaczej na zalewanie reagują *Cicindella togata* (Coleoptera), których larwy przeżywają bez tlenu przez 4–5 dni i to w temperaturze 25°C. Aby przetrwać te chrząszcze uruchamiają równocześnie dwa procesy:

- redukują metabolizm aerobowy o 97%,
- energia uzyskiwana jest także z anaerobowego metabolizmu

Żyjące w podobnym środowisku inne owady, blisko spokrewnione z *C. togata*, mają inną strategię przeżywania:

- rozwój „przenoszą” na porę suchą,
- tolerują zalewanie korzystając z tlenu rozpuszczonego w wodzie (dyfuzja przez kutikulę). W warunkach beztlenowych owady te szybko giną.

HOBACK i STANLEY (2001) zaliczają *C. togata* do grupy form najlepiej przystosowanych do okresowego zalewania, podczas gdy

gatunki z Amazonii do najgorzej znoszących tego rodzaju zjawisko (wyspecjalizowane w kierunku wychwytywania jak największej ilości tlenu z przepływającej wody).

Jeszcze inaczej zachowują się owady, dla których ucieczka w toń wodną to uniknięcie drapieżnika i/lub pogoń za ofiarą. Dorosłe chrząszcze *Liparocephalus cordicollis* mogą pozostać w zanurzeniu nawet do 6 tygodni pobierając w tym czasie tlen przez kutikulę; takie zachowanie się pozwala im uniknąć nasilonej presji lądowych drapieżników (TOPP i RING 1988).

ADAPTACJE DO ŻYCIA W NISKICH TEMPERATURACH

Wraz z wysokością spada ciśnienie atmosferyczne i zawartość tlenu. Na wysokości 6100 m n.p.m. w powietrzu jest tylko około 9,5% tlenu, podczas gdy na poziomie morza aż 21% (SCHMIDT-NIELSON 2008). Adaptacje owadów, umożliwiające przeżycie w wysokich górach, można podzielić na:

- morfologiczne, do których należy melanizm, redukcja rozmiarów ciała, silne owłosienie ciała, a także zmniejszenie wymiarów, aż do całkowitej redukcji, skrzydeł;

- behawioralne, takie jak wygrzewanie się w słońcu, zmiany w sposobie żerowania i kopulacji, pojawienie się partenogenezy, rozwój jaj już w stadium poczwarki, budowanie kokonów;

- ekologiczne, polegające na rozciągnięciu rozwoju do kilku lat poprzez spowolnienie (jako konsekwencję oddziaływania niekorzystnych czynników środowiskowych ograniczających funkcjonowanie organizmu) lub diapauzę (sterowany wewnętrznie, hormonalnie lub neurohormonalnie, okresowy stan zahamowania rozwoju osobniczego; adaptacja ta powstała w wyniku sił doboru naturalnego) (ŚLUSARCZYK 1998);

- fizjologiczne i biologiczne – u owadów obserwuje się dwie strategie odporności na zimno. Zdolność do egzystencji w warunkach długiej ekspozycji na temperaturę poniżej zera możliwa jest albo przez unikanie zamarzania poprzez przechłodzenie albo odporność (tolerancję) na zamarzanie, czyli możliwość przeżycia pomimo głębokiego zamrożenia i powstawania lodu w organizmie (DANKS 1996, LENZIONI 2004). U owadów wodnych ta pierwsza strategia jest częstsza niż druga (DELETTRE 1988, LENZIONI 2004).

Redukcja skrzydeł i wielkości ciała, o czym wyżej wspomniano, to także przystosowanie do hypoksji. Owadom żyjącym wysoko w górach często brakuje tlenu. Prawie 100% dorosłych chrząszczy Carabidae przeżywa 127 dni w temperaturze 0°C; jest to możliwe przy niskim anaerobowym metabolizmie i gromadzeniu mleczanów. W zbliżonych warunkach, w podobnym czasie, przeżywa tylko 60% populacji innych chrząszczy, reprezentujących Chrysomeliidae (HOBACK i STANLEY 2001). Również w przypadku Collembola stwierdzono różną wrażliwość na braki tlenu: dla *Xenylla maritima* lethal times (LT₅₀) wynosi 50 dni, a dla *Anurophorus laricis*, w podobnych warunkach, aż 80 dni. Inny gatunek tego rzędu, *Desoria (Isotoma) violacea*, przy 0°C, przemieszcza się z lodu w śnieg, który zawiera więcej tlenu.

Adaptacje arktycznych owadów są w zasadzie podobne do tych z alpejskich ekosystemów. Jednak te wysokogórskie różnią się od arktycznych środowisk przede wszystkim silnymi, sezonowymi i dobowymi wahaniami temperatury oraz większym dopływem allochtonicznej materii organicznej (DANKS 1999). Oba rodzaje środowisk charakteryzuje obecność śniegu. A śnieg, to nie tylko większa ilość tlenu, ale także ochrona organizmów przed odwodnieniem i przenoszeniem przez wiatr. Owady zasiedlające te ekstremalne ekosystemy stosują jedną z dwu strategii: te uwięzione w lodzie przechodzą na anaerobowy metabolizm, inne, bardziej mobilne, przemieszczają się do warstwy śniegu, gdzie nawet przy niewielkiej ilości tlenu mogą przetrwać jakiś czas (HOBACK i STANLEY 2001).

Właściwości śniegu są wykorzystywane także przez owady z nizinnych terenów strefy umiarkowanej; stanowi on substrat, na/w którym żyją także formy dorosłe Diptera. Z tej grupy owadów aktywność zimową, w zakresie temperatur od -1 do +5 °C, wykazują również ochotki, głównie z podrodzin Diamesinae i Orthocladinae (SOSZYŃSKA 2004, 2005).

Wiele gatunków owadów stosuje kombinację wyżej wymienionych adaptacji i mogą one się różnić w zależności od zasiedlanego substratu (gleba czy woda). Czytelników zainteresowanych tymi zagadnieniami odsyłam do lektury przeglądowego artykułu (GRZYBKOWSKA 2006) i/lub źródłowych badań (DANKS 1999, 2004a, b; DANKS i współaut. 1994).

INNE SIEDLISKA Z CZĘSTYMI DEFICYTAMI TLENU

W świeżych odchodach bakterie swoją aktywnością mogą przyczyniać się do obni-

żenia zawartości tlenu rzędu 1-2%. Skarabeusze wydają się być odporne na hypoksję, zachowując normalną częstotliwość ruchów oddechowych i poruszania się przy niskim stężeniu tlenu i dopiero spadek jego ilości poniżej 1% powoduje spowolnienie funkcji życiowych. Jeżeli jest to tylko możliwe uciekają z takiego zagrożonego płata, przemieszczając się do lepszego, o wyższym stężeniu tlenu, mikrosiedliska.

Innym przykładem siedliska z ograniczoną ilością tlenu jest padlina. Larwy muchówek *Phormia regina* zmniejszają intensywność oddychania przy 10% stężeniu tlenu, a aktywność ich spada nawet o 50% przy 1% zawartości tlenu. Larwy innych muchówek żyjące w padlinie, *Calliphora vomitoria*, przeżywają 5-6 dni przy 1% stężeniu tlenu, ale jeżeli tylko mają taką możliwość, opuszczają „niedotlenione” fragmenty poszukując lepszych mikrosiedlisk (HOBACK i STANLEY 2001).

Wielu przedstawicieli muchówek i błonkoskrzydłych pasożytuje na innych owadach. Generalnie, tkanki owadów charakteryzują się niską zawartością tlenu, stąd też pasożyty stosują jedną z dwu możliwości: albo pobierają tlen z hemolimfy (hemoglobiny) gospodarza albo korzystają z tlenu wkuwając się w jego trachealny układ oddechowy. Jeszcze inna strategia charakteryzuje gzy, *Gasterophilus intestinalis*. Muchówki te przytwierdzają się do ściany żołądka konia oddychając powietrzem, które dostaje się wraz z pokarmem do jelita tego nieparzystokopytnego ssaka. Z kolei u gzów skórnych (Hypodermatidae) stwierdzono co najmniej 4 mechanizmy ułatwiające im życie wewnątrz tkanek żywiciela:

- niezwykła budowa organu oddechowego pasożyta. System tchawkowy jest bardzo rozgałęziony, o dużej powierzchni, do którego dostaje się powietrze przez otwór przewiercony w skórze gospodarza. Larwa po przebiciu takiego otworu wykonuje obrót w ten sposób, że tylny koniec ciała, zaopatrzony w przetchlinki, kieruje do przewierconego otworu, czerpiąc w ten sposób tlen z powietrza atmosferycznego;

- wytwarzają hemoglobinę, która pozwala im przechowywać tlen;

- mają zdolność przejścia z aerobowego na anaerobowy metabolizm;

- w przypadku dostępności tlenu oksydaza bursztynianowa przyspiesza metabolizm bursztynianu (HOBACK i STANLEY 2001).

Wilgotne, rozkładające się drewno to mozaika płatów (mikrohabitatów) z różną za-

wartością tlenu. Zasiedlające je larwy Cerambycidae (*Orthosoma brunnem*) funkcjonują normalnie, odżywiając się i rosnąc nawet przy 1% stężenia tlenu, spowalniając metabolizm dopiero przy 0,8% zawartości tlenu. Dalszy spadek stężenia tego gazu, do 0,6%, powoduje śmierć całej populacji (PAIM i BECKEL 1964).

Wśród owadów żyjących w ziarnie stwierdzono szeroki zakres tolerancji na deficyty tlenowe. Do najbardziej odpornych należą chrząszcze *Tribolium confusum*, które przeżywają nawet 8 dni przy 0,5% stężeniu tlenu, a do najbardziej wrażliwych na niskie stężenie tlenu należy inny chrząszcz, *Sitophilus granarius*, który ginie już przy jego 2% zawartości. Znajomość biologii szkodników ziarna w magazynach zbożowych może mieć aplikacyjny charakter; można ograniczyć ich zagęszczenie przez zmianę stężenia tlenu podczas przechowywania ziarna (DONAHAYE 1990).

Warto podkreślić, że wrażliwość owadów na niedobory tlenu może się zmieniać w ontogenezie. Jak wykazują badania, jaja i osobniki dorosłe są najmniej, podczas gdy larwy najbardziej wrażliwe na deficytu tlenu (SÖDERSTRÖM i współaut. 1990). Od tej reguły

odnotowano sporo wyjątków. Jest to jednak zagadnienie przekraczające ramy niniejszego artykułu, dlatego też zainteresowanych odsyłam do literatury przedmiotu.

EKOSYSTEMY WODNE

Owady wtórnie przeszły do środowiska wodnego i obecnie grupa ta stanowi zaledwie 3–5% wszystkich owadów. Przyczyna tego tkwi w niewielkim, w porównaniu z lądowymi, zróżnicowaniu siedlisk wodnych (DALY i współaut. 1998). Chociaż formy wodne są stosunkowo nieliczne w porównaniu z lądowymi, to jednak morfologicznie i biologicznie są one bardzo zróżnicowane. Generalnie owady wodne są mało odporne na deficyty tlenu, chociaż i wśród nich notuje się całą gamę reakcji na zawartość tego gazu. W monitoringu wód wykorzystuje się proporcję między obecnością (liczebnością) grup o niskiej i o wysokiej wrażliwości na natlenienie wody. U owadów wodnych, podobnie jak i żyjących w innego rodzaju ekosystemach, wyróżnić można adaptacje metaboliczne, morfologiczne oraz behawioralne do przetrwania przy braku lub niewielkim stężeniu tlenu.

CHARAKTERYSTYKA OCHOTKOWATYCH (CHIRONOMIDAE)

Do najbardziej plastycznych owadów zaliczane są ochotki Chironomidae (Diptera), nazywane niekłującymi muchówkami (ang. non-biting midges) w odróżnieniu do kłujących (ang. biting midges), przedstawicielami których są Ceratopogonidae. Ochotki należą do owadów o szerokim zakresie tolerancji na pH, zawartość tlenu, temperaturę, głębokość i trofię, stąd też ich liczna obecność w ekosystemach słodkowodnych (THIENEMANN 1954, KONSTANTINOV 1958, ROSSARO 1991, ARMITAGE i współaut. 1995, KAJAK 1997, KORNIJÓW i współaut. 2010). Ze względu na obfitość są podstawowym ogniwem troficznym w rzekach, zbiornikach zaporowych czy jeziorach (LINDEGAARD 1989, BERG i HELLENTHAL 1991, TOKESHI 1995, BENKE i współaut. 2001). Larwy i poczwarki tych owadów są ofiarami innych bezkręgowców, w tym także Chironomidae oraz kręgowców takich jak ryby czy bentosożerne ptaki (pluszcze, sierpce). Z kolei migrujące w tonii wodnej czy dryfujące na powierzchni wody formy

dorosłe i poczwarki pożerane są przez ryby, a dorosłe, już na lądzie, zwłaszcza w okresie masowych wylotów, przez płazy, gady, ptaki i nietoperze (BERG 1995, GRZYBKOWSKA i PRZYBYLSKI 1999, ALI i współaut. 2002).

W kilku ostatnich dekadach szczególnie intensywnie rozwijają się badania przeszłości ekosystemów wodnych, oparte na materiałach subfossilnych (paleoekologia). Również w Polsce realizowane są tego rodzaju zainteresowania (KLOSS 2005, HALKIEWICZ 2005, PŁÓCIENNIK 2010). Chironomidae, obok innych organizmów, takich jak ameby skorupkowe, skorupiaki Cladocera, czy pyłki oraz wegetatywne części roślin są przedmiotem analizy i pozwalają poznać zmiany klimatu, filogenezę i biogeografię oraz dynamikę rozwoju ekosystemów słodkowodnych. Z wymienionych grup to właśnie Chironomidae, ze względu na rozprzestrzenienie i obfitość, są bardzo dogodnym materiałem w paleoekologii. Struktura zgrupowania tych muchówek wskazuje na szereg

zmian spowodowanych różnymi czynnikami, takimi jak zanieczyszczenie atmosfery, czy eutrofizacja i wzrost zawartości soli różnych związków. Jest co najmniej kilka przyczyn, dla których ochotki są szczególnie przydatne w tego rodzaju analizach: (i) są bardzo czułe na zmianę środowiskowych danych takich jak temperatura i ilość

rozpuszczonego tlenu, (ii) mają relatywnie krótki cykl życiowy, (iii) imagines są mobilne, (iv) chitynowe puszki głowowe larw dobrze zachowują się w osadach jezior, (v) są liczne, co ułatwia statystyczną analizę danych (PORINCHU i MACDONALD 2003, BROTDERSEN i współaut. 2004, KUBOVČIK i BETÁK 2004).

REAKCJA CHIRONOMIDAE NA SPADEK STĘŻENIA TLENU

Obok wyżej wymienionych kierunków badań, w dalszym przedmiocie zainteresowań hydrobiologów jest fizjologia i biochemia tych muchówek, determinująca ich ogromną plastyczność (adaptacje do zmieniających się warunków środowiskowych). Poznano już odporność na zimno tych owadów, które umożliwia im życie w niskich temperaturach (LENCIONI 2004)), jak również udokumentowana jest zmiana szybkości i rodzaju metabolizmu przy niedoboru tlenu (HOBACK i STANLEY 2001). Dla larw jednego z najpospolitszych i najliczniejszych w wodach słodkich gatunków ochotek, *Chironomus plumosus*, czas przeżycia w warunkach beztlenowych wynosi około 205 dni (w temperaturze 4°C). Ale przeżywalność innych gatunków gwałtownie spada, gdy zaczyna brakować tlenu. Czynnikiem decydującym o przetrwaniu *C. plumosus* w ekstremalnych siedliskach jest obecność hemoglobiny w ich hemolimfie (Ryc. 1). Od tego związku pochodzi zabarwienie larw i, w konsekwencji, angielska nazwa, bloodworms (OSMULSKI i LEYKO 1986, GRZYBKOWSKA 2006). Tlen jest magazynowany w hemoglobinie i wykorzystywany w aerobowym metabolizmie. Intensywność gromadzenia tlenu w hemoglobinie larw jest skorelowana z częstotliwością wykonywania ruchów undulacyjnych przez larwy. Ta ich aktywność wymusza przyspieszenie przepływu wody przez rurki, w których żyją. Rurki te (tuby), zbudowane z elementów podłoża, tak organicznego jak i nieorganicznego pochodzenia, a zlepione wydzieliną gruczołów ślinowych, stanowią także ochronę (refugium) przed drapieżnikami. Zgromadzone nadwyżki tlenu wykorzystywane są zarówno podczas odpoczynku, jak i pobierania pokarmu (filtrowania). Kiedy jednak całkowicie brakuje tlenu, larwy *C. plumosus* uzyskują energię z fermentacji alkoholowej, a końcowym produktem tego szlaku jest etanol (unikalna cecha wśród owadów) (REDECKER i ZEBE 1988). Alkohol ten szybko

dyfunduje do środowiska, podczas gdy inne produkty pozostają w tkankach owada. Wynikiem fermentacji alkoholowej jest wysoki poziom ATP. Energia z ATP jest niezbędna do funkcjonowania organizmu zarówno w fazie beztlenowej, jak i w okresie powrotu do fazy tlenowej (do usunięcia anaerobowych produktów takich jak mleczany, bursztyniany i alanina) (SCHOLTZ i ZERBST-BOROFFKA 1998). Pierwotnym substratem dla anaerobowego metabolizmu jest glikogen oraz, metabolizowany w dużo mniejszej ilości, jabłczan. W czasie przejścia od deficytu do naturalnego stężenia tlenu (od anoksji do normoksji) ilość ATP i fosforan argininy szybko powraca do stanu naturalnego, natomiast koncentracja jabłczanów rośnie, a mleczanów i alaniny spada powoli, w ciągu wielu godzin.

Również *Chironomus riparius* jest gatunkiem o szerokiej ekologicznej tolerancji na różnego rodzaju czynniki środowiska, zarówno te naturalne, jak i te spowodowane różnego rodzaju zaburzeniami, głównie zanieczyszczeniem, w tym także na niską zawartość tlenu oraz niskie pH (ZEBE 1991). Larwy i poczwarki żyją w zeutrofizowanych stawach czy odcinkach rzek (GRZYBKOWSKA 1994, GRZYBKOWSKA i DUKOWSKA 2002, GŁOWACKI i współaut. 2011, DUKOWSKA i współaut. 2011). Od kilku dekad przydatność wszystkich stadiów wodnych tego



Ryc. 1. Larwa Chironomidae z dużą ilością hemoglobiny (Fot. M. Kurzawski).

gatunku (od jaja po poczwarkę) do badań ekotoksykologicznych jest potwierdzana przez wielu badaczy (PARK i CHOI 2009). To właśnie dla tego gatunku Chironomidae dokonano szczegółowej oceny kosztów energetycznych poszczególnych ścieżek metabolicznych (PENTTINEN i HOLOPAINEN 1995). Okazało się, że gatunek ten charakteryzuje się słabą adaptacją do anoksji, ponieważ anaerobowy metabolizm jest relatywnie mało efektywny (mniej niż 15% szybkości metabolizmu osiąganego w warunkach dostatecznej ilości tlenu), a ponadto wymaga dużej ilości zgromadzonego glikogenu, dwukrotnie więcej niż u *C. plumosus* i trzy razy więcej niż u skąposzczetów *Tubifex* (ZEBE 1991). Wysokie wymagania energetyczne *C. riparius* podczas anoksji należy przypisać wysokim kosztom osmoregulacji.

Wprawdzie szybkość metabolizmu *C. riparius* podczas anoksji (15%) jest stosunkowo niska, ale znane są organizmy, u których spowolnienie tego szlaku metabolicznego jest

jeszcze wyraźniejsze (rzędu 2–5%). Większość taksonów, uznawanych za tolerancyjne na deficyty tlenowe, osiąga od 5 do 30% szybkości metabolizmu, w porównaniu tym uzyskiwanym przy normalnym stężeniu tlenu (REDEKER i ZEBE 1988). I co ważne, a jednocześnie różni *C. riparius* od innych bezkręgowców, zwiększenie ilości tlenu w środowisku nie koreluje z gwałtownym przyspieszeniem szybkości metabolizmu. Co więcej, wysokie wymagania energetyczne podczas powrotu do normoksji są konieczne nie tylko dla usunięcia końcowych produktów metabolizmu, ale także dla przywróceniu puli fosfagenu oraz ATP. W pierwszym okresie powrotu do normalnego stężenia tlenu larwy wyglądają jak „napompowane” (efekt zaburzeń osmoregulacji) i nie są w stanie poruszać się. Długi powrót z hypoksji to przede wszystkim czas „uruchamiania” aerobowych enzymów, które są nieaktywne podczas anoksybiozy (PENTTINEN i HOLOPAINEN 1995).

ZMIANA METABOLIZMU WODZIENI (CHAOBORIDAE) W CYKLU DOBOWYM

W przeciwieństwie do z reguły bensovych Chironomidae, które z niedostateczną ilością tlenu mogą się borykać przez dłuższy czas, larwy innych muchówek, wodzeni, Chaoboridae (Diptera), żyją naprzemiennie w środowisku pozbawionym tlenu (w ciągu dnia spoczywają w odtlenionym hipolimnionie jezior czy zbiorników zaporowych, często zagrzebane w osadach dennych, w stanie anoksybiozy) i z dużą ilością tlenu (nocą migrują ku powierzchni dobrze natlenionej wody, epilimnionu, gdzie intensywnie oddychają i zaspokajają swoje potrzeby pokarmowe żerując na zooplanktonie). Te ich pionowe wędrówki zdeterminowane są unikaniem drapieżników (ryb), które do lokalizacji ofiar posługują się wzrokiem. Tak więc larwy wodzeni, *Chaoborus crystallinus*, naprzemiennie oddychają aerobowo i anaerobowo. Muchówki te nie magazynują glikogenu, ale jabłczan i właśnie ten związek zużywają podczas pierwszego okresu

anoksji. Kończącym produktem metabolizmu jabłczanu jest nie etanol, jak u larw *Chironomus*, ale bursztynian, a po dalszych 12 godzinach anoksji, alanina. Taki metabolizm pozwala im przetrwać nawet do 24 godzin w warunkach beztlenowych (w temperaturze 14°C). Po zakończeniu fazy anoksybiozy następuje faza wzmożonego tempa oddychania i końcowe produkty przemiany materii ulegają rozkładowi; stężenie alaniny spada powoli, natomiast bursztynian jest gwałtownie usuwany z organizmu (ENGLISHE i współaut. 1982).

Reasumując mówione powyżej mechanizmy adaptacji bezkręgowców, głównie owadów, do anoksji i hypoksji wskazują na ich ogromną różnorodność, od morfologicznych po behawioralne i metaboliczne. Pozwala to organizmom żyjącym w okresowo lub permanentnie ekstremalnych warunkach na przetrwanie i rozwój.

ADAPTACJE OWADÓW (CHIRONOMIDAE) DO ANOKSJI I HYPOKSJI

Streszczenie

Owadom, zarówno tym lądowym jak i wodnym, w dłuższym lub krótszym przedziale czasowym, może brakować tlenu. Do środowisk o okresowo pojawiających się niskich stężeniach lub brakach tlenu należą ekosystemy wodne, zamrażające woda i gleba, tereny wysokogórskie oraz siedliska takie jak prze-

wód pokarmowy, zwłaszcza kopytnych, odchody, padlina, butwiejące drewno czy ziarno (magazyny zbożowe). Na powtarzające się z różną częstotliwością deficyty tlenu, czy to w wyniku nadmiernego obniżenia jego stężenia (hypoksja) lub całkowitego braku (anoksja) owady reagują w rozmaity sposób: poprzez

zmianę fizjologii (przejsięcie z metabolizmu aerobowego na anaerobowy), behawioru lub/i morfologii (zwiększenie objętości systemu tchawkowego).

W tym artykule zwrócono również uwagę na adaptacje dwu licznych w ekosystemach słodkowodnych grup muchówek: Chironomidae i Chaoboridae (Diptera). Larwy wielu gatunków Chironomidae charakteryzuje wysoka zawartość hemoglobiny (magazynują tlen); z powodu wysokiej koncentracji tego związku nazywane są bloodworms. Gdy ilość tlenu drastycznie spada larwy przestawiają metabolizm z aerobowego na anaerobowy, a końcowym produktem przemian glikogenu jest etanol. Alkohol ten pozwala osiągać wysoki poziom ATP podczas anoksji. W przeciwieństwie do z reguły bentosowych Chironomidae, które z niedostateczną ilością tlenu mogą się zmagać przez krótszy lub dłuższy czas, larwy

wodzieni (Chaoboridae) żyją naprzemiennie w środowisku pozbawionym tlenu i dobrze natlenionym. W ciągu dnia, w stanie anoksybiozy, spoczywają przy dnie oddlenionego hipolimnionu jezior czy zbiorników zaporowych, a nocą migrują ku powierzchni dobrze natlenionej wody epilimnionu, gdzie intensywnie oddychają i żerują na zooplanktonie. Te ich pionowe wędrówki zdeterminowane są unikaniem drapieżników (ryb), które przy lokalizacji ofiar posługują się wzrokiem. Wodzenie nie magazynują glikogenu, ale jabłczan i właśnie ten związek zużywają podczas pierwszego okresu anoksji. Kończącym produktem metabolizmu jabłczanu jest początkowo bursztynian, a później alanina. Nocą w powierzchniowej warstwie wody, następuje faza wzmożonego tempa oddychania i końcowe produkty przemiany materii ulegają rozkładowi.

INSECT ADAPTATIONS (CHIRONOMIDAE) TO ANOXIA AND HYPOXIA

Summary

Insects show remarkable adaptations to life in terrestrial or aquatic habitats with periodically lower (hypoxia) or absent oxygen contents (anoxia). To these kind of habitats belong aquatic systems, ice encasement, high altitudes, and microhabitats such as mammalian alimentary tracts, carrion, dung, wood and grains. In these environments many insect taxa may exhibit one or two of the main patterns of adaptations: the ability to switch from aerobic to anaerobic metabolism, to alter behavior or to enlarge tracheal system volumes.

In this review special attention was paid to physiology of two common freshwater dipteran families: Chironomidae and Chaoboridae, with different modes of life. Many species of chironomid larvae

(known as bloodworms) possess hemoglobin, which store oxygen. When hemoglobin oxygen is depleted chironomid larvae rely on alcoholic fermentation (from glycogen) for anaerobic energy production. Thanks to ethanol larvae are able to maintain high level of ATP during anoxic exposure. In contrast to the permanently benthic chironomids chaoborid larvae exhibit daily migration. During daylight *Chaoborus* larvae rest in anoxic mud (anaerobiosis) and at this time rely on malate fermentation with principal end products, succinate, while at night they move into normoxic surface water to feed on zooplankton and to restore the high concentration of malate.

LITERATURA

- 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.
- BENKE A. C., WALLACE J. B., HARRISON J. W., KOEBEL J. W., 2001. *Food web quantification using secondary production analysis: predaceous invertebrates of the snag habitat in a subtropical river*. Freshwat. Biol. 46, 329-346.
- BERG M. B., 1995. *Larval food and feeding behavior*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, 136-168.
- BERG M. B., HELLENTHAL R. A., 1991. *Secondary production of Chironomidae (Diptera) in a north temperate stream*. Freshwat. Biol. 25, 497-505.
- 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.
- DALY H. V., DOYEN J. T., PERCELL III A. H., 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, New York.
- DANKS H. V., 1996. *The wider immigration of studies on insect cold-hardiness*. Eur. J. Entomol., 93, 383-403.
- DANKS H. V., 1999. *Life cycles in polar arthropods - flexible or programmed?* Eur. J. Entomol. 96, 83-102.
- DANKS H. V., 2004a. *Seasonal adaptations in arctic insects*. Integr. Comp. Biol. 44, 85-94.
- DANKS H. V., 2004b. *The role of insect cocoons in cold conditions*. Eur. J. Entomol. 101, 433-437.
- DANKS H. V., KUKAL O., RING R. A., 1994. *Insect cold-hardiness: insights from the Arctic*. Arctic 47, 391-404.
- DELETTRE Y. R., 1988. *Chironomid wing length, dispersal ability and habitat predictability*. Holarct. Ecol. 11, 166-170.
- DONAHAYE E., 1990. *Laboratory selection of resistance by the red flour beetle *Tribolium castaneum* (Herbst), to an atmosphere of low oxygen concentration*. Phytoparasitica 18, 189-202.
- DUKOWSKA M., MICHAŁOWICZ J., GRZYBKOWSKA M., 2011. *Metal accumulation in sediments and*

- insect larvae in weakly polluted small lowland river*. Environ. Monit. Assess, w druku.
- ENGLISH H., OPALKA D., ZEBE E., 1982. *The anaerobic metabolism of larvae of the midge Chaoborus crystallinus*. Insect Biochem. 12, 149–155.
- GŁOWACKI Ł., GRZYBKOWSKA M., DUKOWSKA M., PENCZAK T., 2011. *Effects of damming a large lowland river on chironomids and fish assessed with (multiplicative partitioning of) true/Hill biodiversity measures*. River Res. Applic. DOI: 10.1002/rra.1380
- 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., 2006. *Jak przetrwać w skrajnie trudnych warunkach? Adaptacje ochotek*. Kosmos 55, 197–207.
- 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., 2002. *Communities of Chironomidae (Diptera) above and below a reservoir on a lowland river: long-term study*. Anns. zool. 52, 235–247.
- HALKIEWICZ A., 2005. *Subfossil remains of Chironomidae from two shallow lakes representing extreme alternative states*. Studia Quaternaria, 22, 45–49.
- HOBACK W. W., STANLEY D. W., 2001. *Mini review. Insects in hypoxia*. J. Insect Physiol. 47, 533–542.
- KAJAK Z., 1997. *Chironomus plumosus – what regulates its abundance in a shallow reservoir*. Hydrobiologia 342/343, 133–142.
- KLOSS M., 2005. *Identification of subfossil plant communities and palaeohydrological changes in raised mire development*. Monogr. Bot. 94, 81–116.
- KONSTANTINOV A. S., 1958. *Biologija chironomid i ich razwedene*. Trudy Saratov. Otd. Kasp. Fil. 5, 1–363.
- KORNIJÓW R., STRAYER D. L., CARACO N. F., 2010. *Macroinvertebrate communities of hypoxic habitats created by an invasive plant (Trapa natans) in the freshwater tidal Hudson River*. Fundam. Appl. Limnol., Arch. Hydrobiol. 176, 199–207.
- KUBOVČIK V., BETÁK M., 2004. *Ninety years of environmental changes in Lake Vyšné Temnosmrečkinské Pleso (The High Tatra Mountains, Slovakia) inferred from chironomid records (Diptera, Chironomidae)*. Acta Fac. Ecol. 12 (Suppl. 1), 85–92.
- LENCIONI V., 2004. *Survival strategies of freshwater insects in cold environments*. J. Limnol. 63 (Suppl. 1), 45–55.
- LIGHTON J. R. B., 1998. *Notes from underground: towards ultimate hypotheses for cyclic, discontinuous gas-exchange in tracheate arthropods*. Am. Zool. 38, 483–491.
- LINDEGAARD C., 1989. *A review of secondary production of zoobenthos in freshwater ecosystems with special reference to Chironomidae (Diptera)*. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 3, 231–240.
- LOUDON C., 1988. *Development of Tenebrio molitor in low oxygen level*. J. Insect Physiol. 34, 97–105.
- LOUDON C., 1989. *Tracheal hypertrophy in mealworms: design and plasticity in oxygen supply system*. J. Exp. Biol. 147, 217–235.
- OSMULSKI P., LEYKO W., 1986. *Structure, function and physiological role of Chironomus hemoglobin*. Comp. Biochem. Physiol. 85B, 701–722.
- PAIM U., BECKEL W. L., 1964. *Effects of environmental gases on the motility and survival of larvae and pupae of Orthosoma brunnem (Forster) (Col. Cerambycidae)*. Can. J. Zool. 42, 59–69.
- PARK S.-Y., CHOI J., 2009. *Genotoxic effects of non-ylphenol and bisphenol a exposure in aquatic biomonitoring species: freshwater crustacean, Daphnia magna, and aquatic midge, Chironomus riparius*. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 83, 463–468.
- PENTTINEN O. P., HOLOPAINEN I. J., 1995. *Physiological energetics of a midge, Chironomus riparius Meigen (Insecta, Diptera): normoxic heat output over the whole life cycle and response of larva to hypoxia and anoxia*. Oecologia 103, 419–424.
- PLÓCIENNIK M., 2010. *Non-biting midges (Diptera, Nematocera) succession in Zabieniec bog and palaeo-lake through the late Weichselian and Holocene*. Rozprawa doktorska, Biblioteka UŁ.
- PORINCHU D. F., MACDONALD G. M., 2003. *The use and application of freshwater midges (Chironomidae: Insecta: Diptera) in geographical research*. Progr. Phys. Geogr. 27, 378–422.
- REDECKER B., ZEBE E., 1988. *Anaerobic mechanisms in aquatic insect larvae: studies on Chironomus thummi and Culex pipiens*. J. Comp. Physiol. B 158, 307–315.
- ROSSARO B., 1991. *Chironomids and water temperature*. Aquatic Insects 13, 87–98.
- SCHMIDT-NIELSEN K., 2008. *Fizjologia zwierząt. Adaptacja do środowiska*. PWN, Warszawa.
- SCHOLZ F., ZERBST-BOROFKA I., 1998. *Environmental hypoxia affects osmotic and ionic regulation in freshwater midge-larvae*. J. Insect Physiol. 44, 427–436.
- ŚLUSARCZYK M., 1998. *Diapauza jako strategia przetrwania*. Wiad. ekol. 44, 279–303.
- SÖDERSTRÖM O. E. L., BRANDL D. G., MACKAY B., 1990. *Responses of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) life stages to high carbon dioxide or low oxygen atmospheres*. J. Econ. Entomol. 83, 472–475.
- SOSZYŃSKA A., 2004. *The influence of environmental factors on the supranivean activity of flies (Diptera) in Central Poland*. Eur. J. Entomol. 101, 481–489.
- SOSZYŃSKA A., 2005. *Naśnieżne muchówki (Diptera) i wojsiki (Mecoptera) Wzniesień Łódzkich*. Rozprawa doktorska, Biblioteka UŁ.
- THIENEMANN A., 1954. *Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden*. Binnengewässer 20, 1–834.
- TOKESHI M., 1995. *Production ecology*. [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 269–296.
- TOPP W., RING R. A., 1988. *Adaptations of Coleoptera to the marine environment. II. Observations on rove beetles (Staphylinidae) from rocky shores*. Can. J. Zool. 66, 2469–2474.
- ZEBE E., 1991. *Arthropods*. [W:] BRYANT C. (red.) *Metazoan life without oxygen*. Chapman and Hall, London, 218–237.