

KAMIL HUPAŁO, GRZEGORZ TOŃCZYK

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii  
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska  
Uniwersytet Łódzki  
Banacha 12/16, 90-237 Łódź  
E-mail: hrupeq@gazeta.pl*

## WAŻKI (ODONATA) SIEDLISK WYSOKOGÓRSKICH

### WSTĘP

Góry stanowią ekosystem, w którym panują specyficzne warunki zmieniające się wraz z wysokością, co znajduje swoje odbicie w piętrowym układzie elementów budujących siedliska górskie. Z kolei piętrowy układ siedlisk ma kluczowe znaczenie dla występujących tam organizmów. Góry występują na wszystkich kontynentach, we wszystkich strefach klimatycznych. Szacuje się, że rejony górskie stanowią ok. 20% całej powierzchni Ziemi, przy czym największe takich obszarów występuje w Eurazji, w strefie umiarkowanej (NAGY i GRABHERR 2009).

Między obszarami nizinnymi a górkimi występuje wiele różnic dotyczących zarówno warunków klimatycznych, jak i składu gatunkowego fauny i flory. Różnice te są porównywalne do tych, jakie mają miejsce od równika do biegunów. Zmianom tym towarzyszy przede wszystkim spadek różnorodności biologicznej oraz znacząca redukcja biomasy wraz ze wzrostem wysokości. Dobrym miejscem do obserwacji zmian środowiska związanych z wysokością są tropikalne lasy deszczowe znajdujące się u podnóża gór w okolicach równika. Przykładami takich miejsc mogą być Andy w północnej części Kolumbii (Nevada de Santa Marta) oraz prowincja Papua w Indonezji, w sąsiedztwie góry Jaya. Tam, na przestrzeni niecałych 30 km, można obserwować zmiany od lasu deszczowego, przez pasmo lasów górskich oraz pozbawionej drzew strefy alpejskiej, aż

do szczytów pokrytych lodem lodowcowym, a amplituda temperatur może osiągać nawet 30°C. Istnieje silny związek pomiędzy zmianami klimatu a wzrostem wysokości, co stanowi podstawę do interpretacji zmian zachodzących zarówno w ekosystemach lądowych, jak i wodnych, występujących w środowisku górskim, które mają wpływ na bogactwo gatunkowe roślin oraz zwierząt tam żyjących (NAGY i GRABHERR 2009).

Różnorodność gatunkowa roślin naczyniowych zmniejsza się wraz ze wzrostem wysokości, jednak spadek ten często nie jest liniowy, ponieważ liczba gatunków roślin zwiększa się często w strefach ekotonowych, na granicy pięter górskich. Nieco inaczej sprawa wygląda w przypadku endemitów, których większe bogactwo gatunkowe znajduje się na większych wysokościach. Oszacowano na przykładzie Europy, że na każdy spadek temperatury o 1°C lub wzrost wysokości o 200 m, różnorodność biologiczna zmniejsza się średnio o 3 gatunki. Dodatkowo, oprócz spadku liczby gatunków, występują też zmiany w morfologii i wielkości roślin. Zwykle w wyższych partiach mamy do czynienia z formami karłowatymi (SPEHN i KÖRNER 2010).

Podobnie jak u roślin, tak i u zwierząt wraz ze wzrostem wysokości notuje się spadek liczby gatunków. Większość kręgowców zasiedlających tereny górskie występuje znacznie poniżej 3000 m n.p.m. i jedynie niektóre gatunki na stałe zamieszkują strefę niwalną czy subniwalną, podczas gdy bezkręgowce znacznie lepiej radzą sobie na

wyższych wysokościach. Dowodem może być chociażby fakt, że w Himalajach na wysokości ok. 5000 m n.p.m. zanotowano jedynie bezkręgowce, a dokładniej 19 rodzajów mechowców (Acari: Oribatida). W najwyższych strefach górskich najczęściej spotykane grupy bezkręgowców to roztocza, wrotki, nicienie, niesporczaki, skoczogonki, ale też pająki, muchówki i motyle (NAGY i GRABHERR 2009).

Dobrym przykładem rozmieszczenia zwierząt w górach są ważki. Odonata wykazują wraz ze wzrostem wysokości spadek liczby gatunków, jednak istnieje grupa takich, które występują jedynie na dużych wysokościach. Co ciekawe, wykazują one szereg przystosowań do życia w tych trudnych warunkach. Celem tego opracowania jest charakterystyka populacji występujących w górach oraz analiza dotycząca zmian różnorodności gatunkowej ważek na obszarach górskich, w różnych częściach świata.

W habitatach górskich warunki atmosferyczne oraz siedliskowe zmieniają się często wraz z wysokością, np. wraz ze wzrostem wysokości zmniejsza się temperatura powietrza. Ponadto, zmniejsza się też roczna amplituda temperatur. Nie oznacza to jednak, że w taki sam sposób zmienia się amplituda w skali dobowej; często zdarza się, iż duża różnica temperatur w ciągu doby powoduje, że organizmy żyjące w górach narażone są na stres termiczny, zarówno w klimacie tropikalnym, jak i w umiarkowanych strefach alpejskich. Przeciętny spadek temperatury na każde 100 m wysokości to  $0,6^{\circ}\text{C}$ . Na temperaturę powierzchni zbrocza ma wpływ jego ekspozycja, co powoduje różnice w wysokości występowania pięter roślinnych na stokach południowych i północnych (SPEHN i KÖRNER 2010).

Podobnie jak temperatura, także ciśnienie maleje ze wzrostem wysokości, ale tu zależność nie jest liniowa, więc im wyższe położenie, tym większa różnica wysokości potrzebna jest, by nastąpił jednostkowy spadek wartości ciśnienia. Wzrost wysokości powoduje też spadek ciśnienia parcjalego poszczególnych gazów w powietrzu, ale w stałej proporcji względem siebie. Jednakże mało prawdopodobne jest, by mniejsze ciśnienie cząstkowe limitowały występowanie niektórych gatunków zwierząt czy roślin. Z drugiej strony, znaleziono przykłady, w których faktycznie niektóre zwierzęta są ograniczane przez czynniki związane z ciśnieniem atmosferycznym, jak choćby maksymalna wysokość gniazdowania ptaków. W ich przypadku porowatość skorupki jaja zwiększa się ze spadającym ciśnieniem parcjalego dwutlenku węgla, by zwiększyć przepływ gazów. U owadów wraz ze spadkiem ciśnienia

zmniejsza się utrata ciepła, a spadek ciśnienia cząstkowego tlenu wpływa na ich rozwój oraz fizjologię. Uważa się, że niższe ciśnienie parcjale tlenu ma bardziej negatywny wpływ na różnorodność zwierząt niż roślin (NAGY i GRABHERR 2009).

Ilość opadów zazwyczaj wzrasta ze wzrostem wysokości do momentu, gdy osiągnie pewne maksimum w strefie chmur, powyżej którego maleje. W klimatach borealnym i umiarkowanym ilość opadów wzrasta do 3500–4000 m n.p.m. Z kolei w innych szerokościach geograficznych sytuacja jest bardziej skomplikowana, a ilość opadów zależy ponadto od położenia gór, ogólnego systemu cyrkulacji wody oraz zmian klimatu (NAGY i GRABHERR 2009).

Ważki są owadami dwuśrodowiskowymi. Ich larwy żyją w środowisku wodnym, a osobniki dorosłe w lądowym, jednak nadal w pobliżu wody, dlatego zarówno na obszarach nizinnych, jak i terenach górskich, niezbędna jest dla nich obecność zbiorników wodnych (CORBET 1999). Zachowania rozrodcze ważek są skomplikowane i opierają się w dużej mierze na terytorializmie samców, które po sekwencji zachowań rozrodczych formują z samicą tzw. tandem. Jaja składane są przez samice w tkanki roślinne, bądź też na powierzchni roślin wodnych lub wody. Ważki przechodzą przeobrażenie niezupełne. Z jaj wylęgają się larwy, których rozwój przebiega w wodzie i trwa od 20 dni nawet do kilku lat. Na poziomie osobniczym rozwój zależy głównie od temperatury wody, dostępności pokarmu i presji drapieżniczej. Kiedy nadchodzi czas wylotu, larwy wychodzą z wody na rośliny, gałęzie, pnie lub kamienie. Tam następuje wychodzenie imago z osłonki larwalnej, trwające do kilku godzin, a następnie pompowanie hemolimfą skrzydeł oraz odwołka. Czas życia imago wynosi od kilkunastu do kilkudziesięciu dni, jednak zdarzają się również gatunki hibernujące, których długość życia może osiągać rok. Ważki zasiedlają niemal wszystkie rodzaje środowisk wodnych poza wodami słonymi, chociaż odnotowano gatunki rozwijające się w wodach słonawych. Przy wyborze siedliska owady te kierują się temperaturą i barwą wody, polaryzacją światła, prędkością przepływu, strukturą roślinności oraz rodzajem dna. Opisano przypadki, gdy ważki omyłkowo wybierały do znoszenia jaj lub utrzymywania terytoriów folie pokrywające grządki warzyw, plamy oleju czy karoserie samochodów (BERNARD i BUCZYŃSKI 2012).

## WAŻKI TERENÓW GÓRSKICH

Głównymi czynnikami stanowiącymi o specyfice górskich ekosystemów wodnych są

przede wszystkim niska temperatura oraz charakterystyczna rzeźba terenu, wynikająca z form polodowcowych. Czapy lodowe, lodowce, sezonowa pokrywa śniegowa, zamrażanie ziemi czy pokrycie zbiorników lodem wpływa na obecne w górach habitaty wodne, a co za tym idzie, na organizmy w nich żyjące. Typowymi siedliskami słodkowodnymi w strefie alpejskiej są strumienie glacialne, cieki powstałe przez topnienie lodowców, oraz stawy i jeziora polodowcowe. Woda w strumieniach zasilanych przez lodowce osiąga temperaturę ok. 0°C, jednak latem w dalszej części cieku może dochodzić do 10°C. To właśnie wtedy, w wyniku wyższej temperatury i opadów, poziom wody osiąga swoje maksimum. Podczas wyżówek, czyli okresowych, wysokich stanów wody w rzece, wywołanych zwiększonym zasileniem koryta podczas opadów lub roztopów, oraz bezpośrednio po ich ustąpieniu, może następować miejscowa destabilizacja warunków siedliskowych. Cieki o szybkim, turbulentnym przepływie niosą dużo osadów żwirowych oraz piaskowych, które stanowią środowisko życia dla pionierskich organizmów roślinnych i zwierzęcych. Z kolei stawy oraz jeziora polodowcowe są często pokryte lodem, co sprawia, że przez ok. 7–9 miesięcy w roku panuje tam niska temperatura oraz jest słaby dostęp światła. Na przestrzeni roku, szczególnie w płytkich zbiornikach, dzienna amplituda temperatur jest bardzo wysoka. Podobnie jak inne zbiorniki wodne w górach, jeziora bywają ubogie w składniki mineralne, a ze względu na wysokie położenie są narażone na silne promieniowanie UV (NAGY i GRABHERR 2009).

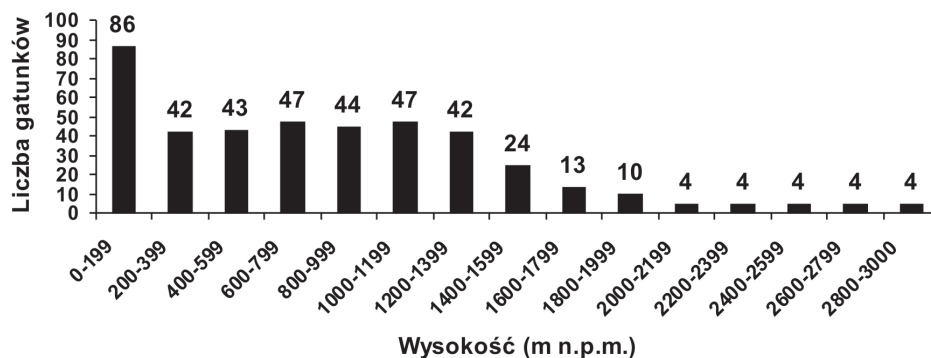
Ze względu na surowość warunków panujących w rejonach górskich, występowanie ważek w siedliskach wysokogórskich możliwe jest jedynie dzięki odpowiedniemu wykorzystywaniu czasu oraz miejsca, w których temperatura, a co za tym idzie, warunki życia są dogodniejsze. To z kolei potwierdza, że przedstawiciele Odonata wykazują szczególne zdolności dostosowania się do rozwoju i życia w warunkach górskich.

Najwyższe wysokości, na których zaobserwowano dorosłe ważki, znacznie przekraczają wartości, na których występują stałe populacje. Mimo iż ważki są dobrymi lotnikami, żyją w dość wąskiej, kilkudziesięciometrowej warstwie powietrza nad ziemią i rzadko przemieszczają się w pionie. Jest zatem niemal pewne, że ważki zanotowane na najwyższych wysokościach zostały tam wyniesione przez prądy powietrzne. Przykładowo, obecność osobnika *Pantala flavescens* (Fabricius) w Himalajach na wysokości około 6200 m n.p.m. stwierdzono niedługo po monsunie (CORBET 1999).

Zmiany w rozmieszczeniu gatunków związane z wysokością wiążą się zazwyczaj ze spadkiem różnorodności. Wraz ze wzrostem wysokości zanikają nawet gatunki powszechnie występujące w niższych rejonach. Ciekawe jest jednak to, że niektóre gatunki występują najliczniej właśnie na dużych wysokościach. Przykładem może być *Epiophlebia laidlawi* (Tillyard), która występuje we wschodnich Himalajach tylko między 1800 a 2700 m n.p.m. (DAVIES 1992) czy *Aeshna minuscula* McLachlan pojawiająca się w prowincji Natal w RPA wyłącznie na wysokościach pomiędzy 1800 a 2000 m n.p.m. (SAMWAYS 1989).

Obecność ważek na dużych wysokościach ściśle wiąże się z szerokością geograficzną, na której występują. Duża część gatunków ma szeroki zakres wysokości, na których może występować, ale jedynie w wąskim obszarze szerokości geograficznej. Przeprowadzono badania w Górach Smocznych na terenie Republiki Południowej Afryki w okolicach 29°S (SAMWAYS 1989). Wzdłuż 200 kilometrowego transektu prowadzono pomiary różnorodności gatunkowej od poziomu morza 0 m n.p.m. do 3000 m n.p.m. Wykazały one (Ryc. 1) sukcesywny spadek liczby gatunków wraz ze wzrastającą wysokością: od 0 do 200 m zanotowano 86 gatunków, od 200 do 1400 m było ich ok. 43, z kolei powyżej 2400 m znaleziono tylko 4 gatunki.

Niska temperatura powietrza w połączeniu z wystawieniem na silny wiatr są praw-



Ryc. 1. Zmiana liczby gatunków w zależności od wysokości w prowincji Natal, RPA (Samways 1989, zmieniona).



dopodobnie, obok braku siedlisk dogodnych dla rozwoju ważek, głównymi czynnikami ograniczającymi ich występowanie w górach, powyżej linii drzew. Dlatego pojawienie się stałych populacji Odonata w takich warunkach musi zachodzić przy skutecznym wykorzystaniu środowiska. W wysokich partiach peruwiańskich Andów, gdzie warunki są niezwykle trudne dla ważek, na wysokości powyżej 4600 m występuje stała populacja osobników *Rhionaeshna peralta* (Ris). Jest to możliwe dzięki specyficznemu ukształtowaniu terenu, jego naturalnemu obniżeniu, w którym ważki znajdują schronienie przed wiatrem. Dodatkowo, gleba ocieplana jest przez cieki termalne, a kiedy chmury ograniczają dostęp słońca, osobniki chronią się w trawie, absorbując ciepło z nagrzaną ziemi (CORBET 1999). Ciekawymi i bardzo charakterystycznymi cechami populacji występujących w górach są zmiany morfologiczne oraz dostosowanie pewnych cech ekologicznych. Rozwój takich gatunków jest często spowolniony, a gatunki, które w warunkach nizinnych zamykają cykl rozwojowy w przeciągu jednego roku, w górach wykazują kilkuletni okres rozwoju. Rozmiary imagines ważek wysokogórskich są na ogół mniejsze niż gatunków nizinnych, by zminimalizować utratę ciepła. Oprócz tego, ważki dostosowują swoją aktywność dobową, aby jak najefektywniej wykorzystywać czas, w którym temperatura jest wyższa. Osobniki przechodzące pełny rozwój na dużych wysokościach charakteryzują się również ciemniejszym ubarwieniem, co znacznie ułatwia im absorpcję ciepła (CORBET 1999).

Szczególnie preferowanymi przez owady siedliskami w górach są torfowiska. Stanowią one swego rodzaju „hotspoty” dla owadów wodnych, oferując łagodny termiczny mikroklimat w chłodnym środowisku. Średnia temperatura latem w tych zbiornikach jest znacznie wyższa niż w innych rozlewiskach na podobnej wysokości, dzięki temu, że ciemna woda oraz ciemno zabarwiony torf lepiej absorbują światło w ciągu dnia, a w ciągu nocy pod wodą występuje inwersja temperatury. Z kolei zimą gruba warstwa śniegu zapobiega spadkowi temperatury wody poniżej 0°C. Dobrą ilustracją jest fakt, że wszystkie ważki żyjące w górach we wschodniej Szwajcarii na wysokości 1800-2200 m zasiedlają habitaty torfowiskowe.

Niskie temperatury w nocy na dużych wysokościach sprawiają, że ważki nocą przebywają w pobliżu wody, gdzie jest cieplej niż poza nią, a dla dodatkowego utrzymania ciepła mogą nawet zanurzać się w wodzie, co czynią np. samce z gatunku *Enallagma civile* (Hagen) podczas chłodnych nocy. Zja-

wisko to odnotowywane jest najczęściej u ważek z podrzędu Zygoptera (CORBET 1999).

Pora roku oraz pora dnia, w której pojawiają się ważki, ma ścisły związek z temperaturą otoczenia. Kiedy w alpejskich rejonach Colorado, w lipcu, na wysokości 3000 m larwy *Somatochlora semicircularis* (Selys) opuszczają wodę, na zewnątrz wciąż panuje mróz. Dlatego, spędzając zimną noc w relatywnie ciepłej wodzie, wylatują one tuż po wschodzie słońca, by jak najdłużej być wystawionym na działanie promieni słonecznych (WILLEY 1974).

Niektóre ważki występujące na terenach górskich potrafią przetrzymać mróz oraz częste opady. Zaobserwowano na przykład, że niektóre osobniki z rodzaju *Sympetrum* Newman mogą wytrzymać temperatury jesienią dochodzące do -8°C, potrafiąc nawet latać ze skrzydłami pokrytymi warstwą zamrożonej rosy (CORBET 1999). Obserwowano również setki *Rhionaeshna peralta* latających na wysokości 1260 m tuż po obfitym opadzie śniegu w Kanadzie (KIAUTA i KIAUTA 1994).

#### WAŻKI TERENÓW GÓRSKICH NA ŚWIECIE

Dotychczas opisano 5680 gatunków ważek. Ocenia się, że rząd Odonata jest dobrze poznany, a sugerowana liczba gatunków tych owadów szacowana jest na 7000. Żyją one we wszystkich regionach biogeograficznych oprócz Antarktydy, a największa ich różnorodność występuje w strefach tropikalnych oraz orientalnych (KALKMAN i współaut. 2008). Jednakże ze skamieniałości odnalezionych na Carapace Nunatak, w South Victoria Land na Antarktydzie wiadomo, że w okresie jury, czyli ok. 150-200 mln lat temu, kiedy na tym kontynencie temperatura była wyższa niż dziś, a co za tym idzie, warunki były korzystniejsze, ważki były tam obecne. CARPENTER (1969) odnalazł tam skrzydło osobnika należącego do podrzędu Anisozygoptera, którego nazwał *Caraphlebia antarctica*.

Góry są ekosystemem azonalnym, co oznacza, że występują one w różnych strefach Ziemi, a więc odonatofauna będzie różna w zależności od kontynentu. Literatura dotycząca ważek terenów górskich jest bardzo bogata, dlatego ilustrujemy zmiany składu gatunkowego na różnych kontynentach oraz na różnych wysokościach na podstawie wyboru istotniejszych prac.

W Afryce jednym ze szczytów istotnych ze względu na występujące tam ważki, jest Góra Mulanje w Malawi, będąca samotnym masywem górskim osiagającym ok. 3000 m n.p.m. DIJKSTRA (2004) przeprowadził w tym

masywie badania stanowisk położonych na różnych wysokościach. W sumie odnotował obecność 65 gatunków ważek, z czego 21 (32%) znaleziono na wysokości powyżej 1500 m. Co ciekawe, część z nich, jak np. *Africalagma sinuatum* (Ris), *Proischnura subfurcatum* (Selys) czy *Porpax risi* Pinhey, znaleziono tylko na dużych wysokościach, powyżej 1500 m. Na uwagę zasługuje też obecność *Oreocnemis phoenix* Pinhey, gatunku endemicznego dla Góry Mulanje, który nie występuje poza tym obszarem. Do innych gatunków charakterystycznych dla terenów górskich w Afryce należy *Notogomphus mathaiaae* Clausnitzer i Dijkstra, gatunek odkryty w 2005 r. i występujący jedynie na górze Elgon, na wysokościach 2250–2930 m n.p.m. Z kolei *Platycypha amboniensis* (Martin) została zanotowana tylko na wysokościach pomiędzy 1590 a 2345 m na zboczach góry Kenia, a *Pseudagrion bicoeruleans* (Martin) jest gatunkiem typowym dla wysokości przekraczających 2500 m (CLAUSNITZER i współaut. 2011). Wszystkie wymienione gatunki są wpisane do Czerwonej Księgi Gatunków Zagrożonych (BAILLIE i współaut. 2004).

W Instituto de Ciencias Naturales w Bogocie dokonano przeglądu zebranych tam ważek z różnych rejonów Kolumbii, a co za tym idzie, z różnych wysokości. Na 91 zgromadzonych gatunków, cztery występowały na wysokościach powyżej 2500 m n.p.m.: *Anax amazili* (Burmeister), *Triacanthagyna septima* (Selys in Sagra), *Rhionaeschna marchali* (Rambur) oraz *Sympetrum gilvum* (Selys), który występował jedynie na wysokości między 2640 a 3200 m n.p.m. (PALACINO-RODRÍGUEZ 2009). Z kolei w peruwiańskich Andach przeprowadzono badania terenowe poszukując 9 określonych gatunków ważek, w zakresie od poziomu morza do szczytu Huascarán (6768 m n.p.m.). Obecność czterech gatunków z rodzaju *Rhionaeschna*: *R. marchali* (Rambur), *R. absoluta* (Calvert), *R. maita* (Förster) i *R. peralta* stwierdzono nie tylko na wysokości powyżej 2000 m., ale także w okolicach 4000 m n.p.m. Ponadto *R. peralta* jest jedyną ważką, która może rozmnażać się na wysokości 5000 m n.p.m. (HOFFMANN 2010).

W Kanadzie, na terenach górskich na obszarze Jukonu, na którym zlokalizowane są Kordyliery, zbadano 33 gatunki występujących tam ważek. W zależności od środowiska życia oraz lokalizacji, podzielono je na kilka kategorii. Do ważek typowo górskich zaliczono *Somatochlora semicircularis* oraz *Aeshna palmata* (Hagen), którą autorzy uznali za prawdopodobnie najpowszechniejszy gatunek w Kordylierach (CANNINGS i CANNINGS 1997).

Z kolei w Meksyku, na obszarze gór Coalcomán wchodzących w skład południowych Kordylierów, na różnych wysokościach znaleziono łącznie 113 gatunków ważek. Czternaście z nich było obecnych tylko na stanowiskach zlokalizowanych na ok. 1000 m n.p.m. (NOVELO-GUTIERREZ i GÓMEZ-ANAYA 2009). Dwa lata później, na tych samych stanowiskach, przeprowadzono ponowne badania odonatofauny, lecz tym razem zbierano jedynie larwy ważek. Na 14 gatunków znalezionych wcześniej, dla 11 stwierdzono obecność ich larw. Oprócz tego, tylko na najwyższym stanowisku, na wysokości 1130 m n.p.m., odnotowano larwy trzech innych gatunków, których osobniki występowały powszechnie również na niższych wysokościach. Do najliczniej występujących gatunków w górach Coalcomán należą: *Hetaerina capitalis* (Selys), *Progomphus zonatus* (Hagen in Selys) oraz *Brechmorhoga tepeaca* (Calvert) (GÓMEZ-ANAYA i współaut. 2011).

W górach Nakanai na Nowej Brytanii (Papua Nowa Gwinea) na terenie Oceanii, określano stan odonatofauny na trzech różnych stanowiskach umieszczonych odpowiednio na wysokości ok. 200, 900 oraz 1600 m n.p.m. Odnotowano obecność 32 gatunków, z czego tylko jeden, *Orthetrum villosovitatum* (Brauer), pojawił się na wysokości 1600 m. Co ciekawe, na wysokości 900 m obecne były 24 gatunki, podczas gdy na 200 m n.p.m. znaleziono ich jedynie 19 (RICHARDS i GAMUI 2011). Inne badania przeprowadzono wzdłuż rzeki Kiewa, na południowym wschodzie Australii, gdzie zaobserwowano łącznie 34 gatunki ważek. Ich rozmieszczenie wskazuje jednak na preferencje strefowe niektórych gatunków. Stanowiska badań umieszczono na skrajnie różnych wysokościach, od 200 do 1700 m n.p.m. i to właśnie ważki, takie jak *Ischnura aurora* (Brauer), *Austrolestes psyche* (Hagen in Selys), *Austroaeschna flavomaculata* Tillyard czy *Synthemis eustalacta* Burmeister, występujące na najwyższych wysokościach, nie były zanotowane na żadnym z niżej położonych miejsc (HAWKING i NEW 1999).

Szacuje się, że w kontynentalnej części południowo-wschodniej Azji występuje ok. 960 gatunków, z czego w samej wschodniej części Himalajów odnotowano ich 355 (MITRA 2002). BORISOV (2009) uznaje za ważki typowo górskie jedynie te gatunki, które można spotkać na obszarach górskich. Wyróżnił on 4 gatunki przypisane do określonych wysokości: *Sympetrum haritonovi* Borisov (1100–3550 m) i *Sympetrum vulgatum decoloratum* (Selys) (650–3000 m) oraz dwa endemity dla Hindukuszu, Tien-Szan oraz Altaju, *Calopteryx samarcandica* Bartenev (650–1500 m) i *Cordulegaster insignis coronatus* (Morton)



Ryc. 2. Zasięg występowania *S. alpestris*, *A. caerulea* oraz *C. bidentata* w Europie (Dijkstra 2006, zmieniona).

(720–3150 m). W Himalajach potwierdzono także obecność ważek z rodzaju *Neallogaster* Cowley: na wysokości 4550 m n.p.m. *Neallogaster latifrons* (Selys), a na 5000 m n.p.m. *Neallogaster schmidti* Asahina. Interesującym jest, że to właśnie w Himalajach odnotowano rekord wysokości, na jakiej znaleziono ważkę; na 6300 m n.p.m. znaleziono pojedynczego osobnika z powszechnie występującego gatunku *Pantala flavescens* (CORBET 1999). Specyficznym endemitem dla Himalajów jest *Epiophlebia laidlawi*, będąca jednym z czterech obecnie żyjących gatunków reliktowych ważek, zaliczanych do podrzędu Anisozygoptera (CARLE 2012, LI i współaut. 2012).

W Szwajcarii przeprowadzono badania odonatofauny w 109 zbiornikach wodnych rozmieszczonych na terenie całego kraju, w tym również w rejonie szwajcarskiej części Alp. Powyżej 1500 m n.p.m. odnotowano 16 gatunków ważek, jednak tylko dla dwóch [*Aeshna caerulea* (Ström) oraz *Somatochlora alpestris* (Selys)] głównym przedziałem wysokości, na jakiej występowały, był zakres pomiędzy 2000 a 2500 m. Powyżej 2500 m n.p.m. nie zaobserwowano żadnej ważki (OERTLI 2010). Na obszarze włoskich Alp, w okolicy Trydentu, podobnie jak w przypadku badań szwajcarskich, najczęściej występującymi gatunkami były *A. caerulea* oraz *S. alpestris*. Na wysokości ok. 2000 m n.p.m. zarejestrowano również osobniki: *Aeshna juncea* (Linnaeus), *Crocothemis erythraea* (Brullé) oraz pięciu gatunków z rodzaju *Sympetrum* (Newman) (MAIOLINI i CAROLLI 2009). Z kolei w Apeninach Centralnych przeprowadzono badania na 31 stawach położonych

na wysokości od 1014 do 2004 m n.p.m. (CARCHINI i współaut. 2005). Z 17 gatunków, których obecność potwierdzono, trzy określono jako gatunki rzadkie w centralnych Włoszech, występujące jedynie w habitatach górskich. Są to *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus), *Lestes dryas* (Kirby) oraz *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) obecna na największej liczbie stanowisk.

Skład gatunkowy polskiej odonatofauny ocenia się obecnie na 73 gatunki, z czego 35 odnotowano na wysokości powyżej 1000 m n.p.m., jednak tylko trzy z nich można uznać za gatunki typowo górskie, występujące wyłącznie na dużych wysokościach. Są to: *Somatochlora alpestris*, *Aeshna caerulea* oraz *Cordulegaster bidentata* (Selys), które mają w Polsce niewielki zasięg występowania, ograniczający się do kilkunastu stanowisk w Sudetach oraz na Pogórzu Karpackim (BERNARD i współaut. 2009). Obecność *S. alpestris* stwierdzono zarówno na terenie Sudetów, między 700 a 1500 m n.p.m., jak i w Karpatach, gdzie w Tatrach ważka ta obecna jest tylko powyżej 1000 m i sięga maksymalnie aż do 1670 m. Osobniki *A. caerulea* odnotowano jedynie na kilku stanowiskach w Sudetach, przy czym obecnie potwierdzono jej występowanie tylko na Równi pod Śnieżką, na wysokości ok. 1425 m n.p.m. Z kolei zasięg występowania *C. bidentata* ograniczony jest prawie wyłącznie do Pogórza Karpackich wraz z trzema stanowiskami w Górach Świętokrzyskich (BERNARD i współaut. 2009). Głównymi miejscami występowania pierwszych dwóch gatunków są Alpy oraz Półwysep Skandynawski, co wynika z tego, że waż-



Tabela 1. Wybrane rekordy wysokości wraz z ważkami tam odnotowanymi (CORBET 1999).

Wysokość (m n.p.m.)	Gatunek	Pasma górskie
3000	<i>Aeshna eremita</i>	Kordyliery
	<i>Ophiogomphus severus</i>	Kordyliery
	<i>Anisogomphus occipitalis</i>	Himalaje
	<i>Cephalaeschna orbifrons</i>	Himalaje
3500	<i>Oreagrion pectingi</i>	Góry Śnieżne
	<i>Aeshna variegata</i>	Andy
	<i>Crocothemis erythrea</i>	Himalaje
	<i>Somatochlora semicircularis</i>	Kordyliery
4000	<i>Sympetrum haritonovi</i>	Himalaje
	<i>Rhionaeschna marchali</i>	Andy
4500	<i>Anax junius</i>	Kordyliery
	<i>Neallogaster latifrons</i>	Himalaje
5000	<i>Protollagma titicacae</i>	Andy
	<i>Neallogaster schmidti</i>	Himalaje
6000	<i>Rhionaeschna peralta</i>	Andy
	<i>Pantala flavescens</i>	Himalaje

ki te są relikdami polodowcowymi. Osobniki *C. bidentata*, oprócz Alp, obecne są także na obszarze Pirenejów oraz na Bałkanach (Ryc. 2) (DIJKSTRA 2006). Najwyższą lokalizacją, na jakiej zaobserwowano dorosłe osobniki ważek, są Wyżnie Mnichowe Stawki, na wysokości 1858 m n.p.m. Co ciekawe, były to ważki z gatunku *Ischnura pumilio* (Charpentier), dla których góry nie są typowym habitatem. Na wysokości 1670 m, na Hali Kondratowej, odnotowano larwy *S. alpestris*, co jest maksymalną wysokością występowania rozwoju larwalnego u ważek w Polsce (TOŃCZYK 2010).

Wyżej wymienione przykłady różnorodności ważek zamieszkujących siedliska górskie na całym świecie ilustrują fakt, że ważki są doskonale przystosowane do funkcjonowania i rozwoju nawet w warunkach ekstremalnych, jakimi niewątpliwie są siedliska wysokogórskie.

## PODSUMOWANIE

W rozmieszczeniu ważek zasiedlających pasma górskie w różnych częściach świata widoczne są zarówno pewne różnice, jak i podobieństwa. Na każdym kontynencie liczba gatunków maleje wraz ze wzrostem wysokości bezwzględnej. Ważki występujące jedynie na terenach górskich, wszędzie wykazują podobne przystosowania do specyficznych warunków tam panujących, jednakże ich skład gatunkowy na określonych wysokościach różni się w zależności od kontynentu oraz pasma górskiego. I tak np. na wysokości 3500 m n.p.m. inne gatunki są

obecne w Andach, a inne w Himalajach czy Kordylierach (Tabela 1). Różnice te wynikają przede wszystkim z położenia łańcuchów górskich w różnych strefach klimatycznych i na różnych kontynentach.

Ze względu na trudne warunki środowiskowe panujące na dużych wysokościach ważki wykształciły szereg przystosowań, dzięki którym mogą rozwijać się i rozmnażać na wysokości nawet 5000 m n.p.m. Nie byłoby to jednak możliwe, gdyby na takiej wysokości nie było żadnego zbiornika wodnego, ponieważ ważki są owadami dwuśrodowiskowymi. Tak więc podstawowym czynnikiem ograniczającym ich występowanie jest brak dostępu do wody, co wraz z niską temperaturą sprawia, że nie odnotowano Odonata na Antarktydzie.

Ważki są owadami ciepłolubnymi i dlatego centrum ich różnorodności przypada na strefy tropikalne oraz orientalne, gdzie średnia temperatura powietrza jest znacznie wyższa niż w innych rejonach globu. Jednak na podstawie badań terenów górskich na różnych kontynentach można stwierdzić, że są gatunki, które potrafiły dostosować się do życia w warunkach ekstremalnych, jakie często panują w siedliskach na dużych wysokościach.

## Streszczenie

Celem tego opracowania jest charakterystyka odonatofauny gór oraz analiza dotycząca zmian w różnorodności gatunkowej ważek na obszarach górskich, w różnych częściach świata. Ważki występują na wszystkich kontynentach oprócz Antarktydy, a największa ich różnorodność występuje w strefach

tropikalnych oraz orientalnych. Jednakże skamieniałości odnalezione na Antarktydzie wskazują na to, że 150-200 mln lat temu ważki były tam obecne.

Ze względu na trudne warunki środowiskowe panujące na dużych wysokościach, ważki siedlisk wysokogórskich wykształciły szereg przystosowań, dzięki którym mogą rozwijać się i rozmnażać na wysokości nawet 5000 m n.p.m. Nie byłoby to jednak możliwe, gdyby na takiej wysokości nie było żadnego zbiornika wodnego, a to ze względu na to, że ważki są owadami dwuśrodowiskowymi. Tak więc podstawowym czynnikiem ograniczającym ich występowanie jest brak dostępu do wody. Najwyższym jak dotąd rekordem wysokości, na jakiej znaleziono ważkę pozostaje wysokość 6300 m n.p.m., na której w Himalajach znaleziono pojedynczego osobnika z powszechnie występującego gatunku *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798).

W rozmieszczeniu ważek zasiedlających pasma górskie w różnych częściach świata widoczne są zarówno pewne różnice jak i podobieństwa. Na każdym kontynencie liczba gatunków maleje wraz ze wzrostem wysokości bezwzględnej. Jednakże skład gatunkowy ważek występujących na określonych wysokościach różni się w zależności od kontynentu oraz pasma górskiego. Tak więc np. na wysokości 3500 m n.p.m. inne gatunki są obecne w Andach, a inne w Himalajach czy Kordylierach. Różnice te wynikają przede wszystkim z położenia tych łańcuchów górskich w różnych strefach klimatycznych i na różnych kontynentach, co przekłada się na skład gatunkowy w danym rejonie.

## LITERATURA

- BAILLIE J. E. M., HILTON-TAYLOR C., STUART S. N., 2004. *2004 IUCN Red List of Threatened Species*. A Global Species Assessment. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge.
- BERNARD R., BUCZYŃSKI P., 2012. *Rząd: Ważki - Odonata (Order: Dragonflies - Odonata)*. [W:] *Zoologia. Tom 2, Część 2, Stawonogi, Tchawkodyszne*. BŁASZAK C. (red.). PWN, Warszawa, 132-145.
- BERNARD R., BUCZYŃSKI P., TOŃCZYK G., WENDZONKA J., 2009. *Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- BORISOV S. N., 2009. *Distribution Patterns of Dragonflies (Odonata) in Central Asia*. Entomol. Rev. 89, 26-33.
- CANNINGS S. G., CANNINGS R. A., 1997. *Dragonflies (Odonata) of the Yukon*. [W:] *Insects of the Yukon. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*. DANKS H. V., DOWNES J. A. (red.). Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Canadian Museum of Nature & Research Associate Canadian Museum of Nature, Ottawa.
- CARCHINI G., SOLIMINI A. G., RUGGIERO A., 2005. *Habitat characteristics and odonate diversity in mountain ponds of central Italy*. Aquat. Conserv. Marine Freshwater Ecosys. 15, 573-581.
- CARLE F. L., 2012. *A new Epiophlebia (Odonata: Epiophlebioidea) from China with a review of epiophlebian taxonomy, life history, and biogeography*. Arthropod Systemat. Phylogen. 70, 75-83.
- CARPENTER F. M., 1969. *Fossil insects from Antarctica*. Psyche 76, 418-425.
- CLAUSNITZER V., DIJKSTRA K.-D. B., KIPPING J., 2011. *Globa Carpenter lly threatened dragonflies (Odonata) in Eastern Africa and implications for conservation*. J. East Afr. Nat. Hist. 100, 89-111.
- CORBET P. S., 1999. *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press and Harley Books, New York, Colchester.
- DAVIES D. A. L., 1992. *Epiophlebia laidlawi - fly-ying!* Kimminsia 3, 10-11.
- DIJKSTRA K.-D. B., 2004. *Dragonflies (Odonata) of Mulanje, Malawi*. IDF-Report 6, 23-29.
- DIJKSTRA K.-D. B., 2006. *Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe*. British Wildlife Publishing, Dorset.
- GÓMEZ-ANAYA J. A., NOVELO-GUTIERREZ R., CAMPBELL W. B., 2011. *Diversity and distribution of Odonata (Insecta) larvae along an altitudinal gradient in Coalcomán mountains, Michoacán, Mexico*. Rev. Biol. Tropical 59, 1559-1577.
- HAWKING J. H., NEW T. R., 1999. *The distribution patterns of dragonflies (Insecta: Odonata) along the Kiewa River, Australia, and their relevance in conservation assessment*. Hydrobiologia 392, 249-260.
- HOFFMANN J., 2010. *Do climate changes influence dispersal and population dynamics of dragonflies in the western Peruvian Andes?* BioRisk 5, 47-72.
- KALKMAN V. J., CLAUSNITZER V., DIJKSTRA K. B., ORR A. G., PAULSON D. R., VAN TOL J., 2008. *Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater*. Hydrobiologia 595, 351-363.
- KIAUTA B., KIAUTA M., 1994. *On a small autumnal dragonfly collection from the cariboo and southwestern British Columbia, Canada (Odonata)*. Opusc. Zool. Fluminensia 125, 1-8.
- LI J.-K., NEL A., ZHANG X.-P., FLECK G., GAO M.-X., LIN L., ZHOU J., 2012. *A third species of the relict family Epiophlebiidae discovered in China (Odonata: Epiproctophora)*. Systemat. Entomol. 37, 408-412.
- MAIOLINI B., CAROLLI M., 2009. *Odonata in Trentino (NE-Italy): historical and recent data*. Studi Tridentino di Scienze Naturali 84, 11-18.
- MITRA A., 2002. *The study on the dragonfly (Odonata: Insecta) fauna of the district Trashigang, East Bhutan*. Environ. Life Supp. Syst. Bhutan Himalaya 1, 30-70.
- NAGY L., GRABHERR G., 2009. *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press, New York.
- NOVELO-GUTIERREZ R., GÓMEZ-ANAYA J. A., 2009. *A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, Mexico*. Biodivers. Conserv. 18, 679-698.
- OERTLI B., 2010. *The local species richness of Dragonflies in mountain waterbodies: an indicator of climate warming?* BioRisk 5, 243-251.
- PALACINO-RODRÍGUEZ F., 2009. *Dragonflies (Odonata: Anisoptera) of the collection of the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia*. Bol. Museo Entomol. Universidad del Valle 10, 37-41.
- RICHARDS S. J., GAMUI B. G., 2011. *Rapid Biological Assessments of the Nakanai Mountains and the upper Strickland Basin: surveying the biodiversity of Papua New Guinea's sublime karst environments*. RAP Bulletin of Biological Assessment 60. Conservation International, Arlington.
- SAMWAYS M. J., 1989. *Taxon turnover in Odonata across a 3000m altitudinal gradient in southern Africa*. Odonatologica 18, 263-274.



- SPEHN E. M., KÖRNER C., 2010. *Data mining for global trends in mountain biodiversity*. Taylor and Francis Group, USA.
- TONCZYK G. 2010. *Ważki (Odonata) Tatr: historia i terażniejszość*. [W:] *Nauka a zarządzanie obszarem Tatr i ich otoczeniem. Tom II*. MIREK Z. (red.). Zakopane, 101-105.
- WILLEY R. L., 1974. *Emergence patterns of the subalpine dragonfly Somatochlora semicircularis (Odonata:Corduliidae)*. *Psyche* 81, 121-133.

**KOSMOS Vol. 65, 2, 267–275, 2016**

#### DRAGONFLIES (ODONATA) OF HIGH MOUNTAIN HABITATS

KAMIL HUPAŁO, GRZEGORZ TONCZYK

*Department of Invertebrate Zoology and Hydrobiology, Faculty of Biology and Environmental Protection, University of Lodz, Banacha 12/16, 90-237 Łódź, E-mail: hrupeq@gazeta.pl*

#### Summary

The aim of this article is to characterize the odonatofauna in the mountainous areas and to examine variations in the diversity of Odonata species in different regions of the world. Dragonflies are widespread on all continents except of Antarctica. However, the fossils found in Antarctica suggest that dragonflies were there present 150-200 million years ago. Their diversity reaches its peak in the tropics and in the Oriental regions. Due to the hard environmental conditions present at high altitudes, dragonflies of high mountain habitats have developed a number of adaptations that enable their development and reproduction even at the height of 5000 m. Dragonflies are merolimnic, so the main factor limiting their occurrence is the lack of water. The highest altitude at which any dragonfly was found was in Himalayas, where at 6300 m a single individual of the common species *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) was collected.

In the distribution of the odonatofauna in high mountain habitats in different world regions there occur both some differences and similarities. On the every continent, with an increase in the altitude the number of species diminishes. However, the diversity of dragonflies occurring at certain heights varies depending on the continent and the mountain chain. So, for example, at the altitude of 3500 m different species are present in the Andes Himalayas, and Cordillera. These differences are mainly due to location of the mountain ranges in different climate zones and on different continents.