

MARIA GRZYBKOWSKA

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

INTERAKCJE OWADÓW CHIRONOMIDAE Z INNymi ORGANIZMAMI

CHIRONOMIDAE A INNE ORGANIZMY

Interakcje między organizmami odegrały w przeszłości i nadal odgrywają ogromną rolę w funkcjonowaniu i ewolucji biosfery (COMBES 1999); obecnie takie oddziaływania są obiektem dynamicznie rozwijających się badań (CHLEBICKI 2004). W ewolucji interakcji międzygatunkowych wyróżniono kilka głównych kategorii związków, w oparciu o różne stopnie jednostronnego lub obustronnego uzależnienia się partnerów, aż do sytuacji, kiedy żaden z partnerów nie może żyć bez drugiego (POJMAŃSKA 2005). W takim gradiencie zależności z jednej strony jest mutualizm, a z drugiej pasożytnictwo czy parazytozizm (eksploatacja).

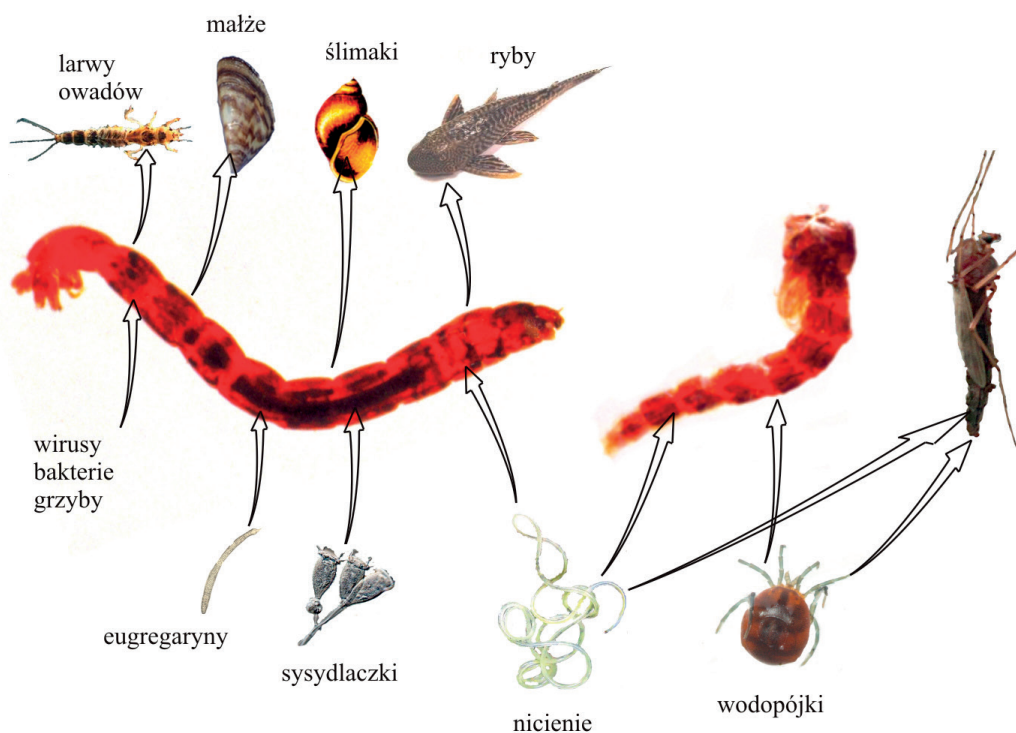
W literaturze przedmiotu można znaleźć przykłady różnokierunkowej interakcji i o różnej sile związku między owadami Chironomidae a innymi wodnymi organizmami (ROQUE i współaut. 2004). Muchówki z rodziny ochotkowatych (Chironomidae, Diptera) opanowały ekosystemy słodkowodne całej hydrosfery; owady te są najczęściej dominującą lub współdominującą grupą organizmów zasiedlających dno wód słodkich o różnej

trofii (THIENEMANN 1954, LINDEGAARD 1989, TOKESHI 1995a, FERRINGTON 2008), pełniąc kluczową rolę w przepływie materii w tych ekosystemach (ARMITAGE 1995, BENKE 1998, GRZYBKOWSKA i PRZYBYLSKI 1999). Ochotki są nie tylko pokarmem dla wielu grup bezkręgowców i kręgowców, ale niektórzy ich przedstawiciele (głównie z podrodziny Tanytopodinae) mają narządy gębowe i przewód pokarmowy morfologicznie zaadaptowane do odżywiania się nie tylko innymi bezkręgowcami, ale także młodszymi osobnikami swojego gatunku; kanibalizm nie należy do rzadkości (DUKOWSKA i współaut. 1999, GRZYBKOWSKA i współaut. 2009). Ale larwy Chironomidae są nie tylko konsumentami I lub II rzędu w łańcuchach spasilania, lecz wchodzą też w innego rodzaju interakcje (TOKESHI 1993, 1995b; JACOBSEN 1995; ROQUE i współaut. 2004; CALLISTO i współaut. 2006). I właśnie te współoddziaływania z udziałem ochotek, czy to jako żywicieli (gospodarzy) czy też wykorzystujących inne organizmy jako komensale czy pasożyty są przedmiotem niniejszego artykułu.

CHIRONOMIDAE JAKO ŻYWICIELE

Chironomidae ze względu na wysokie zagęszczenie w ekosystemach słodkowodnych ulegają presji (atakami) wielu pasożytów. Niewątpliwie, obok wyszczególnionych poniżej grup bezkręgowców, do pasożytów należą

także wirusy, bakterie i grzyby, chociaż wiedza na temat ich oddziaływania na ochotki jest bardzo fragmentaryczna. Do nielicznych wyjątków należą dane dotyczące przecinkowców cholery (*Vibrio cholerae*), a opracowa-



Ryc. 1. Interakcje Chironomidae z innymi organizmami wód słodkich; larwa, poczwarka i imago ochotek jako gospodarze (poniżej) oraz jako komensale i pasożyty (powyżej) innych przedstawicieli fauny.

ne przez BROZA i HALPERN (2001). W żelowych osłonkach jaj Chironomidae bakterie te rozwijają się bardzo dobrze, a wydzielany przez nie zewnątrzkomórkowy enzym, proteaza hemaglutyniny, hamuje wylęg larw Chironomidae. Przecinkowiec cholery jest zatem patogenem dla Chironomidae i przy dużej koncentracji, może być czynnikiem oddziałującym negatywnie na zagęszczenie populacji tych owadów. Należy wspomnieć także

o entomopatogenicznych grzybach (BALAZY i CYSEWSKI 2003). Największą aktywność owadobójczą wykazują grzyby owadomorki (Zygomycetes, Entomophthorales), z rodzajów: *Basidiobolus*, *Batkoa*, *Conidiobolus*, *Entomophaga*, *Eryniopsis*, *Entomophthora* i *Zoophthora* (*Erynia*). Owadomorki z tych dwu ostatnich taksonów mogą powodować epizodyczne Chironomidae (Ryc. 1).

PARAZYTOIDY

Parazytoidy, to organizmy, które wyjadają ofiary od środka, zachowując jego żywotność aż do zakończenia pewnego etapu swojego rozwoju, po czym organizm żywicielski ginie. Ten rodzaj interakcji reprezentowany jest głównie przez owady pasożytnicze z rzędów Hymenoptera i Diptera, ale także przez nicienie Mermithidae (Ryc. 1). Te ostatnie są pasożytami larw ochotek (GRZYBKOWSKA 1985). Początkowo, niewielki pasożyt przebija integument ochotki dostając się do jej wnętrza i odżywiając się jej tkankami intensywnie rośnie stopniowo wypełniając jamę ciała żywiciela. Bardzo długi nicienie, aby

zmieścić się wewnątrz larwy zwiija się kilkakrotnie tworząc pętle, a zaatakowana larwa ochotki wyróżnia się spośród innych osobników wyjątkowymi rozmiarami (objętością); przez oskórek takiej napęczniałej, najczęściej czerwonej, larwy prześwituje jasnokremowy pasożyt. W końcu wyrosnięty nicienie opuszcza larwę ochotki, która po takim epizodzie przypomina raczej pomarszczony worek chitynowy lub wyliniek niż żywy organizm. Ale są też nieletalne gatunki nicieni, które pozostają w żywicielu także po przeobrażeniu w postać doskonałą i po 2-3 dniach powracają z nim do wody (kojarzenie/składanie jaj). Po-

wodują one deformacje morfologiczne, które wprawdzie nie prowadzą do śmierci, ale uniemożliwiają rozród osobnikom (WÜLKER

1961, 1964). Dla biologa dodatkowym „atrybutem” takiego układu jest trudność identyfikacji zdeformowanych osobników.

PASOŻYTY ZEWNĘTRZNE

Wodopójki (Hydrachnellae, Acari) pasozytują także na ważkach (Odonata) (ZAWADA 2006), widelnicach (Plecoptera), chruścikach (Trichoptera), pluskwakach (Hemiptera), chrząszczach (Coleoptera), ale najczęściej wchodzi w interakcje z muchówkami (Diptera), spośród których Chironomidae stanowią najliczniejszą grupę gospodarzy (MARTIN i GERECKE 2009). Larwy wodopójek poszukują przedimaginalnych stadiów (głównie poczwerek, rzadziej wyrosniętych larw ochotek) w/lub na podłożu, a po ich zlokalizowaniu przecinają szczękoczułkami ich oskórek przytwierdzając się do szkieletu zewnętrznego rozwijającego się dorosłego owada. Podczas uwalniania się imago z oskórka poczwarki wodopójki przebijają się przez niego, pozostawiając niewielkie otwory w wylince. Już w czasie fazy powietrznej dorosłych ochotek pajęczaki wysysają ze swoich „przewoźników” hemolimfę. Kiedy uskrzydłone imagines Chironomidae wracają do środowiska wodnego, czy to składając jaja (samice) czy jako martwe osobniki (samce), wodopójki razem z gospodarzami, już jako dorosłe formy, ponownie osiągają środowisko wodne (Ryc. 1). Należy podkreślić, że ten okres cyklu życiowego jest doskonałą okazją do dyspersji pasozytów.

W literaturze przedmiotu dyskutowany jest problem różnic w efektywności każdej z płci ochotek dla sukcesu rozwojowego pasozytów (EDWARDS i SMITH 2003). W kilku zba-

danych przypadkach stwierdzono, że samice ochotek są efektywniejszym gospodarzem dla rozwoju pasozytów niż samce, co jest zdeterminowane ich biologią. Samce często kopulują z samicami w powietrzu i/lub na ziemi i giną, podczas gdy samice po kopulacji zawsze wracają do wody; składanie jaj do wody jest warunkiem koniecznym dla rozwoju następnego pokolenia. A dorosłe wodopójki, już w wodzie, wykorzystują w zasadzie tę samą grupę owadów, tyle że odżywiają się bądź ich jajami bądź opuszczającymi osłony jajowe młodymi larwami, chociaż nie gardzą również małymi skorupiakami (TOKESHI 1995b, MARTIN i GERECKE 2009).

Jeżeli do jednego owada może być przytwierdzonych nawet do 20 wodopójek, to należy się spodziewać, że presja pasozyta na populację żywiciela może być bardzo silna. Rozrzut wartości opanowania populacji poszczególnych gatunków Chironomidae przez wodopójki może być bardzo szeroki: od mniej niż 1% do ponad 40% osobników. Wpływ czynników abiotycznych oraz biotycznych na układ pasozyt wodopójka-żywiciel ochotka był przedmiotem kilku publikacji (PENNUTO i współaut. 2002, PENNUTO 2003), ale jak podkreślają MARTIN i GERECKE (2009) wiele aspektów związanych z cyklem rozwojowym wodopójek i relacjami ich poszczególnych stadiów z muchówkami pozostaje nadal do wyjaśnienia.

PASOŻYTY WEWNĘTRZNE

Do pasozytów zasiedlających światło narządów wewnętrznych owadów, należą eugregaryny zwane też hurmaczkami (Gregarinida, Sporozoa). Zaklasyfikowane są one do entomofilnych pierwotniaków pasozytujących głównie w przewodzie pokarmowym chrząszczy (Coleoptera) oraz, w znacznie mniejszym stopniu, w jelicie lub w innych organach drożnych pozostałych owadów. Te pierwotniaki zaliczono do grupy o wąskiej specyficzności (POJMAŃSKA 2005). Niska liczba gatunków dotychczas opisanych (poniżej 2000), to raczej efekt słabego poznania inte-

rakcji między pierwotniakami a owadami i, w konsekwencji, tej grupy pierwotniaków; analiza zawartości jelita drobnych owadów nie jest przecież przedmiotem częstych badań. Hurmaczki żyją także w jelicie larw Chironomidae; znaleziono je w przewodzie pokarmowym larw *Conchapelopia melanops* (Meigen) i *Natarsia punctata* (Fabricius) (GRZYBKOWSKA 1980). Te taksony ochotek, zaliczane do podrodziny Tanypodinae, to gatunki o specyficznej budowie nie tylko narządów gębowych, ale także całego przewodu pokarmowego, zdeterminowanej ich

behawiorem pokarmowym (drapieźniki i/ lub wszystkożercy GRZYBKOWSKA 1981). Ponieważ trofozoidy tych pierwotniaków osiągnęły znaczne wymiary (wyrósnięte osobniki przekraczają 0,5 mm), ich liczba w przewodzie pokarmowym niewielkich ochotek jest siłą rzeczy ograniczona, oscylując wokół 10 osobników (Ryc. 1). W miarę jak larwy owada zbliżają się do metamorfozy trofozoidy odrywają swoje epimery od nabłonka jelita żywiciela i przekształcają w gamonty; końcowe etapy cyklu rozwojowego eugregaryn,

czyli cysty, z rozwijającymi się w nich oocytami, są wraz z ekskrementami wydalane na zewnątrz. Ta synchronizacja zakończenia cykli rozwojowych gospodarza i żywiciela jest o tyle zasadna, że w czasie przeobrażenia owada następuje kompletna przebudowa żywiciela, także jego przewodu pokarmowego (dorosłe, pomimo wykształconego układu trawienno, nie pobierają pokarmu). Świadczy to o długim ewolucyjnie okresie współdziałania tych gatunków.

CHIRONOMIDAE GOSPODARZAMI INNYCH ORGANIZMÓW

Rodzajem asymetrycznego oddziaływania między populacjami różnych gatunków jest komensalizm, określany czasem jako współbiedniactwo, w wyniku którego dostosowanie jednej populacji rośnie, podczas gdy druga nie ponosi strat ani zysków. W zależności od warunków może ewoluować w pasożytnictwo lub mutualizm. Pasożytnictwo od komensalizmu różni możliwość zabicia żywiciela, a od drapieźnictwa fakt, że potencjał rozrodczy drapieźnika jest niższy niż jego ofiary (odwrotnie niż w pasożytnictwie) (COMBES 1999). Interakcje mogą być spowodowane zależnościami pokarmowymi, w których komensale wykorzystują resztki zasobów pokarmowych pobieranych przez inny organizm. Jeżeli komensal dzięki swojemu gospodarzowi może zapewnić sobie miejsce bytowania czy schronienie, mówimy wtedy o komensalizmie synencjalnym. Gospodarz może zapewnić również łatwo dostępną formę transportu, nie wymagającą nakładów dużych ilości energii, co nazywamy forezją lub forezją (phoresy). Przenoszenie największej liczby zwierząt przypisuje się ptakom, nieco mniej rydom i owadom; te ostatnie dzięki liczny włoskom pokrywającym powierzchnie ciała ułatwiają przyczepianie się transportowanemu osobnikowi.

Jeżeli komensal dzięki swojemu gospodarzowi może zapewnić sobie miejsce bytowania czy schronienie, mówimy wtedy o komensalizmie synencjalnym. Gospodarz może zapewnić również łatwo dostępną formę transportu, nie wymagającą nakładów dużych ilości energii, co nazywamy forezją lub forezją (phoresy). Przenoszenie największej liczby zwierząt przypisuje się ptakom, nieco mniej rydom i owadom; te ostatnie dzięki liczny włoskom pokrywającym powierzchnie ciała ułatwiają przyczepianie się transportowanemu osobnikowi.

MAŁŻE GOSPODARZAMI OCHOTEK

Jednym z przykładów wykorzystywania innych organizmów do rozwoju ochotek są mięczaki: ślimaki i małże (Ryc. 1). Larwy z rodzaju *Paratanytarsus* (Tanytarsini, Chironominae, Chironomidae) znaleziono w wyrosniętych osobnikach racicznicy zmiennej (*Dreissena polymorpha* (Pallas)); szybkie rozprzestrzenienie się tych małży w ekosystemach słodkowodnych świata jest zjawiskiem dobrze poznany i opisanym. Larwy III i IV stadium ochotek znaleziono w jamie płaszczowej racicznicy usadowionych dookoła skrzeli, gonad i syfonu, ale bez jakichkolwiek śladów uszkodzenia tkanek tych narządów (RICCIARDI 1994). Analiza wykazała, że ochotki (najczęściej od 2 do 6 osobników) korzystające z jamy małży były większe w porównaniu z tymi, żyjącymi w środowisku naturalnym, co potwierdza, że życie w jamie płaszczowej jest przede wszystkim zasobniejsze i, z pewnością bezpieczniejsze, niż na zewnątrz mięczaka. Obecność larw *Paratanytarsus* stwierdzono także w małżach innych gatunków (RICCIARDI 1994).

Analiza wykazała, że ochotki (najczęściej od 2 do 6 osobników) korzystające z jamy małży były większe w porównaniu z tymi, żyjącymi w środowisku naturalnym, co potwierdza, że życie w jamie płaszczowej jest przede wszystkim zasobniejsze i, z pewnością bezpieczniejsze, niż na zewnątrz mięczaka. Obecność larw *Paratanytarsus* stwierdzono także w małżach innych gatunków (RICCIARDI 1994).

OCHOTKI KOMENSALAMI INNYCH OWADÓW

TOKESHI (1993) i JACOBSEN (1995) w przeglądowych pracach stwierdzili, że spośród bezkręgowców, najczęściej gospodarzami larw ochotek są jętki (Ephemeroptera) i widelnice (Plecoptera), ze względu na ich morfologię, behavior i historię życia. Ochotki

unikają zarówno gospodarzy mało mobilnych (zagrzebanych w mule), jak i tych ruchliwych. Brak zasiedlenia bezdomkowych larw chruścików (Trichoptera) wynika z częstego czyszczenia ciała przez te owady, natomiast nie wiadomo, dlaczego ochotki nie zasiedlają

innych muchówek (Diptera) i pluskwiaków (Hemiptera).

Jednym z lepiej poznanych mechanizmów współbiedniactwa są jętki *Ephemera danica* Müller (Ephemeridae, Ephemeroptera) (Ryc. 1) z żyjącymi na nich larwami muchówek z rodziny Chironomidae *Epiclocladius ephemerae* (Kieffer) (Orthoclaudiinae). Jak wynika z literatury przedmiotu (HENSON 1957; TOKESHI 1986, 1993, 1995b; SOLDÁN 1988; KLUKOWSKA 2002; GRZYBKOWSKA i współaut. 2008), opisany związek to, po pierwsze, stała dostawa pokarmu dla larw ochotek w postaci detrytusu i/lub glonów, osiadłych na gospodarzu. Obok wyżej wymienionej przyczyny TOKESHI (1993, 1995b) podaje co najmniej jeszcze trzy inne czynniki, których beneficjentami są ochotki. Aktywność ruchowa gospodarza skutkuje zmniejszeniem się ilości energii przeznaczonej na poruszanie się raczej mało mobilnych ochotek i ułatwieniem ich rozprzestrzeniania się. Sprzyja także unikaniu wszelkich zakłóceń w wodach płynących takich jak wahania przepływu oraz, determinowane nimi, wcale nie-rzadkie, przemieszczanie się wszelkiego rodzaju nieorganicznego i organicznego podłoża; jętce, ze względu na rozmiar ciała, łatwiej przetrwać takie epizody. I wreszcie ostatni, chociaż nie mniej ważny aspekt – pozwala on komensalowi unikać drapieżników poprzez możliwość ucieczki z gospodarza w czasie zagrożenia czy wreszcie niemożność połknięcia przez drapieżnika o niewielkich rozmiarach tak dużej ofiary jak gospodarz.

Należy podkreślić, że głównie larwy ostatniego, IV stadium *E. ephemerae* żyją na jętkach. Najczęściej larwy ochotek znajdowano w okolicach skrzelotchawek odwłoka, rzadziej u podstawy odnóży i na brzusznej stronie tułowia (GRZYBKOWSKA i współaut. 2008). Aby takie współbiedniactwo było efektywne ochotki wykształciły cały szereg adaptacji. Należy do nich przede wszystkim owłosienie całego ciała, (szczególnie silne, długie szczeciny znajdują się na dwu końcowych segmentach odwłoka), a także mocne haczyki na tylnych posuwkach, które umożliwiają larwom ochotek przytwierdzenie się do ciała gospodarza. Z kolei, grzebykowata warga dolna ułatwia zeszkrobывanie glonów i detrytusu z powierzchni ciała jętki. Brak śladów uszkodzeń *E. danica* przez larwy *E. ephemerae* wydaje się przesądzać, iż związek ten nie ma charakteru układu pasożyt-żywiciel. Ale organizm *E. danica* to nie tylko obfite zasoby pokarmowe, ale także dobre

miejsce do przeobrażenia. Na sternitach tułowia jednej z jętek, ostatniego przedimaginalnego stadium, znaleziono aż trzy domki (ziarenka piasku zlepione wydzieliną gruczołów ślinowych) z poczwarkami Chironomidae (KURZAWSKI i współaut. 2009). Cykl życiowy komensala jest zatem zsynchronizowany z cyklem żywiciela; przepoczwarczenie i wylot imagines ochotek ma miejsce przed wylotem jętek. Świadczy to o długim ewolucyjnym okresie tego rodzaju współbiedniactwa. Przedstawiona powyżej relacja jętka-ochotka jest o wiele bardziej złożona aniżeli przeniesienie mniejszego przez większego osobnika, niezdolnego pokonywać dużych przestrzeni samodzielnie, tak jak ma to miejsce w przypadku typowo foretycznych gatunków czyli komensalizmu transportowego.

Występowanie dwu gatunków komensali na jednym gospodarzu należy do zjawisk wyjątkowo odnotowywanych w ekosystemach wodnych (TOKESHI 1995b). Zjawisko to miało miejsce na jętkach *E. danica*, na których obok larw Chironomidae znajdowano również sisydlaczki (Sessilida, Peritricha) (TOKESHI 1993, 1995b; GRZYBKOWSKA i współaut. 2008). Kolonie tych pierwotniaków mogą przytwierdzać się do powierzchni różnych części ciała gospodarza; w skrajnych przypadkach komensale są tak liczne, że na pewno nie pozostaje to bez wpływu na dostosowanie jętki, zmniejszając jej szansę na przeżycie. Jak wynika z literatury przedmiotu jętki o mniejszych wymiarach są raczej zasiedlane przez sisydlaczki, natomiast te większe są opanowywane przez ochotki. Jakie mechanizmy decydują o takim rozdziale „zasobów”? To pytanie, mimo podejmowanych prób wyjaśnienia, nadal pozostaje bez odpowiedzi. Ale dla sisydlaczek również i larwy Chironomidae np. *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer) mogą być dobrym miejscem przyczepu i korzystania z ich stołu, szczególnie obfitego wokół otworu gębowego i odbytoowego (GRZYBKOWSKA 1990).

HAWKING i WATSON (1990) podają jeszcze inny przykład interakcji między larwami z kosmopolitycznego rodzaju *Rheotanytarsus* a ważkami *Austroaeschna atrata* Martin. Larwy ochotek z tego rodzaju budują stacjonarne domki z ziaren piasku, ze specjalnymi wypustkami, którymi są zwykle przymocowane do kamieni czy zanurzonych roślin, a w tym przypadku właśnie do ciała ważek. Otwór wlotowy domku zawsze ustawiony jest pod prąd, a niesione z prądem rzeki cząstki detrytusu są łapanie w sieć rozpiętą przed tym

otworem; są one nie tylko pokarmem larw, ale wykorzystywane są także do budowy domku. *A. atrata* żyją w szybko płynących górskich strumieniach Australii, chroniąc się przed przemieszczeniem z prądem wody bądź przylegając do zanurzonego drewna bądź chowając się w przestrzeniach między jego elementami. Stanowią one zatem doskonałe miejsce do bytowania ochotek filtratorów; czasem nawet kilkanaście niewielkich domków larw *Rheotanytarsus* stanowi „pre-

łużenie” ostatnich członów odnoży tych dużych gospodarzy.

Również inne duże owady, *Nigronia sericornis* Say (wielkoskrzydłe, Megaloptera), są gospodarzami ochotek, ale reprezentują one już inny takson, rodzaj *Nanocladius* z podrodziny Orthoclaadiinae (PENNY 2003). Przedstawicielem tej samej podrodziny jest *Corynoneura* żyjąca na larwach innych wielkoskrzydłych, z rodzaju *Corydalis* (CALLISTO i WSPÓŁAUT. 2006).

OD KOMENSALIZMU DO PASOŻYTNICTWA

Przypadkowy lub fakultatywny związek larw Chironomidae z innymi wodnymi organizmami, który jest wynikiem zarówno ich dryfu, jak i behawioru (konieczność budowy domków przyczepionych do podłoża), jest dość pospolity w wodach słodkich; nieco rzadziej stwierdzana jest ściślejsza interakcja między gospodarzem a zasiedlającymi go ochotkami taka jak komensalizm czy foreza (JACOBSEN 1995). A kolejny krok to już pasożytnictwo. Znane są gatunki Chironomidae, które są pasożytami zewnętrznymi jętek, aktywnie pożerającymi ich tkanki (*Symbiocladius*), żywiące się tkankami małży i ślimaków (*Baeoctenus* i *Cryptochironomus*) czy konsumujące poczwarki chrzączek z rodziny Hydropsychidae (*Cardiocladius*). Ze względu na wysoki stopień opanowania gospodarzy przez pasożyty, które mogą infekować populację potencjalnych żywicieli nawet w 70%, a zatem wpływać na ich dostosowanie (ich aktywność prowadzi albo do bezpłodności albo do śmierci, w zależności od stadium cyklu życiowego ofiar, w którym nastąpił kontakt z pasożytem) i w efekcie istotnie ograniczać parametry populacyjne gospodarzy (TOKESHI 1995b).

Przyjrzenie się tabelom w przeglądowych pracach dotyczących współlistnienia gatunków Chironomidae z innymi organizmami (JACOBSEN 1995, TOKESHI 1995b, ROQUE i WSPÓŁAUT. 2004) prowadzi do wniosku, że najczęściej w interakcji z innymi grupami organizmów uczestniczą larwy ochotek z podrodziny Orthoclaadiinae. We wcześniejszych pracach zasugerowano, że co najmniej w dwu kładach tej podrodziny pojawiły się tendencje do wykorzystywania innych organizmów: jeden obejmuje pasożytnicze ochotki, których przodkowie byli drapieżnikami, natomiast drugi, do których należą komensale i typowe foretyczne formy, wyewoluował od

przodków odżywiających się bądź glonami tak jak większość Orthoclaadiinae, bądź glonami i cząsteczkową materią organiczną (JACOBSEN 1995). Odkrycie pasożytniczego trybu życia u dwu gatunków, reprezentujących dwa rodzaje *Epoicocladius* i *Nanocladius*, których inne gatunki zaliczono do komensali wskazuje, że i wśród ochotek praktykowane jest także przejście od komensalizmu do pasożytnictwa.

Bardzo liczne ochotki w ekosystemach wodnych reprezentują rozmaite strategie życiowe, które pozwalają im zasiedlać skrajnie różne ekosystemy słodkowodne, a przecież inne organizmy stanowią integralny składnik tych wód. Trudno zatem, aby tak zróżnicowane i, w efekcie, wszechobecne ochotki nie zasiedlały każdego elementu z dostępnej puli środowiska. Z drugiej strony i inne organizmy wykorzystują tę grupę owadów, nie tylko jako ofiary, mimo że ochotki stosują szereg mechanizmów obronnych, aby nie być zjedzonym (ARMITAGE 1995, BERG 1995, GRZYBKOWSKA i PRZYBYLSKI 1999), ale także jako środowisko życia, a czasem i pokarmu. Przedstawione powyżej związki Chironomidae z innymi organizmami stanowią niewielki procent poznanych dotychczas interakcji, tym niemniej reprezentują one główne trendy takich oddziaływań. Wiele pytań dotyczących współlistnienia organizmów nadal pozostaje otwartych. W przeszłości badania takie prowadzono głównie niejako przy okazji szacowania parametrów populacyjnych lub identyfikacji Chironomidae. Obecnie promuje się poznanie współzależności między organizmami bardziej wielostronnie, w kilku aspektach: ekologicznym (pasożyt i potencjalni żywiciele muszą występować w ekosystemie w tym samym czasie), etologicznym (ich tryb życia musi doprowadzić do bezpośredniego kontaktu), metabolicznym (za-

spokożenia zapotrzebowań pokarmowych) i immunologicznym (obaj partnerzy nie mogą doprowadzać się do śmierci). Tak więc, intensyfikacja takich badań z udziałem Chiro-

nomidae powinna przynieść wiele nowych danych z zakresu interakcji tej grupy owadów z innymi organizmami słodkowodnymi.

INTERAKCJE CHIRONOMIDAE Z INNYMI ORGANIZMAMI

Streszczenie

Bardzo liczne ochotki (Chironomidae, Diptera) w wodach słodkich pełnią nie tylko kluczową rolę w przetwarzaniu materii tych ekosystemów (podstawowe ogniwo w sieciach troficznych), ale podlegają presji innego rodzaju ze strony bezkręgowców, jak również same stają się organizmami wykorzystującymi inne grupy. O ile wpływ wirusów, bakterii i grzybów na populacje Chironomidae jest stosunkowo mało poznany, to wiele więcej wiadomo na temat ich bezpośrednich relacji, takich jak foreza, komensalizm (współbieszadnictwo) czy pasożytnictwo z innymi bezkręgowcami.

Jednym z lepiej poznanych mechanizmów współbieszadnictwa są jętki *Ephemera danica* (Ephemeroptera) z żyjącymi na nich larwami muchówek z rodziny Chironomidae *Epoicocladius ephemerarum* (Orthocladinae, Chironomidae). Opisany związek to po pierwsze stała dostawa pokarmu dla larw ochotek w postaci detrytusów i/lub glonów, osadzonych na gospodarzu. Aktywność ruchowa gospodarza skutkuje zmniejszeniem się ilości energii przeznaczonej na poruszanie się raczej mało mobilnych ochotek i ułatwieniem ich rozprzestrzeniania się. Sprzyja także unikaniu wszelkich zakłóceń w wodach płynących takich jak wahania przepływu oraz, determinowane nimi, wcale nierzadkie, przemieszczanie się wszelkiego rodzaju nieorganicznego i or-

ganicznego podłoża; jętce, ze względu na rozmiar ciała, łatwiej przetrwać takie epizody.

Obecność larw Chironomidae z rodzaju *Paratanytarsus* (Tanytarsini, Chironominae) stwierdzono także w jamie płaszczowej racicznicy zmiennej (*Dreissena polymorpha*), jak również w innych małżach oraz ślimakach, ale nie towarzyszyły temu ślady uszkodzenia tkanek gospodarzy. Ale już w przypadku innych larw Chironomidae takich jak *Symbiocladius* (pasożyt zewnętrzny jętka), *Baeoctenus* and *Cryptochironomus* (odżywiają się tkankami małży i ślimaków) czy *Cardiocladius* (wyżerają zawartość poczwarek Hydropsychidae). Tak więc, komensalizm może reprezentować pośrednie ogniwo między wolno żyjącymi organizmami a pasożytnictwem.

Ale Chironomidae są także ofiarami wirusów, bakterii, grzybów (głównie owadomorków), pierwotniaków (orzęsków i hurmaczków), nicieni czy wodopójek. Wpływ tych organizmów na populacje ochotek zależy od stopnia opanowania (zainfekowania) populacji tych muchówek.

Chironomidae, wchodzą w bliskie relacje z bezkręgowcami różnych taksonów w większym stopniu, niż jakiegokolwiek inne owady wodne. Wykorzystując te organizmy jako środowisko życia, same podlegają presji innych organizmów, reprezentujących różne grupy bezkręgowców.

CHIRONOMIDAE INTERACTIONS WITH OTHER ORGANISMS

Summary

Non biting midges (Chironomidae, Diptera) are the most ubiquitous, diverse and ecologically important group of benthic macroinvertebrates; therefore they belong to the most abundant organisms in freshwater bodies. Chironomids play a key role in energy transformation and elements cycling in water ecosystems (food webs) because they have adopted many different modes of feeding in the larval stages. In addition, some of them become involved in intimate associations (direct and sustained bodily contact between organisms) such as phoresy, commensalism and parasitism with other macroinvertebrates.

Chironomids occur as commensals on other aquatic insects, such as Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Megaloptera, and even fish. The best known commensal association is that between the chironomid *Epoicocladius ephemerarum* and mayfly *Ephemera danica*. There are four factors that are believed to favor the commensalism of the chironomid species. First, a constant supply of food collected on the mayfly body. Second, increased mobility of the commensal when it stays with the host. Third, the commensal life may supply better protection from

disturbances, especially in running waters. Fourth, a small chironomid larva may avoid predation by small predators by adhering to larger hosts, as a result the potential number of predators capable of feeding on it is decreased.

Chironomid larvae (*Paratanytarsus*) were also found living in the mantle cavity of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) as well as inside the other bivalves and snails, but *Paratanytarsus* larvae were never observed feeding on the tissues of these macroinvertebrates. However, there are known chironomid taxa that are able to damage the tissue of their hosts. Among them there are *Symbiocladius* (ectoparasite of mayfly larvae), *Baeoctenus* and *Cryptochironomus* (lead parasitic life in freshwater bivalves and gastropods), and *Cardiocladius* (ectoparasite on the pupae of Hydropsychidae). So, accordingly to some biologists, chironomid commensalism may represent an intermediate stage in the evolutionary progress from a free living strategy (the majority of taxa) towards parasitism.

But chironomids are also known to be parasitized by a variety of taxa, including viruses, bac-

teria, fungi, protozoans (ciliates and eugregarines), mermithid nematodes and water mites. The impact of parasites may affect the whole host population if high prevalence of infection is observed.

Therefore, chironomid larvae, represent a very wide range of host-parasite/commensal relations with other aquatic organisms, incomparable to with other insects.

LITERATURA

- ARMITAGE P., 1995. *Chironomidae as food*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, 423–435.
- BALAZY S., CYSEWSKI R., 2003. *Różnorodność grzybów entomopatogenicznych na obszarach chronionych*. [W:] *Bory Tucholskie. II Zasoby i ich ochrona*. GWOZDZIŃSKI K. (red.). Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, 113–141.
- BENKE A. C., 1998. *Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers*. Ecology 79, 899–910.
- BERG M. B., 1995. *Larval food and feeding behaviour*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, 136–168.
- BROZA M., HALPERN M., 2001. *Chironomids egg masses and Vibrio cholerae*. Nature 412, 40.
- CALLISTO M., GOULART M. D. C., MORENO P., MARTINS R. P., 2006. *Does predators benefits prey? Commensalism between Corynoneura Winnertz (Diptera, Chironomidae) and Corydalus Latreille (Megaloptera, Corydalidae) in Southeastern Brazil*. Revista Brasileira de Zoologia 23, 569–572.
- CHLEBICKI A., 2004. *Od pasożytnictwa do mutualizmu, konsekwencje długotrwałych interakcji*. Kosmos 53, 33–38.
- COMBES C., 1999. *Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływanie*. PWN, Warszawa.
- DUKOWSKA M., GRZYBKOWSKA M., SITKOWSKA M., ŻELAZNA-WIECZOREK J., SZELĄG-WASIELEWSKA E., 1999. *Food resource partitioning between chironomid species associated with submerged vegetation in the Warta River below the dam reservoir, Poland*. Acta Hydrobiol. 41 (Suppl. 6), 219–229.
- EDWARDS E. D., SMITH H. G., 2003. *Host sex preferences and transmission success by the water mite Unionicola foili (Acari: Unionicolidae) parasitic on the midge Chironomus tentans (Diptera: Chironomidae)*. Am. Soc. Parasitol. 89, 681–685.
- FERRINGTON L. C., 2008. *Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater*. Hydrobiologia 595, 447–445.
- GRZYBKOWSKA M., 1980. *Stylocystis praecox Léger, 1899, nowy dla fauny Polski gatunek eugregaryny i jej żywiciela*. Przegl. Zool. 24, 91–95.
- GRZYBKOWSKA M., 1981. *Budowa przewodu pokarmowego larw niektórych Tanytopodinae (Diptera, Chironomidae)*. Annales Zoologici 36, 1–15.
- GRZYBKOWSKA M., 1985. *Struńce (Nematoda, Mermithidae) – pasożyty larw Glyptotendipes gripekoveni Kieff. (Diptera, Chironomidae)*. Przegl. Zool. 29, 75–79.
- GRZYBKOWSKA M., 1990. *Orzęski epizoiczne na larwach Glyptotendipes gripekoveni K. (Diptera, Chironomidae)*. Przegl. Zool. 34, 377–380.
- GRZYBKOWSKA M., PRZYBYLSKI M., 1999. *Muchówki ochotkowate (Chironomidae, Diptera) w pokarmie bezkręgowców i kręgowców. Jak nie dać się zjeść będąc głównym daniem*. Kosmos 48, 1–8.
- GRZYBKOWSKA M., SZCZERKOWSKA-MAJCHRZAK E., DUKOWSKA M., 2008. *Życ wygodnie. Strategia komensala*. Dipteron 24, 16–20.
- GRZYBKOWSKA M., POLAŃSKI K., GRZYBKOWSKI W., DUKOWSKA M., 2009. *Muchówki Chironomidae głównym ogniwem w sieciach troficznych wód słodkich*. Kosmos, 58, 153–160.
- HAWKING J. H., WATSON J. A. L., 1990. *First australian record of chironomid larvae on larval Odonata*. Aquatic Insects 12, 241–245.
- HENSON H., 1957. *The larva, pupa, and imago of Hydrobaenus ephemeræ Kieff. (Chironomidae, Diptera)*. Hydrobiologia 9, 25–37.
- JACOBSEN R. E., 1995. *Symbiotic association between Chironomidae (Diptera) and Ephemeroptera*. [W:] *Current Directions in Research on Ephemeroptera*. CORKUM L. D., CIBOROWSKI J. H., (red.). Canadian Scholars Press Inc., Toronto, 317–332.
- KLUKOWSKA M., 2002. *Epibiontyczna forma ochotki Epoicocladus flavens na larwach jętki Ephemerella danica*. [W:] *Tucholski Park Krajobrazowy 1985-2002. Stan poznania*. ŁAWRYNOWICZ M., RÓZGA B. (red.). Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, 451–458.
- KURZAWSKI M., GRZYBKOWSKA M., TSZYDEL M., 2009. *Jak się najeść i być bezpiecznym; komensale i ich gospodarz*. Wszechświat 110, 63–64
- LINDEGAARD C., 1989. *A review of secondary production of zoobenthos in freshwater ecosystems with species reference to Chironomidae (Diptera)*. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 3, 231–240.
- MARTIN P., GERECKE R., 2009. *Diptera as hosts of water mite larvae – an interesting relationship with many open questions*. Lauterbornia 68, 95–103.
- PENNUTO C. M., 2003. *Population dynamics and intraspecific interactions of an ectosymbiotic midge in a river in southern Main, USA*. J. North Am. Benthol. Soc. 22, 249–262.
- PENNUTO C. M., WOOSTER-BROWN C. L., BELISIE C. A., 2002. *Infestation intensity and prevalence of an ectosymbiotic midge under variable environmental and host conditions*. Canad. J. Zool. 80, 2061–2071.
- POJMAŃSKA T., 2005. *Pasożytnictwo, pasożyty i żywicieli*. Kosmos 54, 5–20.
- ROQUE F. O., TRIVINHO-STRIXINO S., JANCOSO M., FRAGOSO E. N., 2004. *Records of Chironomidae larvae living on other aquatic animals in Brazil*. Biota Neotropica 4, 1–9. <http://www.biotaneotropica.org.br>
- RICCIARDI A., 1994. *Occurrence of chironomid larvae (Paratanytarsus sp.) as commensals of dreissenid mussels (Dreissena polymorpha and D. bugensis)*. Canad. J. Zool. 72, 1159–1162.
- SOLDÁN T., 1988. *Distributional patterns, host specificity and density of an epioictic midge, Epoicocladus flavens (Diptera, Chironomidae) in Czechoslovakia*. Věstník České Společnosti Zoologické 52, 278–289.
- THIENEMANN A., 1954. *Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden*. Binnengewässer 20, 1–834.
- TOKESHI M., 1986. *Population ecology of the commensal chironomid Epoicocladus flavens on its*

- mayfly host *Ephemera danica*. *Freshwater Biol.* 16, 235-244.
- TOKESHI M., 1993. *On the evolution of commensalism in the Chironomidae*. *Freshwater Biol.* 29, 481-489.
- TOKESHI M., 1995a. *Production ecology*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, 269-296.
- TOKESHI M., 1995b. *Species interactions and community structure*. [W:] *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman & Hall, London, 297-335.
- WÜLKER W., 1961. *Untersuchungen über die Intersexualität der Chironomiden (Dipt.) nach Paramermis – Infektion*. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 24, 127-181.
- WÜLKER W., 1964. *Parasite-induced changes of internal and external sex characters in insects*. *Exp. Parasitol.* 15, 561-597.
- ZAWADA A., 2006. *Phoresy and parasitism; water mite larvae of the genus Arrenurus (Acari: Hydrachnidia) on Odonata from Lake Binowskie (NW Poland)*. *Biol. Lett.* 43, 257-276.