

MARIA GRZYBKOWSKA

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

JAK PRZETRWAĆ W SKRAJNIE TRUDNYCH WARUNKACH? ADAPTACJE OCHOTEK

Muchówki z rodziny ochotkowatych (Chironomidae, Diptera) opanowały ekosystemy słodkowodne prawie całej hydrosfery. Ich ogromna plastyczność spowodowała masowe zasiedlenie wszelkiego rodzaju wód, zarówno lotycznych (bieżących), jak i lenitycznych (stojących), od niskiej (oligotroficznych) do wysokiej żyzności (zeutrofizowanych). Zdarzają się także gatunki zasiedlające wody słone oraz gleby, jednak jest ich niewspółmiernie mało w porównaniu z formami wód słodkich (THIENEMANN 1954, ARMITAGE i współaut. 1995). Larwy ochotek są bardzo liczne w dnie nie tylko stałych zbiorników czy rzek, w których mogą stanowić nawet kilkadziesiąt procent zagęszczenia makrozoo-

bentosu, ale także w niestabilnych środowiskach, w których zmiany warunków życiowych są wysoce nieprzewidywalne (drobne efemeryczne zbiorniki wodne) lub zmienne cyklicznie; należą do nich rowy, fitotelmy (miniakwaria naroślinne), roślinność naczyniowa itp. Ochotki żyją także na arktycznych terenach oraz wysoko w górach. Warto zatem na przykładzie tej grupy owadów poznać zarówno fizjologiczne, jak i behawioralne adaptacje, które pozwalają im bytować w tak różnorodnych ekosystemach, jak i mechanizmy umożliwiające kolonizację czy rekolonizację każdego pojawiającego się, odpowiedniego środowiska.

KRÓTKO O BIOLOGII OCHOTKOWATYCH

Z jaj, otoczonych galaretowatą substancją pęczniejącą w wodzie, wykluwają się larwy. Po czterech linieniach, larwa ostatniego, IV stadium, przeobraża się w poczwarkę, która najczęściej po kilku dniach opuszcza środowisko wodne. Formy doskonałe (imagines) żyją tylko kilka dni. Samce, po rójkach na wysokości kilku metrów ponad powierzchnią wody lub terenów do niej przyległych, odnajdują samice, następuje kopulacja i samice składają jaja do wody (Ryc. 1–5). Długość cyklu życiowego uzależniona jest od wielu

czynników, tak biotycznych, jak i abiotycznych, z których ogromną rolę odgrywa temperatura wody oraz ilość i jakość dostępnego pokarmu. W optymalnych warunkach termicznych rozwój larw może się zamykać w ciągu kilku-kilkunastu dni, w ekstremalnych wydłużając się do jednego roku lub więcej. Należy podkreślić, iż tylko larwy pobierają pokarm; samice, ze względu na budowę żuwaczek nie są zdolne do kłucia, tak jak to czynią blisko spokrewnione z nimi komary (Culicidae).



1



2



3



4



5

Ryc. 1. Larwa *Chironomus*. Ryc. 2. Poczwarki *Chironomus* z wylinkami larwalnymi. Ryc. 3. Skórka poczwarki *Chironomus*. Ryc. 4. Samiec rodzaju *Chironomus*. Ryc. 5. Samica rodzaju *Chironomus*. Ryc. 1-3. fot. R. Sasiadek, Ryc. 4, 5. fot. M. Grabowski.

ADAPTACJE DO OKRESOWYCH SIEDLISK

Adaptacje owadów do zasiedlania zmiennego środowiska mogą być podzielone na dwie grupy i dotyczyć:

1. lokalnych populacji, które zasiedlają każdy, okresowo pojawiający się, odpowiedni habitat (oparte na kolonizacji/rekolonizacji);
2. adaptacji fizjologicznych i behawioralnych, które pozwalają przeżyć w takich okresowych siedliskach (*in situ* resistance).

KOLONIZACJA/ REKOLONIZACJA

Kolonizacja, czyli zasiedlanie, każdego pojawiającego się odpowiedniego środowiska przez ohotki była szczegółowo badana w Afryce, kontynencie szczególnie predestynowanym do obserwacji tego zjawiska. Te z kałuż, które pojawiają się jako efekty ulewnych deszczy i istnieją bardzo krótko (do tygodnia), są zamieszkiwane przez

ochotki *Polypedilum vanderplanki* (formy bardzo odporne na wysuszenie) (PINDER 1995), natomiast te dłużej funkcjonujące (około miesiąca) są kolonizowane przez gatunki *Chironomus imicola* i *Chironomus pulcher*, które takich zdolności nie mają. Obserwacja cykli życiowych tych dwu taksonów z rodzaju *Chironomus* wykazała, że w siedliskach tego rodzaju jest inna presja selekcyjna na larwy, a inna na imagines. Najlepiej przystosowane są larwy, których cykl rozwojowy może zakończyć się w krótkim czasie, umożliwiając opuszczenie siedliska przed jego wyschnięciem. Z kolei najlepiej przystosowane są te formy doskonałe samic, które osiągają znaczne rozmiary ciała (ale to wymaga długiego czasu larwalnego rozwoju), gwarantujące nie tylko wysoką płodność, ale także ułatwiające dyspersję (MCLACHLAN 1983). Ten paradoks jest rozwiązany przez zmianę długości życia larw w zależności od liczebności populacji. Przy niskim zagęszczeniu, na początku kolonizacji, rozwój przedimaginalnych stadiów (larw i poczwarki) zamyka się od 12 do 40 dni, a przy wyższym zagęszczeniu następuje wzrost konkurencji i w konsekwencji, wzrost śmiertelności. Martwe osobniki stają się dodatkowym źródłem pokarmu dla osobników przeżywających, przyspieszającym tym samym ich wzrost. Zdaniem MCLACHLANA (1983) te dwa typy osobników, karły i giganty, są zdeterminowane genetycznie. Ich obecność w populacji jest utrzymywana przez zależną od zagęszczenia, ewolucyjnie stabilną strategię. Ponieważ larwy w kałuży wykluwają się najczęściej z jednego złoza jajowego, martwi już konkurenci przyczyniają się do przeżycia swoich krewnych; zjawisko to MCLACHLAN i LADLE (2001) nazwali swego rodzaju altruizmem. Przypuszcza się, że refugiami (miejscami schronienia) dla tych gatunków w porze suchej, trwającej około 9 miesięcy, są głęboczki niewysychających rzek, chociaż tak naprawdę tylko raz potwierdzono ich obecność w tego rodzaju siedlisku. Jeszcze inny gatunek, *Chironomus dorsalis*, zasiedla okresowe, małe zbiorniki w środkowej Europie (MATEŇA i FROUZ 2000). Larwy tego taksonu nie są jednak bardziej odporne na odwodnienie niż blisko spokrewniony z nim, ale szeroko rozpowszechniony *Chironomus riparius*, który zasiedla stałe ekosystemy. Larwy te egzystują przez kilkanaście dni w mokrym mule, jednak nie przeżywają na zewnątrz osadów.

Krótki czas rozwoju jednej generacji to ogromny atut; *Apedilum elachistius* jest takim modelowym przykładem. Rozwój przedimaginalnych stadiów w zagłębieniach kamieni w Mato Grosso (Brazylia) trwa 7 dni (w temperaturze 28°C, przy zakresie od 8 do 42°C). Takson ten żyje także w wodach słonawych i głęboczkach rzek. Może więc on żyć w rozmaitych siedliskach, a także korzysta z różnorodnych zasobów pokarmowych. Według terminologii ekologicznej jest więc generalistą (NOLTE 1995).

Szybkie wyschnięcie grozi zbiornikom tworzącym się na i w roślinach, i to zarówno tym bardzo małym (fitotelmy zwane też miniakwariami naroślinnymi), jak i większym (dziuple drzew). Te ostatnie, w zależności od rozmiaru, mogą być albo astatyczne albo prawie stale wilgotne. Ochotka *Metriocnemus martini* preferuje jednak małe, wypełnione wodą dziuple, prawdopodobnie ze względu na wyższą w nich podaż zasobów pokarmowych. Te na przemian wysychające i napełniane wodą drobne „zbiorniki” są rekolonizowane przez migrantów z większych i bardziej stabilnych siedlisk, chociaż część populacji może przetrwać, w stanie odwodnionym, w wilgotnym substracie na dnie dziupli (KITCHING 1972).

Katastrofalne dla owadów jest wyschnięcie cienkiej warstwy mchów i porostów na powierzchni kamieni. Różne są strategie przeżywania w okresie wysuszenia tego rodzaju podłoża; larwy glebowych gatunków budują w tym czasie kokony (*Smittia celtica*), natomiast inny gatunek, *Limnophyes minimus*, generalista, który nie ma takich umiejętności, po prostu znika. Jesienią ponownie nasączone wodą mchy i porosty są rekolonizowane przez imagines *L. minimus* z populacji, które przetrwały w innych (większych), stale wilgotnych siedliskach (DELETTRE 1988, FROUZ i współaut. 2003). Jeszcze innym przykładem okresowo dostępnych siedlisk są świeżo zalane stawy hodowlane ryb karpiowatych czy pola ryżowe. Te pierwsze, w Holarctyce, są przede wszystkim kolonizowane przez larwy *Chironomus: annularis, melanescens i piger*, natomiast w Australii przez *C. tepperi*. Mają one tylko jedno liczne pokolenie, ponieważ kolejne jest już ograniczane przez zmniejszenie dostępnych zasobów pokarmowych, drapieżnictwo i pasożytnictwo (FROUZ i współaut. 2003). Taksony te notowane są także z innego rodzaju siedlisk, ale już w znacznie mniejszej obfitości; habitaty te pełnią rolę refugium koniecznych dla przetrwa-

nia gatunku. Jak wykazali STEVENS i współaut. (2003), samice *C. tepperi* poszukują takich świeżo napełnionych zbiorników ze względu na niższą w nich konkurencję. Fluktuacje w częstotliwości występowania optymalnych siedlisk są punktem krytycznym w strategii rekolonizacji; takie okresowe siedliska mogą się pojawiać sporadycznie, a czasem, przez bardzo długi czas, w ogóle nie występować. Ten okres nazwano wąskim gardłem (ang. bottlenecks) (MCLACHLAN 1988). Jest oczywistym, że bytowanie w bardziej stabilnym siedlisku jest warunkiem koniecznym do przetrwania dla gatunków zajmujących optymalne, ale pojawiające się okresowo, siedliska. „Specjaliści” poszukują na czas zniknięcia preferowanych siedlisk, podobnych do optymalnych, ale dłużej istniejących, np. *C. imicola* i *C. pulcher* po wyschnięciu kałuż żyją w głęboczkach rzek, ale zagęszczenie ich w tych zastępczych siedliskach jest o kilka rzędów wielkości niższe niż w preferowanych.

Reasumując, „specjaliści”: (i) poszukują na czas zniknięcia preferowanych siedlisk podobnych do optymalnych, ale dłużej istniejących, (ii) zagęszczenie ich w tych zastępczych siedliskach jest wielokrotnie niższe niż w preferowanych, (iii) ich czas rozwoju jest z reguły bardzo krótki, natomiast siedliska generalistów, zarówno te preferowane, jak i „zastępcze”, mogą mieć bardzo różny charakter.

ADAPTACJE FIZJOLOGICZNE I BEHAWIORALNE

Larwy Chironomidae bronią się przed wyschnięciem minimalizując stratę wody przez:

1. migrację w głąb mokrego porowatego substratu, takiego jak torf, gleba czy muł; redukcja utraty wody w takim podłożu jest mniejsza, ponieważ powietrze glebowe jest bardziej nasycone wodą niż atmosferyczne;

2. budowanie kokonów złożonych z wydzieliny gruczołów ślinowych i cząstek podłoża. Rekordzistą pod tym względem jest australijski gatunek *Paraborniola tonnoiri*, przeżywający letnią suszę w kokonie na dnie okresowych strumieni (osobniki bez kokonów giną). Wiele gatunków Chironomidae żyje w płytkich wodach strefy umiarkowanej i podlega zarówno wysuszeniu latem, jak i zamarzaniu zimą. Zimowe kokony są częste u larw *Endochironomus tendens*, *Dicrotendipes* sp., czy *Camptochironomus tentans*, a więc u taksonów zasiedlających litoral porośnięty makrofitami. Kokon nie stanowi całkowitej bariery przed utratą wody, ale pozwala przeżyć larwom częściowo odwodnionym. Należy podkreślić, iż larwy niektórych ga-

tunków Chironomidae, np. *Rheotanytarsus*, budują letnie kokony (czy raczej tuby) o nieco innym przeznaczeniu, umieszczając w wydzielinie gruczołów ślinowych mineralne cząstki. Taka architektura chroni te konstrukcje przed przemieszczaniem (prądem). Letnie kokony są większe niż osobniki; larwy mogą one się w nich nie tylko poruszać, ale i wychodzić na zewnątrz po pokarm;

3. tolerancję na utratę wody, która jest główną cechą fizjologicznych adaptacji. Rekordzistami pod tym względem są ochotki *Polypedilum vanderplanki*, znalezione w Afryce, w zagłębieniach granitowych skał, wypełnionych wodą po ulewnych deszczach. Larwy mogą przeżyć nawet do 17 lat prawie całkowicie odwodnione (3%), w zakresie temperatur od -270 do +102°C (PINDER 1995). Jest to jedyny, jak dotychczas, gatunek ochotek, u którego stwierdzono kryptobiozę. Fizjologiczny mechanizm tego zjawiska wyjaśnia kumulacja substancji „konserwującej”, dwucukru trehalozy, który wzmacniając stabilność elementów komórkowych zapobiega uszkodzeniu komórek podczas odwodnienia (WATANABE i współaut. 2003). Larwy, po uwodnieniu, mogą powracać ze stanu kryptobiozy do naturalnej fizjologicznej aktywności nawet dziesięciokrotnie. Można wymienić jeszcze kilka gatunków ochotek, które wytrzymują znaczne odwodnienie, takie jak larwy wspomnianego już wyżej taksonu *P. tonnoiri*, które przeżywają tracąc 72% zawartości wody, czy *C. dorsalis* do 50% (FROUZ i współaut. 2003);

4. zamarzanie i wysychanie – mechanizmy zabezpieczające larwy Chironomidae przed tymi zjawiskami są podobne. BUTLER (1982) opisał 7-letni cykl życiowy dwu gatunków *Chironomus* w stawach tundry arktycznej Alaski, gdzie podłoże jest zamarznięte przez około 9 miesięcy w ciągu roku. Krótkie lato pozwala najwyżej na jedną wylinkę w sezonie, a więc diapauza występuje w kilku kolejnych stadiach rozwojowych (DANKS 1971). Do adaptacji umożliwiających przetrwanie w warunkach niskiej temperatury jeszcze powrócimy.

Należy podkreślić, iż gatunki, które przeżywają w okresowym siedlisku, szybciej je opanowują, niż gatunki przylatujące z innych siedlisk. Ale mają one: (i) tylko jedno pokolenie w ciągu roku, podczas gdy kolonizatorzy dwa; ta cecha ich rozwoju ułatwia im efektywną penetrację terenu, a w efekcie skuteczną rekolonizację każdego pojawiającego się, dostępnego siedliska, (ii) gatunki koloni-

zujące wykazują czasem znaczną zmienność osobniczą: od migrantów z dłuższymi skrzydłami do osobników nie migrujących z krótszymi skrzydłami, (iii) gatunki kolonizujące charakteryzuje bardzo wysoka płodność.

Należy podkreślić, że w „*in situ resistance*” indywidualna adaptacja, fizjologiczna i behawioralna, przyczynia się do sukcesu całej populacji. Selekcja działa w tym samym kierunku na wszystkie osobniki. To prowadzi do jednorodności populacji. W strategii reko-

lonizacji jest kilka bardziej złożonych adaptacji takich jak krótki cykl życiowy, wysoka płodność, wysoka zdolność do migracji i selekcja habitatów. W kilku przypadkach obserwowano kompromis między poszczególnymi adaptacjami. Konsekwentnie populacja jest ekspozowana na różne naciski selekcyjne w czasie i przestrzeni, która prowadzi do wysokiej zmienności w populacji i koegzystencji kilku fenotypów (FROUZ i in. 2003).

JAK PRZEŻYĆ I NIE ZAMARZNAĆ W NISKIEJ TEMPERATURZE?

Tylko nieliczne organizmy, kosztem znacznych nakładów energetycznych, są odporne na długotrwałe oddziaływanie temperatur spoza zakresu 0–40°C, wyznaczonego, z jednej strony, przez temperaturę krzepnięcia wody, a z drugiej, przez temperaturę denaturacji białek. Zmiany wilgotności czy brak wody dokucza nie tylko w gorących suchych środowiskach, ale także zimą w strefie umiarkowanej czy na terenach arktycznych bądź wysokogórskich. Adaptacje owadów umożliwiające przeżycie w takich właśnie skrajnych, ale wysoce przewidywalnych warunkach, można podzielić na kilka grup:

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

2. behawioralne, takie jak wygrzewanie się w słońcu, zmiany w sposobie żerowania i kopulacji, pojawieniu się partenogenezy, poliploidalności, rozwoju jaj już w stadium poczwarki (te dwa ostatnie zjawiska poznano u innych, spokrewnionych z ochotkami owadów – meszek, Simuliidae), budowanie kokonów;

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

4. fizjologiczne i biologiczne – tolerancja na zamarzanie (ang. hibernation) i przechłodzenie (ang. supercooling).

Wiele gatunków owadów stosuje kombinację tych adaptacji i mogą one się różnić w zależności od zasiedlanego substratu (gleba czy woda)(DANKS 2004a).

ADAPTACJE MORFOLOGICZNE

Do tego rodzaju mechanizmów ułatwiających przeżycie należy:

- ciemne ubarwienie ciała, które chroni przed UV-B, a równocześnie zwiększa absorpcję ciepła (funkcja termoregulacyjna);

- redukcja rozmiarów ciała. To powoduje mniejsze zapotrzebowanie pokarmowe, a zatem zakończenie cyklu rozwojowego w krótszym czasie;

- brak lub redukcja skrzydeł mogą być reakcją na temperaturę niższą niż fizjologiczna temperatura lotu oraz silny wiatr uniemożliwiający kierunkowy lot (znosi owady), czy tworzenie rójek. Owady bezskrzydłe i ze zredukowanymi skrzydłami mogą pojawiać się u obu płci, chociaż to samce mają częściej skrócone, a samice normalne wielkości skrzydła, aby móc rozprzestrzeniać się po kopulacji. Niekiedy pojawiają się też samice ze skróconymi skrzydłami; budowa skrzydeł i ich muskulatury pochłania mnóstwo energii opóźniając tym samym dojrzewanie osobników, co w krańcowym przypadku może zakończyć się brakiem czasu na zamknięcie cyklu życiowego przed zmianą warunków środowiskowych (DOWNES 1969).

U bezskrzydłych i krótkoskrzydłych form Diptera kopulacja odbywa się raczej na podłożu niż w powietrzu. Taki behavior samców wymaga powiększenia, przy równoczesnej silnej sklerotyzacji, genitaliów, powiększenia ud i inaktywacji seksualnych receptorów do rozpoznania samic w locie (antennae u Culiidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Chaoboridae; oczy u Simuliidae, Empididae i Thau-

maleidae). Krótkoskrzydłe samce arktycznych Chironomidae kopulują z przypadkowymi osobnikami na ziemi. Taki behavior prowadzi czasem do pomyłek w wyborze partnerek, chociaż zdarza się stosunkowo rzadko ze względu na niską liczbę osobników innych gatunków wylatujących w tym samym czasie.

Aktywność pokarmowa niektórych wodnych muchówek, takich jak Culicidae czy Simuliidae, w warunkach arktycznych jest częściowo ograniczona. U bezskrzydłych i krótkoskrzydłych populacji samice nie pobierają krwi, co, jak wiadomo, jest warunkiem koniecznym dla rozwoju jaj samic żyjących w strefie umiarkowanej. W konsekwencji samice do tworzenia jaj używają rezerw zgromadzonych przez larwy (autogenia); mechanizm ten wykształcił się w odpowiedzi na brak ofiar. W skrajnej autogenii rozwój jaj zakończony jest w ostatnim okresie rozwoju poczwarki (ang. pharate stadium). Kopulacja odbywa się albo na wodzie albo na gruncie, ale zawsze blisko miejsca wylotu; taki behavior rozrodu charakterystyczny jest także dla Chironomidae w arktycznych strumieniach (DOWNES 1969). W tych przypadkach wprawdzie nie ma dyspersji obu płci, ale procent kopulacji jest wysoki, podobnie jak zapłodnienia i wydania potomstwa; negatywnym efektem jest krzyżowanie się osobników rozwijających się z tego samego złoża jajowego.

W arktycznych jeziorach i strumieniach zimowo/wczesnowiosenne wyloty i kopulacje ochotek, takich jak *Pseudodiamesa*, *Heterotrissocladius* i *Cricotopus*, odbywają się poniżej śniegowo-lodowej pokrywy lub przez szczeliny w tej pokrywie, co może świadczyć o wzroście ich larw w okresie zimy i wczesnej wiosny (OLIVER 1968, DANKS 1999, LENCIONI 2004). W Norwegii od grudnia do kwietnia osobniki kilku gatunków *Diamesa* oraz *Chaetocladius* kopulowały na śniegu w temp $-1/-2^{\circ}\text{C}$, latając nawet w cieplejsze dni.

ADAPTACJE BEHAVIORALNE

Do adaptacji behawioralnych można zaliczyć takie składowe jak: (i) behavior pokarmowy i kopulację (omówiono powyżej razem z adaptacjami morfologicznymi), (ii) wybór siedliska oraz (iii) budowę kokonów.

Wybór siedliska

Wiele larw unika odwodnienia lub zamarznięcia przez migracje w jeziorach do głębszych części, a w strumieniach do refugium, którymi są bądź obszary zasilane przez źródła

podziemne bądź strefa hyporeiczna. W tego rodzaju refugiach osobniki pozostają cały czas aktywne, uzupełniając wiosną „straty” w typowym siedlisku, spowodowane zwiększoną śmiertelnością. Bytowanie w hyporeicznej warstwie to nie tylko unikanie zimą zamarzania, ale także ochrona przed powodzią latem. Na Alasce, w strumieniach z podziemnym zasilaniem, zagęszczenie zoobentosu było wielokrotnie wyższe niż w niezasilanych (INRONS i współaut. 1993). Te wyniki sugerują, że niska liczebność bezkręgowców latem może być konsekwencją braku dostępu do niezamarzających habitatów zimą. Przykładem są ochotki z rodzaju *Diamesa* (Diamesinae), których złoża jajowe znaleziono wiosną w małym źródłowym strumieniu (refugium), wtedy gdy pobliski glacialny strumień był częściowo zamarznięty i całkowicie przykryty śniegiem. Latem gatunki te znów były liczne w glacialnym strumieniu (LENCIONI 2004).

Budowa kokonów

Zimą wiele arktycznych owadów, także Chironomidae, buduje przezroczyste i cienkie kokony wykorzystując do tego celu wydzielinę gruczołów ślinowych. Przed zbudowaniem kokonu larwy Chironomidae opróżniają jelito, a następnie dwu lub trzykrotnie zginają ciało w taki sposób, że tylne pseudopodia są skierowane w kierunku głowy. Po takich przygotowaniach ustaje pobieranie pokarmu, ruch i w konsekwencji wzrost. Każdy kokon jest zamknięty na obu końcach, ściśle przylegając do ciała (nie ma płynu między ciałem a ścianą kokonu); w końcowym efekcie wewnątrz takiej konstrukcji wilgotność i temperatura jest wyższa niż na zewnątrz (DANKS 2004b). U niektórych bezkręgowców stwierdzano innego rodzaju zabezpieczenia, takie jak cienka błona w otworze muszli ślimaków, przezroczyste cysty u Oligochaeta czy zamknięcie otworu domku chrzączek.

ADAPTACJE EKOLOGICZNE

Surowość, sezonowość, nieprzewidywalność i zmienność środowiskowych warunków, z genetycznym potencjałem owadów i ich zdolnością do monitorowania zmian środowiska rządzi ich cyklami życiowymi w polarnych i arktycznych ekosystemach. Ogromną różnorodność cykli życiowych stwierdzono na tych terenach, z różnym czasem trwania cyklu życiowego, liczbą generacji na rok i obecnością lub brakiem spowolnienia lub/i diapauzy. Najczęstsze adaptacje polegają na: (i) rozciągnięciu rozwoju w czasie nawet do

kilku lat przez spowolnienie rozwoju lub diapauzę oraz (ii) redukcji liczby pokoleń w ciągu roku (DANKS 1999).

Spowolnienie rozwoju i diapauza

Spowolnienie rozwoju (ang. quiescence, torpidity, consecutive dormancy) i diapauza (ang. diapause, prospective dormancy) polega bądź tylko na ograniczeniu najważniejszych przejawów tej aktywności, to jest rozwoju i rozrodu, bądź na zahamowaniu aktywności metabolicznej; w każdym przypadku tempo propagacji genotypu takich organizmów ulega spowolnieniu. Zwykle oba zjawiska są indukowane przez zewnętrzne bodźce środowiskowe. Jednak w pierwszym przypadku, po ustąpieniu niekorzystnego pojedynczego czy też kilku czynników organizm powraca do stanu normalnej aktywności, natomiast w drugim może on trwać w stanie uśpienia jakiś czas po ustąpieniu bodźca sygnałnego. Do takich czynników proksymalnych warunkujących czy to rozpoczęcie czy też zakończenie diapauzy należą: temperatura, fotoperiod (długość dnia) i dostępność pokarmu. Diapauza jest także pod hormonalną kontrolą. Z reguły rozwój i rozród odbywa się w okresach sprzyjających, a formy „przetrwalińkowe” tworzone są przed nastaniem niekorzystnych warunków (ŚLUSARCZYK 1998).

Diapauza może mieć charakter fakultatywny (jako bezpośrednia odpowiedź na niesprzyjające warunki; może występować u niektórych tylko osobników lub kohort narażonych silnie na oddziaływanie czynników selekcyjnych) i obligatoryjna (może zdarzyć się każdego roku, aby uniknąć pewnego okresu, niezależnie od zmian środowiska). Obligatoryjna diapauza występuje zazwyczaj u gatunków długożyjących, w środowiskach, w których każdy osobnik jest narażony na działanie stresu środowiskowego. Fakultatywna diapauza występuje u gatunków o krótkim, w porównaniu z częstotliwością zmian presji czynników selekcyjnych, czasie generacji (ŚLUSARCZYK 1998). Diapauza obligatoryjna jest częstsza u jaj i larw, rzadziej występuje u poczwerek tuż przed wylotem, prawie nigdy u dorosłych. Obligatoryjną diapauzę jaj *Dia-mesa latitarsis* stwierdzono w okresowych strumieniach w Wysokich Tatrach (KOWNACKI 1985), a u innych owadów, takich jak jętka *Baëtis macani* (BRITAIN 1975) czy widelnice *Systellognatha* (LILLEHAMMER 1987), w górskich strumieniach Norwegii.

Powtarzalna czy wydłużona diapauza w odpowiedzi na wysoce niesprzyjające środo-

wisko takie jak zimno lub nieprzewidywalna temperatura, skupiskowość, niepewne lub niskiej jakości pożywienie oraz drapieżnictwo są głównymi przyczynami wydłużania cykli życiowych. Ponad dwuletni okres rozwoju osobniczego, rozdzielenie kohorty (ang. cohort splitting) na jednoroczny i dwuletni okres rozwoju i składnie jaj przez dwa sezony są stosunkowo pospolite. Rozdzielenie kohorty obserwowano u Chironomidae i Culicidae w arktycznych stawach (DANKS 1992). Mechanizm ten polega na wytwarzaniu osobników, które w zależności od rodzaju zasiedlanych mikrohabitatów, kończą rozwój bądź w tym samym roku, bądź w następnym. Natomiast bardzo długie, ponad 10 letnie cykle, są wyjątkowo rzadkie.

Cykle życiowe owadów wodnych z terenów polarnych i Alp charakteryzuje z jednej strony oportunizm stadiów larwalnych, a z drugiej zaprogramowanie imagines (DANKS 1999). Czas rozwoju larw zdeterminowany jest temperaturą, natomiast przeobrażenie i wylot form doskonałych może nastąpić tylko w określonej temperaturze i o określonej porze roku. Tak jest w przypadku gatunków Chironomidae z arktycznych stawów, *Chironomus* i *Glyptotendipes*, wylatujących tylko wiosną. Larwy czwartego stadium tych taksonów zimują gotowe do przepoczwarczenia, bez dodatkowego pobierania pokarmu. Wszystkie inne stadia larwalne rosną latem, zapadają zimą w diapauzę i wylatują następnej wiosny. U tych wiosennych gatunków obligatoryjna diapauza może być przerwana tylko przez odpowiednią temperaturę, przy czym wylot imagines wymaga, w zależności od zasiedlanego obszaru, od 4 do 8°C (DANKS i OLIVER 1972). Jeżeli ten próg termiczny nie zostanie osiągnięty wiosną lub wczesnym latem wylot odbędzie się dopiero następnego roku. Zjawisko to kontrolowane jest także przez długość dnia (fotoperiod). Ta podwójna kontrola, termo- i fotoperiod, zapobiega wylotowi imagines późnym latem, w przypadku długiej zimy i osiągnięcia progowej temperatury dla przeobrażenia właśnie w tym okresie. U wielu wodnych Diptera stwierdzono termiczne progi stymulujące wzrost poszczególnych stadiów; tak więc temperatura indukująca rozwój pierwszego stadium jest niższa niż dla 2 stadium, itd. (OLIVER 1968). Mechanizm ten wydaje się być podstawą synchronizacji rozwoju osobników tego samego gatunku, żyjących na tym samym terenie, a więc ułatwia znalezienie partnera w fazie rozrodczej, a tym samym zwiększa się praw-

dopodobieństwo zapłodnienia i wydania potomstwa.

Długie cykle życiowe owadów mogą być nie tylko zdeterminowane czasem trwania diapauzy, ale także być skorelowane z bardzo powolnym, ale ciągłym wzrostem i/lub długim życiem dorosłych. Na Alasce cykl życiowy *Chironomus hyperboreus* trwa dwa lata, *C. priori* i *C. tardus* siedem lat, a *Diamesa davisii* od jednego do dwóch lat (BUTLER 1982). Z reguły jednak długożyjące formy doskonale są raczej typowe dla form lądowych i charakteryzuje je iteroparyczność (wielokrotny rozród).

Redukcja liczby generacji na rok

Redukcja liczby generacji na rok charakteryzuje populacje gatunków arktycznych i alpejskich; jedno- (uni-) lub dwupokoleniowe (bivoltinizm) formy występują wtedy, gdy okres sprzyjający rozmnażaniu jest krótki. Przykładem są ochotki z rodzaju *Diamesa* z glacialnych strumieni w Alpach, które mają dwa pokolenia w ciągu roku, pierwsze z maksimum wylotów na przełomie czerwca i lipca oraz drugie na przełomie sierpnia i września (LENCIONI 2004).

ADAPTACJE FIZJOLOGICZNE I BIOCHEMICZNE

Zdolność owadów do egzystencji w warunkach długiej ekspozycji na temperaturę poniżej zera (subzero), to odporność na zimno (ang. cold hardiness). Może być osiągana w dwojaki sposób, przez: (i) tolerancję na zamrożenie (ang. hibernation) i (ii) przechłodzenie (ang. supercooling).

Owady bez tych zdolności, jeżeli są wystawione na temperaturę poniżej zera, w pierwszej kolejności zaprzestają pobierania pokarmu, ograniczają ruch, ich metabolizm ulega zwolnieniu i, w końcowym efekcie, giną. Odporność na zimno jest bardzo ważna na terenach arktycznych lub wysoko w górach, gdzie sezon letni, sprzyjający wzrostowi, trwa zaledwie kilka tygodni. U owadów wodnych przechłodzenie jest częstsze niż hibernacja, natomiast owady lądowe bronią się przed zimnem hibernując.

Hibernacja

Podczas hibernacji dochodzi do zamarzania płynów pozakomórkowych i, bardzo rzadko, do całkowitego zamarznięcia tkanek. Zamarzanie hemolimfy zaczyna się powoli, w niskiej temperaturze (od -5 do -10 °C), przy kontrolowanym tworzeniu się kryształów lodu. Proces ten jest pobudzany przez

zarodki (ośrodki) krystalizacji (ang. ice nucleator, ice nucleating agents, INAs), które mogą być wewnętrznego lub zewnętrznego pochodzenia. Te wewnętrzne są w zasadzie białkami lub lipoproteinami, celowo syntetyzowanymi i gromadzonymi w hemolimfie (BLOCK 1990, DANKS 1996). Z kolei, te zewnętrzne mogą być materią organiczną lub mineralnymi cząstkami obecnymi w jelicie. Temperatura, w której następuje tworzenie się lodu i wzrost kryształów, jest kontrolowana przez substancje celowo wytwarzane przez owady: krioprotektanty (ang. cryoprotectants) i antyzamarzywacze (ang. anti-freezers). Obecnie znane są dwa rodzaje tych substancji, z niską i wysoką masą cząsteczkową. Pierwsze z nich, to polialkohole takie jak glicerol, mannitol, sorbitol oraz aminokwasy (alanina). Te drugie, to termiczne białka (ang. thermal hysteresis proteins, THPs), podobne do związków wytwarzanych przez ryby zimujące w bardzo niskich temperaturach. Rola wyżej wymienionych substancji polega na: (i) obniżeniu temperatury zamarzania płynów ciała (ang. supercooling point, SCP), która u większości owadów wynosi około -10°C , (ii) ochronie struktur makromolekularnych podczas zamarzania, (iii) zabezpieczeniu białek i enzymów przed denaturyzacją, (iv) ograniczeniu wzrostu kryształów lodu czy (v) uniknięciu rekrytalizacji podczas wiosennego ocieplenia. Stanowią one także rezerwę aminokwasów, węgla i wody dostępnych wiosną, kiedy następuje kruszenie lodu (LENCIONI 2004).

Tolerancyjne na zamrożenie owady spędzają zimę częściowo odwodnione. Przykładem są larwy Chironomidae, które w arktycznych okresowych strumieniach i stawach mogą stracić nawet do 90% wody, wytrzymując temperaturę do -20°C . Wiosną, w naturalnym środowisku, uwodnienie organizmu odbywa się bardzo szybko, głównie przez uwolnienie wody związanej przez krioprotektanty, a w przypadku diapauzujących owadów, uzyskanej z metabolizmu lipidów. Woda jest także pobierana ze środowiska. Przykładem mogą być larwy czwartego stadium *Diamesa zernyi*, zebrane późną jesienią w glacialnym strumieniu w Alpach, które powróciły do życia już po 45 minutach przetrzymywania w wodzie o temperaturze $+4^{\circ}\text{C}$ (LENCIONI 2004). Obok Chironomidae (głównie Diamesinae i Orthoclaudiinae) hibernację stwierdzono także u innych muchówek, Empididae, a z innych owadów, u ważek (Odonata) oraz u bezkręgowców takich jak Oligochaeta, Hi-

rudinea, Ostracoda, Cladocera, Mollusca i Hydracarina.

Przechłodzenie

Przechłodzenie, to utrzymanie płynów ciała w stanie niezamarzniętym, w temperaturze niższej niż naturalny punkt zamarzania (SCP), od -20 do -40°C . Na początku zimy larwy usuwają zawartość jelita, której składniki mogłyby działać jako zarodki tworzenia kryształów lodu, a równocześnie wytwarzają w hemolimfie duże ilości substancji zabezpieczających przed zamarzaniem, krioprotektanty i antyzamarzywacze, głównie te o niskiej masie cząsteczkowej. Substancje te mogą osiągać bardzo wysokie stężenie dochodząc nawet do 14% mokrej masy ciała organizmu (RING 1982). W niektórych przypadkach, przy temperaturze od -20 do -30°C , dochodzi do zeszklenia hemolimfy (ang. vitrification) w wyniku wysokiego stężenia glicerolu w płynach ciała (DANKS 1996). Przechłodzenie jest często obserwowane u larw owadów wodnych, rzadziej u dorosłych. Przykładem tych ostatnich są himalajskie ochotki z rodzaju *Diamesa*, aktywne w pobliżu lodowca, przy temperaturze -16°C ; owady te przechodzą szok termiczny trzymane na dłoni dłużej niż 20 minut (KOSHIMA 1984).

W obu przypadkach, tolerancyjnych i nietolerancyjnych na zamarzanie owadów, rezerwy są gromadzone latem jako lipidy i glicerol i przetwarzane późną jesienią lub wczesną zimą w krioprotektanty i antyzamarzywacze. Ten proces jest stymulowany nie tylko przez niską temperaturę, ale także przez krótszy dzień (fotoperiod), słabą bazę pokarmową (ilość i jakość), wyższą presję ze strony drapieżników i pasożytów, itp. Fosforylaza glikogenowa, enzym konieczny w metabolizmie glikogenu, wydaje się być stymulowany przez niską temperaturę. Synteza polialkoholi wymaga tłumienia metabolizmu tlenowego węglowodanów z transformacją glikogenu w glicerol, mannitol i inne alkohole.

Należy podkreślić, iż unikanie oraz tolerancja na zamarznięcie może towarzyszyć diapauzie. Oba mechanizmy, odporność na zimno i diapauza pojawiają się podczas niesprzyjającego sezonu i (i) wymagają zgromadzenia zapasów takich jak glikogen i lipidy przed ograniczeniem metabolizmu, (ii) są pod hormonalną kontrolą, (iii) wymagają ograniczenia lub tłumienia metabolizmu tlenowego z mitochondrialną degradacją (DANKS i współaut. 1994, DANKS 1996).

Należy pamiętać, że na obszarach arktycznych, kiedy wzrost jest ograniczony do zaledwie kilku tygodni, owady mogą rozwijać odporność na zimno bez wchodzenia w diapauzę utrzymując THPs w hemolimfie w wysokiej koncentracji przez cały rok i, tym samym, wolno, ale stale rosnąc.

Adaptacje arktycznych owadów są w zasadzie podobne do tych z wysokogórskich, zwłaszcza alpejskich ekosystemów; należy jednak pamiętać, że te wysokogórskie różnią się od arktycznych środowisk przede wszystkim wysokimi sezonowymi i dobowymi wahaniami temperatury oraz większym dopływem allochtonicznej materii organicznej (DANKS 1999). Istotnym elementem wyżej wymienionych środowisk jest śnieg; jego obecność to nie tylko niskie przewodnictwo i duża ilość powietrza (dobry izolator ciepła), ale także ochrona organizmów przed odwodnieniem oraz przeniesieniem przez wiatry. Te właściwości śniegu są wykorzystywane przez wiele organizmów, także owady z nizinnych terenów strefy umiarkowanej; stanowi on substrat, na/w którym żyją formy doskonale Diptera. Muchówki stanowią istotny element fauny naśnieżnej na terenach Polski środkowej (SOSZYŃSKA 2004). Aktywność zimową, w zakresie temperatur od -1 do $+5^{\circ}\text{C}$, wykazują także wszędobylskie ochotki, głównie z porodzin Diamesinae i Orthocladiinae (SOSZYŃSKA 2005). Generalnie jednak fauna naśnieżna Polski jest słabo poznana, zarówno pod względem składu, jak i fizjologicznych mechanizmów umożliwiających taki behavior.

HOW TO SURVIVE IN EXTREME ENVIRONMENTS? ADAPTATIONS OF CHIRONOMIDS

Summary

Chironomidae (Diptera) live in almost every conceivable freshwater environment but there are also species living in moist soil or vegetation and others that are truly terrestrial. Some of chironomid species are inhabitants of ephemeral water-bodies such

as temporary rain-pools, phytotelmata (small aquatic habitats associated with living plants, including water-filled tree-holes), freshly filled ponds or soil layers; all these environments seasonally dry out. Chironomids utilize these habitats either by physiologi-

cal and behavioural adaptations (in situ resistance includes desiccation resistance, often combined with cocoon building and larval migration into deeper, wetter layers of mud, soil or other porous material) or by repeated recolonization of temporarily suitable habitats. The second kind of adaptations concerns the local populations that are able to recolonize any other available habitat. A comparison of these two kinds of chironomid strategies (*in situ* resistance versus recolonization) leads to the conclusion that species that use the recolonization strategy tend to be better at migration and show higher fertility and shorter development time.

Some chironomid species live in arctic areas and show a wide range of adaptations to their extreme severity and seasonality. Chironomids have developed efficient strategies that enable them to adapt

physiologically well to low temperatures. These are: morphological (melanism, reduction in size and wings, hairiness), behavioural (habitat selection and cocoon building), ecological (extension of the development time to several years by quiescence or diapause and reduction of the number of generations per year), physiological and biochemical adaptations. The last ones, called cold hardiness, include freezing tolerance (hibernation) and freezing avoidance (supercooling). Both these mechanisms may be accompanied by diapause.

Imagines of Chironomidae are also active in winter in the temperate zone when the temperatures range between -1 to 5°C. Adults appear on the snow surface when temperatures are favourable for copulation or for migration, which when it is colder they remain below the snow, in the subnivean space.

LITERATURA

- 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, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- BLOCK W., 1990. *Survival strategies in polar terrestrial arthropods*. Biol. J. Linn. Soc. 14, 29-38.
- BRITTAIN J. E., 1975. *Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera*. [W:] *Mayflies and stoneflies*. CABBELL I. C. (red.). Kluwer Academic Publishers, 1-12.
- BUTLER M. G., 1982. *Production dynamics of some arctic Chironomus larvae*. Limnol. Oceanogr. 27, 728-737.
- DANKS H. V., 1971. *Overwintering of some north temperate and arctic Chironomidae. I. The winter environment*. Can. Ent. 103, 589-604.
- DANKS H. V., 1992. *Long life cycles in insects*. Canad. Ent. 124, 167-187.
- 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., OLIVER D. R., 1972. *Diel periodicities of emergence of some high arctic Chironomidae (Diptera)*. Canad. Ent. 104, 903-906.
- 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.
- DOWNES J. A., 1969. *The swarming and mating flight of Diptera*. Ann. Rev. Entomol. 14, 2712-298.
- FROUZ J., MATEŇA J., ALI A. 2003. *Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review*. Eur. J. Entomol. 100, 459-465.
- INRONS J. G., MILLER L. K., OSWOOD M. K., 1993. *Ecological adaptations of aquatic macroinvertebrates to overwintering in interior Alaska (U.S.A.) subarctic streams*. Can. J. Zool. 71, 98-108.
- KITCHING R. L., 1972. *Population studies of the immature stages of the tree hole midges Metriocnemus martini Thienemann (Diptera: Chironomidae)*. J. Anim. Ecol. 41, 53-61.
- KOSHIMA S., 1984. *A novel cold-tolerant insect found in Himalayan glacier*. Nature 310, 25-227.
- KOWNACKI A., 1985. *Effect of drought on the invertebrate communities of high mountain streams*. Verh. Int. Ver. Limnol. 22, 2069-2072.
- LENCIONI V., 2004. *Survival strategies of freshwater insects in cold environments*. J. Limnol. 63, 45-55.
- LILLEHAMMER A., 1987. *Diapause and quiescence in eggs of Systellognatha stonefly species (Plecoptera) occurring in alpine areas of Norway*. Annls. Limnol. 23, 179-184.
- MATEŇA J., FROUZ J., 2000. *Distribution and ecology of Chironomus Meigen in the Czech Republic (Diptera: Chironomidae)*. [W:] *Late 20th Century Research on Chironomidae: an Anthology from 13th International Symposium on Chironomidae*. HOFFRICHTER O. (red.). Shaker Verlag, Aachen, 415-423.
- MCLACHLAN A. J., 1983. *Life-history tactics of rain-pool dwellers*. J. Anim. Ecol. 52, 545-561.
- MCLACHLAN A. J., 1988. *Refugia and habitat partitioning among midges (Diptera: Chironomidae) in rain pools*. Ecol. Entomol. 13, 185-193.
- MCLACHLAN A. J., LADLE R., 2001. *Life in puddle: behavioural and life-cycle adaptations in the Diptera of tropical rain pools*. Biol. Rev. 76, 377-388.
- NOLTE U., 1995. *From egg to imago in less than seven days: Apedilum elachistius (Chironomidae)*. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.). CSIRO Publications, Melbourne, 177-184.
- OLIVER D. R. 1968. *Adaptations of arctic Chironomidae*. Ann. Zool. Fenn. 5, 111-118.
- PINDER L.C.V., 1995. *The habitats of chironomid larvae*. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.). Chapman and Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 107-135.
- RING R., 1982. *Freezing - tolerant insects with low supercooling points*. Comp. Biochem. Physiol. 73A, 605-612.
- 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 wojsiłki (Mecoptera) Wzniesień Łódzkich*. Rozprawa Doktorska, Biblioteka UŁ.
- STEVENS M. M., WARREN G. N., BRAYSHER B. D., 2003. *Oviposition response of Chironomus tepperi to nitrogenous compounds and bioextracts in two-choice laboratory tests*. J. Chem. Ecol. 29, 911–920.
- ŚLUSARCZYK M., 1998. *Diapauza jako strategia przetrwania*. Wiad. ekol. 44, 279–303.
- THIENEMANN A., 1954. *Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden*. Binnengewässer 20, 1–834.
- WATANABE M., KIKAWADA T., OKUDA T., 2003. *Increase of internal ion concentration triggers trehalose synthesis associated with cryptobiosis in larvae Polypedilum vanderplanki*. J. Exp. Biol. 206, 2281–2286.