KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 71 **2022**
Numer 3 **(336)**
Strony **317-323**

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

RYSZARD SZADZIEWSKI, ELŻBIETA SONTAG

Uniwersytet Gdański
Katedra Zoologii Bezkręgowców i Parazytologii
Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk
E-mail: ryszard.szadziewski@ug.edu.pl
elzbieta.sontag@ug.edu.pl

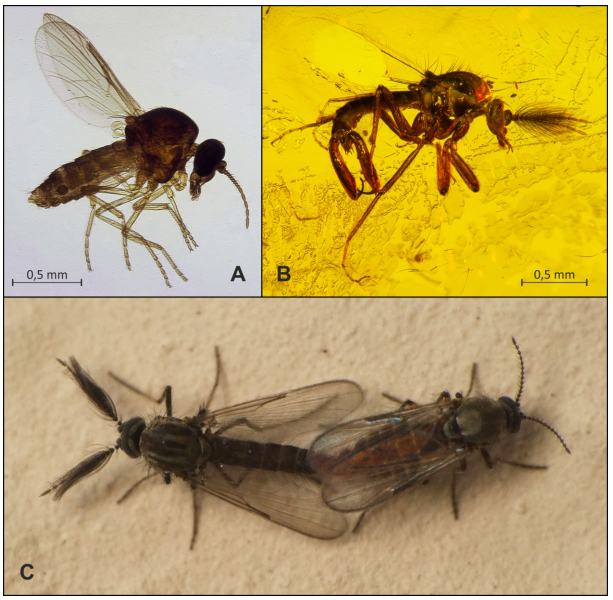
KOMUNIKOWANIE SIĘ SAMCÓW I SAMIC MUCHÓWEK Z RODZINY KUCZMANÓW (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)

WSTĘP

Kuczmany (Ryc. 1) to niewielkie muchówki długoczułkie (Diptera, Nematocera), których skrzydła mają najczęściej 1–2 mm długości. Są podobne do innych, popularnych owadów dwuskrzydłych z rodziny ochotkowatych (Chironomidae), z którymi są często mylone. Do dziś opisano na świecie ponad 6200 współczesnych i prawie 300 kopalnych gatunków kuczmanów (BORKENT i DOMINIAK 2022).

Biologia kuczmanów jest niezwykle zróżnicowana. Ich apneustyczne (nie posiadające przetchlinek) larwy są pospolitymi mieszkańcami różnorodnych siedlisk wodnych, ziemnowodnych i lądowych. Postaci dorosłe są lądowe, a ich dieta jest zróżnicowana i uzależniona od płci. W pełni rozwinięty kłująco-ssący aparat gębowy występuje tylko u samic. Samce mają aparat gębowy zredukowany do funkcji ssących, w związku z tym w skład ich pokarmu wchodzi tylko woda oraz cukry z nektaru i spadzi (SZADZIEWSKI i współaut. 1997).

Samice większości kuczmanów są pasożytami lub drapieżcami i pobierają pokarm białkowy potrzebny do rozwoju jaj. Najczęściej jest to krew kręgowców, hemolimfa lub nadtrawione tkanki owadów. Samice rodzajów *Culicoides*, *Leptoconops*, *Austroconops* i *Forcipomyia* (Lasiohelea) piją krew ssaków i ptaków, rzadko gadów lub płazów. Ta ekologiczna grupa hematofagów liczy 1682 gatunki (BORKENT i DOMINIAK 2020) i stanowi 27,1% wszystkich współczesnych Ceratopogonidae. Kuczmany krwiopijne są ważnymi wektorami chorobotwórczych wirusów, nicieni i pierwotniaków. W warunkach Europy środkowej często atakują ludzi wywołując silne reakcje alergiczne, błędnie przypisywane komarom, meszkom lub promieniowaniu słonecznemu. Samice niektórych kuczmanów z rodzaju *Atrichopogon* i *Forcipomyia* są pasożytami większych owadów (motyli, ważek, chrząszczy i sieciarek), z których piją hemolimfę, prawdopodobnie nie czyniąc im większych szkód.



Ryc. 1. Kuczmany (Diptera: Ceratopogonidae). A – samica kantaryfilnego kuczmana *Atrichopogon tolfensis* z Włoch, B – samiec kopalnego kuczmana *Ceratopogon forcipiformis* z pierzastymi czułkami z bursztynu bałtyckiego, C – kopulujące kuczmany z rodzaju *Dasyhelea* (fotografia Doroty Radzimkiewicz z Warszawy, blog *Chwastowisko Warszawskie*).

Słowa kluczowe: feromony płciowe, kopulacja na żywicielu, lot godowy, narząd skrzydłowy, polowanie na samca

Samice drapieżnych kuczmanów z podrodziny Ceratopogoninae zwykle polują na małe muchówki (ochotkowate, kuczmany) i jętki (DOWNES 1969, 1978). Drapieżcy z tej grupy ekologicznej nakłuwają kutikulę złowionej ofiary, wprowadzają enzymy trawienne, a następnie wysysają płynną zawartość ciała pozostawiając pusty oskórek. Samice wszystkich Dasyhelea i niektórych Forcipomyia mają zredukowane narządy gębowe i podobnie jak samce nie pobierają pokarmu białkowego. Warto też wspomnieć, że kilka gatunków z rodzaju *Atrichopogon* pozyskuje białko z pyłku roślin okrytonasiennych.

Celem egzystencji każdego gatunku i osobnika roślin i zwierząt jest pozostawienie po sobie potomstwa. W związku z tym u zwierząt rozdzielnopłciowych muszą się spotkać osobniki różnych płci, żyjące zwykle w dużym rozproszeniu w rozległym środowisku zewnętrznym. Zwykle to samce są aktywne w poszukiwaniu samic, natomiast samice mniej lub bardziej biernie akceptują partnera. Jedynie u drapieżnych kuczmanów podrodziny Ceratopogoninae, poza plemieniem Ceratopogonini, inicjatywę przejęły samice.

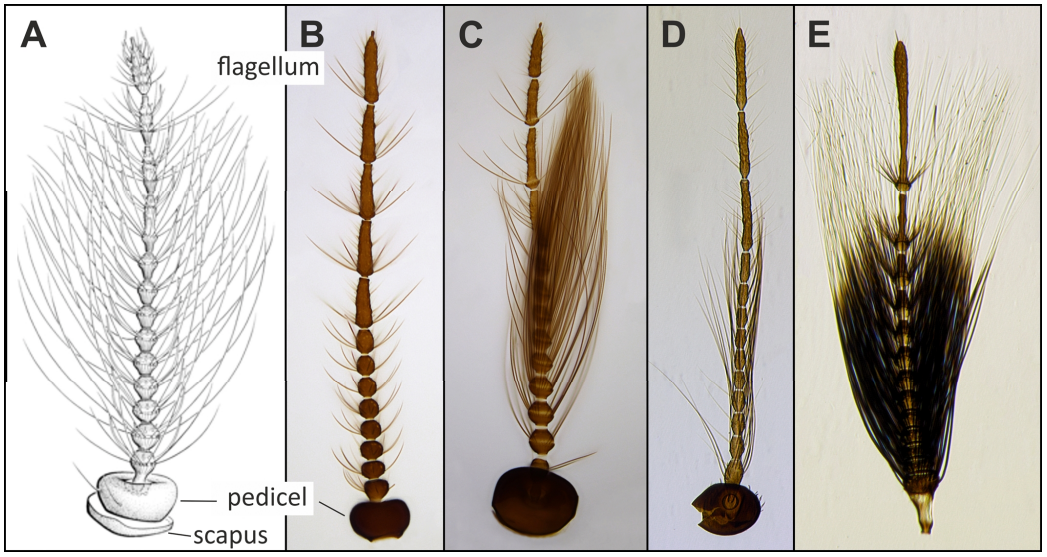
Poszukiwanie partnera u niewielkich owadów to, wydawałoby się, poszukiwanie igły w stogu siana. Okazuje się jednak, że drobne kuczmany odnajdują się skutecznie, i o tym jest mowa w niniejszym artykule. W rodzinie Ceratopogonidae komunikowanie się obu płci w celach prokreacyjnych realizowane jest na kilka sposobów, a mianowicie poprzez: roje godowe, feromony płciowe, spotkania na żywicielach i kwiatach oraz polowania na samce.

ROJE GODOWE

U kuczmanów (Ceratopogonidae) w procesie komunikacji płci ważną rolę odgrywa budowa czułków. U samców kuczmanów, ale również u spokrewnionych komarów (Culicidae), wodzieni (Chaoboridae) i ochotkowatych (Chironomidae), pierzasty czułek przystosowany do odbierania drgań powietrza jest dosyć czułym kierunkowym narządem słuchowym. Drugi człon czułka, czyli pedicel (Ryc. 2A), jest powiększony i zawiera wysoce wyspecjalizowany narząd Johnstona, składający się z licznych skolopidiów (receptorów strunowych) rozmieszczonych głównie promieniście wokół nasadowej płytki wici, czyli flagellum (FEDOROVA i ZHANTIEV 2005).

Flagellum kuczmanów składa się zwykle z 13 członów. Proksymalne człony wtórnie członowanej wici samca są zaopatrzone w okółek długich szczecinek (włosków), które nadają tym czułkom charakterystyczny pierzasty wygląd (Ryc. 2). U komarów, wodzieni i kuczmanów długie szczecinki okółkowe osadzone w wyspecjalizowanych gniazdach są ruchome i mogą być składane wzdłuż wici lub podnoszone do pozycji prostopadłej poprzez zmianę ciśnienia hemolimfy. Samiec złowiony w roju z nastroszonymi włoskami czułka natychmiast składa je w stan spoczynku. U ochotkowatych włoski nie są ruchome i pozostają w pozycji nastroszonej przez całe życie.

Pierzasty czułek samca jest narządem słuchowym, czułym na dźwięki wydawane przez poruszające się w trakcie lotu skrzydła samicy. Okółkowe szczecinki w pozycji nastroszonej, czyli nasłuchowej, działają jak zbiorcze anteny energii dźwiękowej oraz częstotliwości rezonan-



Ryc. 2. Czułki kuczmanów.
A – czułek samca *Dasyhelea* z włoskami nastroszonymi (wg DOWNES i WIRTH 1981), B – czułek samicy *Forcipomyia velox*, C – czułek samca *Forcipomyia velox* z włoskami w pozycji spoczynkowej, D – czułek samca *Palpomyia distincta* z silnie zredukowanymi włoskami pierzastymi, E – flagellum samca *Leptoconops*.

su i przekazują sygnał do komórek recepcyjnych układu nerwowego. Czułek samicy jest zbudowany podobnie, ale narząd Johnstona jest mniejszy, a okółkowe szczecinki krótkie (Ryc. 2B), natomiast bardziej rozwinięte są narządy chemorecepcyjne, wykorzystywane przy poszukiwaniach pokarmu. Pierzaste czułki samców działają jako kierunkowe narządy słuchowe i umożliwiają nie tylko rozpoznanie, ale i zlokalizowanie samicy. Te narządy słuchowe są względnie niespecyficzne i o krótkim zasięgu. Skrzydła u obu płci różnią się istotnie budową, różna jest także częstotliwość fal dźwiękowych wytwarzana podczas wibracji skrzydeł.

Samce kuczmanów tworzą roje godowe, gdzie spotykają się z samicami. Rój godowy to koncentracja w jednym miejscu populacji rozproszonej w terenie. Samce latające w nich mają nastroszone włoski flagellum i „nasłuchują" samic latających wewnątrz lub obok roju. Kopulujące pary opuszczają rój, opadają na ziemię, siadają na pobliskiej roślinności i dalej kontynuują kopulację. Po kopulacji samce wracają do roju, a samice udają się na poszukiwanie pokarmu.

Roje godowe tworzą się przy wzrokowo wyróżniającym się w terenie obiekcie topograficznym zwanym orientacyjnym albo markerem. Obecność markera powoduje, że kuczmany nie rozpraszają się i odbywają w dużych grupach tańczące loty, tam i z powrotem. Są one rozpoznawalne wzrokowo i zwykle charakterystyczne dla gatunku. Samice także rozpoznają marker wzrokowo, wlatują w rój, gdzie lokalizuje je partner i dochodzi do kopulacji. Markery są bardzo różnorodne, np. szczyt drzewa lub krzewu, izolowane gałęzie, droga, krowa, człowiek lub inny żywiciel, odchody krowy na jasnym podłożu, izolowany głaz, dach samochodu, itp.

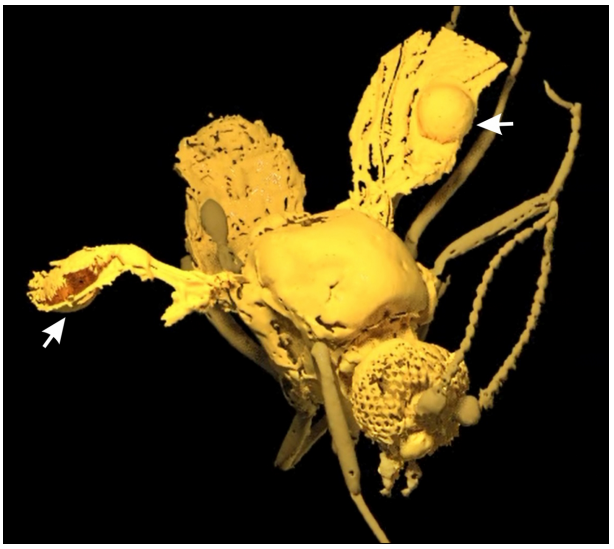
Wielkość roju zależy od wielkości obiektu orientacyjnego, liczebności populacji i warunków pogodowych. Wiatr i deszcz znacznie ograniczają tworzenie rojów godowych. W roju może się zgromadzić kilka, kilkaset, a nawet wiele tysięcy samców. Wysokość unoszenia się roju może się zmieniać od 15–20 cm do 6 m nad ziemią. Rojenie się to cecha gatunkowa, może być obligatoryjne lub fakultatywne (Glukhova 1989). U niektórych gatunków zwykle tworzących roje, przy niekorzystnych warunkach pogodowych dochodzi do kopulacji bez lotów godowych. Są też gatunki kuczmanów zupełnie nie tworzące rójek godowych. U niektórych hematofagów, jak np. *Culicoides obsoletus*, samice tworzą roje przy markerach, podobnie jak samce. Na dalekiej północy roje godowe samców są bardzo liczne i jednogatunkowe, natomiast w strefie lasostepów i stepów mniej liczne i nierzadko wielogatunkowe (Glukhova 1989).

Havelka (1979) obserwował w Hiszpanii roje godowe samców *Forcipomyia bipunctata* na wzgórzu niedaleko morza, gdzie markerami były izolowane drzewa sosnowe. Roje tworzyły się ok. 1,8 m nad ziemią pod gałęziami, a rojenie się trwało cały dzień, od 7 rano aż do wieczora. Były one przerywane jedynie przez wiatr albo deszcz. Gdy wiatr przybierał na sile, kuczmany przelatywały w zaciszne miejsca za pniami lub między gałęziami. Gdy wiatr słabł wracały do miejsc poprzednich. Roje składały się z około 140 do 400 samców. Bardzo rzadko w roju trafiały się samice i pary kopulujące. Sama kopulacja trwała około pół godziny, a kontakt seksualny, który zaczynał się w roju samców był kontynuowany na gałęziach.

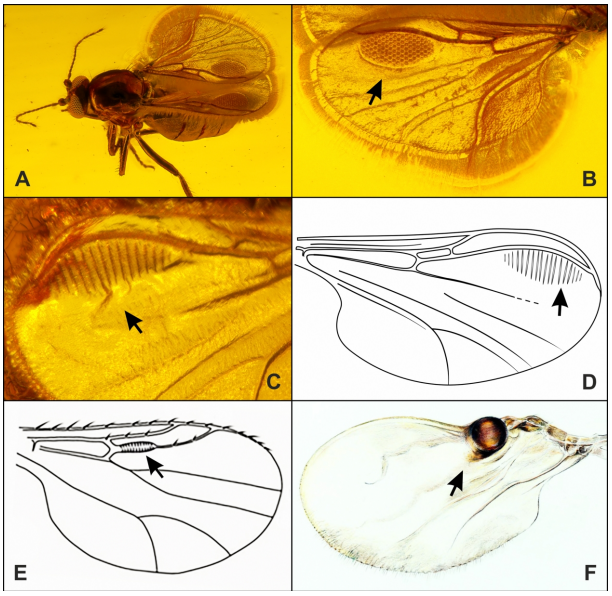
KOMUNIKOWANIE SIĘ POPRZEZ FEROMONY PŁCIOWE

Komunikowanie się poprzez sygnały chemiczne (w tym feromony płciowe) jest powszechne wśród owadów, ale słabo poznane. U większości z nich feromony są syntetyzowane przez gruczołowe komórki hypodermy w wyodrębnionych miejscach pod kutikulą (Chapman 1998). U samic pospolitego w Europie krwiopijnego gatunku *Culicoides nubeculosus* feromony płciowe są produkowane w odwłoku przez enocyty i emitowane przez liczne kanaliki otwierające się na porowatych powierzchniach sternitów odwłoka (Ismail 1982, Ismail i Kremer 1982). Natomiast u samic kuczmana *Culicoides melleus* z Ameryki Północnej, feromony kontaktowe stymulujące samce do kopulacji wykryto na powierzchni kutikuli (Linley i Carlson 1978).

Niedawne odkrycie kopalnego kuczmana *Camptopterohelea odora* z bursztynu indyjskiego sprzed 54 mln lat (Stebner i współaut. 2016) rzuciło nowe światło na rolę feromonów płciowych i narządów skrzydłowych u kuczmanów. Samica tego miniaturowego drapieżnego kuczmana ma niezwykle zmodyfikowane skrzydło z olbrzymim narządem skrzydłowym w postaci kieszeni, w którym najprawdopodobniej były magazynowane feromony płciowe (Ryc. 3, 4F). Ten kopalny indyjski gatunek należy do współczesnego rodzaju z grupy spokrewnionych kuczmanów, które zrezygnowały z komunikowania się poprzez sygnały dźwiękowe i przeszły na komunikowanie się wyłącznie poprzez feromony płciowe. W skład tej grupy wchodzą rodzaje współczesne *Camptopterohelea*, *Cacaohelea*, *Parastilobezzia* oraz kopalne z eocenu sprzed 45–54 mln lat, *Eohelea* i *Gedanohelea* (Szadziewski 1988, Borkent i Picado 2008, Stebner i współaut. 2016). Samice w tej grupie mają szerokie skrzydła, a u samców pierzaste szczecinki na czułkach są całkowicie zredukowane i dodatkowo liczba członów wici z typowych 13



Ryc. 3. Samica *Camptopterohelea odora* z bursztynu indyjskiego sprzed 54 mln lat miała niezwykle duże narządy skrzydłowe, pomocne w dyspersji feromonów płciowych (obraz 3D z synchrotronu wg STEBNER i współaut. 2016).



Ryc. 4. Narządy skrzydłowe kopalnych (eoceńskich, sprzed 45–54 mln lat) samic kuczmanów pomocne w dyspersji feromonów płciowych. A – samica *Eohelea petrunkevitchi* z bursztynu bałtyckiego, B – skrzydło *Eohelea petrunkevitchi* z narządem skrzydłowym w postaci plastra miodu zlokalizowanym na błonie skrzydłowej, C, D – skrzydło *Eohelea sinuosa* z bursztynu bałtyckiego z żeberkowym narządem zlokalizowanym na błonie skrzydłowej, E – skrzydło *Gedanohelea gerdesorum* z bursztynu indyjskiego z narządem skrzydłowym na żyłce R3 (wg STEBNER i współaut. 2017), F – skrzydło *Camptopterohelea odora* z kulistym narządem skrzydłowym z bursztynu indyjskiego (wg STEBNER i współaut. 2016).

jest zmniejszona do 12 u *Camptopterohelea* i *Eohelea*.

Według STEBNER i współaut. (2016) u kopalnego kuczmana *Camptopterohelea odora* narząd skrzydłowy w postaci dużej kieszeni służył najprawdopodobniej jako magazyn lotnych feromonów, które były uwalniane podczas wachlowania skrzydłami w trakcie zalotów lub podczas lotu. Nie wiadomo, czy feromony były syntetyzowane wewnątrz kieszeni czy były tu transportowane w hemolimfie poprzez żyłki skrzydłowe z innych części ciała. Taka rola narządu skrzydłowego *C. odora* zwróciła uwagę na to, że podobną rolę mogły odgrywać narządy skrzydłowe kopalnego rodzaju *Eohelea* i *Gedanohelea*. *Eohelea* to eoceński rodzaj znany z bursztynu bałtyckiego, sachalińskiego i indyjskiego. Większość gatunków w tym rodzaju ma narząd skrzydłowy w postaci zmodyfikowanej błony skrzydłowej zlokalizowanej w dystalnej części szerokiego skrzydła. Ma on postać plastra miodu o wklęsło-wypukłych komórkach (*E. petrunkevitchi* Ryc. 4A, B), wklęsło-wypukłych żeberek (*E. sinuosa* Ryc. 4C, D; *E. miocaenica*), wklęsło-wypukłego okrągłego pola (*E. fossicola*, *E. indica)* lub zwykłego pola szczecinek (*E. sakhalinica*). U *Eohelea gedanica* i *E. grogani* z bursztynu bałtyckiego skrzydła samic nie posiadają zupełnie narządów skrzydłowych (SZADZIEWSKI 1988). W kopalnym rodzaju *Gedanohelea*, znanym z bursztynu bałtyckiego, chińskiego z Fushun i indyjskiego, narząd skrzydłowy jest notowany tylko u samic *G. gerdesorum z* Indii, gdzie występuje w postaci niewielkiej kieszeni utworzonej na żyłce skrzydłowej R3 (Ryc. 4E). W omawianych rodzajach drapieżnych kuczmanów komunikujących się poprzez feromony płciowe, narządy skrzydłowe wspomagające ich dyspersję mają charakter gatunkowy i w drodze ewolucji powstawały wielokrotnie. U *Camptopterohelea* i *Gedanohelea* narząd skrzydłowy zanotowano u jednego gatunku na sześć znanych, natomiast w rodzaju *Eohelea* u sześciu gatunków wśród ośmiu znanych.

Warto też wspomnieć, że zanim odkryto *Camptopterohelea odora*, przez wiele lat, poczynając od 1956 r., enigmatyczne narządy skrzydłowe *Eohelea* uważano za narządy strydulacyjne służące do wysyłania przez samice sygnałów dźwiękowych, a pierwszy gatunek w tym rodzaju pod nazwą *E. stridulans* był prezentowany przez PETRUNKEVITCH (1956) w prestiżowym czasopiśmie Nature. Obecnie ta nazwa jest młodszym synonimem *E. sinuosa* (SZADZIEWSKI 1988). Była też hipoteza dotycząca roli narządów skrzydłowych, wysunięta przez DINWIDDIE i RACHOOTIN (2011), która sugerowała, że narządy skrzydłowe u *Eohelea*, służyły do odbijania światła i miały ważny udział we wzrokowym komunikowaniu się płci.

SPOTKANIA SAMCÓW I SAMIC NA ŻYWICIELACH I KWIATACH CZYLI RANDKI W KUCHNI

Samce pasożytniczych kuczmanów, mimo że same nie pobierają pokarmu białkowego, często przylatują do żywicieli, gdyż tam właśnie spotykają samice gotowe do kopulacji. Wydaje się, że kopulacje na żywicielach to zjawisko częste, ważne dla populacji podczas niekorzystnych warunków pogodowych (silny wiatr, niska temperatura), które mogą się utrzymywać przez długi czas i uniemożliwiać typowe loty godowe. A życie kuczmanów, zwłaszcza samców jest krótkie, bo trwa zaledwie 1–2 miesiące (Szadziewski i współaut. 1997). Kopulacje samców i samic na żywicielach obserwowano u wielu krwiopijnych kuczmanów z rodzaju *Culicoides* (Downes 1978, Glukhova 1989, obserwacje własne autorów). Ich samce mają normalnie rozwinięte pierzaste czułki i z reguły kopulują w rojach godowych. Mają też, podobnie jak samice, stosunkowo dobrze rozwinięte narządy chemorecepcyjne i wzrokowe, które pozwalają na lokalizowanie żywicieli typowych dla gatunku. Lecą więc do żywicieli i kopulują z samiczkami pijącymi krew, a włoski na ich czułkach w tym czasie są przylegające, w pozycji spoczynkowej. W tych przypadkach feromony płciowe odgrywają istotną rolę w ostatecznym rozpoznawaniu własnego gatunku. Jednak duże nagromadzenie różnych gatunków krwiopijnych kuczmanów na jednym żywicielu, jakim jest na przykład krowa lub koń, powoduje, że podniecone samce próbują kopulować ze wszystkim co rusza się w sierści. Zdarzają się więc kopulacje międzygatunkowe, np. *C. stigma* z *C. nubeculosus* (obserwacje własne autorów).

Samce niektórych kuczmanów z rodzaju Atrichopogon przylatują do chrząszczy oleicowatych (Meloidae) i zalęszczycowatych (Oedemeridae) syntetyzujących kantarydynę i tam kopulują z samiczkami odżywiającymi się hemolimfą tych tęgopokrywych. Kuczmany te należą do sporej grupy gatunków owadów nazywanych kantaryfilnymi, które wykorzystują toksyczną kantarydynę w celach obronnych, same jednak jej nie wytwarzają lecz pobierają od chrząszczy, które ją produkują. Warto dodać, że kantarydyna to związek terpenowy toksyczny dla większości zwierząt, który w warunkach naturalnych jest wytwarzany jedynie przez chrząszcze należące do dwóch spokrewnionych rodzin wymienionych powyżej. Kantarydyna to także popularny afrodyzjak znany pod nazwą muchy hiszpańskiej. U samców kantaryfilnych kuczmanów także stwierdzono kantarydynę, co wskazuje, że prawdopodobnie spijają wydzielinę chrząszczy oleicowatych i zalęszczycowatych lub płynne odchody samic kantaryfilnych kuczmanów (Szadziewski i współaut. 2007, 2022).

U hematofagicznych kuczmanów *Culicoides utahensis* i *C. leechi* z Ameryki Północnej kopulacja na żywicielach jest obligatoryjna. Ich samice specjalizują się w pobieraniu krwi z uszu ssaków, głównie zająca wielkouchego, a samce mają zupełnie sfeminizowane czułki pozbawione długich włosków. Samce wykorzystują te czułki do zlokalizowania zajęcy wielkouchych, a następnie wchodzą do ich uszu i tam kopulują z samicami, które pobierają krew (Downes 1990).

Podobnie wyglądają spotkania samic i samców na kwiatach, które są dla nich źródłem pokarmu. Tam spotykają się obie płcie wszystkich gatunków kuczmanów i często dochodzi do kopulacji. Według Lane (2020), *Atrichopogon pavidus* wykorzystuje kwiaty *Iris pseudacorus* w Anglii nie tylko jako miejsce odżywiania się nektarem, ale także jako miejsce spotkań obu płci i do kopulacji. U *Atrichopogon* kopulacja na kwiatach może trwać do 75 min, a włoski na czułkach w tym czasie są przylegające (Downes 1955).

POLOWANIE NA SAMCE

Zjawisko konsumpcji samców jest szeroko rozprzestrzenione wśród drapieżników podrodziny Ceratopogoninae w następujących plemionach: Heteromyiini, Sphaeromiini, Palpomyiini i Stenoxenii. To dosyć liczna grupa stanowiąca prawie 19% wszystkich współczesnych gatunków kuczmanów (Borkent i Dominiak 2020). W tej grupie, podczas kopulacji samice trawią i wysysają płynną zawartość ciała samca, tak jak to robią z innymi owadami będącymi ich ofiarami. Cały proces wstrzykiwania enzymów trawiennych, a następnie wysysania rozpuszczonych tkanek odbywa się przez głowę samca, która w trakcie kopulacji jest najbliżej narządów gębowych samicy. Po około 0,5 godz. ciało samca jest redukowane do pustej i suchej kutikuli, która odpada, zwykle pozostawiając genitalia w pozycji kopulacyjnej. U niektórych gatunków męskie genitalia utrzymują się u samicy dosyć długo (Ryc. 5).



Ryc. 5. Odwłok samicy *Mallochohelea nitida* (Ceratopogoninae: Sphaeromiini) z męskim aparatem genitalnym, który pozostał po samcu zjedzonym w trakcie kopulacji. A – widok całego odwłoka samicy od strony brzusznej, B – aparat kopulacyjny samca połączony z aparatem genitalnym samicy.

Warto zaznaczyć, że uszkodzenie głowy wcale nie przeszkadza w dokończeniu czynności kopulacyjnych, a nawet ten proces przyśpiesza (DOWNES 1978).

W plemionach, w których zaobserwowano konsumpcję samców, osobniki płci męskiej są znacznie mniejsze niż samice, a czułki u większości samców mają silnie skrócone szczecinki okółkowe i ich liczba jest niewielka (DOWNES 1978). Również osadzenie szczecinek okółkowych jest uproszczone (Ryc. 2D). Nawet u tych gatunków, np. rodzaju *Bezzia*, które mają lepiej rozwinięte pierzaste szczecinki okółkowe, ich osadzenie jest proste, niewyspecjalizowane, jak ma to miejsce u tych tworzących roje godowe (Ryc. 2A, C, E). Samce ze zredukowanymi włoskami pierzastymi nie reagują, albo reagują jedynie częściowo, na dźwięk skrzydeł samic wlatujących w rój samców. W tej grupie kuczmanów samica wlatuje w rój godowy traktując samce jako potencjalne ofiary. Jest to więc polowanie na samca własnego gatunku, a obiekty markerowe są wykorzystywane zarówno przez samce do rojenia się, jak i przez samice do polowań. W tej grupie nie ma więc różnicy pomiędzy miejscem do polowania i do rójki godowej. Natomiast u drapieżnych kuczmanów plemienia Ceratopogonini polowanie i rójki godowe odbywają się w różnych miejscach, a samica wlatuje w rój samców jedynie po to, aby kopulować, a nie polować.

Według DOWNES (1978), wśród drapieżnych Ceratopogonidae mniejsze rozmiary samca i silnie zredukowane narządy słuchowe czułków mają związek z rzadkim w świecie zwierząt sposobem kojarzenia się obu płci. To nie samce wybierają partnerki do kopulacji, a samice polują na słabszego samca, który w trakcie kopulacji jest zjadany. W tej grupie ekologicznej istotną rolę odgrywa narząd wzroku. Roje są tworzone przy wyróżniających się obiektach w terenie, rozpoznawanych zarówno przez samce, jak i samice, a samce jako ofiary są rozpoznawane wzrokowo.

Streszczenie

W rodzinie kuczmanów komunikowanie się samców i samic w celu kopulacji jest nadzwyczaj różnorodne. U większości gatunków samce z silnie rozwiniętym słuchowym narządem Johnstona tworzą roje godowe i kopulują z samiczkami, które wlatują w rój podnieconych samców. W tej grupie czułki samców są pierzaste i działają jak zbiorcza antena kierunkowa rejestrująca dźwięki wydawane przez skrzydła samic. U wielu gatunków pasożytniczych kuczmanów samce korzystają z narządów chemorecepcyjnych i wyszukują żywicieli samic (kręgowce i owady), by tam odnaleźć i kopulować z samiczkami pobierającymi pokarm białkowy. Podobnie, samce i samice odwiedzają kwiaty, gdzie żywią się nektarem i kopulują bez tworzenia rojów godowych. Spora grupa kuczmanów korzysta wyłącznie z feromonów płciowych i w tej grupie u wielu gatunków kopalnych wykształciły się specjalne narządy skrzydłowe wspomagające dyspersję feromonów (*Eohelea*, *Gedanohelea*, *Camptopterohelea*). Wreszcie jest duża grupa drapieżnych kuczmanów, gdzie to samice wyszukują partnerów, dla których cena spotkania jest wysoka – samce w trakcie kopulacji są zjadane przez partnerkę.

LITERATURA

BORKENT A., PICADO A., 2008. *A revision of the Neotropical genus Cacaohelea Wirth and Grogan (Ceratopogonidae, Diptera)*. Rus. Entomol. J. 17, 25-36.

BORKENT A., DOMINIAK P., 2020. *Catalog of the biting midges of the World (Diptera: Ceratopogonidae)*. Zootaxa 4787, 1-377.

CHAPMAN R. F., 1998. *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.

DINWIDDIE A., RACHOOTIN S., 2011. *Patterning of a compound eye on an extinct dipteran wing*. Biol. Lett. 7, 281-284.

DOWNES J. A., 1955. *Observations on the swarming flight and mating of Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae)*. Transact. Royal Entomol. Soc. London 106, 213-236.

DOWNES J. A., 1969. *The swarming and mating flight of Diptera*. Ann. Revi. Entomol. 14, 271-298.

DOWNES J. A., 1978. *Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogoninae (Diptera)*. Memoirs Entomol. Soc. Canada 104, 1-62.

DOWNES J. A., 1990. *Evolution by transfer of sexually dimorphic characters in Ceratopogonidae*. [W:] *Abstracts of 2nd International Congress of Dipterology*. Congress of Dipterology, Bratislava, 324.

DOWNES J. A., WIRTH W. W., 1981. *Chapter 28. Ceratopogonidae*. [W:] *Manual of Nearctic Diptera vol. 1*. MCALPINE i współaut. (red.). Agriculture Canada Research Branch Monographs, Ottawa 27, 393-421.

FEDOROVA M. V., ZHANTIEV R. D., 2005. *The fine structure of the male Johnston's organ of Dasyhelea versicolor (Winn.) (Diptera: Ceratopogonidae)*. Entomol. Rev. 84, 1-9. [po rosyjsku].

GLUKHOVA V. M., 1989. *Blood-sucking midges of the genera Culicoides and Forcipomyia (Ceratopogonidae)*. [W:] *Fauna of the USSR. Tom 139.* Nauka, Leningradskoje Otdelenie, [po rosyjsku].

HAVELKA P., 1979. *Swarming males in Forcipomyia bipunctata (L., 1766) is it a mechanisme to attract female ceratopogonids?* Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 54, 248-249.

ISMAIL M.-T. 1982. *The ultrastructure of the oenocyte and the ventral porous area of the abdomen; a hypothesis of the biosynthesis of the sex pheromone in Culicoides nubeculosus*. Mosquito News 42, 525

ISMAIL M.-T., KREMER M., 1982. *The role of the abdomen in the emission of sex pheromone in Culicoides nubeculosus*. Mosquito News 42, 526.

LANE R., 2020. *The biting midge Atrichopogon pavidus Winnertz (Diptera, Ceratopogonidae) uses Iris pseudacorus flowers as a mating platform*. Dipterists Digest 27, 211-216.

LINLEY J. R., CARLSON D. A., 1978. *A contact mating pheromone in the biting midge, Culicoides melleus*. J. Insect Physiol. 24, 423-427.

PETRUNKEVITCH A., 1956. *Eohelea stridulans, a striking example of paramorphism in a Baltic amber gnat*. Science 123, 675.

STEBNER F., SZADZIEWSKI R., RUHR P. T., SINGH H., HAMMEL J. U., KVIFTE G. M., RUST J., 2016. *A fossil biting midge (Diptera: Ceratopogonidae) from early Eocene Indian amber with a complex pheromone evaporator*. Scient. Rep. 6, 34352.

STEBNER F., SZADZIEWSKI R., SINGH H., GUNKEL S., RUST J., 2017. *Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Cambay amber indicate that the Eocene fauna of the Indian subcontinent was not isolated*. PloS One 12, doi: 10.1371/journal.pone.0169144.

SZADZIEWSKI R., 1988. *Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber*. Polskie Pismo Entomologiczne 58, 3-283.

SZADZIEWSKI R., KRZYWIŃSKI J., GIŁKA W., 1997. *Ceratopogonidae*. [W:] *Aquatic Insects of North Europe – A taxonomic handbook, vol. 2 Odonata – Diptera*. NILSSON A. (red.). Apollo Books, Stenstrup, Denmark, 243-263.

SZADZIEWSKI R., DOMINIAK P., TOTHOVÁ A., 2007. *European Atrichopogon biting midges of the subgenus Meloehelea (Diptera: Ceratopogonidae)*. Pol. J. Entomol. 76, 267-284.

SZADZIEWSKI R., GWIZDALSKA-KENTZER M., BOLOGNA M. A., MOLFINI M., 2022. *A new canthariphilous species of the genus Atrichopogon Kieffer, 1906 from central Italy (Diptera: Ceratopogonidae)*. Eur. Zool. J. 89, 608-614.

KOSMOS Vol. 71, 3, 317-323, 2022

RYSZARD SZADZIEWSKI, ELŻBIETA SONTAG

Department of Invertebrate Zoology and Parasitology. University of Gdańsk, 59 Wita Stwosza Str., 80-308 Gdańsk, E-mail: ryszard.szadziewski@ug.edu.pl, elzbieta.sontag@ug.edu.pl

COMMUNICATION BETWEEN MALES AND FEMALES IN FLIES OF THE BITING MIDGE FAMILY (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)

Summary

Intersexual communication and mating in the family of biting midges is highly diverse. In most species, excited males with a strongly developed Johnston's organ form swarms and mate with females that enter the swarms. In this group, the male flagellum has a well-developed plume of long setae and acts as a directional collective antenna detecting vibrational signals produced by the females' wings. In many parasitic biting midges, males use their chemoreceptors to locate the hosts of females (vertebrates and insects) and mate there while the females are feeding on blood or haemolymph. Similarly, males and females visit flowers where both sexes feed on nectar and mate, albeit without swarming. Some predatory biting midges communicate exclusively by means of sex pheromones. In this group, females of some fossil species developed special wing organs to enhance pheromone dispersal (*Eohelea*, *Gedanohelea*, *Camptopterohelea*). Finally, there is quite a large group of predatory biting midges, in which females hunt for the smaller males, which they then consume during copulation.

Key words: intersexual communication, mating, swarming, pheromone, wing organ