



PISMO POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW IM. KOPERNIKA
WYDAWANE PRZY WSPÓŁDZIALE: AKADEMII GÓRNICZO-HUTNICZEJ,
MINISTERSTWA NAUKI I SZKOLNICTWA WYŻSZEGO, POLSKIEJ AKADEMII UMIEJĘTNOŚCI

TOM 119
ROK 136

LIPIEC – SIERPIEŃ – WRZESIEŃ 2018

ZESZYT 7–9
2655–2657

OCHOTKI – INTRYGUJĄCE OWADY

Maria Grzybkowska (Łódź)

Streszczenie

Muchówki ochotkowate (Chironomidae, Diptera) ze względu na osiągnięte zagęszczenie i biomasę stanowią podstawowy element w przepływie materii w ekosystemach słodkowodnych (w łańcuchach pokarmowych) różnych stref klimatycznych). Adaptacje morfologiczne, fizjologiczne (wysoka koncentracja hemoglobiny) i behawioralne larw, poczwerek i dorosłych pozwalają im unikać śmierci w niekorzystnych warunkach środowiskowych. Wysoka obfitość, a więc dostępność oraz przyswajalność ich tkanek powodują, że są podstawowym pokarmem tak dla bezkręgowców jak i kręgowców wodnych (larwy, poczwarka) i lądowych (imago).

Przy masowym występowaniu ochotki licznie wylatują ze środowiska wodnego (owady merolimniczne); samce ich tworzą rójki ponad powierzchnią wody i/lub terenów przyległych. Po reprodukcji, po 2–3 dniach od wylotu zarówno samice jak i samce giną – dorosłe nie odżywiają się (ang. *non-biting midges*). To ich masowe występowanie może być uciążliwe dla ludzi, podobnie jak użycie sproszkowanych larw Chironomidae jako pokarmu dla ryb akwariowych; alergenem dla ludzi jest przetworzona hemoglobina tych owadów. Liczne i zróżnicowane ochotki wchodzi też w różnego rodzaju interakcje (niekoniecznie troficzne) z innymi organizmami wodnymi (pasożyty, pasożytnictwo, komensale).

Abstract

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. The ability of chironomids to live in various habitats, both permanent and ephemeral, lowland and mountainous, in different climatic zones, is the result of a number of adaptations. One of the most important is the high concentration of haemoglobin, which has a 'high affinity' for oxygen. This characteristic allows chironomids to dominantly inhabit even eutrophicated ecosystems, with low oxygen concentration. Chironomids become involved in intimate associations (direct and sustained bodily contact between organisms, such as phoresy, commensalism and parasitism) with other organisms. High abundance, and thus the availability and digestibility of their tissues, make chironomid larvae and pupae the basic food for both invertebrates and vertebrates in water and on land (imagines). Adult chironomid insects, although similar to mosquitoes, do not

feed. The males form swarms above the surface of water and/or adjacent areas; after reproduction males and females die. The chironomids (imagines) are mainly stressed by the modification of their habitats by humans. The "danger" for people consists mostly in a massive presence of imagines in the air. Unexpectedly, the midges are responsible for the induction of human allergy – the principal allergen has been shown to be haemoglobin which is an essential component of food produced for aquarium fish.

Ochotki, a cóż to jest?

Ochotki lub ochotkowate (Chironomidae) są rodziną małych lub bardzo małych owadów (dorośle osiągają do 12 mm, a larwy do 30 mm długości ciała) z podrzędu muchówek długoczułkich (Diptera: Nematocera). Dorośle (imagines) mają wydłużone przednie odnóża, samce wydatne czułki, względnie duże oraz wąskie błoniaste skrzydła [3]; swoim wyglądem przypominają komary, z którymi są nieraz mylone, niestety nawet w mediach popularyzujących czy reklamujących różne regiony świata [23].

Ochotki należą do jednej z najbardziej różnorodnych (339 rodzajów i 11 podrodzin) i najbogatszych w gatunki grup (świat: 4147–10 000; Europa: około 1200; Polska: około 500) rodzin zwierząt żyjących obecnie na Ziemi [42]. Prawdopodobnie ich bogactwo gatunkowe jest jeszcze większe, gdyż w wielu rejonach świata nie zostały dokładnie poznane [14].

Występują w różnych strefach klimatycznych, od tropików, przez strefę umiarkowaną, po obszary arktyczne, żyją także w okolicach podbiegunowych (również w Antarktyce) oraz w wysokich górach [3]. W Polsce ochotki należą do pospolitych muchówek.

Stadia przedimaginalne (jajo, larwy, poczwarka) zasiedlają głównie dno wód słodkich; formy dorosłe występują na lądzie, stąd ochotki zalicza się do grupy organizmów dwuśrodowiskowych czyli merolimnicznych. Larwy i poczwarki, zasiedlają wody bieżące, jak i stojące, od niskiej do wysokiej żyzności, pełniąc kluczową rolę w przepływie materii w tych ekosystemach [33]. Zdarzają się także gatunki żyjące w wodach słonawych oraz glebach, jednak jest ich niewspółmiernie mało w porównaniu z formami z wód słodkich [37]. I co należy podkreślić, larwy ochotek są bardzo liczne w dnach nie tylko stałych zbiorników czy rzek, ale także, dzięki fizjologicznym i behawioralnym adaptacjom, w niestabilnych środowiskach, w których zmiany warunków środowiskowych są wysoce nieprzewidywalne (drobne efemeryczne zbiorniki wodne) lub zmienne cyklicznie [27].

Bardzo oryginalne siedlisko znalazła muchówka *Paratanytarsus grimmi*; gatunek ten żyje w zbiornikach retencjonujących wodę głębinową, skąd jest

zasysana do rur rozprowadzających wodę, także do mieszkań [20]. Obecność tych owadów stwierdzono w wodociągach Europy, Ameryki Północnej i Australii [7]. Należy podkreślić, że w tym sztucznym środowisku jest formą partenogenetyczną (rozród bez udziału samców), podczas gdy w naturalnym siedliskach np. na polach ryżowych do rozmnażania konieczne są samce.

Ze względu na niezwykle adaptacje życiowe i znaczenie ekologiczne, ochotki należą do jednych z najlepiej zbadanych grup owadów, o czym świadczy względnie duża liczba publikacji (4776 pozycji wg Web of Science, z 15.06.2018), także w języku polskim. Mimo tego są raczej mało znane niespecjalistom, może poza wędkarzami i akwarystami.

W związku z szerokim spectrum opanowanych siedlisk można postawić dwa podstawowe pytania:

1. Jakie fizyczne i behawioralne adaptacje pozwalają im żyć w tak różnorodnych, często okresowych siedliskach?
2. Jakie mechanizmy umożliwiają i/lub ułatwiają kolonizację, czy też rekolonizację każdego pojawiającego się odpowiedniego środowiska [17]?

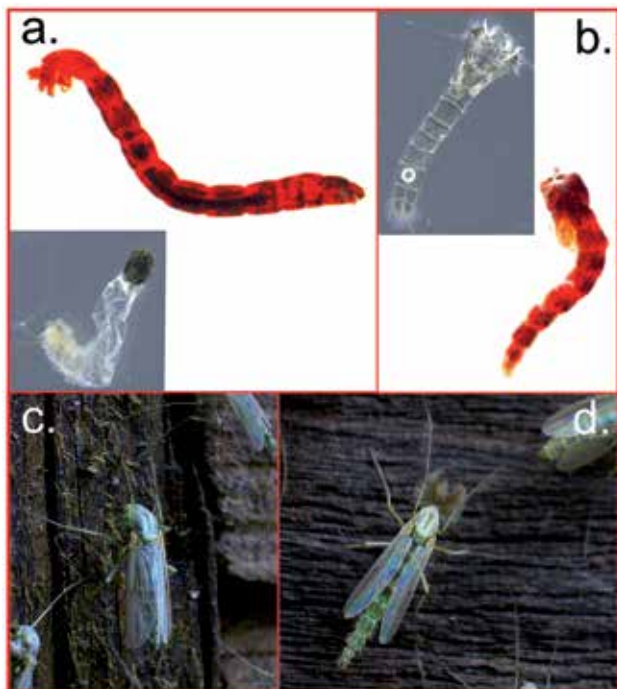
Badania pierwotnego, czy też ponownego zasiedlenia ekosystemu przez ochotki była szczegółowo analizowana w Afryce, kontynencie szczególnie predestynowanym do tego rodzaju badań.

Do odpowiedzi na pierwsze pytanie powrócimy w następnych rozdziałach, natomiast drugie zagadnienie wymaga specjalistycznego przygotowania i znajomości literatury przedmiotu.

Biologia

Niewątpliwie obie strategie wymienione w poprzednim podrozdziale są determinowane przez rozwój ochotek. Z jaj, po kilkadziesiąt sztuk w jednym złożu, otoczonych substancją, pęczniejącą w wodzie, wykluwają się larwy, które jako jedyne stadia w rozwoju każdego osobnika ochotek, odżywiają się. Po intensywnym żerowaniu, wzroście i w konsekwencji trzech linieniach, larwa ostatniego IV stadium (Ryc. 1a), przeobraża się w poczwarkę (Ryc. 1b), która najczęściej po 2–3 dniach opuszcza środowisko

wodne, najczęściej o świcie i zmierzchu. Samce (Ryc. 1d) po rójkach na wysokości kilku – kilkunastu metrów ponad powierzchnią lustra wody lub terenów



Ryc. 1. Stadia rozwojowe ochotek (Chironomidae): a. larwa (RS) i wylinka (z lewej, RJ), b. poczwarzka (RS) i wylinka (z lewej, RJ), oraz imagines, c. samica, d. samiec. Fot.: a, b – Ryszard Sasiadek (RS) i Radomir Jaskuła (RJ), c, d – Michał Grabowski.

przyległych, odnajdują samice dzięki swoim bardzo rozbudowanym czułkom, wychwytyują feromony wydzielane przez samice (Ryc. 1c), oczekujące ich w tym czasie na krzewach, drzewach, kamieniach itp. Po kopulacji samice składają jaja w wodzie. Zarówno samice jak i samce żyją tylko kilka dni – nie odżywiają się, a więc nie kłują i stąd ich angielska nazwa „non-biting midges”. Różnią się zatem od blisko spokrewnionych z nimi owadów takich jak komary (Culicidae), czy meszki (Simuliidae); samicom tych grup do zakończenia rozwoju (złożenia jaj) potrzebna jest krew kręgowca. Po masowych wylotach i rozrodzie ochotek można zobaczyć martwe już osobniki pokrywające nawet kilkunastocentymetrową warstwę wodę lub strefę przybrzeżną (Ryc. 2). Do zagadnienia tego powrócimy w ostatnim rozdziale.

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 cały cykl *Apedilum elachistius* może się zamykać w ciągu zaledwie 7 dni. Tak szybki rozwój ma miejsce w zagłębieniach kamieni na płaskowyżu Mato Grosso (Brazylia), przy temperaturze 28°C (w zakresie od 8 do 42°C) [30]. Z kolei Butler [10] opisał 7-letni cykl życiowy dwu

gatunków rodzaju *Chironomus* w stawach tundry arktycznej Alaski, gdzie dno jest zamrożone przez około 9 miesięcy w ciągu roku. Tak krótkie lato pozwala najwyżej na jedną wylinkę w sezonie, a więc diapauza występuje w kilku kolejnych stadiach rozwojowych. W Polsce czas rozwoju jednej generacji trwa od kilku tygodni do kilku miesięcy, w zależności od osiągniętych rozmiarów ciała i pory roku [19].

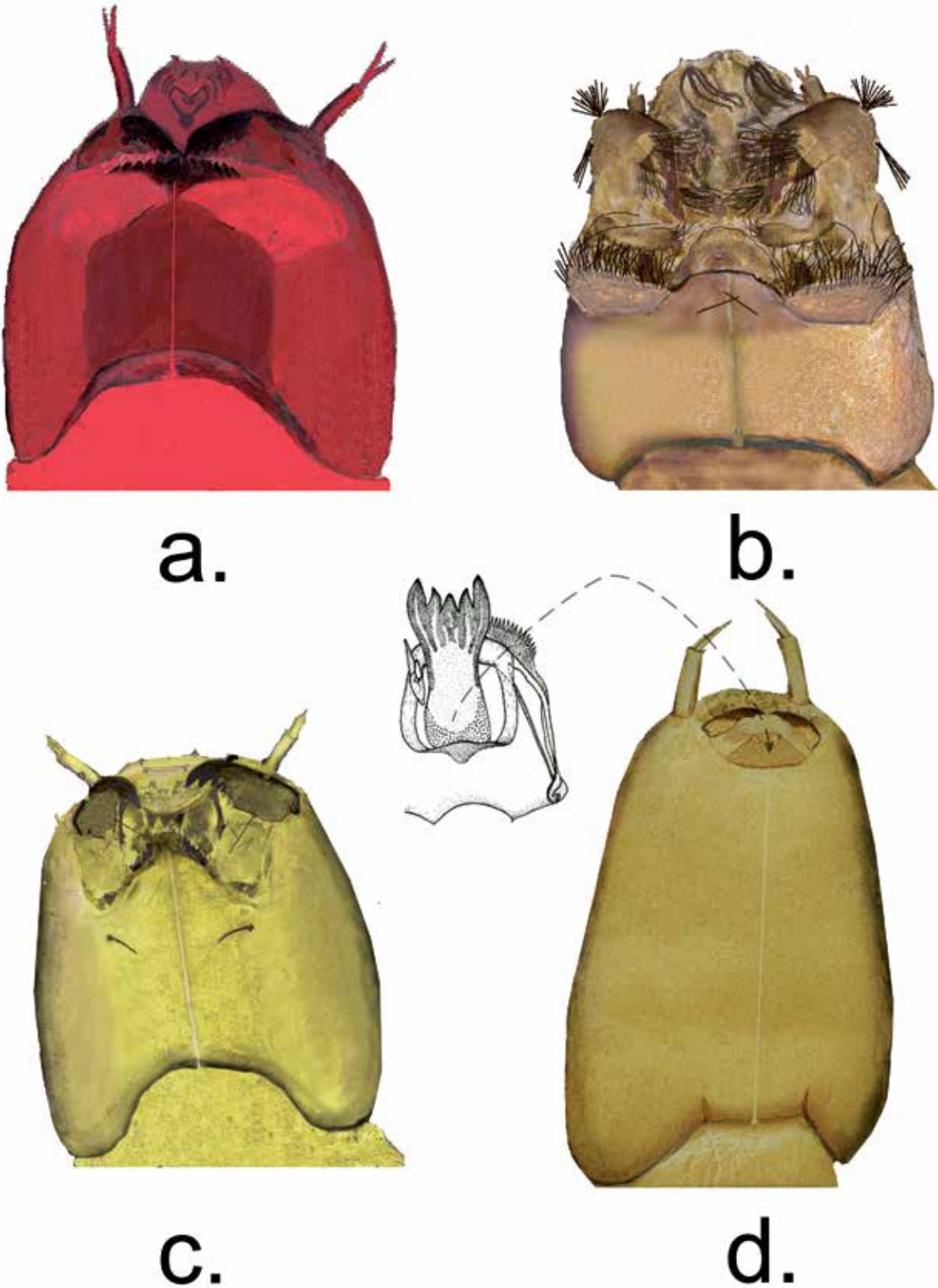


Ryc. 2. Chironomidae wyniesione na brzeg Zbiornika Włocławskiego po masowym wylocie imagines; obok osobników dorosłych widać liczne wylinki poczwarzkowe. Fot.: Michał Grabowski.

Obfitość ochotek w wodach słodkich

Ze względu na swoje masowe występowanie, zarówno stadia przedimaginalne żyjące w wodzie (larwy, poczwarzki), jak i unoszące się w powietrzu imagines stanowią ważny element w łańcuchach pokarmowych wód słodkich, jak i terenów do nich przyległych. W różnych typach wód stojących produkcja wtórna (ilość materii organicznej wytwarzanej w ciągu roku na 1 m² przez konsumentów pierwotnych), Chironomidae, stanowi od 18 do 96% produkcji wtórnej wszystkich makrobezkręgowców. W strumieniach i rzekach udział ochotek w produkcji bezkręgowców jest stosunkowo niższy (2–81%), ale podobnie jak w jeziorach całkowita produkcja bentosu jest dodatnio skorelowana z produkcją Chironomidae [28]. W ekstremalnych przypadkach produkcja ochotek może osiągnąć 128 g suchej masy m⁻² rok⁻¹ [38]. Należy podkreślić, że zarówno duża obfitość ochotek jak również ich wysoka kaloryczność (białko owadów należy do najlepiej przyswajalnych przez inne organizmy) oraz ogólna dostępność powoduje, że są one podstawowym źródłem pokarmu dla wielu owadożernych zwierząt.

W ekosystemach słodkowodnych ochotki wraz z innymi organizmami tworzą różne grupy troficzne, wykorzystujące podobne zasoby pokarmowe [4,6], o określonych morfologiczno-behawioralnych



Ryc. 3. Puszki głowowe larw Chironomidae reprezentujące różne grupy troficzne (gildie):
 A – zbieracz (*Glyptotendipes*) detrytusu z DNA, o dużej ilości hemoglobiny w hemolimfie,
 B – filtrator *Odontomesa fulva* z ogromną liczbą szczecin wokół otworu gębowego,
 C – skrobacz *Cricotopus* z grzebykową wargą dolną do zbierania/zdzierania peryfitonu,
 D – elastyczna puszka głowowa drapieżnika *Conchapelopia*, z podgębem narysowanym obok; rotacyjne poruszanie tym narządem ułatwia połykanie ofiary.

Fot. Krzysztof Polański, Maria Grzybkowska.

adaptacjach do pobierania rozmaitych frakcji materii organicznej [31], w zależności od zasobów środowiska.

Są to:

- detrytusożercy, zarówno te zbierające wielko-cząsteczkową materię organiczną leżącą na dnie, np. w postaci liści drzew (tzw. zbieracze), jak też taksony chwytające i filtrujące drobne cząstki organiczne unoszące się w tonii wodnej (filtratory). Zbieraczem jest np. larwa *Glyptotendipes* (czerwona od dużej ilości hemoglobiny w hemolimfie) (Ryc. 3a), a filtratorem *Odontomesa fulva*, której prawie wszystkie przydatki gębowe są silnie oszczenione (Ryc. 3b). Wsysa ona do jelita tak dużo wody ile tylko zdoła, po czym szczecinami zakrywa otwór gębowy i wyrzuca wodę na zewnątrz, a pozostające na szczecinach cząstki skierowuje do przewodu pokarmowego;
- roślinożercy, odżywiający się żywą tkanką roślin; są wśród nich „minerzy”, czyli owady drążące w tkankach korytarze),
- peryfitonożercy zeskrobujący pokarm (głównie glony porastające rozmaite elementy podłoża czyli peryfiton); owady te mają charakterystyczną wargę dolną, w formie grzebyka, ułatwiającą im zdzieranie peryfitonu (Ryc. 3c, *Cricotopus*),
- drapieżniki – ochotki te pochłaniają mniejsze ofiary w całości, a większym, przed połknięciem, odcinają głowy. Cechą ich puszek głowowej jest elastyczność (duża rozciągliwość) oraz obecność specjalnego narządu tzw. podgębia, niewidocznego na zewnątrz, którego zadaniem jest przesuwanie połykanej ofiary do jelita. Po prawej stronie puski głowowej drapieżnej ochotki *Conchapelopia* pokazany jest taki właśnie narząd (Ryc. 3d) [21].

Oprócz wymienionych powyżej głównych typów wyróżnia się wiele innych modyfikacji morfologicznych puszek głowowych, umożliwiających zdobywanie wszelkich dostępnych zasobów pokarmowych. Co istotniejsze plastyczność odżywiania się ochotek polega także na możliwości zmiany behawioru pokarmowego osobników tego samego gatunku w zależności od jakości i zasobności bazy pokarmowej, np. larwa rodzaju *Chironomus* zbierająca z dna pokarm, może się zmienić w formę filtrującą pozyskującą materię organiczną zawieszoną w toni wodnej [39].

Ochotki są ofiarami – pokarmem większości organizmów wodnych [4]. Ich stadia przedimagonalne są pożerane przez jamochłony, wypławki, oraz niektóre skąposzczety pijawki, skorupiaki, widelnice oraz ważki, i sieciarki. Z kolei dorosłe ochotki są atakowane na powierzchni wody przez pluskwiaki czy muchówki wujkowate, na lądzie przez pająki i mrówki,

a w czasie lotu przez muchówki z rodziny łowikowatych. Ale i, niektóre ochotki, np. z podrodziny Tanytopodinae są wyspecjalizowanymi drapieżnikami, a pomagają im w tym morfologiczno-behawioralne adaptacje narządów gębowych i przewodu pokarmowego. Pożerają one nie tylko inne bezkręgowce, ale także młodsze osobniki swojego własnego gatunku, a kanibalizm w tej grupie nie należy do rzadkości [21].

Wśród kręgowców ryby najczęściej pożerają Chironomidae. Z 63 analizowanych gatunków krajowych ryb słodkowodnych ponad połowa (54%) żywi się larwami, poczwarkami i/lub dorosłymi ochotkami. Dominują one w jelicie, przede wszystkim ryb bentosożernych, jak np.: leszcze, krapie, jazgarze, brzany. Są też ważnym składnikiem diety ryb drapieżnych, szczególnie młodszych osobników. W toni wodnej ochotki pożerane są przez ryby planktonożerne [9].

Muchówki te są również ważnym źródłem pokarmu dla płazów; najwyższy udział larw i poczwerek stwierdzono w jelicie traszki zwyczajnej (do 25% ogólnej masy zjedzonych organizmów). Z kolei w ciepłe dni płazy bezogonowe, takie jak żaby i ropuchy, wywierają presję na dorosłe ochotki [25].

Spośród ptaków, pluszcze, kaczki i sierpce polują na larwy i poczwarki ochotek, penetrując dno zbiorników i cieków wodnych [23]. Natomiast mewy, jeryzyki, czy oknówki chwytają dorosłe muchy w locie. Szczegółowa analiza żerowania wykazała, że sukces lęgowy niektórych ptaków, np. trzcinniczka, związanego z zaroślami stawów i jezior, zależy w znacznym stopniu od obfitości ochotek w tych siedliskach, zwłaszcza wiosną [4].

Owady te są też bardzo ważnym składnikiem pokarmu nietoperzy. Samce Chironomidae w rojach wydają dźwięki o różnej częstotliwości, co ułatwia nietoperzom ich lokalizację, zwłaszcza podczas masowych pojawów [4].

Okazuje się, że ochotki wchodzą także w skład menu tubylców zamieszkujących tereny wokół jeziora Wiktorija. W okresie masowych pojawów tych much, łapią oni je w siatki, a następnie formują z nich coś w rodzaju małych ciasteczek, które następnie gotują; podobno smakiem przypominają kawior lub szarańczę [4].

Morfologiczne i behawioralne mechanizmy obronne przed drapieżnikami

Ogólnie przyjmuje się, że utrzymanie się układu drapieżca–ofiara na poziomie nie zagrażającym istnieniu żadnego z nich, ułatwia przestrzenne zróżnicowanie środowiska, z dużą możliwością schronienia, także poprzez zagrzebywanie się w podłożu. Larwy

niektórych ochotek mogą np. budować ochronne domki [26] lub żerować wewnątrz liści roślin naczyniowych. Inne do obrony używają długich szczecin, zebranych w pędzelki, sterzące po bokach ciała, jak np. larwy z rodzaju *Cricotopus*. Stanowi to skuteczną barierę przed niektórymi drapieżnikami, np. stulbią (*Hydra*). Szczeciny te tworzą przeszkodę w bezpośrednim kontakcie tentakul jamochłona z ciałem ofiary i mogą skutecznie usuwać ich komórki parzydełkowe [24]. Formą obronną ochotek jest też ucieczka przed napastnikiem. W wodach bieżących odrywają się od dna i z nurtem dryfują w dół rzeki [2]. Wyżej wymienione to tylko kilka z przykładów możliwości obronnych Chironomidae.

Adaptacje do życia w rozmaitych środowiskach

Jednym z głównych czynników środowiskowych wymuszających różnego rodzaju adaptacje ochotek są niestabilne siedliska, zwłaszcza te, które okresowo wysychają, gdyż utrata wody doprowadza do wysuszenia ciała i jest niezwykle groźna, szczególnie dla ich form przedimaginalnych. Chroniąc się przed tym, larwy Chironomidae minimalizują utratę wody ze swojego ciała poprzez:

1. Migrację w głąb mokrego porowatego dna, np. torfu, gleby, czy mułu; w takim siedlisku utrata wody jest mniejsza, ponieważ powietrze glebowe jest bardziej nasycone wodą niż atmosferyczne.
2. Tworzenie kokonów ochronnych, złożonych z wydzieliny gruczołów ślinowych i cząstek podłoża. Przed ich utworzeniem larwy najpierw opróżniają jelito, a następnie dwu- lub trzykrotnie zginają ciało w taki sposób, że tylne posuwki (pseudopodia) są skierowane w kierunku głowy. Następnie, przestają pobierać pokarm i poruszać się, co w konsekwencji zatrzymuje ich wzrost. Każdy taki kokon jest zamknięty na obu końcach, przylegając ściśle do ciała (nie ma płynu między ciałem a ścianą kokonu); w efekcie wewnątrz takiej konstrukcji wilgotność i temperatura są wyższe niż w siedlisku [12]. Rekordzistą w tym jest australijski gatunek *Parabornella tonnoiri*, przeżywający letnią suszę w kokonie na dnie okresowych strumieni (osobniki bez kokonów giną). Wiele gatunków zasiedlających płytkie wody strefy umiarkowanej ulega zarówno wysuszeniu latem jak i zamarzaniu zimą. I chociaż kokon nie stanowi całkowitej bariery przed utratą wody, to pozwala przetrwać larwom częściowo odwodnionym.
3. Tolerancję utraty wody (anhydrobioza); jest to szczególnie i niezwykle intrygująca forma adaptacji fizjologicznej i morfologicznej. Ochotka

afrykańska, *Polypedilum vandrplanki*, żyjąca w okresowo wysychających zbiornikach wodnych, w zagłębieniach granitowych skał, wypełnionych wodą po ulewnych deszczach, może przetrwać nawet 97% utratę wody z ciała dzięki nagromadzeniu substancji „konserwującej”, dwucukru trehalozy [40]. W stanie anhydrobiozy larwy mogą przeżyć nawet do 17 lat. Spośród Metazoa jest to największy gatunek mający takie zdolności.

Bardzo ważną cechą niektórych gatunków ochotek jest niewątpliwie wysoka koncentracja hemoglobiny w ich hemolimfie [32], pozwalająca na wykorzystanie najmniejszych, nawet śladowych, ilości tlenu w środowisku. Larwy takich gatunków są najczęściej intensywnie czerwone, np. przedstawiciele rodzaju *Chironomus*.

Innym czynnikiem wymuszającym adaptacje ochotek jest temperatura. Większość organizmów żyje w zakresie temperatur od 0-40°C determinowanych, z jednej strony – przez temperaturę krzepnięcia wody, a z drugiej – przez temperaturę denaturacji białek. Owady te potrafią przeżyć bardzo ekstremalne warunki termiczne środowiska, co umożliwia im różnego rodzaju adaptacje:

1. Morfologiczne: melanizm i silne owłosienie ciała (chroni przed UV, zwiększając absorpcję ciepła), redukcja rozmiarów ciała (mniejsze zapotrzebowanie pokarmowe), redukcja skrzydeł, budowanie kokonów (wspomniane wyżej).
2. Behawioralne: wygrzewanie się w słońcu, zmiany sposobu żerowania i kopulacji.
3. Ekologiczne: rozciągnięciu okresu rozwoju nawet do kilku lat, okresowe zahamowanie rozwoju osobniczego, zmian pokarmu, zmiana siedliska [13].
4. Fizjologiczne: zdolność do życia w temperaturze poniżej zera osiągana w dwojaki sposób: a) tolerancja na zamrożenie (ang. hibernation) i b) przechłodzenie (ang. supercooling) [36], pojawieniu się partenogenezy związanej z poliploidalnością, rozwój jaj już w stadium poczwarki.

Interakcje z innymi organizmami słodkowodnymi

Larwy Chironomidae są nie tylko konsumentami I i/lub II rzędu w łańcuchach troficznych, ale wchodzi one także w różnorodnego rodzaju interakcje z innymi organizmami; mogą być żywicielami (gospodarzami), komensalami, bądź pasożytami [18].

W środowiskach słodkowodnych ochotki są często atakowane przez pasożyty różnych grup takich jak wirusy, bakterie i grzyby, chociaż wiedza na temat ich oddziaływania na ochotki jest bardzo fragmentaryczna.

Do nielicznych wyjątków należą dane związane z przecinkowcem cholery (*Vibrio cholerae*) [8]. W żelowych osłonkach jaj tych muchówek rozwijają się bakterie przecinkowca, a wydzielany przez nie zewnątrzkomórkowy enzym – proteaza hemaglutyniny, hamuje wylęg larw. Bakteria ta jest zatem patogenem Chironomidae i przy dużym zagęszczeniu, może być czynnikiem redukującym ich liczebność. Również entomopatogeniczne grzyby zmniejszają liczebność ochotek [5].

Ochotki są także atakowane przez pasożytoidy, żywiące się ciałem żywiciela. Wśród owadów gatunki pasożytoidyczne należą do błonkówek (Hymenoptera: Apocrita) z grupy Parasitica oraz niektórych rodzin muchówek (Diptera). W ciele ochotek pasożytują również struńce – nicienie (Nematoda) z rodziny Mermithidae [15]. Początkowo niewielki nicien przedostaje się przez oskórek larwy do jej wnętrza, gdzie odżywia się tkankami i intensywnie rośnie, stopniowo wypełniając jamę ciała żywiciela. Aby zmieścić się wewnątrz jego jamy ciała, bardzo długi struńiec zwinia się kilkukrotnie tworząc pętle; w efekcie osobnik z pasożytoidem wyróżnia się spośród innych larw ochotek wyjątkowo dużymi rozmiarami. Taki jasnokremowy pasożyt jest zwykle dobrze widoczny przez kutikulę, kontrastując z czerwonym ubarwieniem napęczniałej larwy. W końcu wyrosnięty nicien opuszcza larwę ochotki, która bardziej przypomina pomarszczony worek chitynowy lub wylinkę niż żywy organizm. Ale są też gatunki nicieni, które nie doprowadzają do śmierci swoich żywicieli i pozostają w ich ciałach także po przeobrażeniu w postać doskonałą i razem z nimi się przemieszczają, a po 2–3 dniach ponownie dostają się do wody, najczęściej po okresie rójki (samce) i/lub składania jaj (samice) ochotek [41].

Omawiane owady są też często żywicielami pośrednimi w rozwoju wodopójek (Hydrachnellae, Acari), jedynych roztoczy żyjących w środowisku wodnym. Nimfy wodopójek poszukują poczwarek, rzadziej wyrosniętych larw, na i/lub w dnie, a po ich zlokalizowaniu przecinają szczękoczułkami oskórek swoich żywicieli; Do jednej ochotki może przytwierdzić się nawet do 20 wodopójek [29]. Już w trakcie lotu z muchówką wodopójki wysysają hemolimfę ze swoich „przewoźników”; kiedy owady siadają na wodzie celem złożenia jaj (samice) bądź jako martwe spadają do wody (samce), wtedy dojrzałe już wodopójki ponownie osiągają środowisko wodne.

W narządach wewnętrznych ochotek mogą się rozwijać również eugregaryny zwane też hurmaczkami (Gregarinida), czyli pierwotniaki z podgromady sporowców (Sporozoa). Odkryto je w jelicie larw *Conchapelopia melanops* i *Natarsia punctata* (drapieżne Tanypodinae) [18].

Ochotki żyjące w ciałach innych zwierząt

Jednym z przykładów Chironomidae wykorzystujących do swojego rozwoju inne organizmy są larwy III i IV stadium rodzaju *Paratanytarsus*, które znaleziono w wyrosniętych osobnikach racicznicy zmiennej (*Dreissena polymorpha*). Obecność tych larw stwierdzono także w jamie płaszczowej, dookoła skrzel, gonad i syfonu innych gatunków małż, i to bez jakichkolwiek śladów uszkodzenia tych narządów (komensalizm?) Ochotki, najczęściej od 2 do 6 larw, korzystające z jamy małży, są większe w porównaniu z tymi żyjącymi poza ciałem mięczaka. Prawdopodobnie życie w jamie płaszczowej jest zasobniejsze w pokarm i bardziej bezpieczne niż poza ciałem małży [35].

Najczęściej jednak larwy ochotek wchodzi w interakcje komensalistyczne z jętkami (Ephemeroptera) i widelnicami (Plecoptera), ze względu na ich morfologię, historie życiowe oraz behavior. Jednym z lepiej poznanych mechanizmów tego rodzaju współbiednictwa są jętki z gatunku *Ephemera danica* (Ephemeridae, Ephemeroptera), na których żyją larwy Chironomidae z gatunku *Epoicocladus ephemerae*. W takim układzie larwa ochotki ma stałą dostawę pokarmu w postaci detrytusy i/lub glonów przytwierdzonych do ciała nimfy jętki. Ochotki korzystają także z aktywności ruchowej gospodarza, dzięki czemu ich mało mobilne larwy oszczędzają energię na poruszanie się. Te relacje pozwalają im także unikać wszelkich zakłóceń w wodach płynących, jak np. wahania przepływu (prądu) oraz przemieszczanie się nieorganicznego i organicznego materiału dna. Niemniej ważnym profitem ochotki jest łatwiejsze unikanie drapieżników poprzez większą możliwość ucieczki szybszego gospodarza podczas zagrożenia, czy też niemożności bycia połkniętym przez drapieżnika o niewielkich rozmiarach, jeśli żyje się na dużym gospodarzu. Okazało się także, że oprócz ochotek, jętki mogą być opanowane także przez pierwotniaki ssysylaczkki. Jeżeli obok siebie na jednej jętce występują dwa różne gatunki, to wyraźnie zaznaczona jest preferencja każdego gatunku komensala do określonych części ciała żywiciela [22]. Najczęściej jednak ssysylaczkki należą do jedynych komensali żyjących na larwach Chironomidae [18].

Ludzie i ochotki

Chironomidae stają się nieraz problemem dla ludzi, którzy zwykle sami go implikują. Celem zaspokojenia potrzeb rynku na pokarm dla intensywnie rozwijających się hobbistycznych hodowli ryb

akwariowych zaczęto hodować bądź pobierać ze środowiska naturalnego larwy Chironomidae, skąposzczety (Oligochaeta) i planktonowe skorupiaki, wioślarki (Cladocera), które następnie suszy się i mieli. Taką metodykę opracowali Niemcy, potem na „rynek” weszli także inni Europejczycy, stopniowo rozszerzając tego rodzaju „przetwórstwo” na cały świat. Ta hobbystyczna działalność ludzi pociągnęła za sobą nieoczekiwane następstwa, zaskakujące zarówno hodowców, jak i producentów tej karmy. Na problem ten zwrócono uwagę w początkach lat osiemdziesiątych, kiedy to w Niemczech kilku hodowców ryb akwariowych zgłosiło się do kliniki w Monachium z objawami astmy. Wywiady z nimi zrodziły pewne podejrzenia o przyczynę choroby. W odpowiedzi na apel dwu specjalistycznych czasopism zjawilo się dalszych 30 hobbystów–hodowców oraz ponad 60 osób związanych z wytwarzaniem karmy dla ryb akwariowych. Informacje o objawach astmy wśród hobbystów i pracowników „wytwórni” zataczały coraz szersze kręgi, obejmując inne kraje europejskie, takie jak Włochy i Szwecja, czy pozaeuropejskie – USA, Egipt, Japonia. Okazało się, że pacjenci z tak różnych obszarów alergicznie reagowali na obecność wysuszonej, sproszkowanej hemoglobiny, zawartej w dużych ilościach w czerwonych larwach ochotkowatych [11]. W efekcie podjętych badań w wielu ośrodkach naukowych ochotki zyskały sobie smutną sławę najczęstszych, po roztoczach, stawonogach wywołujących alergię [16]. W konsekwencji ten rodzaj alergii zaliczono do grupy nadwrażliwości zawodowych.

Otwartym pozostaje pytanie, czy alergeny wytwarzane są również przez ochotki dorosłe (uskrzydłone formy). U czerwonych larw z rodzaju *Chironomus* maksymalny udział hemoglobiny stwierdzono w IV stadium [32]. Zawartość tego barwnika spada w czasie przeobrażenia aż do całkowitego lub prawie całkowitego zaniku u osobników dorosłych, co zdeterminowane jest enzymatyczną degradacją tej substancji. Zmiany te można dostrzec nawet gołym okiem, obserwując ciemnienie osobników podczas metamorfozy. Czy w takim razie imagines mogą wywoływać reakcję nadwrażliwości u ludzi? Jeśli tak, to co jest alergenem? Czy w powietrzu unoszą się cząstki „gubione” przez dorosłe, a odpowiednio małe (< 10 µm), które mogą się przedostawać przez oskrzelowy i płucny nabłonek? Na ostatnie z tych pytań próbowali odpowiedzieć Japończycy, instalując na dachu pięciopiętrowego budynku instytutu naukowego filtr, który wyłapywał cząstki <10 µm. Z uzyskanej próby wyizolowali oni białka chruścików, jedwabników oraz ochotkowatych. Ta ostatnia frakcja miała zresztą najwyższy udział w zebranej próbce. Uzyskując

pozytywną odpowiedź na tak postawione pytanie Japończycy nie poszli jednak dalej w swoich badaniach i nie stwierdzili, czy i w jakim stopniu białka te mogą powodować alergię. Zrozumiałe jest, że największe zainteresowanie służb sanitarnych możliwością wywoływania alergii przez osobniki dorosłe ochotkowatych jest w tych państwach, w których odnotowano ich masowe występowanie w dużych aglomeracjach miejskich położonych w pobliżu silnie zeutrofizowanych, dużych akwenów (np. kilka miast w USA i Japonii, czy Wenecja położona na wielu wyspach). Dotychczasowe badanie nie potwierdziły prostej zależności pomiędzy masowymi pojawami dorosłych ochotek a rodzajem i liczbą zachorowań u ludzi.

Inną uciążliwością, utrudniającą codzienne życie, jest nadmierne zagęszczenie ochotek w powietrzu w okresie ich masowych wylotów w pobliżu siedzib ludzi. Główną przyczyną tych niedogodności jest nieprawidłowa gospodarka człowieka zasobami słodkowodnymi. Ludzie lubią lokować swoje siedziby nad jeziorami lub rzekami, nie tylko o charakterze rekreacyjnym, równocześnie zmieniając je poprzez wprowadzanie do nich ścieków komunalnych. Należy do tego dodać spływy powierzchniowe z terenów przylegających do wód śródlądowych, szczególnie intensywnie eksploatowanych przez rolnictwo. Ponadto, ludzie sami tworzą coraz więcej dogodnych siedlisk dla Chironomidae, jak np. oczka wodne, sztuczne stawy i jeziora, w tym zbiorniki zaporowe. Postępujące zanieczyszczenie wód śródlądowych eliminuje formy wrażliwe na niską zawartość tlenu, a preferuje formy o dużej tolerancji na zanieczyszczenia, jak wymieniane już wcześniej ochotki z rodzaju *Chironomus*, które przy braku konkurencji o siedlisko i pokarm, rozmnażają się masowo. Nie bez znaczenia jest także globalne ocieplenie ułatwiające przyrost populacji Chironomidae. Okazuje się, że w zbiornikach o wyższej temperaturze wody wzrasta produkcja glonów zarówno w toni wodnej (fitoplankton), jak i tych osiadłych na dnie (bentos), które są podstawowym składnikiem pokarmowym wielu gatunków ochotek. Bardzo wysokie zagęszczenie larw (kilka-kilkaście tysięcy na 1 m²) wizualnie kończy się grubą warstwą wylinek poczwarkowych pływających na powierzchni wody oraz ogromną liczbą szybujących w powietrzu samców (rójek). Ponieważ dorosłe samice i samce nie pobierają pokarmu i zwykle po 3–4 dniach giną, to gruba warstwa martwych osobników zalega na lustrze wody zbiorników, jak też na przyległych do nich terenach, np. autostradach, lotniskach, utrudniając ich funkcjonowanie. W mediach Japonii, Florydy, czy Wenecji nagłaśniane są uciążliwości dla lokalnej ludności oraz turystów wynikające

z konsekwencji masowych wylotów Chironomidae, zarówno żywych, dorosłych osobników (dążą do światła), jak i martwych już, ale zalegających powierzchniennie pobliskich wód i obszarów lądowych na terenach zasiedlonych przez ludzi [1, 17].

Ale ochotki okazały się przydatne dla ludzi nie tylko w biomonitoringu wód, ale także, ze względu na trwałość ich puszek głowowych w osadach dennych, razem z wioślarkami (skorupiakami) i pyłkiem roślin naczyniowych w badaniach dotyczących zmian paleoklimatycznych i rekonstrukcji i/lub zmian

środowiskowych ekosystemów na przestrzeni tysięcy lat [34].

Podziękowania

Serdecznie dziękuję Joannie Leszczyńskiej za pomoc w edycji artykułu, a Łukaszowi Głowackiemu za weryfikację angielskiego tekstu Streszczenia.

Bibliografia

1. Ali A. (1995). Nuisance, economic impact and possibilities for control of non-biting midges. [W:] The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges. Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. (red.). Chapman & Hall, London, s. 339–364.
2. Allan J.D., Castillo M.M. (2007). Stream Ecology. Structure and function of running waters. 2nd Edition. Springer, Netherlands, 436 ss.
3. Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. (1995): The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London, 572 ss.
4. 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, s. 423–435.
5. Balazy S., Cysewski R. (2003). Różnorodność grzybów entomopatogenicznych na obszarach chronionych. [W:] Bory Tucholskie. II Zasoby i ich ochrona. Gwoździński K. (red). Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, s. 113–141.
6. Berg M.B. (1995a). 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, s. 136–168.
7. Berg M. B.(1995b). Infestation of enclosed water supplies by chironomids (Diptera: Chironomidae): two case studies. [W:] Chironomids: From genes to ecosystems (ed. Cranston P.), CSIRO Publications, Melbourne, 241–246.
8. Broza M., Halpern M.(2001). Chironomids egg masses and *Vibrio cholerae*. Nature, 412: 40.
9. Brylińska M. 2000. Ryby słodkowodne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 521 ss.
10. Butler M.G. (1982). Production dynamics of some arctic *Chironomus* larvae. Limnol. Oceanogr., 27: 728–737.
11. Cranston P.S. (1995). Medical significance. [W:] The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder, L.C.V. (red.). Chapman and Hall, London, s. 365–384.
12. Danks H.V. (2004a). The role of insect cocoons in cold conditions. Eur. J. Entomol., 101: 433–437.
13. Danks H.V. (2004b). Seasonal adaptations in arctic insects. Integr. Comp. Biol., 44: 85–94.
14. Ferrington L.C. (2008). Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. Hydrobiologia, 595: 447–445.
15. Grzybkowska M. (1985). Struńce (Nematoda, Mermithidae) - pasożyty larw *Glyptotendipes gripekoveni* Kieff. (Diptera, Chironomidae). Przegl. Zool., 29: 75–79.
16. Grzybkowska M. 1997. Owady ochotkowate (Chironomidae) jako czynnik alergizujący. Wszechświat, 98: 176–178.
17. Grzybkowska M. (2006). Jak przetrwać w skrajnie trudnych warunkach? Adaptacje ochotek Kosmos, 55: 197–207.
18. Grzybkowska M. (2013) Interakcje Chironomidae z innymi organizmami. Kosmos, 62: 547–555.
19. Grzybkowska M., Temech A., Dukowska M. (1996). Chironomid production in four lowland rivers (Central Poland). Pol. Arch. Hydrobiol., 43: 245–256.

20. Grzybkowska M., Wiedeńska J. (1996). Ochotkowate (Chironomidae) w systemach wodociągowych. *Gosp. Wodna*, 10: 309–311.
21. Grzybkowska M., Polański K., Grzybkowski W., Dukowska M. (2009). Muchówki Chironomidae głównym ogniwem w sieciach troficznych wód słodkich. *Kosmos*, 58: 153–160.
22. Grzybkowska M., Szczerkowska-Majchrzak E., Dukowska M., Leszczyńska J., Przybylski M. (2016). *Ephemera danica* (Ephemeroptera: Ephemeridae) as a Resource for Two Commensals: Ciliated Protozoan (Sessilida) and Chironomids (Diptera). *J. Insect Sci.*, 16: 67.
23. Grzybkowska M., Kucharski L. (2018). Wulkaniczne Jezioro Ochotek (Lake Mývatn) w kraju ognia i lodu (Islandia). *Wszechświat*, 119,4-6:100-104.
24. Hershey A.E., Dodson S.I. (1987). Predator avoidance by *Cricotopus*: cyclomorphopsis and the importance of being big and hairy. *Ecology*, 68: 913–920.
25. Juszczak W. 1987. Płazy i gady krajowe. Część II. Płazy. PWN, Warszawa.
26. Koperski P. (1999). Strategie pokarmowe słodkowodnych drapieżników. *Kosmos*, 48: 425–434.
27. Lencioni V. (2004). Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *J. Limnol.*, 63: 45–55.
28. 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.
29. Martin P., Gerecke R. (2009). Diptera as hosts of water mite larvae – an interesting relationship with many open questions. *Lauterbornia*, 68: 95–103.
30. 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, s. 177–184.
31. Olafsson J. S. (1992). A comparative study on mouthpart morphology of certain larvae of Chironomini (Diptera: Chironomidae) with reference to the larval feeding habits. *J. Zool. Lond.*, 228:183-204.
32. Osmulski P., Leyko W. (1986). Structure, function and physiological role of *Chironomus* hemoglobin. *Comp. Biochem. Physiol.*, 85B: 701–722.
33. 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, s. 107–135.
34. Płóciennik M. (2005). Zastosowanie subfosylnych szczątków ochotkowatych (Diptera: Chironomidae) w badaniach nad paleoklimatem i rekonstrukcją zmian w środowisku. *Kosmos*, 54, 4:401-406.
35. Ricciardi A. (1994). Occurrence of chironomid larvae (*Paratanytarsus* sp.) as commensals of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. bugensis*). *Can. J. Zool.*, 72: 1159– 1162.
36. Ring R. (1982). Freezing – tolerant insects with low supercooling points. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A: 605–612.
37. Thienemann A. (1954). *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Binnengewässer*, 20: 1–834
38. Tokeshi M. (1995). Production ecology. [W:] The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. (red.). Chapman & Hall, London, s. 269–296.
39. Walshe B.M. (1951). The feeding habits of certain chironomid larvae (subfamily Tendipedinae). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 121: 63–79.
40. 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.
41. Wülker W. (1964). Parasite-induced changes of internal and external sex characters in insects. *Exp. Parasitol.*, 15: 561–597.
42. Spies M., Saether O. A. (2013). Fauna Europaea: Chironomidae. In: Pape, T. & Beuk, P. 2013. Fauna Europaea: Diptera. Fauna Europaea version 2017.06. <https://fauna-eu.org>