

EBEO 2.0

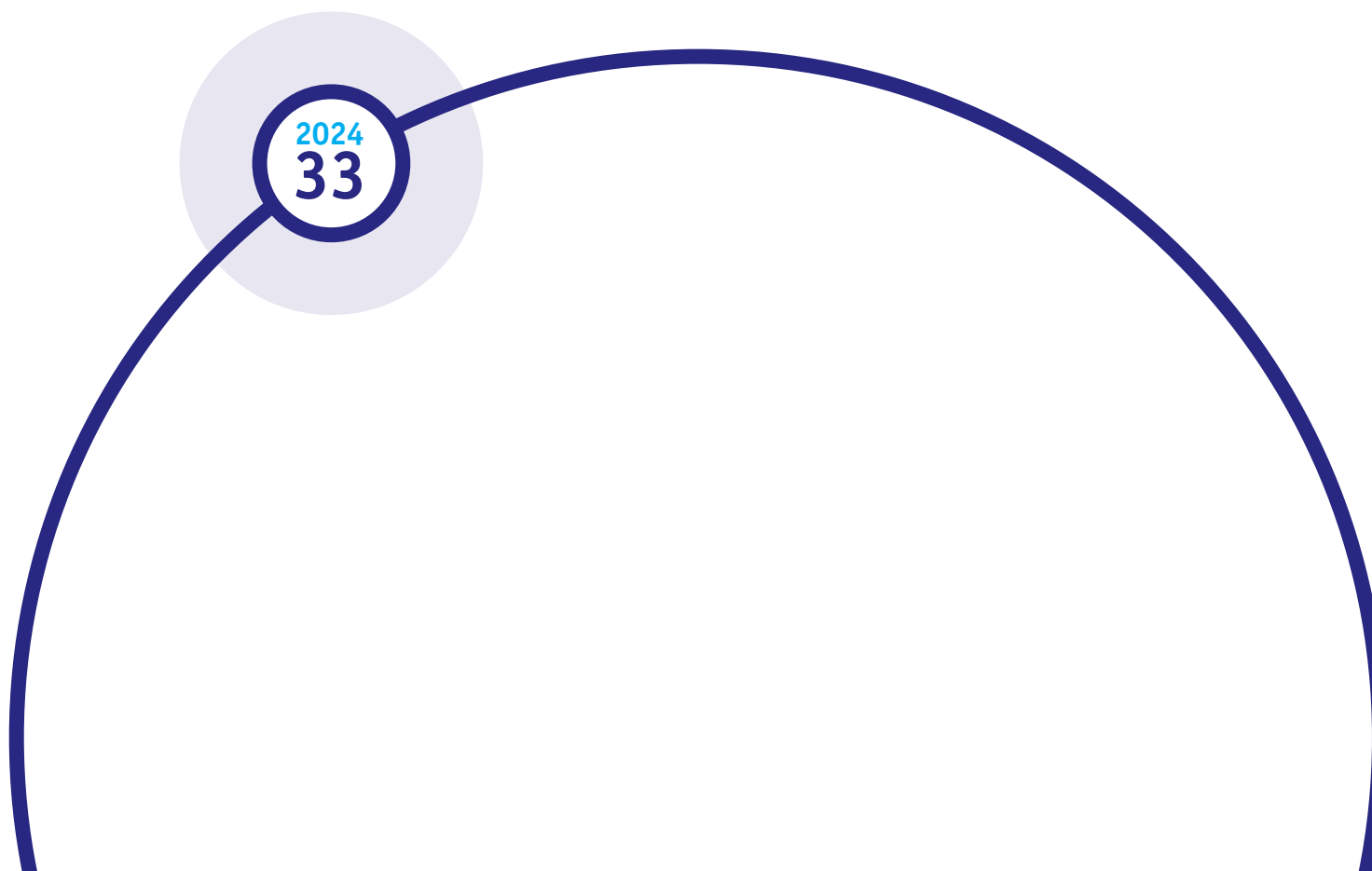
DEELPROJECT LANDSCHAPSKWALITEIT

2024
33



EBEO 2.0

DEELPROJECT LANDSCHAPSKWALITEIT





STOWA-nummer	2024-33
ISBN	978.94.6479.086.3
Download	Dit rapport is als pdf beschikbaar onder publicaties op www.stowa.nl
Publicatie	STOWA Postbus 2180 3800 CD Amersfoort September 2024 © STOWA
Auteur(s)	Ralf Verdonschot ¹ Ine Beyen ¹ Gea van der Lee ¹ Tom van der Meer ¹ Piet Verdonschot ² ¹ Wageningen Environmental Research, Wageningen University & Research ² AquaScape Advies
Begeleiding	Brechje Rijkens Waterschap Drents Overijssels Delta Freek van Gent STOWA Allard van Leerdam Staatsbosbeheer Ronald Gylstra Waterschap Rivierenland Peter-Paul Schollema Waterschap Hunze en Aa's, Barend van Maanen Waterschap Limburg Bojan Aandric Ministerie van Infrastructuur en Waterstaat Jasper Schut Staatsbosbeheer Bas van der Wal STOWA

Design Shapeshifter.nl | Utrecht

Citeren als Verdonschot R.C.M. *et al*, (2024). EBEO 2.0, deelproject landschapskwaliteit. STOWA-rapport 2024-33

Copyright
De informatie uit dit rapport mag worden overgenomen, mits met bronvermelding. De in het rapport ontwikkelde, dan wel verzamelde kennis is om niet verkrijgbaar. De eventuele kosten die STOWA voor publicaties in rekening brengt, zijn uitsluitend kosten voor het vormgeven, vermenigvuldigen en verzenden.

Disclaimer
De inhoud van deze uitgave is met de grootst mogelijke zorg samengesteld. Niettemin aanvaarden de auteurs en de uitgever geen enkele aansprakelijkheid voor mogelijke onjuistheden in de publicatie, of eventuele gevolgen door toepassing van de inhoud ervan.

STOWA spant zich in de rechthebbenden van in de uitgave gebruikte afbeeldingen te respecteren conform het auteursrecht. Indien u desondanks van mening bent dat uw rechten in het geding zijn, dan verzoeken wij u contact met ons op te nemen.

➤ Ecologische BEOordeling 2.0. VAN DATA NAAR DIAGNOSE



In het project 'EBEO 2.0' werkt STOWA met verschillende partners aan een methode waarmee de waterbeheerders de ecologische toestand van wateren beter kunnen verklaren, in een ook voor niet-ingewijden begrijpelijke vorm. Dat gebeurt door actuele kennis over de eisen die de aangetroffen water- en watergebonden organismen aan hun omgeving stellen, beter te benutten. De methode wordt samen met medewerkers van waterbeheerders gebiedsgericht uitgewerkt in zogenoemde levende laboratoria, met uiteenlopende watertypen. Met name om het draagvlak voor en de praktische bruikbaarheid van de nieuwe methode te waarborgen.

De nieuwe methode geeft samen met de ecologische sleutelfactoren (www.ecologischsleutelfactoren.nl) - die inzicht geven in de niet-levende omstandigheden waaronder de aquatische levensgemeenschap verkeert - een zo goed mogelijk antwoord op de vraag waarom de ecologische toestand is zoals die is (diagnose). Daarmee krijgen waterbeheerders meer en betere handvatten voor het afleiden van de juiste waterkwaliteitsdoelen en het nemen van de juiste, kosteneffectieve maatregelen om de toestand te verbeteren en waterkwaliteitsdoelen te halen.

Meer informatie over dit project is te vinden op www.stowa.nl/ebao.

➤ INHOUDSOPGAVE

	Colofon	3			
	Ten Geleide	6			
	Samenvatting	8			
	1 Inleiding	10			
	1.1 Aanleiding	11			
	1.2 Doel	12			
	1.3 Onderzoeksvragen	12			
	2 Leeswijzer	13			
DEEL 1	3 Indicatoren voor landschapskwaliteit	16	5	Vliegbewegingen op landschapsschaal:	44
ONTWIKKELING	3.1 Inleiding	17		dispersie	
INSTRUMENT	3.2 Landschapskwaliteit	18		5.1 Methode	45
	3.3 Dispersie	25		5.2 Eigenschappen die ten grondslag liggen aan dispersie	45
				5.3 Vliegrichting ten opzichte van het waterlichaam	47
DEEL 2	4 Gebruik van het aanliggende terrestrische habitat door aquatische insecten	29		5.4 Vliegafstanden	47
ACHTERGROND	4.1 Methode	30		5.5 Vlieghoogte	48
INFORMATIE	4.2 Terrestrische onderdelen levenscyclus	30		5.6 Timing van vliegbewegingen: dag- en seizoensritmiek, invloed van weersomstandigheden	49
	4.3 Gebruik van landschapselementen door vliegende insecten	43		5.7 De invloed van het landschap op vliegbewegingen over grotere afstanden	49
	4.4 Interacties met het terrestrische ecosysteem	43		5.8 Van dispersie naar kolonisatie	51
				5.9 Dispersie-indices	52
			6	Bronnen met relevante informatie over kenmerken terrestrische stadia	53
			7	Literatuur	55
				Bijlage 1	66
				STOWA in het kort	76

➤ TEN GELEIDE





LANDSCHAP RONDOM HET WATER BEPALENDE FACTOR VOOR AQUATISCHE LEVENSGEMEENSCHAP

Dit rapport gaat dieper in op de relatie tussen de levensgemeenschap onder water (met name macrofauna) en de kwaliteit van het landschap rondom dat water. Er is onderzocht of de samenstelling van de macrofaunagemeenschap een goed beeld geeft van de kwaliteit van dat landschap, en hoe we de kwaliteit van het omliggende landschap met het oog hierop kunnen verbeteren. Inzicht daarover is belangrijk om knelpunten in beeld te brengen bij het bereiken van de doelen van de Kaderrichtlijn Water (KRW)

Waterbeheerders spannen zich in om de waterkwaliteit te verbeteren. Met het oog daarop hebben ze in en om het water al veel maatregelen genomen. Welke daarvan het meest effectief zijn, kan worden beoordeeld door de onderwaterlevensgemeenschappen te bestuderen. Een methodiek daarvoor wordt ontwikkeld in het [STOWA-project EBEO 2.0](#). In wateren waar de ecologische kwaliteit achterblijft bij het doel, is het ontbreken van kenmerkende soorten een signaal dat er knelpunten zijn.

Om ecologische problemen op te sporen en te verhelpen via herstelmaatregelen wordt meestal alleen naar het water gekeken. Knelpunten kunnen echter ook buiten het water liggen, in het aangrenzende landschap. Veel aquatische insecten brengen namelijk een deel van hun levenscyclus door op het land en kunnen grote afstanden afleggen om nieuwe plekken te koloniseren. Dat landschap moet daar echter wel geschikt voor zijn. Om tot een betere diagnose te kunnen komen van eventuele ecologische knelpunten is in dit project daarom de rol van het landschap onderzocht voor macrofauna.

Er is een literatuurstudie uitgevoerd waarin de relaties tussen het lokale aanliggende landschap rondom het water en de macrofauna zijn onderzocht alsmede de rol van het landschap bij dispersie (het verspreiden van organismen over een leefgebied). Om de lokale relaties goed in beeld te brengen is een koppeling gemaakt tussen het landgebruik op de aanliggende gronden en het voorkomen van macrofauna in verschillende watertypen. Op basis hiervan zijn indicatorlijsten samengesteld. Deze indicatorlijsten dienen als basis voor een instrument waarmee de landschapskwaliteit bepaald kan worden.

Om het effect van dispersielimitatie op het voorkomen van soorten te bepalen is een verspreidingsmodel ontwikkeld. Met dit instrument kan worden berekend welke indicatorsoorten op een meetpunt zouden kunnen voorkomen op basis van hun potentiële verspreidingsgebied.

De ontwikkelde instrumenten zijn prototypen en een eerste stap in het inzichtelijk maken van de relaties tussen aquatische macrofaunagemeenschappen en het landschap. In de levende laboratoria van EBEO 2.0 worden de prototypen verder getest, zodat beoordeeld kan worden of ze in de nieuwe beoordelingssystematiek EBEO 2.0 meegenomen kunnen worden.

Mark van der Werf
Directeur STOWA

SAMENVATTING



De samenstelling van macrofaunalevensgemeenschappen wordt naast de omstandigheden in het water gestuurd door de kwaliteit van het landschap rondom het water. Waterinsecten hebben bijvoorbeeld een volwassen stadium dat de omgeving van het water gebruikt om te schuilen, te foerageren en om zich te verplaatsen naar andere wateren. Wordt aan bepaalde randvoorwaarden op het land niet voldaan, dan ontbreken deze soorten in de levensgemeenschap, wat consequenties heeft voor de beoordeling van de ecologische waterkwaliteit.

Deze rapportage geeft op basis van een literatuurstudie een overzicht van de relaties die de macrofauna, en waterinsecten in het bijzonder, hebben met het landschap waarin zij leven. Er is hierbij zowel naar relaties op lokale schaal gekeken als naar dispersie, wat op een groter landschappelijk schaalniveau speelt. Beide elementen zijn vervolgens uitgewerkt tot prototype instrumenten.

Om de lokale relaties in beeld te brengen is een koppeling gemaakt tussen landgebruik en het voorkomen van macrofauna in de Nederlandse wateren. Hierbij is het landschap onder referentieomstandigheden als uitgangspunt genomen met bos, moeras en open natuur als geprefereerde landschapstypen. Vervolgens is voor verschillende groepen watertypen bepaald welke indicatieve soorten (kenmerkende, positief dominante en positieve taxa) een binding hebben met deze landschapstypen. Op basis van de verhouding tussen het aantal aangetroffen landschapsindicatoren op een meetpunt en het totaal aantal landschapsindicatoren voor het betreffende KRW-watertype kan een stressscore worden bepaald. Ook kan de indicatorlijst worden gebruikt om te bepalen welke indicatoren voor zouden kunnen komen in een waterlichaam wanneer er een bepaald landschap aanwezig is of wordt gerealiseerd via inrichtings- of herstelmaatregelen rondom het water.

Om het effect van dispersielimitatie op de samenstelling van de levensgemeenschappen in beeld te brengen, is een verspreidingsmodel opgesteld. Hiermee kan voor ieder meetpunt in Nederland worden berekend welke indicatorsoorten op een meetpunt zouden kunnen voorkomen op basis van hun potentiële verspreidingsgebied en hoe dit zich verhoudt tot het totale aantal gewenste soorten voor het betreffende KRW-watertype.

De hier ontwikkelde prototype instrumenten zullen getest gaan worden in de EBEO 2.0 'Levende laboratoria', om te beoordelen of ze in de nieuwe beoordelingssystematiek EBEO 2.0 meegenomen kunnen worden.



➤ HOOFDSTUK 1 INLEIDING

1



1.1 AANLEIDING

De inspanningen die waterbeheerders de afgelopen jaren hebben geleverd om de ecologische waterkwaliteit te verbeteren zijn in de meeste wateren niet voldoende geweest om de gewenste ecologische waterkwaliteitsdoelen te halen. Eén van de belangrijke oorzaken van het achterblijven van de resultaten is dat niet alle knelpunten zijn aangepakt met de getroffen maatregelen, waardoor het herstelpotentieel beperkt wordt (Verdonschot *et al.* 2022). De Nederlandse wateren staan immers onder invloed van meerdere stressoren. De huidige monitoringssystematiek geeft onvoldoende inzicht in deze knelpunten: de systematiek genereert de toestand, maar levert niet de onderbouwing voor deze toestand. De diagnose, die de specifieke knelpunten die spelen in het systeem aanduidt, ontbreekt, waardoor een belangrijk middel om te komen tot effectieve maatregelen mist.

Een belangrijk aspect van deze diagnose is de rol van het landschap rondom het water. Lang werd alleen naar het water zelf gekeken, terwijl het steeds duidelijker wordt dat aquatische systemen sterk worden beïnvloed door de kwaliteit van het aanliggende landschap. Om deze de interactie tussen de waterkwaliteit en het landschap te bepalen zijn indices opgesteld die landschapselementen beschrijven (bijv. Petersen 1992). STOWA is voornemens in de nieuw te ontwikkelen beoordelingssystematiek EBEO2.0 een diagnose-instrument op te nemen die de landschapskwaliteit relevant voor de ecologische waterkwaliteit kan beoordelen, bijvoorbeeld op basis van het wel of niet voorkomen van indicatieve organismen. Het gaat hier bijvoorbeeld om specifieke vormen van landschapskwaliteit die de organismen nodig hebben om hun levenscyclus te voltooien, of die de connectie vormen tussen water- en landsystemen en -organismen. Hiermee worden ook de drukfactoren die op landschapsniveau van belang zijn voor het functioneren van aquatische ecosystemen in beeld gebracht.

De kwaliteit van het landschap rondom het water komt tot uiting in de samenstelling van de levensgemeenschap in het water voor organismen die direct van het terrestrische landschap afhankelijk zijn. Dit zijn met name volwassen

dieren van aquatische insectengroepen, zoals kokerjuffers (als volwassen dier schietmotten genoemd), haften (eendagsvliegen), steenvliegen en libellen. Dit zijn tevens belangrijke indicatoren binnen het kwaliteitselement macrofauna in de huidige beoordelingssystematiek. De relaties met het landschap spelen op twee verschillende ruimtelijke schaalniveaus:

1. Kwaliteit van de lokale, aanliggende habitat voor volwassen aquatische insecten, zoals de beekcorridor en de oeverzone van sloten, meren en plassen. De dieren gebruiken dit onder andere om zich te voeden, verschuilen en zich voort te planten (Hoffmann 2000, Smith *et al.* 2009). Dit habitat bevindt zich vooral in de directe omgeving van het water, maar kan zich verder landinwaarts uitstrekken bij mobiele soorten zoals libellen.
2. De landschapsstructuur en -kwaliteit op een grotere landschappelijke schaal, die de permeabiliteit van het landschap tussen wateren beschrijft en van belang is voor connectiviteit en dispersie van aquatische organismen (Sweaney *et al.* 2022, Gerber *et al.* 2023). Immers moeten dieren herestelde wateren wel kunnen bereiken en voor robuuste en veerkrachtige populaties is uitwisseling van individuen tussen (bron-)populaties noodzakelijk.

Door de sterke focus op het water is de rol van landschapsaspecten in het wateronderzoek lang onderbelicht gebleven. Recentelijk is er meer aandacht gekomen voor het belang van terrestrische-aquatische-koppelingen in relatie tot landschapsdegradatie en kwam door het succes van herintroductieprojecten de realisatie dat dispersie een belangrijke limiterende factor kan zijn bij de kolonisatie van herestelde aquatische systemen (Jourdan *et al.* 2019, Verdonschot *et al.* 2021). De vraag is of de huidige kennis te vertalen is naar een indicator of groep indicatoren die indicatief is voor de kwaliteit en het functioneren van het landschap. Idealiter zijn er indicatororganismen te identificeren die reageren op een specifieke vorm van (dis)functioneren van het landschap en de landschappelijke kwaliteit in verschillende typen landschappen (polders, beekdalen, meren). Een pluspunt zou zijn als dit tevens herkenbare soorten zijn, representatief voor een grotere groep soorten binnen de levensgemeenschap, de zogenoemde icoonsoorten.

STOWA heeft Wageningen Environmental Research (WENR) gevraagd een dergelijk instrument te ontwikkelen, zodat dit bij de nieuwe beoordelingssystematiek EBEO 2.0 meegenomen kan worden in de 'EBEO 2.0 Levende laboratoria', die de sloten en plassen in Noord-Holland, de beken in Midden-Limburg, de vennen in Drenthe en de rivieren en meren van de IJssel-Vecht-Delta omvatten.

1.2 DOEL

Het doel van het project is driedig:

- Ten eerste wordt aan de hand van de wetenschappelijke literatuur in beeld gebracht welke relaties de macrofauna heeft met het aanliggende terrestrische landschap.
- Ten tweede worden soorten geïdentificeerd die de verschillende relaties aanduiden. Uitgangspunt hiervoor wordt gevormd door het wel of niet voorkomen van organismen die indicatief zijn voor specifieke, voor de ecologische waterkwaliteit belangrijke, onderdelen van het landschap. Deze informatie geeft ook inzicht in de drukfactoren op landschapsniveau, zoals veranderingen in landgebruik, die van belang zijn voor het functioneren van het aquatische ecosysteem.
- Ten derde wordt op basis van de verzamelde informatie een prototype diagnose-instrument ontwikkeld waarin deze soorten en relaties een plaats krijgen, gespecificeerd voor verschillende watertypen met het accent op de watertypen die aansluiten bij de EBEO2.0 Levende laboratoria.

Er wordt bij de keuze van soorten/relaties/landschapselementen telkens rekening gehouden met de praktische toepasbaarheid binnen het Nederlandse waterbeheer. Zo zijn herkenbaarheid m.b.t. huidige monitoringspraktijk en de beschikbaarheid van gegevensbronnen (denk aan bijv. landgebruikskaarten) belangrijke aspecten om mee te wegen bij de selectie.

1.3 ONDERZOEKSVRAGEN

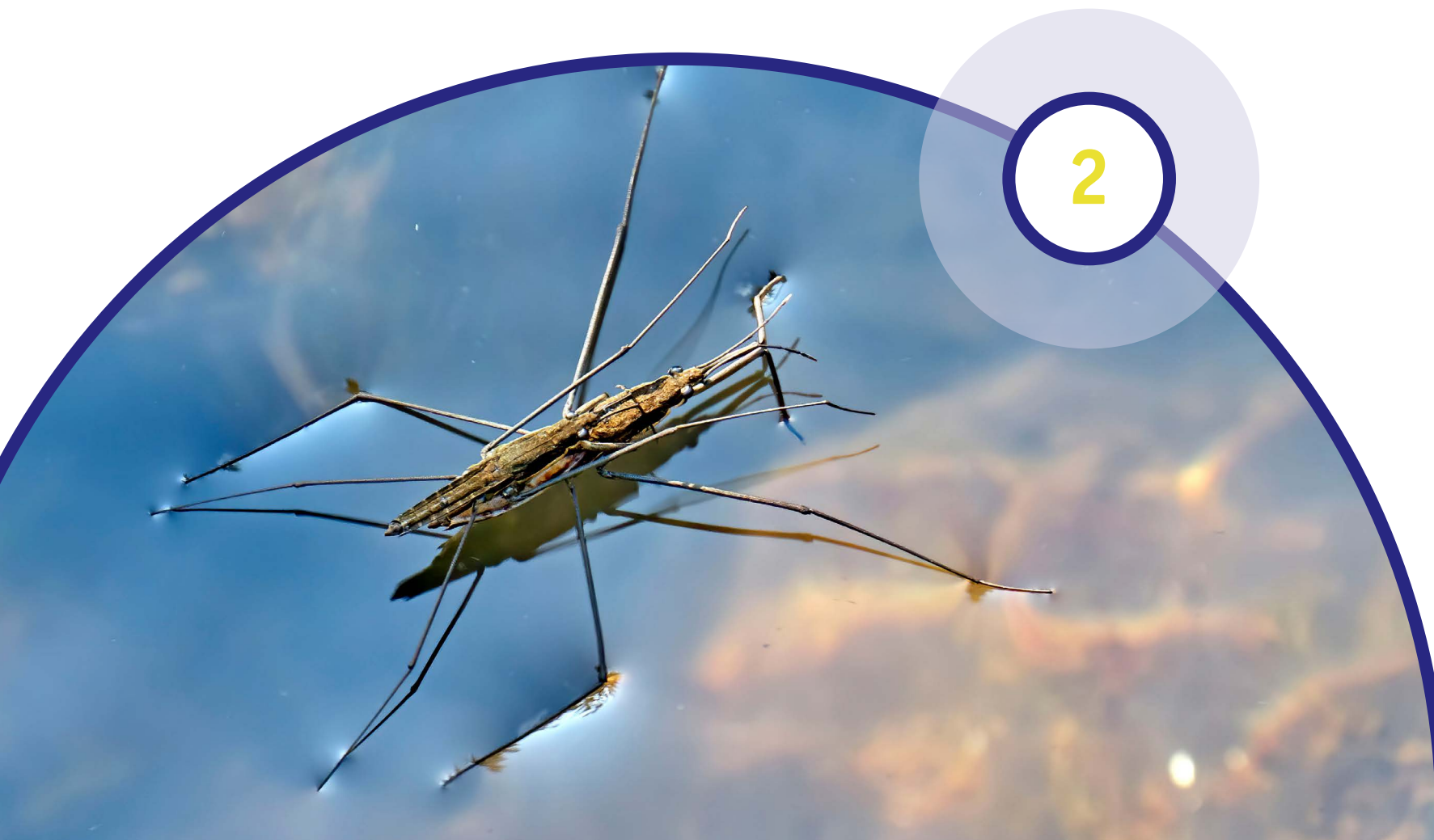
Om een prototype diagnose-instrument te kunnen ontwikkelen, moeten de volgende vier kernvragen worden beantwoord:

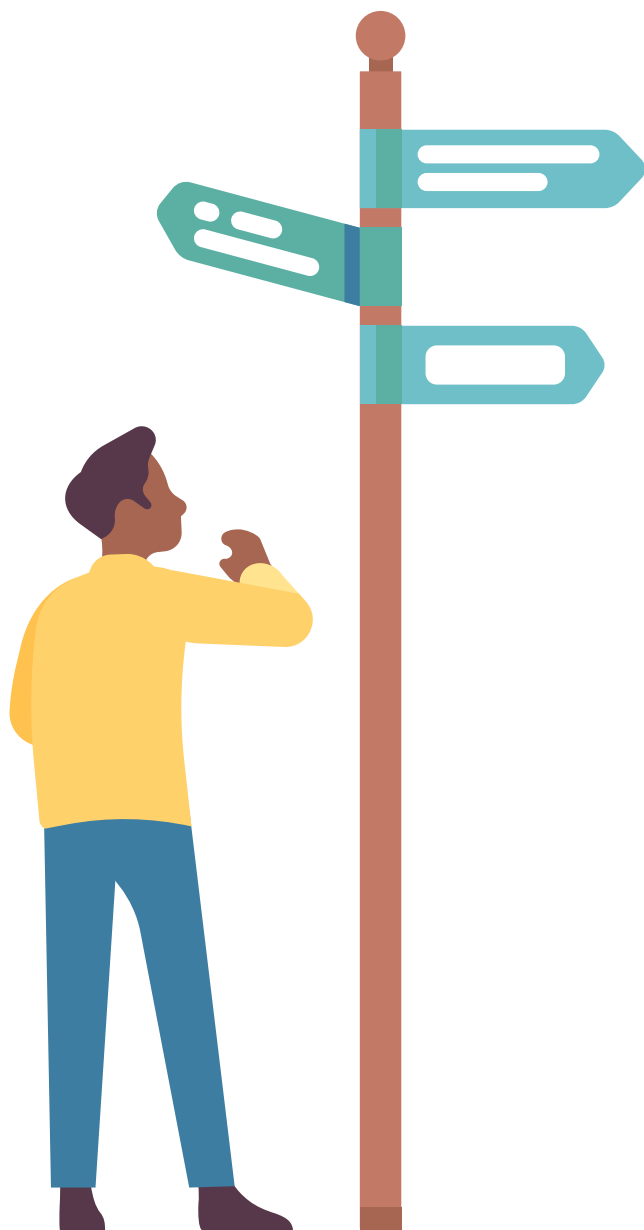
1. Hoe beïnvloedt de kwaliteit van de lokale, aanliggende terrestrische habitat de overleving en het reproductiesucces van macrofauna?
 - a) Welke relaties tussen de macrofauna en het terrestrische landschap kunnen worden onderscheiden en welke landschapselementen/-vormen zijn hierin sturend?
 - b) Wat zegt de aanwezigheid of kwaliteit van landschapselementen over drukfactoren, zoals veranderingen in landgebruik?
2. Hoe beïnvloedt de kwaliteit van het landschap over grotere schaal de mogelijkheden voor dispersie van aquatische organismen?
 - a) Wat zijn de sturende mechanismen en landschapselementen die een rol kunnen spelen in de effectiviteit van dispersie en connectiviteit over land voor aquatische insecten?
 - b) Hoe verhoudt dit zich tot de landschapselementen die zijn geïdentificeerd op lokale schaal in vraag 1 en wat betekent dit voor het vaststellen van de landschapskwaliteit?
3. Kunnen er gidssoorten/indicatoren worden geïdentificeerd die een positieve relatie hebben met onderdelen van het landschap?
4. Hoe kan een prototype monitoringsinstrument eruitzien, waarmee de relatie tussen het landschap en de aanwezigheid van macrofauna kan worden ingeschat?

Naast het beantwoorden van deze kernvragen wordt in meer algemene termen aandacht besteed aan mogelijke iconsoorten en aan de links tussen de macrofauna en andere organismen in het terrestrische voedselweb.

⇒ HOOFDSTUK 2 LEESWIJZER

2





Deel 1 beschrijft de ontwikkeling van het prototype instrument dat kan worden toegepast in de EBEO2.0 Levende laboratoria. Er is hierbij onderscheid gemaakt tussen de rol van het lokale, aanliggende terrestrische habitat voor de macrofauna en de rol van dispersie, omdat er een groot verschil is in de werkingsmechanismen op deze verschillende ruimtelijke schalen. Voor het aanliggende terrestrische habitat is een lijst met indicatoren voor landgebruiksvormen opgesteld, op basis waarvan een watertype-specifiek prototype diagnose-instrument is ontwikkeld. Ook voor dispersie op landschapsschaal is een prototype-instrument ontwikkeld wat het voorkomen van soorten koppelt aan dispersieafstanden.

Voorafgaand aan de ontwikkeling van het prototype diagnose-instrument is een literatuuronderzoek uitgevoerd om het belang van het landschap voor de macrofauna te duiden, in het bijzonder voor de terrestrische stadia van aquatische insecten. De internationale wetenschappelijke literatuur is verkend om bouwstenen te verzamelen die relevant zijn voor de Nederlandse context. Hiermee is een kennisbasis en bronnenoverzicht opgebouwd over de rol van het landschap voor de aquatische macrofauna.

Deel 2 omvat de resultaten van deze literatuurstudie. In lijn met de ontwikkeling van twee instrumenten is ook hier de tweedeling tussen de rol van landschapselementen op lokale schaal en het belang van het landschap op een grotere ruimtelijke schaal aangehouden. Op lokale schaal is bijvoorbeeld de rol de vegetatie langs het water beschreven in relatie tot de levenscyclus, terwijl op grote schaal mechanismen zoals connectiviteit/fragmentatie van het landschap in relatie tot dispersie worden besproken.

⇒ DEEL 1 ONTWIKKELING INSTRUMENT

⇒ HOOFDSTUK 3 INDICATOREN VOOR LANDSCHAPSKWALITEIT

3



3.1 INLEIDING

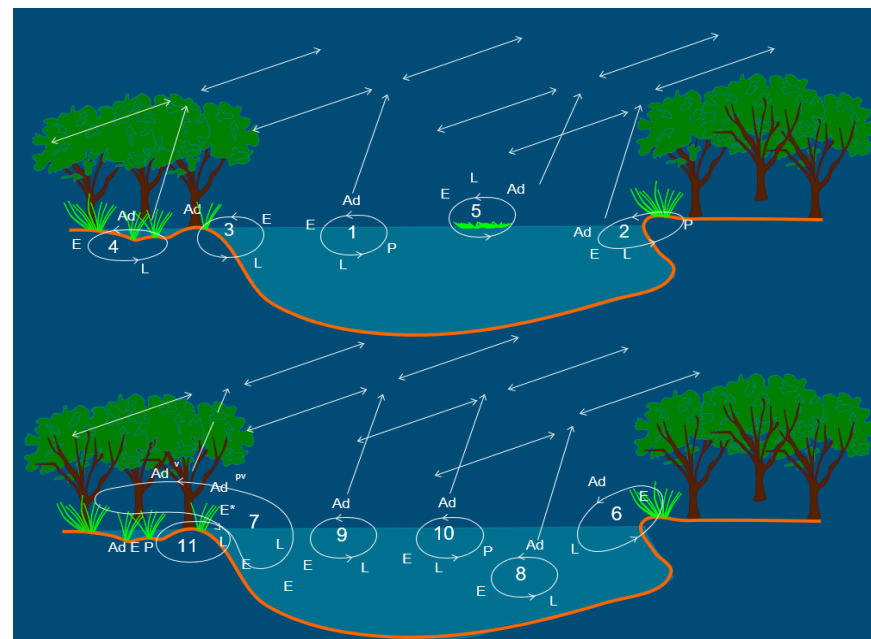
Het terrestrische milieu heeft grote invloed op de succesvolle overleving van aquatische insecten. Het terrestrisch of semi-aquatisch habitatgebruik kan in verschillende fasen van de levenscyclus optreden en concentreert zich met name op de zone direct langs het waterlichaam (Figuur 3.1). De rol van het aanliggende landschap zal dan ook vooral gekwantificeerd kunnen worden aan de hand van de eigenschappen van deze zone, waarbij het type en/of de structuur van de vegetatie die in de oeverzone kan worden aangetroffen een sleutelrol lijkt te vervullen.

Het regionale of grootschalige gebruik van het landschap is vooral in relatie tot dispersie van belang. Hierin bepaalt de ruimtelijk-geografische structuur van de omgeving met hierin bronpopulaties, de netwerken van beken of geïsoleerde oppervlaktewateren en eventuele barrières in de te overbruggen terrestrische omgeving, de mate van succes (Mackay 1992, Palmer *et al.* 1997, Bond & Lake 2003, Lake *et al.* 2007). Ondanks het beeld dat slechts een klein deel van de volwassen aquatische insecten (al dan niet actief) verder vliegt dan enkele honderden meters tot kilometers landinwaarts is juist het landschap op grotere schaal essentieel voor de dispersie en daarmee herkolonisatie, bijvoorbeeld na uitvoering van een herstelmaatregel. De over kortere afstand dispergerende individuen gebruiken meestal het microklimaat van loofbos of loofstruweel, linten of patches, als verbindingroute of corridor, waarbij er overlap is met het belang van habitatsstructuren voor de overleving direct langs het water. De lange-afstand-dispersie, die zich vaak op grotere hoogte afspeelt, wordt juist sterker bepaald door de aanpassingen die dieren hebben om het dispersieproces te overleven, van energiereserves tot de manier waarop dieren zich oriënteren. Ook spelen externe factoren mee, zoals wind. Landschapselementen, zoals tussenliggende habitats (stapstenen), zouden ondersteunend kunnen werken bij het dispersieproces. Hier is echter nauwelijks iets over bekend voor macrofauna.

Voor het lokale gebruik van de aanliggende habitat en dispersieprocessen op een regionale schaal zijn verschillende instrumenten ontwikkeld, omdat de

FIGUUR 3.1

Schematische weergave van aquatische en semi-aquatische levenscycli van insecten en hun relatie met het aanliggende terrestrische landschap (bewerkt naar Muzón *et al.* 2019). (E: eieren, L: larven, P: poppen, Ad: adulten, pv: pre-reproductieve fase, v: reproductieve fase).

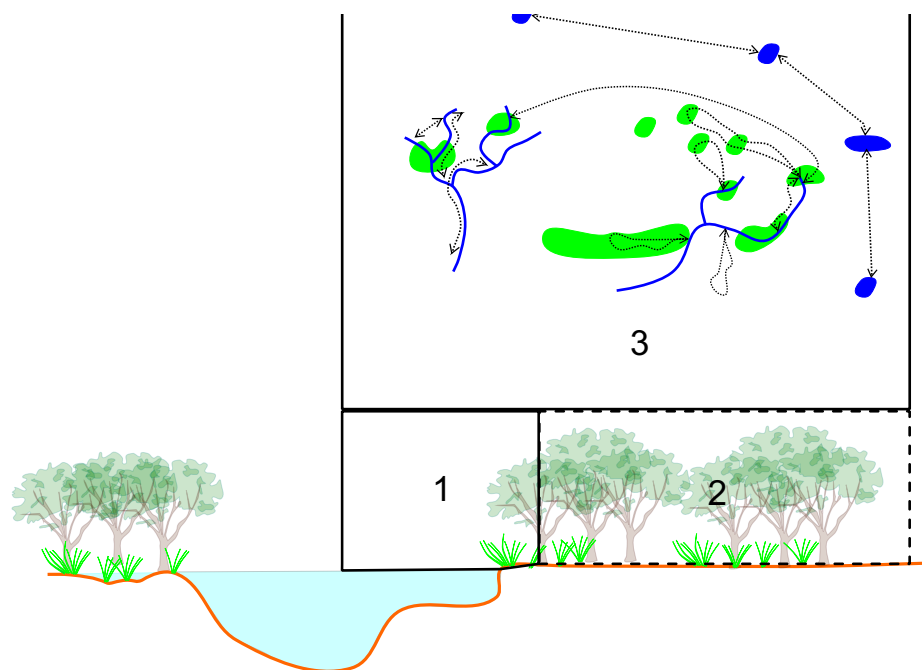


1. Terrestrische adulten aquatische larven en poppen en eitjes op het wateroppervlak.
2. Bijna alle stadia aquatische stadia, behalve de terrestrische (oeverzone) poppen.
3. Aquatische larven, ei-afzetting op open water en adulten semi-aquatisch.
4. Semi-aquatisch, met alle stadia op de natte oever.
5. Alle stadia semi-aquatisch op drijfladeren.
6. Aquatische larven met eitjes in oeverplanten (endofytisch) en terrestrische adulten.
7. Adulten terrestrisch met een pre-reproductieve fase die ver van het water vliegt, eitjes of op/in de oeverplanten (exo-/endofytisch) of in open water en met aquatische larven.
8. Alle stadia volledig aquatisch, adulten eventueel met dispersievluchten.
9. Terrestrische adulten met aquatische larven, eitjes op waterplanten en zonder poppen.
10. Terrestrische adulten met aquatische larven en met eitjes op waterplanten met poppen.
11. Aquatische larven met ei-afzetting op de oever en poppen en adulten terrestrisch.

mechanismen op deze totaal verschillende ruimtelijke schalen sterk van elkaar verschillen. Op basis van de eisen die de aquatische soorten in een terrestrisch stadium stellen aan de omgeving, kunnen drie typen ruimtelijk gebruik worden onderscheiden (Figuur 3.2):

FIGUUR 3.2

Terrestrisch ruimtegebruik van aquatische insecten opgedeeld naar gebruik van het landschap: 1. boven het water en langs de oever, 2. in het aanliggende (lokale) terrestrische landschap, 3. regionaal ruimtegebruik (dispersie).



- 1 Lokale verticale ruimtelijke structuur boven het water en de direct aangrenzende oeverzone; hier gedefinieerd als een afstand tot 25 meter van het waterlichaam af, onder natuurlijke omstandigheden vaak de natte of al dan niet geïnundeerde moeraszone.
- 2 Lokale landschapselementen, vanaf de oever verder landinwaarts; hier gedefinieerd als tot 250 meter van het waterlichaam af, de volledige breedte van het systeem inclusief de hogere drogere delen (beekdal, polder).
- 3 Regionaal ruimtegebruik over de landschappelijke structuur van vegetatie- en watertypen heen, gekoppeld aan dispersie tussen geïsoleerde watersystemen.

De benadering is voor zone 1 en 2 gelijk (beide lokaal gebruik van habitat) en wordt daarom samen behandeld in paragraaf 3.2. Dispersie wordt apart behandeld in paragraaf 3.3.

3.2 LANDSCHAPSKWALITEIT

Macrofaunasoorten met een terrestrisch levensstadium gebruiken elementen uit het lokale aanliggende landschap om bepaalde fases van hun levenscyclus te voltooien. Afwezigheid hiervan in de directe omgeving van de aquatische habitat zou kunnen betekenen dat het voorkomen van een soort beperkt wordt. Echter, van slechts een beperkt aantal soorten is bekend welke relaties dit zijn, van veel andere soorten niet (zie Deel 2).

Om toch generieke uitspraken te kunnen doen over de relaties tussen soorten en het landschap hebben we ervoor gekozen het landgebruik van de aanliggende gronden als proxy te gebruiken. De kans op het aantreffen van een soort met een specifieke lokale habitatbinding is (veel) hoger indien in de omgeving van een meetpunt het benodigde type landgebruik aanwezig is. Een voorbeeld van het werkingsmechanisme van deze aanpak is de houtpantserjuffer (*Chalcolestes viridis*). Deze soort zet als adult eieren af in de bast van bomen en struiken. De aanwezigheid van bos of struweel bij het water is dus een goede indicator voor het voorkomen van deze soort op een meetpunt.

Met behulp van data van macrofaunagemeenschappen en een gedetailleerde kaart met het landgebruik in Nederland kan een inschatting worden gemaakt of bepaalde typen landgebruik inderdaad indicatief zijn voor de aanwezigheid van bepaalde indicatorsoorten. Door daarnaast een kwaliteitsoordeel toe te voegen aan de landgebruiksvormen, op basis van de rol van het landschap voor het desbetreffende watertype in goede toestand, kunnen positieve relaties worden vastgesteld. Deze lijst met landschapsindicatoren kan vervolgens worden gebruikt om een inschatting maken welke soorten potentieel gevonden kunnen worden op een meetpunt na herstel van een specifiek landschapselement.

3.2.1 Opzet indicator landschapskwaliteit

Om de indicatorenlijst samen te stellen, is macrofaunadata gebruikt afkomstig van het macrofaunameetnet van de Nederlandse waterschappen. Het landgebruik rondom de macrofaunameetpunten is vastgesteld aan de hand van de 'Landelijk Grondgebruik Nederland 2020'-kaart (LGN2020) met 48 typen landgebruik. Het detailniveau van deze kaart is pixelgrootte van 5 bij 5 meter. Meetpunten van macrofaunagemeenschappen zijn geselecteerd als er in de periode 2018-2022 tenminste één keer een bemonstering is uitgevoerd. Deze periode is zo geselecteerd dat de gegevens uit dezelfde periode komen als de gebruikte landgebruikkaart. Dit leverde een totaal van 3187 meetpunten op (Figuur 3.3).

Alleen de macrofaunadeterminaties tot op soortniveau van de meetpunten zijn gebruikt in de analyse. De relatie met landschapselementen op hogere taxonomische niveaus kan namelijk potentieel verschillend zijn, omdat verschillende soorten met andere preferenties geaggregeerd worden tot één taxon, wat de analyse kan vertroebelen.

Tegelijkertijd moeten de taxa indicatief zijn voor een ecosysteem in een (zeer) goede ecologische toestand, omdat we verwachten dat daar de binding met het landschap het sterkst optreedt. Immers benadert een systeem in goede toestand de referentie, waarbij naast het aquatische milieu ook het aanliggende landschap goed ontwikkeld is en er dus soorten voorkomen die hiermee een relatie

vertonen. Uit de soortenlijst zijn daarom per watertype de soorten die aangeduid zijn als kenmerkend, positief of positief dominant geselecteerd. Deze soorten zijn vervolgens per meetpunt gescoord op hun aan- of afwezigheid. Macrofaunasoorten die op minder dan vijf meetpunten zijn waargenomen tijdens deze periode zijn niet meegenomen in de analyse, omdat deze zeldzame soorten de analyse te sterk kunnen beïnvloeden.

FIGUUR 3.3

Overzicht van de macrofaunameetpunten uit de periode 2018-2022 gebruikt in de analyse.



Bij het selecteren van relevante landschapstypen, die een relatie met een goede ecologische kwaliteit weergeven, is uitgegaan van het landschap waarin de wateren te vinden zijn in de referentiesituatie. Het landgebruik is gegroepeerd tot drie geaggregeerde natuurlijke typen om deze positieve koppeling weer geven: bos, moeras en open natuur. De laatste categorie omvat landschapstypen met een natuurfunctie zoals natuurgraslanden (o.a. hooiland, blauwgrasland) en heide. Ook zijn twee niet-natuurlijke (negatieve) geaggregeerde typen gedefinieerd: landbouw en stedelijk.

Er is gewerkt met aggregaties van landgebruikstypen, omdat deze bij de pixelclassificatie in de LGN vaak door elkaar heen voorkomen en omdat de ecologische eisen van soorten aan landschapselementen soms anders zijn dan de fysische indeling die in de LGN wordt gehanteerd. Een soort die moerasvegetatie nodig heeft, maakt waarschijnlijk geen onderscheid tussen “rietvegetatie”, “moerasvegetatie hoog” en “overige moerasvegetatie”. Worden deze landgebruikstypen los beschouwd dan levert dit geen indicatie op, maar samengevoegd tot de categorie moeras wel.

Tabel 3.1 geeft een overzicht van de groepering van de landgebruikstypen naar geaggregeerde typen.

TABEL 3.1

Groepering landgebruikstypen LGN2020 ten behoeve van het identificeren van macrofaunaindicatoren.

HOOFDGROEP	OPEN NATUUR	LANDBOUW
	31. open zand in kustgebied	1. agrarisch gras
	32. duinen met lage vegetatie	2. maïs
	33. duinen met hoge vegetatie	3. aardappelen
	35. open stuifzand en/of rivierzand	4. bieten
	36. heide	5. granen
	37. matig vergraste heide	6. overige landbouwgewassen
	38. sterk vergraste heide	8. glastuinbouw
	45. natuurgraslanden	9. boomgaarden
	46. gras in het kustgebied	10. bloembollen
	47. overig gras	27. overig grondgebruik in buitengebied
	323. overige struikvegetatie laag	61. boomkwekerijen
	333. overige struikvegetatie hoog	62. fruitkwekerijen
HOOFDGROEP	MOERAS	STEDELIJK
	30. kwelders	18. bebouwing in primair bebouwd gebied
	39. hoogveen	19. bebouwing in secundair bebouwd gebied
	40. bos in hoogveengebied	23. gras in primair bebouwd gebied
	41. overige moeras vegetatie	24. kale grond in bebouwd gebied
	42. rietvegetatie	25. wegen en spoorwegen
	43. bos in moerasgebied	26. bebouwing in buitengebied
	322. struikvegetatie in moerasgebied laag	28. gras in secundair bebouwd gebied
	331. struikvegetatie in hoogveengebied hoog	
	332. struikvegetatie in moerasgebied hoog	
HOOFDGROEP	BOS	
	11. Loofbos	
	12. Naaldbos	
	20. bos in primair bebouwd gebied	
	22. bos in secundair bebouwd gebied	

Om de relatie tussen het macrofaunameetpunt en het landgebruik weer te geven, is om ieder meetpunt een cirkel met een radius van 25 meter en 250 meter getrokken. Deze cirkels komen respectievelijk overeen met de landschapsstructuur in de directe omgeving van het water (zone 1) en de lokale landschapselementen verder landinwaarts (zone 2).

Vervolgens is op basis van de pixelverdeling binnen het geselecteerde oppervlak de proportionele verhouding bepaald van het terrestrische landgebruik (Figuur 3.4). De oppervlakten zoet en zout water zijn niet meegenomen omdat de analyse zich richt op het terrestrische landschap.

Omdat de indicatorwaarde voor landgebruik per soort kan verschillen tussen de KRW-watertypen, zijn de relaties tussen soorten en het landgebruik per watertype gedefinieerd. Om de statistische zeggingskracht in de analyses te vergroten, zijn de individuele KRW-watertypen samengevoegd tot in totaal 14 hoofdwater-typen (Tabel 3.2).

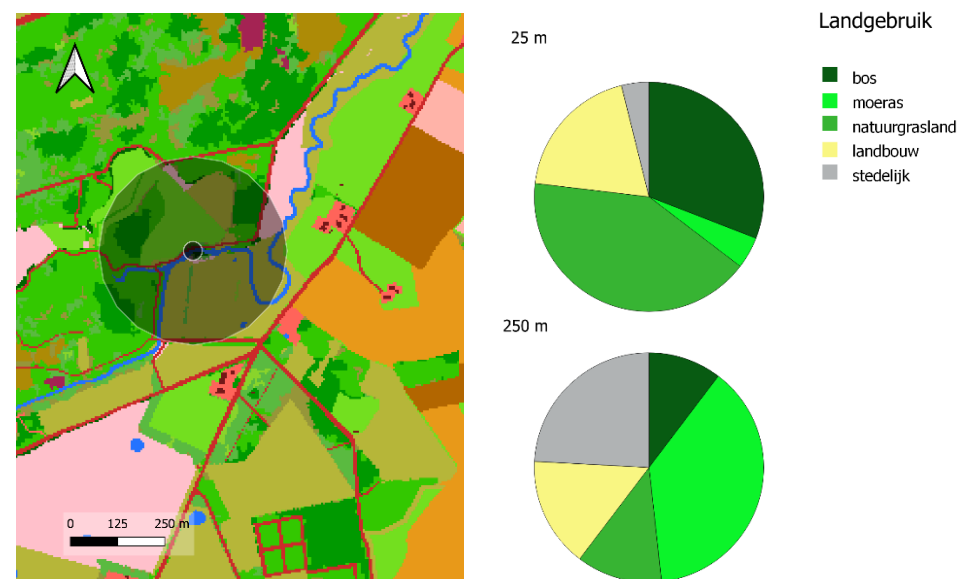
Vervolgens is op de soorten-landgebruik-combinaties een indicatorwaarde-analyse uitgevoerd met de IndVal functie. Deze analyse is uitgevoerd met behulp van de package “labdsv” in het statistische programma R. De Indicator Value analyse (IndVal; Dufrêne & Legendre, 1997) combineert de relatieve abundantie en de frequentie van voorkomen binnen een serie van groepen monsters, in dit geval de landgebruikstypen. De IndVal-waarde voor ieder taxon loopt van 0% tot een maximum van 100%, wat wordt bereikt wanneer alle individuen van een taxon gevonden worden in één groep en het taxon in alle monsters binnen deze groep voorkomt.

Met de analyse kan worden bepaald of een landgebruikstype indicatief is voor de aanwezigheid van een soort. Komt een soort alleen voor als er een bepaald type landgebruik aanwezig is, dan krijgt dat landgebruikstype een hoge indicatorwaarde. Is het voorkomen verspreid over verschillende landgebruikstypen, dan is de indicatorwaarde laag. De indicatorwaarde is voor elke soort los berekend.

Om te voorkomen dat de gevonden indicatorwaarden voor het landgebruik niet op een toevallige verspreiding of een te beperkt aantal meetpunten worden gebaseerd, zijn alleen indicatorwaarden gebruikt met minstens een waarde van 60% en een significantiedrempel met een P-waarde lager dan 0,01. Daarnaast moest de combinatie van het landgebruikstype en de soort minstens op vijf meetpunten voorkomen. Voor de indicatorenlijst zijn we namelijk alleen geïnteresseerd in soorten die een relatief sterke binding tussen de soort en het landgebruik aangeven.

FIGUUR 3.4

Macrofaunameetpunt met daaromheen een cirkel met een radius van 25 m (zwart, zone 1) en een radius van 250m (grijs, zone 2) om de proportionele verdeling over verschillende landgebruikstypen te bepalen op basis van de LGN2020. Voor de berekeningen is het landgebruik vereenvoudigd naar vijf geaggregeerde typen.



TABEL 3.2

Meetpuntverdeling (aantal meetpunten, #) over de (gegroepeerde) hoofdwatertypen en de aantallen meetpunten waarvan de 250 meter radius (tenminste) deels de 5 hoofdtypen landgebruik herbergen. Daarnaast is ook de gemiddelde proportionele bedekking (GPB) van de typen landgebruik per KRW-type gegeven. De onderste regel geeft deze waarden voor het totaal van alle meetpunten.

WATERTYPE HOOFDGROEP	KRW-TYPE	TOTAAL AANTAL MEETPUNTEN (#)	BOS		MOERAS		OPEN NATUUR		LANDBOUW		STEDELIJK	
			#	GPB	#	GPB	#	GPB	#	GPB	#	GPB
Kanalen	M10	181	118	0,02	44	0,01	110	0,09	167	0,63	176	0,25
	M3	442	315	0,04	87	0,01	232	0,04	372	0,55	437	0,35
	M6	279	216	0,06	73	0,01	196	0,07	246	0,50	278	0,36
	M7	65	57	0,04	16	0,02	39	0,04	55	0,38	65	0,52
Kleine plassen	M11	83	74	0,15	48	0,07	72	0,26	65	0,28	82	0,23
	M22	1	1	0,01	1	0,12	1	0,05	1	0,73	1	0,10
Vennen	M12	152	146	0,38	74	0,07	148	0,37	91	0,11	152	0,07
	M13	38	37	0,39	22	0,10	38	0,37	18	0,07	38	0,06
	M26	27	23	0,43	20	0,18	25	0,24	11	0,08	27	0,07
	M9	1	1	0,04	1	0,79	1	0,10	1	0,03	1	0,03
Grote plassen	M14	127	58	0,06	99	0,27	96	0,19	86	0,30	108	0,18
	M23	2	2	0,09	0	0,00	2	0,75	0	0,00	2	0,16
	M25	21	20	0,09	14	0,12	15	0,17	16	0,34	20	0,26
	M27	65	50	0,12	56	0,45	62	0,23	34	0,07	44	0,13
Meren	M16	19	17	0,13	11	0,05	16	0,23	17	0,39	19	0,21
	M20	68	56	0,18	18	0,03	50	0,11	41	0,22	65	0,46
Sloten	M1a	623	438	0,06	136	0,01	393	0,08	575	0,65	615	0,21
	M2	3	2	0,01	0	0,00	2	0,00	3	0,83	3	0,15
	M8	191	103	0,03	50	0,04	118	0,20	173	0,58	185	0,15
Brakke wateren	M1b	216	148	0,06	40	0,01	103	0,06	166	0,54	215	0,33
	M30	141	101	0,04	62	0,05	110	0,11	131	0,55	139	0,26
	M31	59	37	0,06	30	0,05	52	0,23	53	0,47	59	0,19
Bronnen	R1	4	4	0,41	2	0,00	4	0,45	4	0,09	4	0,05
	R2	30	30	0,37	3	0,00	30	0,21	29	0,31	29	0,10

WATERTYPE HOOFDGRROEP	KRW-TYPE	TOTAAL AANTAL MEETPUNTEN (#)	BOS		MOERAS		OPEN NATUUR		LANDBOUW		STEDELIJK	
			#	GPB	#	GPB	#	GPB	#	GPB	#	GPB
Laaglandbeken	R11	1	1	0,64	1	0,01	1	0,22	1	0,00	1	0,12
	R12	33	27	0,04	12	0,11	32	0,34	29	0,38	33	0,12
	R3	37	36	0,31	11	0,02	36	0,17	34	0,37	37	0,13
	R4(a/b)	625	595	0,14	208	0,02	562	0,17	596	0,54	612	0,13
	R5	660	620	0,12	230	0,03	605	0,13	633	0,56	655	0,16
Snelstromende zandbeken	R13	59	59	0,31	14	0,07	57	0,14	49	0,32	58	0,17
	R14	11	11	0,33	6	0,03	11	0,13	11	0,27	11	0,23
Snelstromende riviertjes	R15	4	3	0,12	2	0,02	3	0,30	3	0,29	4	0,27
Snelstromende kalkbeken	R17	65	63	0,15	15	0,00	59	0,12	61	0,43	65	0,30
	R18	27	27	0,13	12	0,01	24	0,20	25	0,40	27	0,25
Langzaam stromende riviertjes	R6	188	176	0,09	66	0,02	169	0,15	181	0,52	186	0,22
Grote rivieren	R7	13	11	0,07	4	0,03	11	0,11	13	0,66	13	0,13
	R8	4	3	0,01	2	0,02	4	0,05	4	0,73	4	0,19
Totaal		4565	3686	0,09	1490	0,04	3489	0,13	3995	0,50	4470	0,22

3.2.2 Indicatoren

Bij het gebruik van de 250-m-radius zijn 168 soorten gevonden die indicatief zijn voor een ecologisch positief landgebruikstype (bos, moeras, of open natuur), dat past bij het streefbeeld van het watertype onder referentieomstandigheden. Bij het gebruik van de 25-m-radius gaat dit om 57 soorten. Hiervan laten 37 soorten een overlap zien in indicatiewaarde tussen de 25-m- en 250-m-radius. Deze overlap kan verschillende verklaringen hebben. Ten eerste kan het laten zien dat de soorten meestal op een grotere schaal gebruik maken van het aanliggende landschap dan de hier gebruikte 25-m zone langs het water. Ten tweede kan het te maken hebben met trefkans; de kans dat een specifiek habitattyp dat nodig is voor ontwikkeling in de terrestrische levensfase gevonden wordt neemt toe bij een grotere oppervlakte. Ten derde zou het te maken kunnen

hebben met het gebruik van landgebruik als proxy voor habitatkwaliteit, wat immers een vereenvoudiging is van het aanwezige landschap en de complexiteit daarbinnen in termen van elementen en structuren. Mogelijk dat op de kleine schaal specifieke kleinschalige elementen, zoals een boom of een natte plek, belangrijker zijn, terwijl op grotere schaal het landgebruik een veel sterkere invloed uitoefent.

Om een zo compleet mogelijke lijst van indicatoren voor het landschap op te stellen, is hier gekozen om de indicatorlijsten van beide zones te combineren. De lijst met indicatoren is te vinden in Bijlage 1. Na aggregatie van beide schaalniveaus leverde dit een lijst op met voor de stilstaande wateren 71 soorten

aquatische insecten en 36 andere macrofaunasoorten die een binding laten zien met bos, moeras of open natuur. Voor de stromende wateren is het landgebruik indicatief voor de aanwezigheid van 76 soorten insecten en 15 soorten overige macrofauna.

De aanwezigheid van andere macrofaunasoorten dan aquatische insecten op de indicatorenlijst is opvallend. De meeste aquatische insecten hebben een terrestrisch volwassen levensstadium en houden zich op in het landschap rond het water. Dit geldt niet voor de overige macrofauna, die strikt watergebonden zijn gedurende de complete levenscyclus. De indicatiewaarde van deze soorten kan er enerzijds op duiden dat het terrestrisch landschap een indirect effect heeft op de aanwezigheid van deze soorten.

Denk bijvoorbeeld aan de aanvoer van bladmateriaal of beschaduwning door bomen die cruciaal kunnen zijn voor sommige soorten. Een andere optie is echter dat meetpunten met een hogere proportie natuurlijk landgebruik binnen de beschouwde oppervlakte vaak ook een hogere ecologische kwaliteit hebben. De locatie biedt daardoor specifieke milieuomstandigheden passend bij de habitateisen van voor deze soorten, zonder dat er een directe binding is met het aanliggende landschap.

3.2.3 Ontwikkeling instrument

De stressscore voor landschapskwaliteit kan vervolgens voor ieder meetpunt in Nederland worden berekend op basis van de verhouding tussen het aantal aangetroffen indicatorsoorten op een meetpunt en het totaal aantal landschapsindicatoren voor het betreffende KRW-watertype.

$$\text{Stress score}_{\text{Landschap}} = 1 - \frac{\text{Aantal aangetroffen landschapsindicatoren type B + type M + type O}_{\text{watertype}}}{\text{Totaal aantal Landschapsindicatoren type B + type M + type O}_{\text{watertype}}}$$

met landschapstypen B = bos, M = moeras, O = open natuur

Naast het bepalen van de stress-score kan de indicatorlijst ook worden gebruikt om een inschatting te kunnen maken van de kenmerkende, positieve of positief dominante soorten die voor kunnen komen in een water wanneer er een bepaald terrestrisch habitatype aanwezig is of wordt gerealiseerd via inrichtings- of herstelmaatregelen rondom het water. Staan er bijvoorbeeld geen bomen langs een laaglandbeek, dan laat de landschapskwaliteit-indicator zien welk deel van de KRW-indicatoren voor het desbetreffende watertype zich hoogstwaarschijnlijk niet kan vestigen omdat het landschapselement bos ontbreekt. Door herstelmaatregelen uit te voeren op die locatie kan vervolgens de situatie verbeterd worden, waarna het verschijnen van de landschapskwaliteit-indicatoren een maat kan zijn van de effectiviteit van de maatregel. Dit natuurlijk onder het voorbehoud dat ook de kwaliteit van het aquatische habitat op orde is.

3.2.4 Beperkingen van de methode en aanbevelingen

De hier gevolgde methode voor de bepaling van indicaties tussen landgebruik en het voorkomen van soorten is een eerste stap in het inzichtelijk maken van de relaties tussen de aquatische macrofaunagemeenschap en de terrestrische landschapselementen. Echter, het is niet uit te sluiten dat de correlatie tussen de aanwezigheid van sommige soorten en het landgebruik wordt bepaald door een hogere kwaliteit van de aquatische habitat wanneer een meetpunt in een natuurlijk landgebruikstype ligt. De kans is daar immers groter dat de invloed van drukfactoren, zoals diffuse belasting met stoffen, lager is dan in bijvoorbeeld een landbouw- of stedelijke context. Een aanbeveling om het instrument te verbeteren is dan ook deze in de toekomst te ijken aan de hand van een serie meetpunten met een watertype specifieke kwaliteitsgradiënt binnen de drie natuurlijke landschapstypen.

3.3 DISPERSIE

In een deel van de herstelprojecten die zijn uitgevoerd in oppervlaktewateren blijken de gewenste macrofaunasoorten niet, of slechts voor een deel, terug te keren, terwijl er geen aanwijzingen waren dat er niet aan de abiotische randvoorwaarden van de soort werd voldaan. Mogelijk kunnen deze soorten het herstellde gebied niet bereiken vanuit de dichtstbijzijnde populaties. Of dispersie inderdaad een knelpunt vormt in deze oppervlaktewateren zou kunnen worden bepaald aan de hand van verspreidingsmodellen. Idealiter worden alle aspecten die de mate van dispersie bepalen (zie Deel 2) per soort in een verspreidingsmodel meegenomen. Er zijn echter slechts fragmentarisch gegevens beschikbaar over het verspreidingsproces van macrofauna. Om toch tot een stress-score voor dispersie te komen, is hier een simpel verspreidingsmodel opgesteld, wat in een later stadium kan worden uitgebreid. Voor deze uitbreiding worden aanbevelingen gegeven.

3.3.1 Opzet verspreidingsmodel

Als input van het verspreidingsmodel zijn het huidige voorkomen van soorten in de Nederlandse wateren en een schatting van de dispersiecapaciteit van de soorten meegenomen. Het huidige voorkomen is bepaald aan de hand van de aanwezigheid van soorten over de periode van 2013 tot en met 2022, de laatste 10 jaar waarvan complete data beschikbaar was in de databases van de waterschappen. Hiervoor is gebruik gemaakt van het macrofaunameetnet van de Nederlandse waterschappen en van ELWAS-WEB deelstaat Nordrhein-Westfalen uit Duitsland (<https://www.elwasweb.nrw.de/elwas-web/index.xhtml>), omdat verspreiding van soorten ook grensoverschrijdend kan zijn. De data van de Vlaamse Milieumaatschappij (VMM) kon niet worden gebruikt omdat de determinaties veelal niet tot op soort zijn uitgevoerd, waardoor het onbekend is welke soorten vanuit België naar Nederland zouden kunnen verspreiden.

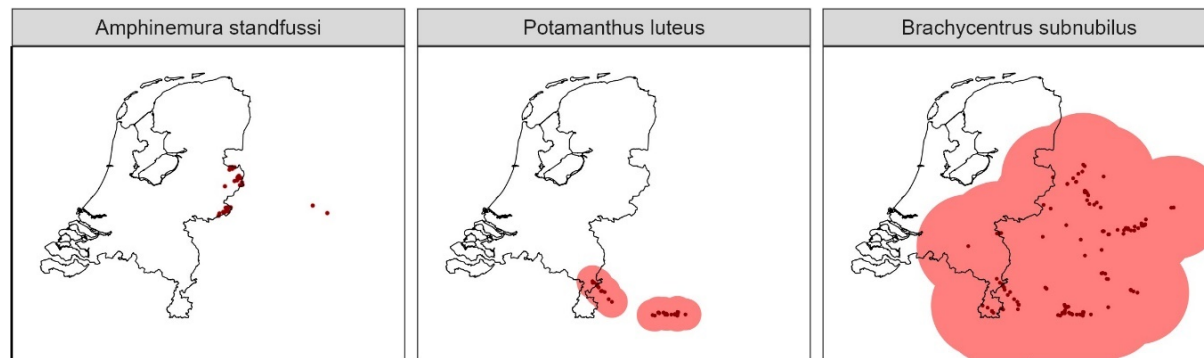
Er zijn slechts zeer beperkt gegevens beschikbaar van de dispersiecapaciteit van soorten. Peredo Arce *et al.* (2021) geven een literatuuroverzicht van de vliegafstanden 180 EPT-soorten, waarvan er 94 in de Nederlandse en/of Duitse dataset voorkomen. Naast een gebrek aan gegevens speelt mee dat in veel van de onderzoeken waarin gebruik gemaakt is van vallen de daadwerkelijke dispersiecapaciteit onder schat wordt, omdat er weinig op grote hoogte gemeten wordt (Didham *et al.* 2012) en vaak slechts een beperkt aantal individuen een langere afstand aflegt, waardoor de trefkans laag is (Suhling *et al.* 2017). Er is daarom gekozen om de maximum genoemde vliegafstand per orde als schatting van de dispersiecapaciteit te nemen (Tabel 3.3).

TABEL 3.3
Schatting van de dispersiecapaciteit van de terrestrische stadia van aquatische insecten op basis van de maximum vliegafstand voor de desbetreffende insectenorde.

ORDE	NEDERLANDSE NAAM	VLIEGAFSTAND (KM)	BRON
Coleoptera	Waterkevers	20	Matsushima & Yokoi (2020)
Diptera	Vliegen en muggen	50	Verdonschot & Besse-Lototskaya (2014)
Ephemeroptera	Haften	20	Peredo Arce <i>et al.</i> (2021)
Odonata	Libellen	150	Suhling <i>et al.</i> (2017)
Plecoptera	Steenvliegen	3	Peredo Arce <i>et al.</i> (2021)
Trichoptera	Kokerjuffers	65	Peredo Arce <i>et al.</i> (2021)

FIGUUR 3.5

Voorbeelden van het huidige voorkomen over de periode 2013-2022 (punten) en potentiële verspreidingsgebied (buffer) voor de steenvlieg *Amphinemura standfussi*, de haft *Potamanthus luteus*, en de kokerjuffer *Brachycentrus subnubilus*.



Vervolgens is voor deze ordes het potentiële verspreidingsgebied bepaald door een buffer met een radius van de vliegafstand om de locaties waar de soort in de laatste 10 jaar is waargenomen te leggen. Voorbeelden hiervan worden gegeven in Figuur 3.5.

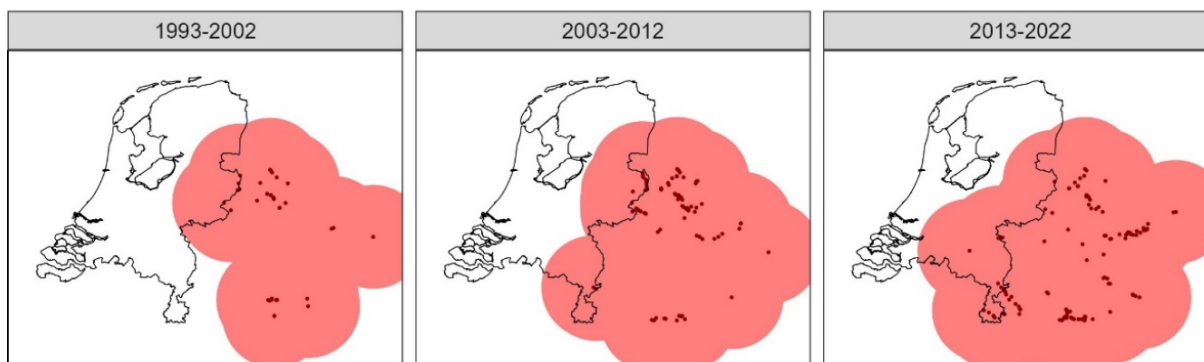
Ter illustratie, voor de kokerjuffer *Brachycentrus subnubilus*, een soort die recent op veel nieuwe locaties is waargenomen in Nederland, komt het gebied wat het verspreidingsmodel aangeeft redelijk goed overeen met de locaties waar de soort zich heeft gevestigd (Figuur 3.6).

3.3.2 Berekening stressscore dispersie en andere toepassingsmogelijkheden

De stress-score voor dispersie kan vervolgens voor ieder meetpunt in Nederland worden berekend op basis van de verhouding tussen het aantal gewenste soorten dat op het betreffende meetpunt zou kunnen voorkomen volgens het verspreidingsmodel en het totaal aantal gewenste soorten voor het betreffende KRW-watertype. Als gewenste soorten worden de kenmerkende en positief scorende soorten waarvoor een dispersiecapaciteit is geschat -zoals gegeven in de KRW-maatlatten- meegenomen in de berekeningen (overzicht kengetallen ordes in Tabel 3.3).

FIGUUR 3.6

Het voorkomen (punten) en potentiële verspreidingsgebied (buffer) voor de kokerjuffer *Brachycentrus subnubilus* in opeenvolgende tijdsblokken van 10 jaar.



$$\text{Stress score}_{\text{Dispersie}} = 1 - \frac{\text{Aantal Kenmerkend + Positieve soorten die er kunnen komen}_{\text{watertype}}}{\text{Totaal aantal Kenmerkende + Positieve soorten}_{\text{watertype}}}$$

Naast de stress score voor dispersie kan een lijst worden verkregen van de soorten die op een meetpunt zouden kunnen voorkomen op basis van hun potentiële verspreidingsgebied. De soorten die niet op het betreffende meetpunt worden aangetroffen, maar er potentieel wel hadden kunnen komen, kunnen inzicht geven in andere knelpunten die op dat meetpunt spelen.

Een aandachtspunt voor het berekenen van een stress-score voor dispersie volgens deze methode is dat kenmerkende en positief scorende soorten in de KRW-maatlatten nu op landelijke schaal zijn gedefinieerd. Echter zijn er regionale verschillen tussen soortenpoules, bijvoorbeeld soorten die alleen in de Achterhoek en Twente voorkomen en niet in de rest van Nederland. Dit heeft tot gevolg dat het onwaarschijnlijk is dat deze soorten in bijvoorbeeld Noord-Brabant opduiken. Hierdoor zal in de praktijk nooit het totale aantal kenmerkende en positief scorende soorten van een watertype op een locatie kunnen worden bereikt, waardoor ook in wateren met een hoge EKR-score dispersie in zekere mate als knelpunt zal worden aangegeven door het instrument.

3.3.3 Aanbevelingen

Het is belangrijk aan te geven dat de huidige benadering een eerste opzet vormt voor het berekenen van een stress-score voor dispersie. In de beheer- en onderhoudsfase van het EBEO2.0 project kan het verspreidingsmodel op de volgende aspecten worden geactualiseerd en verbeterd:

- Jaarlijkse actualisatie van het huidige voorkomen van soorten over de laatste 10 jaar op basis van nieuwe monsters uit het meetnet van de waterschappen, omdat soorten ook op locaties kunnen verdwijnen of zich op nieuwe locaties kunnen vestigen en vanuit daar verder kunnen verspreiden (voorbeeld in Figuur 3.6 voor *Brachycentrus subnubilis*).
- Aanvullen van het huidig voorkomen van soorten in het grensgebied met België door bijvoorbeeld andere gegevensbronnen te gebruiken, zoals waarnemingen uit de www.waarnemingen.be database, of het uitvoeren van gerichte monitoring in dit gebied.
- Onderzoek uitvoeren naar de potentiële vliegafstanden door de terrestrische stadia van aquatische insecten op soortniveau, om de schatting van de dispersiecapaciteit nauwkeuriger te maken.
- Verbeteren van het verspreidingsmodel door andere aspecten die de mate van dispersie door de terrestrische stadia van aquatische insecten bepalen toe te voegen, zoals de dichtheid van populaties in een gebied, de overheersende respons op windrichting en windkracht, barrières in het landschap (zie Deel 2). Idealiter wordt ook meegenomen dat de kans op verspreiding groter is naarmate de afstand tot een bronpopulatie kleiner wordt.
- Toevoegen van andere dispersieroutes van macrofauna aan het verspreidingsmodel, zoals drift of via dieren (Ptatscheck & Traunspurger 2020). DIMO, een dispersiemodel voor planten, kan dienen als voorbeeld hoe deze dispersieroutes te modelleren (Wamelink *et al.* 2014).

⇒ DEEL 2

ACHTERGROND- INFORMATIE

➤ HOOFDSTUK 4 GEBRUIK VAN HET AANLIGGENDE TERRESTRISCHE HABITAT DOOR AQUATISCHE INSECTEN

4



4.1 METHODE

In de internationale literatuur is gezocht naar informatie over macrofauna waarvan bepaalde stadia in de levenscyclus terrestrisch zijn. Omdat dit voornamelijk aquatische insecten betreft is het onderzoek daarop toegespitst. De inventarisatie is gebaseerd op de belangrijkste kenmerken voor een potentieel terrestrische levenscyclus: het uitsluipen of -vliegen (emergentie), de vliegactiviteit en de ei-afzetting (ovipositie). Over de vliegactiviteit is de grootste hoeveelheid informatie gevonden; dit onderdeel is dan ook het meest uitgebreid beschreven.

4.2 TERRESTRISCHE ONDERDELEN LEVENSCYCLUS

De belangrijkste tot de aquatische insecten behorende macrofaunagroepen relevant voor dit onderzoek zijn de steenvliegen (*Plecoptera*), haften of eendagsvliegen (*Ephemeroptera*), kokerjuffers of schietmotten (*Trichoptera*), waterwantsen (*Heteroptera*), elzen- of slijkvliesen (*Megaloptera*), gaasvliesen (*Neuroptera*), aquatische vlinders (*Lepidoptera*), libellen (*Odonata*), waterkevers (*Coleoptera*) en de vliegen en muggen (*Diptera*). Deze insectengroepen hebben een complexe levenscyclus met een volledige (holometabool) of onvolledige (hemimetabool) gedaanteverwisseling, waarbij tenminste het volwassen stadium terrestrisch is (Tabel 4.1).

Er zijn in het algemeen drie potentieel belangrijke levenscycluscomponenten te onderscheiden in de terrestrische fase van het leven van aquatische insecten: de emergentie (het uitsluipen of -vliegen), de ovipositie (ei-afzetting) en ten slotte de vliegactiviteit en handelingen zoals voedselopname (Figuur 4.1). Deze componenten worden hieronder per insectengroep besproken (gebaseerd op Pennak 1978, Thorp & Rogers 2015). De beschrijving van de vliegactiviteit beperkt zich met name tot lokale bewegingen binnen het landschap met functies als het vinden van partners, paren, voedsel zoeken enzovoorts.

TABEL 4.1

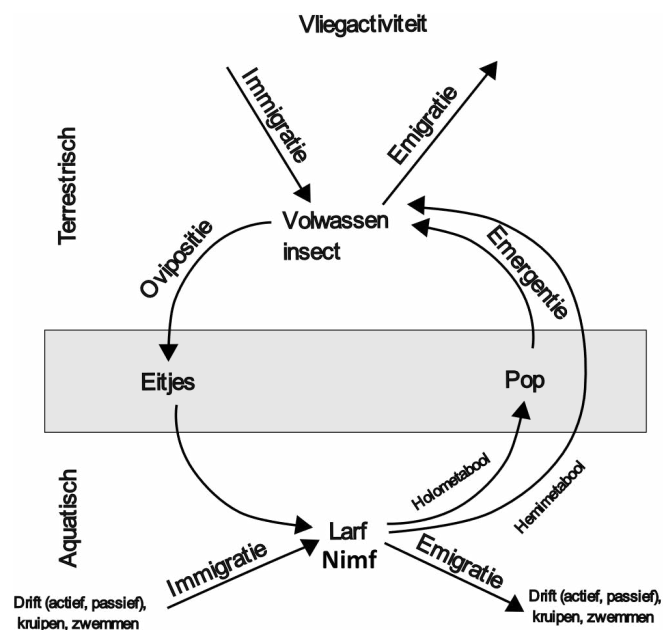
Het gebruik van het terrestrische milieu door aquatische insecten. Ordes met voornamelijk vertegenwoordigers in de betreffende habitat (aquatisch of terrestrisch) zijn aangegeven met hoofdletters, ordes met weinig vertegenwoordigers met kleine letters (naar Erman 1984). Lettercodes: A=alle aquatisch; A/t= meeste aquatisch, sommige terrestrisch; T=alle terrestrisch; T/a=meeste terrestrisch, sommige aquatisch; A/T=deel aquatisch, deel terrestrisch; 1=leven op het wateroppervlak, de oever of de natte oeverzone; 2=verlaten alleen het water om te migreren.

ORDE	LEVENSTADIUM			
	Ei	Nimf	Adult	
Hemimetabool	Ei	Nimf	Adult	
Ephemeroptera	A	A	T	
Odonata	A/t	A	T	
Plecoptera	A	A	T/a	
Heteroptera	A/T	A/T1	A2/T	
Holometabool	Ei	Larf	Pop	Adult
Megaloptera	T	A	T	T
Neuroptera	T	A	T	T
Trichoptera	A/t	A/t	A/t	T
Lepidoptera	A/t	A	A	T/a
Coleoptera	A/t	A/t	T/a	A/T
Diptera	A/t	A	A/T	T

Dispersie van aquatische insecten (gedefinieerd als 'de beweging van individuen of propagules tussen ruimtelijk gescheiden locaties of populaties' (Bilton *et al.* 2001) op de schaal van het landschap en over grotere afstanden wordt in een apart hoofdstuk besproken (hoofdstuk 5).

FIGUUR 4.1

De belangrijkste componenten van de levenscyclus van aquatische holometabole en hemimetabole insecten. De volledige levenscyclus omvat een terrestrisch (boven de balk) en een aquatisch (onder de balk) gedeelte. De ovipositie en de emergentie vindt plaats op het grensvlak van water en land (naar Smith et al. 2009). Er zijn uitzonderingen op deze generieke levenscyclus.



4.2.1 Steenvliegen (Plecoptera)

Emergentie

Deze insecten emergeren door als nimf uit het water te lopen, soms tot een afstand van enkele honderden meters van de waterlijn. Hier barst de nimf open, waarna het volwassen dier de vleugels opblaast en na een korte droogtijd wegvliegt of -loopt.

Vliegactiviteit

De meeste steenvliegen leven slechts enkele weken in het adulte stadium. De tijdens en na de avondschemering uitgevlogen mannetjes trommelen op het substraat om vrouwtjes te lokken en te paren in dezelfde nacht. Sommige soorten kruipen 's nachts tussen blad of onder stenen en vliegen bij het eerste ochtendlicht op naar de toppen van de houtige oeverbegroeiing om daar op te warmen en te paren. Soms vliegen ze naar het water om te drinken. Steenvliegen leggen slechts kleine afstanden vliegend af loodrecht op het water, hun dispersiecapaciteit is daarom gering en beperkt tot enkele tientallen meters. Wel kunnen ze zich langs de watergang over grotere afstanden verplaatsen, in de orde van grootte van enkele honderden meters. De oriëntatie is hierbij in stromende wateren vaak stroomopwaarts. Dit gedrag dient om het verlies naar benedenstrooms bij piekafvoeren te compenseren (kolonisatiecyclus).

Eiafzetting

De eitjes worden gewoonlijk losgelaten boven het wateroppervlak of op het land binnen het overstromingsbereik van het water afgezet. Soms worden de eitjes al dippend in het water gelegd of op substraat onder water afgezet.



Nemoura cinerea | Gewone beeksteenvlieg

4.2.2 Haften of eendagsvliegen (*Ephemeroptera*)

Emergentie

Er zijn 3 groepen te onderscheiden. 1.) De subimago gebruikt het exuvium als een 'vlot' op het wateroppervlak van waaruit het imago uitvliegt (o.a. *Baetidae*, *Heptageniidae*, *Ephemeridae*). 2.) De subimago kruipt uit het water op een steen, hout of plant en vliegt uit (o.a. *Siphonuridae*, *Leptophlebiidae*). 3.) Het uitvliegen geschiedt onder water (o.a. *Caenidae*). In alle gevallen bezitten de subimago's waterafstotende haartjes op de vleugels die helpen om de oppervlaktewaterspanning te doorbreken. Het uitvliegen van de subimago geschiedt synchroon in de tijd (o.a. *Hexagenia*, *Ephoron*, *Palingenia*) of juist verspreid in de tijd, in beide gevallen om predatie te verminderen. De subimago, een levensstadium dat alleen nog aanwezig is bij haften, vliegt gewoonlijk direct naar de oeverbegroeiing, waar de vervelling naar imago binnen minuten tot enkele dagen plaatsvindt.

Alleen het genus *Caenis* en de *Oligoneuriidae* vervellen in de lucht.



Ephemera vulgata | Driehoekendagsvlieg

Vliegactiviteit

Volwassen eendagsvliegen eten niet. Het vliegen gebeurt voor de voortplanting (zwermen, paren en het afzetten van eitjes) of het verspreiden over grotere afstanden. Ondanks dat de volwassen eendagsvliegen zich niet voeden, hebben ze als nimf voldoende vetreserves opgeslagen dat het uitvoeren van lange afstandsvluchten mogelijk maakt. Een verticale paarvlucht, het omhoog vliegen van de mannetjes om zich daarna naar beneden te storten, wordt afhankelijk van soort, de weersomstandigheden en kenmerken van het omringende landschap waargenomen. Sommige soorten voeren een horizontale paarvlucht uit of patrouilleren boven de watergang (o.a. *Oligoneuriidae*, *Palingeniidae*). De vrouwtjes vliegen in de zwerm mannetjes en paren in de lucht, op de grond of op het wateroppervlak. Na de paring vliegen vrouwtjes van sommige soorten van stromend water vooral in stroomopwaartse richting, maar dit wordt lang niet bij alle soorten waargenomen. Veel eendagsvliegen kunnen zich ook ongeslachtelijk voortplanten. Dispersie vindt plaats binnen en tussen stroomgebieden. Onderzoek liet zien dat landschapsfragmentatie en zelfs dammen, duikers en bruggen hindernissen kunnen opleveren. Ook misleiding door reflecterende oppervlakken (gepolariseerd licht, asfalt, zonnepanelen) vormt een risico.

Eiafzetting

Eiafzetting geschiedt al vliegend door de eieren los te laten in de lucht (o.a. *Palingeniidae*), het wateroppervlak aan te raken (o.a. *Hepotageniidae*, *Oligoneurididae*), eipakketten af te zetten op het wateroppervlak (o.a. *Ephemerellidae*), of door zittend op de oever of een structuur boven water met het achterlijf onder water de eieren te deponeren (o.a. *Leptophlebiidae*, *Heptageniidae*). De vrouwtjes van het genus *Baetis* kruipen onder water en zetten eitjes af op de onderzijde van een steen. De ovovivipare vrouwtjes van onder andere het genus *Cloeon* rusten in de vegetatie of zelfs in huizen totdat de eitjes uitkomen, waarna ze de pasgeboren nimfen in het water afzetten.

Limnephilus rhombicus | Schietmot

4.2.3 Kokerjuffers of schietmotten

(Trichoptera)

Bij de Trichoptera treedt meer variatie op in de levenswijze dan bij de Plecoptera en Ephemeroptera. Er zijn naast typische stromend- of stilstaand-water-soorten ook veel soorten met een voorkeur voor overgangsmilieus zoals moerassen. Voorbeelden zijn de kokerjuffers *Ironoquia dubia*, *Hagenella clathrata*, *Oligostomis reticulata*, *Trichostegia minor*, *Grammotaulius nigropunctatus* en *Limnephilus sparsus* die te vinden zijn in moerassen, *Annitella obscurata*, *Limnephilus auricula* en *L. binotatus* in overstromingsvlakten, *Anabolia brevipennis* in verlandingszones, *Glyphotaelius pellucides*, *Limnephilus incisus* en *Beraea pullata* in broekbossen, *Parachiona picicornis* in beekbegeleidend kwelmoeras, *Limnephilus ignavus* in modderige bronpoeltjes en soorten die semi-terrestrisch leven: *Enoicyla pusilla* en *Potamophylax nigricornis* (Tempelman *et al.* 2022).

Emergentie

Deze insecten kruipen uit hun pophuid nadat ze een object dat boven het wateroppervlak uitsteekt hebben bereikt. Sommige soorten verpoppen buiten het water (*Beraea pullata*). Ze bevrijden zich van de pophuid, klimmen omhoog, blazen hun vleugels op, drogen en vliegen weg. Veel soorten zijn vanaf de avondskemering tot het ochtendgloren actief en rusten overdag in bijvoorbeeld de vegetatie of onder bruggen. Voornamelijk de voorjaars- (o.a. *Parachiona picicornis*, *Brachycentrus subnubilus*, *Oligostomis reticulata*) en najaarssoorten (verschillende *Limnephiliidae*) zijn overdag actief. Soorten die een zomerdiapauze hebben verschuilen zich in de zomer in boomholtes of in de bosgrond. De volwassen dieren nemen soms nectar of een andere suikerhoudende bron tot zich als energievoorziening. De duur van het volwassen stadium is variabel; van enkele weken tot bijna een jaar.

Vliegactiviteit

Verscheidende soorten volwassen kokerjuffers van stromende wateren vliegen vooral stroomopwaarts (zie haften), meestal in de vroege ochtend of in de avondschemering. De volwassen dieren produceren feromonen. De mannetjes volgen het feromoonspoor door hier direct of zigzaggend op af te vliegen. Sommige soorten paren tijdens het zwermen. De zwermen oriënteren zich op markante punten in het landschap. Soms treedt vooraf aan de paring een dansvlucht op (o.a. *Leptoceridae*) of wordt er met de vleugels getrild of op het substraat getrommeld (bv. *Agapetus fuscipes*). Bij sommige soorten vindt de paring op de vegetatie of de bodem plaats na een tandemvlucht. *Apatania muliebris* is parthenogenetisch. Dispersie vindt plaats binnen en tussen stroomgebieden. Grotere soorten vliegen verder dan kleine. Het merendeel van de individuen vliegt vooral in longitudinale richting, landinwaarts is het bereik vaak slechts tientallen meters. Soorten van stilstaande wateren verspreiden zich gewoonlijk verder dan soorten gebonden aan stromende wateren.

Eiafzetting

Bij sommige soorten lopen of zwemmen de vrouwtjes naar de bodem waarna de eitjes op hardere substraten (hout, stenen, planten) onder water worden afgezet. Andere soorten steken hun achterlijf onder water en zetten de eitjes op de modderige bodem, op stenen of op organisch materiaal af. Weer andere soorten raken al vliegend met hun achterlijf het water en zetten dan eitjes af. Vooral kokerjuffers van de suborde Integripalpia zetten hun eipakketten boven water af op dood hout dat boven het wateroppervlak uitsteekt (soms met voorkeur voor met mos begroeide boomstammen), emergente vegetatie in en langs het water of takken die boven het water hangen. De eitjes kunnen uitkomen, maar de larven blijven in het eipakket totdat ze met een stijgend waterpeil of door de regen in het water terechtkomen. Soms zetten meerdere soorten hun eitjes af op dezelfde plek, wat selectieve ei-afzetting op plekken met geschikte condities bewijst.



4.2.4 Waterwantsen (Heteroptera)

Binnen de waterwantsenfamilies is er een duidelijke tweedeling in het terrestrische ruimtegebruik tussen semi-aquatische schaatsenrijders, vijver- en moslopers en de aquatische waterwantsen (Tabel 4.2).

Emergentie

Sommige soorten zijn univoltien waarbij de volwassen dieren eind zomer tot in het najaar verschijnen en overwinteren. Kleinere soorten (vertegenwoordigers van de Gerridae, Corixidae, Notonectidae) hebben meerdere generaties per jaar.

Vliegactiviteit

De vliegcapaciteit verschilt van sterke vliegers (o.a. sommige Corixidae, Notonectidae en Gerridae) tot vleugelloze of vliegspierloze niet-vliegende soorten (o.a. sommige Gerridae, Naucoridae en Notonectidae). Vooral Gerromorpha en Nepomorpha zijn polymorf wat betreft de mate van vleugel- en vliegspierontwikkeling. Vliegen is vaak een gevolg van een afweging tussen investeren in eiproductie of in dispersie. Vertegenwoordigers van het schaatsenrijdersgenus Gerris leggen bijvoorbeeld alleen vleugels aan wanneer het habitat instabiel is. Dispersie vindt plaats binnen en tussen stroomgebieden. Het merendeel van de wantsen is mobiel en in staat snel te reageren op veranderende omstandigheden.

Eiafzetting

De meeste waterwantsen zetten hun eitjes onder of net boven water af op minerale of organische substraten. Echter zetten sommige soorten de eieren terrestisch af (o.a. Hydrometra).

TABEL 4.2

Het gebruik per levensstadium van het aquatische en of terrestrische milieu door vertegenwoordigers van de Heteroptera (Barbosa & Rodrigues 2015, Kriska 2023).

	EI	NIMF	ADULT (EX. T DISPERSIE)
Hebridae		sA ((veen)moeras, op drijvende waterplanten)/T	sA ((veen)moeras, op drijvende waterplanten)/T
Mesoveliidae	A (in waterplanten)	sA (op drijvende waterplanten/mos)	sA (op drijvende waterplanten/mos)
Veliidae	A (op waterplanten)	sA (wateroppervlak)	sA (wateroppervlak)
Gerridae		sA (wateroppervlak)	sA (wateroppervlak)
Hydrometridae	A (op waterplanten)	sA (wateroppervlak)	sA (wateroppervlak)
Saldidae		sA (wateroppervlak en oever)	sA (wateroppervlak en oever)
Nepidae	A (Nepa rottend blad, Ranatra in waterplanten)	A	A
Corixidae	A (op onderwater substraat)	A	A
Micronectidae	A	A	A
Naucoridae	A (op onderwater hard substraat of waterplanten)	A	A
Aphelocheiridae		A	A
Notonectidae	A (op onderwater substraat of waterplanten)	A	A
Pleidae		A	A

A=aquatisch, T=terrestrisch, sA=semi-aquatisch (zowel onder water als op vochtige plekken boven de waterlijn voorkomend), sT=semi-terrestrisch (deels terrestrische levenswijze), m=merendeel familie in categorie, half= helft familie in categorie

4.2.5 Elzen- of slijkvliegen (*Megaloptera*)

Emergentie

De larven van de *Megaloptera* kruipen uit het water en bouwen een popkamer onder een steen, in een bladpakket of in de vochtige bodem. Volwassen slijkvliegen leven enkele weken en kunnen zich voeden met nectar of andere bronnen van suikers.

Vliegactiviteit

Van volwassen slijkvliegen is weinig bekend over lange afstandsdispersie, ze blijven meestal vlak bij het water. De volwassen dieren zijn groot, onhandige vliegers, leven kort en worden meestal gevonden in de buurt van het water. Dit duidt erop dat ze slecht dispergeren (Cover & Resh 2008).

Eiafzetting

Na de paring zetten de vrouwtjes eipakketten af op de overhangende oevervegetatie of overhangende takken/wortels, zoals *Sialis nigripes* op dode stengels van *Scirpus lacustris* die boven water uitsteken (Elliott *et al.* 1979). Na het uitkomen vallen of kruipen de larven in het water.



Sialis nigripes | Slijkvlieg



4.2.6 Gaasvliegen (*Neuroptera*)

Emergentie

De larven van het genus *Osmylus* (*Osmylidae*) leven amfibisch tussen mossen (die een deel van het jaar geïndeerd kunnen zijn) of in de modder op de oever van beken. Ze kruipen soms ook onder water. Ze verpoppen op het land, bijvoor-

beeld tussen mos en leven enkele weken tot 3 maanden (Elliott *et al.* 1996, Glime 2015). De *Sisyridae* (sponsvliegen) emergeren door hun gastheer (een spons) te verlaten en naar de oever te zwemmen en tegen de avondschemering via uit het water stekende structuren het land op te gaan. Ze kruipen dan zo'n 30 meter van de waterlijn vandaan om daar te verpoppen. Na het popstadium vliegen ze 's avonds of 's nachts uit. De adulten leven van pollen, mijten of bladluizen.

Vliegactiviteit

De volwassen *Osmylidae* bevinden zich tussen de overhangende oevervegetatie dichtbij de larvale habitat. Er worden geen grote afstanden afgelegd.

De dieren voeden zich met pollen en plantaardig materiaal. Soms vangen ze micromotten, bladluizen, kevers of mijten. Volwassen sponsvliegen kunnen zich met nectar voeden.

Eiafzetting

De eitjes van *Sisyridae* worden 's avonds of 's nachts op overhangende oevervegetatie of andere structuren afgezet. De larven laten zich in het water vallen. Ook *Osmylidae* zetten de eieren af op overhangende vegetatie, takken, stenen en bij voorkeur mos (Elliott *et al.* 1996, Glime 2015).

4.2.7 Aquatische vlinders

(Lepidoptera)

Emergentie

Poppen bevinden zich vaak in met lucht gevulde cocons of in stengels van waterplanten, van waaruit de vlinders verschijnen (Pabis 2018).

Vliegactiviteit

Acentria ephemerella is een kleine vlinder met een beperkt vliegvermogen en kan vooral door de wind ver van het water af worden geblazen, hoewel is waargenomen dat volwassen individuen actief tot een kilometer ver vliegen. Verder is weinig bekend over de dispersiecapaciteit van aquatische *Lepidoptera* (Pabis 2018).

Eiafzetting

Veel aquatische *Lepidoptera* zetten de eitjes af op de onderzijde van drijvende bladeren of stengels door het abdomen onder het wateroppervlak te steken. *Acentropinae* (bv. *A. ephemerella*) zetten eitjes onder water af en kunnen uren onder water blijven. *A. ephemerella* kan zelfs als adult onder water leven en deze vorm verschilt van een tweede morfotype dat terrestrisch leeft en disperseert (Pabis 2018).



Cataclysta lemnata
Kroosvlindertje

Coenagrion mercuriale | Mercurwaterjuffer



4.2.8 Libellen (Odonata)

Emergentie

De levenscyclus van libellen verschilt onderling weinig. Voor de emergentie kruipt de nimf uit het water via een stevig substraat, zoals een plantenstengel (o.a. *Aeshnidae*, *Coenagrionidae*) of het oeversubstraat (*Gomphidae*). De eerste vlucht van libellen wordt 'maidenflight' genoemd, omdat het volwassen dier nog niet is uitgehard.

Vliegactiviteit

De volwassen dieren zijn predatoren die in hun vlucht kunnen jagen op insecten. De meeste *Zygoptera* eten hun prooi zittend op planten op, terwijl *Anisoptera* zich al vliegend voeden. De dispersieafstand verschilt sterk tussen soorten, van enkele honderden meters (bv.

Coenagrion mercuriale) tot ten minste honderden kilometers (*Ischnura elegans* die verticaal omhoog vliegt en zich over grote afstand door de wind laat meevieren). Er is bij sommige soorten sprake van lange-afstandsmigratie, dit kan facultatief (10-jarige cyclus bij *Libellula quadrimaculata*) of obligaat (bv. *Anax junius*, *A. ephippiger*) optreden.

Eiafzetting

Veel libellen vertonen tandemgedrag tijdens de paring en ei-afzetting. Het mannetje stuurt de tandem en het vrouwtje laat de eitjes los. Soms is er geen tandem maar vliegt het mannetje vlak bij het vrouwtje of ontbreekt het mannetje. Eitjes worden soms continu na elkaar afgezet of discontinu in klompjes. *Zygoptera* en *Aeshnidae* zetten eitjes af op o.a. waterplanten, modder, zand of op stenen.

4.2.9 Waterkevers (Coleoptera)

De klassieke levenscyclus van insecten komt relatief weinig voor bij kevers (bijv. *Scirtidae*, *Psephenidae*). De levenscycli zijn variabel en verschillen sterk tussen de families. Ook kan de ecologie van veel soorten kevers niet eenvoudig worden gedefinieerd als aquatisch of terrestrisch. Echt 100% aquatische *Coleoptera* komen niet voor (Jäch & Balke 2008). Water- en landgedrag gaan vaak bijna onmerkbaar

in elkaar over door: 1.) de hoeveelheid tijd die in contact met water wordt doorgebracht, 2.) de mate van onderdompeling, 3.) de mate van waterafhankelijkheid, en 4.) de reden om in contact te komen met water (o.a. voedsel, habitat). Deze factoren zijn zeer variabel en komen in verschillende combinaties voor, waarbij de verschillen tussen en vaak ook binnen keverfamilies sterk variëren (Tabel 4.3).

TABEL 4.3

Het gebruik per levensstadium van aquatisch en of terrestrisch habitat door waterkevers (Drost et al. 1992, Jäch & Balke 2008).

FAMILIE	EI	LARF	POP	ADULT
Gyrinidae	A (op waterplanten)	A	sT (<i>Gyrinus</i>)/A (<i>Aulonogyrus</i>)	A
Haliplidae	A (op waterplanten)	A	T (oever)	A
Noteridae		A	A (luchtgevulde cocon)	A
Hygrobiidae		A		A
Dytiscidae	A (in/op waterplanten, bodem)	A	T (popkamer)	A
Helophoridae		A/T (<i>Helophorus</i> , <i>Cercyon</i>)		mA
Hydrochidae		A		A (ondiep)
Spercheidae	A (poten vrouwtje)	A		A
Hydrophilidae	A (<i>Helochorus</i> poten vrouwtje)	A	T (vlak boven water op helofyten), A (drijvend <i>Hydrophilus</i> , <i>Hydrochara</i>) of in oever	mT (oever)
Hydraenidae		msT		mA
Elmidae	A (stenen, planten, hout)	A	T (in oever)	A
Dryopidae	A	halfA/halfT		halfA/halfT
SEMI-AQUATISCH				
Psephenidae		A	T	T
Scirtidae		A	mT/A (<i>Hydrocyphon</i>)	mT
Donaciinae		A	A	T (uitz. <i>Macroplea</i>)
Curculionidae				
• Cleoninae		T(in stengels moerasplanten)		sA
• Stenopelminae		sA mineerder in kroosvaren		A
• Bagoninae		A (op water of moerasplanten)		A (op waterplanten)
• Tanysphyrinae		sA in eendenkroos		sA op kroos
• Ceutorhynchinae		A (op waterplanten)		A (op waterplanten)

A=aquatisch, T=terrestrisch, sA=semi-aquatisch (zowel onder water als op vochtige plekken boven de waterlijn voorkomend), sT=semi-terrestrisch (deels terrestrische levenswijze), m=merendeel familie in categorie, half= helft familie in categorie

De habitatvoorkeur van een kever kan niet alleen verschillen tussen de stadia (larve, pop, volwassen dier), maar ook van het ene larvale stadium tot het andere. Dit laatste treedt bijvoorbeeld op bij *Hydraenidae*, waar een geleidelijke verandering van aquatisch naar semi-terrestrisch habitatgebruik optreedt gedurende het larvale stadium (Jäch *et al.* 2005). Soms verschillen zelfs de populaties van dezelfde soort in hun voorkeur, afhankelijk van de habitatbeschikbaarheid. Bovendien zijn veel keversoorten erg klein (>2 mm), waardoor ze min of meer precies op de land-waterovergang in een hygropetrisch waterlaagje kunnen leven (Liao *et al.* 2022). Sommige *Hydrophilidae* (enkele soorten van de genera *Helophorus*, *Cercyon* en *Sphaeridium*) zijn zelfs volledig terrestrisch. De *Curculionidae*, *Chrysomelidae* (*Macrolea*) leven semi-aquatisch, terwijl de *Scirtidae*, *Chrysomelidae* (*Donacia*, *Plateumaris*) en *Psephenidae* aquatische larven en terrestrische adulten hebben (zie ook Drost *et al.* 1992). *Dryopidae*, *Hydraenidae*, *Hydrophilidae* en waarschijnlijk *Hydrochidae* leven langs de oever en houden zich zowel boven als onder water op. De larven leven in de oever.

Jäch (1998) definieerde zes ecologische groepen die meer of minder geassocieerd zijn met het aquatische milieu, waarbij de tijd dat ze in het water verblijven afneemt van groep 1 tot 6:

- (1) ‘Echte waterkevers’: minstens gedeeltelijk onder water gedurende het grootste deel van de tijd tijdens het volwassen stadium;
- (2) ‘Valse waterkevers’: het grootste deel van de tijd van het larvale stadium onder water, adulten altijd overwegend terrestrisch;
- (3) ‘Fytofiele waterkevers’: levend op en zich voedend met waterplanten (mono- of oligofaag), gedurende tenminste enige tijd in ontwikkelingsstadium dan ook onder water;
- (4) ‘Parasitaire waterkevers’: als ‘fytofiele waterkevers’, maar de gastheren zijn in het water levende zoogdieren;
- (5) ‘Facultatieve waterkevers’: af en toe of regelmatig actief onder water of actief verblijvend op het wateroppervlak, althans gedurende een beperkte periode, bijvoorbeeld tijdens de jacht, het voeden, het zoeken van een toevluchtsoord;

- (6) ‘Oeverkevers’: bewoners van de oeverzone, leven tijdens alle stadia dicht bij de oever en gaan niet vrijwillig het water in.

Een keverfamilie met vertegenwoordigers in de groepen 5 en 6 zijn de loopkevers (*Carabidae*). Het belang van deze keverfamilie als indicator voor de hydrologische, morfologische en fysisch-chemische omstandigheden in de oeverzone van rivieren en meren wordt besproken in Box 4.1.

BOX 4.1

LOOPKEVERS (COLEOPTERA: CARABIDAE) ALS ALTERNATIEVE INDICATOR VOOR DE KWALITEIT VAN HET LANDSCHAP

Loopkevers worden gezien als belangrijke indicatoren van de toestand van de oeverzone van rivieren (Januschke *et al.* 2011, Verdonschot & Januschke 2016, Sprössig *et al.* 2021). Het is een groep met veel aan natte milieus aangepaste soorten die relatief gemakkelijk te verzamelen en op naam te brengen zijn (voor de Benelux: Muilwijk *et al.* 2015). Loopkevers kunnen in kale dynamische milieus zoals op rivieroeveren worden gevangen met een zuigbuis of met de hand binnen een vaste oppervlakte. Veel soorten zijn dagactief en daardoor goed zichtbaar. Door water over het substraat te gieten komen ook in het substraat verscholen dieren tevoorschijn. Een meer gestandaardiseerde techniek om loopkevers te verzamelen is het gebruik van potvallen, die in het substraat worden ingegraven en worden gevuld met een conserveringsvloeistof (Verdonschot & Januschke 2016).

Net zoals voor de aquatische macrofauna zijn voor een groot aantal soorten indicatiewaarden voor milieufactoren en andere levenskenmerken (traits) bekend, waardoor een relatie met het milieu en het voorkomen van bepaalde soorten kan worden gelegd (Homburg *et al.* 2014). Het overstromingsregime, de sedimentsamenstelling en de vegetatiestructuur sturen onder andere de samenstelling van loopkevergemeenschappen, die snel reageren op veranderingen in deze factoren door bijvoorbeeld herstelmaatregelen (Günther & Assmann 2005, Lambeets *et al.* 2009).

Emergentie

De larven van de *Dytiscidae*, *Elmidae* en *Hydrophiloidae* verlaten het water om te verpoppen op het land in de bodem, tussen mossen of in organisch materiaal. *Gyrinidae* verpoppen door materiaal boven water aan een plantenstengel te plakken en daarmee een popkamer te bouwen. *Haliplidae* verpoppen op het land en graven zich daarvoor op korte afstand van de waterlijn in. Ze overwinteren in de grond als pop.

Vliegactiviteit

De vliegcapaciteit van waterkevers is zeer variabel. Zoals bij de *Heteroptera* is de vliegcapaciteit in hoofdlijnen gerelateerd aan de stabiliteit van de voortplantingshabitat. Hoe stabiel dit habitat is, hoe zwakker de vliegcapaciteit. Soorten van instabiele habitats, zoals sommige *Dytiscidae* en *Hydrophilidae*, zijn goede vliegers. Soorten van stabiele habitats, zoals *Elmidae*, *Haliplidae* en sommige *Dytiscidae* en *Hydrophilidae*, zijn zwakke vliegers. Daarnaast is de vliegcapaciteit ook gerelateerd aan het vinden van tijdelijke voedselbronnen of overwinteringsplekken (de meeste *Dytiscidae*, *Hydrophilidae*, *Hydraenidae* en *Scirtidae*). Veel soorten hebben echter een variabel vliegvermogen en bij sommige vrouwtjes worden de vliegspieren opgelost voor de eiwitten die nodig zijn voor de ontwikkeling van de eitjes. Seizoenswisseling leidt bij sommige *Dytiscidae* (o.a. *Acilius*, *Colymbetes*, *Dytiscus*) tot migratie naar een ander meer geschikt habitat, bijvoorbeeld van tijdelijke poelen naar permanente wateren. Sommige *Gyrinidae* overwinteren in de oeverbegroeiing. *Halip-*

dae kunnen afhankelijk van de soort terrestrisch overwinteren als larf, pop of volwassen dier. Deze bewegingen zijn waarschijnlijk lokaal; hun vliegcapaciteit lijkt beperkt gezien het lage aantal vliegwaarnemingen. *Noteridae* hebben een gering vliegvermogen. Van *Noterus crassicornis* zijn alleen kortvleugelige exemplaren bekend. De genera van de beekkevers *Elmidae* *Riolus*, *Normandia* en *Esolus* kennen kort- en langvleugelige individuen. Van deze familie zijn ook dispersievluichten bekend. Echter, na deze vlucht verlaten ze het water niet meer. Het genus *Stenelmis* vliegt 's nachts, de meeste andere genera binnen de *Elmidae* overdag. De semi-aquatische *Scirtidae* zijn zeer goede vliegers.

Eiafzetting

De eitjes van *Dytiscidae* worden afzonderlijk of in losse groepjes afgezet op het bodemsubstraat, planten bladeren of takken of geïnjecteerd in plantenstengels.

De *Hydraenidae*, *Hydrochidae* en het genus *Berosus* zetten afzonderlijke eitjes af, de *Hydrophilidae* zetten eicocons af op substraat of laten ze drijven op het water (*Hydrophilus*, *Hydrochara*). De laatste zet deze cocons af op boven het water uitstekende waterplanten of op de oever. Ook *Elmidae* zetten de eitjes af op substraat (holten van stenen, plantenstengels, hout). Na uitkomen leven de larven van de *Hydrophilidae*, *Hydraenidae* en *Helophoridae* semi-terrestrisch in de natte oeverbodem. *Spercheidae* en soorten van het genus *Helocharus* (*Hydrophilidae*) dragen de eitjes aan de poten mee totdat ze uitkomen. *Dryopidae* zetten eitjes af in grof organisch materiaal en de larven leven in de vochtige oever.



Dytiscus marginalis | Geelgerande watertor



4.2.10 Vliegen en muggen (Diptera)

Net zoals bij de *Coleoptera* komt bij de *Diptera* een vergelijkbare variatie in verdeeling van levensstadia over aquatische en terrestrische milieus voor (Tabel 4.4, volgende pagina).

Emergentie

Diptera doorlopen een volledige gedaanteverwisseling. De verpopping kan in vier groepen worden verdeeld (Adler & Courtney 2019): 1.) Vrijzwemmende poppen die naar de oppervlakte stijgen als ze volwassen zijn (o.a. *Chaoboridae*, *Culicidae* en de meeste *Chironomidae*), 2.) Poppen die in een cocon (o.a. *Simuliidae* en sommige *Chironomidae* en *Tipuloidea*) of zonder cocon (o.a. *Blephariceridae*, *Deuterophlebiidae* en sommige *Psychodidae*) vastzitten aan beddingsubstraten of waterplanten en

als volwassenen dieren uitsluipen, 3.) Poppen die zich als larven ingraven in de oever (bijv. *Athericidae*, *Tabanidae* en sommige *Tipuloidea*) en 4.) Verpopping binnen het omhulsel van het laatste larvale stadium (bv. *Ephydridae*, *Sciomyzidae*, *Stratiomyidae* en *Syrphidae*).

Vliegactiviteit

De volwassen dieren van veel *Diptera* kunnen grote afstanden vliegen vanaf hun larvale habitat (o.a. *Syrphidae*, sommige *Empididae*), terwijl andere beperkt zijn tot specifieke locaties (o.a. *Sciaridae*, *Sphaeroceridae*) of blijven nabij en boven het water van hun larvale habitat (o.a. sommige *Chironomidae*, *Empididae* en *Dolichopodidae*) en weer andere vertonen intermediair gedrag (o.a. *Dolichopodidae* en *Chironomidae*). Sommige soorten vliegen weg van het aquatische systeem waar ze hun ontwikkeling hebben doorgemaakt. Zo kunnen de soorten die bloed nodig hebben voor de ontwikkeling van de eierstokken (bv. *Ceratopogonidae*, *Culicidae*, *Simuliidae* en *Tabanidae*) kilometers verwijderd van het dichtstbijzijnde wateren voorkomen. Bij *Chironomidae* zijn drie dispersietypen te onderscheiden: 1.) Dispersie na emergentie naar nabijgelegen vegetaties, 2.) Zwermen (paarvluchten), 3.) Vliegbewegingen naar het water voor de ei-afzetting. Bomen, heggen en houtwallen bieden zowel schuilplaatsen als landschappelijke markeringen voor zwermen (DeLettre & Morvan 2000).

Eiafzetting

Hoewel de meeste *Diptera* seksuele voortplanting vertonen, komt bij sommige groepen parthenogenese voor. De eitjes van aquatische *Diptera* worden gewoonlijk afzonderlijk, in kleine clusters of in losse of compacte massa's afgezet bevestigd aan substraten in of nabij het water. Andere soorten raken het wateroppervlak en laten op dat moment de eitjes los. In sommige groepen (o.a. *Deuterophlebiidae*, *Nymphomyiidae*, en sommige *Blephariceridae*) kruipt het vrouwtje onder water om ei-afzettingsplekken te selecteren in of nabij de larvale habitat (bv. *Deuterophlebiidae*).

TABEL 4.4

Het gebruik per levensstadium van aquatisch en of terrestrisch habitat door aquatische Diptera (Wagner et al. 2008, Merritt et al. 2009, Savchenko et al. 1992, Cranston 2004, de Moor 1989, de Godoi & Pujol-Luz 2018, Gerke & Böttger 2001, Mikuska et al. 2012).

FAMILIE	EI	LARF	POP	ADULT
NEMATOCERA				
Cylindrotomidae	T (op planten)	sA	sA	T
Limoniidae	sA	sA (oeverzone)/A	sA/T (moeras)	T
Pediciidae	sA	sA/A (Dicranota, Pedicia)	sA/T (moeras)	T
Tipulidae	A/sA/T	A/msA/T	msA/T	T
Ptychopteridae	A (nabij oever)	A (nabij oever)	A (nabij oever)	T
Blephariceridae		A	A	T
Psychodidae (Psychodinae)	sA (wateroppervlak)	msA/A	sA	T
Ceratopogonidae		A/T	A/T	T
Chironomidae	A	mA (95%)/sA	mA/sA	T
Simuliidae	A	A	A	T
Thaumaleidae	sA	A (hydropetrisch)	A (hydropetrisch)	T
Chaoboridae	sT (vochtige bodems)	A	A	T
Culicidae	sA	A	A	T
Dixidae	T (natte oeverzone)	A (hydropetrisch)	T (oever)	T
BRACHYCERA				
Stratiomyidae	T (overhangende vegetatie)	A/sA/T	A/sA/T	T
Rhagionidae		T/sA		T
Tabanidae	mT/sA	msA/A	sA (oever)	T
Athericidae	T (overhangende bomen)	A	sA (oever)	T
Empididae		msA/A	msA/A	T
Dolichopodidae		A/sA		T
Syrphidae		A/sA		T
Sciomyzidae		A/T (Tparasitair)		T
Ephydridae		A/sA		T
Scatophagidae		sA (mest)		T
Muscidae		mT		T

A=aquatisch, T=terrestrisch, sA=semi-aquatisch (zowel onder water als op vochtige plekken boven de waterlijn voorkomend), sT=semi-terrestrisch (deels terrestrische levenswijze), m=merendeel familie in categorie, half= helft familie in categorie

4.3 GEBRUIK VAN LANDSCHAPSELEMENTEN DOOR VLIEGENDE INSECTEN

Studies over het gebruik van het landschap door aquatische insecten hebben zich meestal gericht op de invloed van de beekbegeleidende vegetatie op emergende individuen (Sweeney 1993, Collier & Smith, Collier *et al.* 1997, Harrison & Harris 2002, Briers & Gee 2004) en hun verspreiding (Valle *et al.* 2013). Hierbij bleek onder andere dat houtige beekbegeleidende begroeiingen een hogere abundantie en diversiteit van volwassen steenvliegen, eendagsvliegen en in mindere mate kokerjuffers herbergen ten opzichte van graslanden (Collier *et al.* 1997, Harrison & Harris 2002, Smith *et al.* 2002, Winterbourn *et al.* 2007). Petersen *et al.* (1999) vonden bijvoorbeeld een duidelijk verschil in aantallen steenvliegen tussen een graslandoever aan de ene zijde van de beek met lage aantallen ten opzichte van een houtige oever aan de andere zijde met hoge aantallen. Echter, een dergelijk verschil treedt niet altijd op (Briers & Gee 2004). Het positieve effect van houtige begroeiingen bestaat waarschijnlijk uit de meer geschikte habitatcondities, bijvoorbeeld minder wind of andere gunstige microklimatologische omstandigheden (Briers *et al.* 2003) voor de volwassen individuen (Nebeker 1971, Cox & Rutherford 2000, Parkyn *et al.* 2003), waardoor de levensverwachting en de mogelijkheid verder te verspreiden worden vergroot.

Ook kunnen bepaalde terrestrische habitatelementen van belang zijn voor de overleving. Sommige soorten aquatische insecten nemen nectar tot zich om zo energie op te doen om te lopen, paren of te vliegen; dit is waargenomen bij o.a. *Limnephilidae* en *Tinodes waeneri* (Petersson & Hasselrot 1994). Raitif *et al.* (2019) geven een uitgebreid overzicht van bloembezoek door adulte aquatische insecten uit de *Diptera* (*Chironomidae*, *Psychodidae*, *Ceratopogonidae*, *Syrphidae*, *Empididae*, *Anthomyiidae*, *Tipulidae*, *Culicidae*, *Dolichopodidae*, *Stratiomyidae*, *Plecoptera*, *Coleoptera* (*Hydrophilidae*, *Curculionidae*), *Hemiptera*, *Ephemeroptera*, *Trichoptera* en *Megaloptera*. Oevervegetatie met bloeiende planten speelt daarmee dus een rol bij de kwaliteit van de aquatische levensgemeenschap. In hoeverre dit soortspecifiek is vooralsnog onbekend.

4.4 INTERACTIES MET HET TERRESTRISCHE ECOSYSTEEM

Wanneer adulte insecten uitvliegen vormen ze een prooi voor terrestrische predatoren, zoals spinnen en loopkevers, hagedissen, vogels en vleermuizen en wordt energie en biomassa van het water naar het land overgebracht (Baxter *et al.* 2005, Ballinger & Lake 2006). De organismen, zoals kokerjuffers en steenvliegen die emergeren door uit het water en over het land te kruipen vormen prooi voor de op de bodem levende predatoren, zoals kevers (loopkevers *Carabidae*, kortschildkevers *Staphylinidae*) en spinnen (wolfspinnen *Lycosidae* en trekspinnen *Tetragnathidae* (Paetzold & Tockner 2005, Alp 2011)). De organismen, zoals chironomiden en enkele families van de eendagsvliegen (bv. *Baetidae*), emergeren van nimf naar subimago en sluipen dan uit en vliegen omhoog, waar ze prooi zijn voor predatie door webbouwende spinnen (Alp 2011). Naast ruimtelijke relaties zijn er ook temporele. Het *al.* dan niet gesynchroniseerd uitvliegen heeft directe relaties met de mate van predatie. Zwermen worden vaak gericht en zwaar gepredeerd (Corbet 1964). Kortom, omdat volwassen aquatische insecten een bron van voedsel zijn voor terrestrische dieren kan dit verlies betekenen voor het aquatische ecosysteem (Carlson *et al.* 2016).

➤ HOOFDSTUK 5 VLIEGBEWEGINGEN OP LANDSCHAPSSCHAAL: DISPERSIE

5

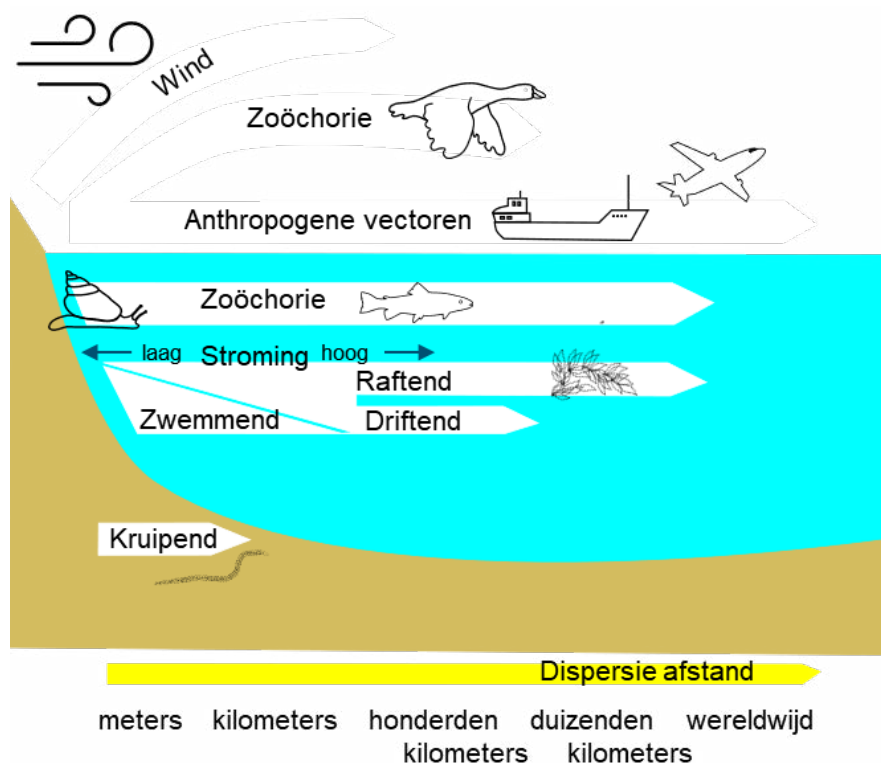


5.1 METHODE

In de internationale literatuur is gezocht naar informatie over dispersie van macrofauna. Er zijn verschillende manieren waarop macrofauna zich kan verplaatsen (Figuur 5.1). In dit onderzoek richten we ons op dispersie via de lucht door aquatische insecten, omdat deze manier van verplaatsen het sterkst verbonden is met het landschap.

FIGUUR 5.1

Dispersiemechanismen van macrofauna (gewijzigd, naar Ptatscheck & Traunspurger 2020).



5.2 EIGENSCHAPPEN DIE TEN GRONDSLAG LIGGEN AAN DISPERSIE

Dispersie door terrestrische stadia van aquatische insecten is belangrijk voor het voortbestaan van de soorten via de mogelijkheid tot:

- kolonisatie van nieuwe en herstelde wateren,
- het ontsnappen uit een waterlichaam wanneer de milieuomstandigheden ongeschikt worden,
- het aanvullen en (genetisch) versterken van populaties van een soort.

De mate van dispersie is in de eerste plaats afhankelijk van de dispersiecapaciteit van een soort, die op haar beurt gestuurd wordt door morfologische en fysiologische soortspecifieke kenmerken. Het vliegvermogen en dus de dispersiecapaciteit wordt sterk bepaald door de lengte (of spanwijdte) en het oppervlak van de vleugels. De liftkracht neemt toe met de spanwijdte en het vleugeloppervlak. De vorm van de vleugels speelt ook een rol, waarbij lange slanke vleugels die snel beweegbaar zijn energetisch gunstiger zijn dan bredere vleugels die tragere slagen maken (Betts & Wootton 1988, Dudley 2000). De beweegbaarheid neemt toe wanneer vleugels naar de top toe breder zijn (Ellington 1984). Echter, vleugels met een brede basis of een parallelle vorm zijn meer geschikt voor lange vluchten en langdurig vliegen (Lancaster & Downes 2017). Naast de vleugelmorfologie is ook de energiereserve van groot belang. Een energiebasis van koolhydraten is hierbij veel minder efficiënt dan reserves gebaseerd op vetten. De vetreserves van een individu vormen zo de basis voor dispersie (Dingle 2014).

Daarnaast speelt de habitat waar een soort voorkomt een rol in het optreden van dispersie. Soorten uit stilstaande wateren dispergeren veelal verder dan die uit stromende wateren (Hof 2008), terwijl soorten uit droogvallende milieus het verst verspreiden. In deze laatste groep komen veel kenmerken voor die te maken hebben met verspreiding, omdat dit een belangrijke strategie is om droogval te overleven. Kleine waterlichamen, zoals geïsoleerde mesotrofe poelen, vennen, brongebieden en bovenlopen bevatten vaak veel unieke habitattypen en daaraan aangepaste specialistische soorten (Gomi *et al.* 2002, Finn *et al.* 2007, Gooderham *et al.* 2007, Meyer *et al.* 2007, Richardson & Danehy 2007, Clarke *et al.* 2008, Smith

& Lamp 2008, Heino *et al.* 2003, 2005). Deze systemen zijn op natuurlijke wijze geïsoleerd als op korte afstand wateren met dezelfde milieu-eigenschappen ontbreken. Enige mate van verspreiding of uitwisseling via de volwassen dieren is hier noodzakelijk voor het lange-termijn voortbestaan van populaties, maar dit hoeft niet over grote afstanden te gebeuren. Dit kan worden geïllustreerd aan de hand van een voorbeeld voor de kokerjuffers *Plectrocnemia conspersa* en *Polycentropus flavomaculatus*. Wilcock *et al.* (2007) vergeleken de genetische structuur van beide soorten. *P. conspersa* leeft in bronnen en kleine beken, terwijl *P. flavomaculatus* grotere beken en riviertjes bewoont.

De eerste soort bleek een sterker verspreidingsvermogen te bezitten dan de tweede soort, waarschijnlijk omdat de noodzaak tot dispersie in het grote en stabiele riviermilieu minder noodzakelijk was. *P. conspersa* verspreidde zich veel meer tussen verschillende wateren. Echter, alleen als deze op korte afstand van elkaar lagen. Grote gebieden met ongeschikt habitat vormden een barrière voor *P. conspersa*.

Libellen worden vaak als modelsoort gebruikt bij het beschrijven van dispersieprocessen (Box 5.1).

Müller-Peddinghaus (2011) beschreef een hiërarchie in de dispersiecapaciteit van kokerjuffers op basis van vleugelkenmerken. Bronnen-bewonende (crenule) soorten en andere habitatspecialisten hadden de laagste dispersiecapaciteit terwijl soorten met een bredere habitatvoorkeur binnen de stromende wateren zich veel verder konden verspreiden. Hieruit volgt dat specialisatie een sterke dispersiecapaciteit beperkt. Dit betekent weer dat voor het herstel van bronnengemeenschappen tussen ver uiteen gelegen brongebieden ook intermediaire geschikte habitats aanwezig moeten zijn of moeten worden aangelegd om als stapstenen te functioneren.

Ook andere studies benadrukken de voordelen van kleine leefgebieden die soorten als stapstenen kunnen gebruiken (Rubio & Saura 2012, Pryke *et al.* 2015). Het behouden of versterken van de functionele connectiviteit (*sensu* Taylor *et*

BOX 5.1

LIBELLEN

Libellen leven in intrinsiek fragmentarische milieus, omdat de larven beperkt zijn tot zoetwaterecosystemen en de volwassen dieren over het algemeen het grootste deel van hun tijd doorbrengen in de buurt van de voortplantingshabitat. Als gevolg hiervan speelt de mogelijkheid tot verspreiding een zeer belangrijke rol in hun ecologie en evolutie. Door middel van hun zichtvermogen en vooral de mogelijkheid het polarisatievlak van het licht te detecteren kunnen volwassen libellen wateren lokaliseren en de kwaliteit ervan beoordelen om de risico's die verband houden met verspreiding te minimaliseren (Wildermuth 1998, Maynou *et al.* 2017). Niettemin vraagt de fragmentatie van geschikte wateren om verplaatsingen, wat de kans op sterfte verhoogt. Dit kan op haar beurt leiden tot het verlies van allelen, wat het verspreidingsgedrag verder bevordert en zo door verlies van individuen uiteindelijk de isolatie van populaties verder vergroot. Kleine geïsoleerde populaties verliezen genetische diversiteit door inteelt en soorten lopen zo een groter risico om lokaal of regionaal uit te sterven (Rouquette & Thompson 2007). Echter de diversiteit van aquatische ongewervelden, vooral libellen, in door de mens gemaakte wateren kan zeer hoog zijn (Dolny *et al.* 2007, Harabis & Dolný 2012). Daarbij kunnen libellen met hun eisen op het gebied van habitatcondities, connectiviteit en hun relatief grote dispersiecapaciteit een voorbeeld zijn voor andere aquatische soorten en juist de rol spelen als 'paraplu soort' of 'vlaggenschip' (Chovanec *et al.* 2002, Bried *et al.* 2007, Oertli 2008, Balzan 2012).

al. 2006) bevordert de verspreiding van individuen en vermindert de negatieve gevolgen van fragmentatie (Chovanec *et al.* 2002). Dolny *et al.* (2007) vonden dat kleine secundaire biotopen leefgebieden bieden voor libellen en de connectiviteit in ecologisch verstoorde omgevingen verbeteren en dat deze plekken zich zelfs kwalificeren als 'secundaire hotspots voor biodiversiteit'.

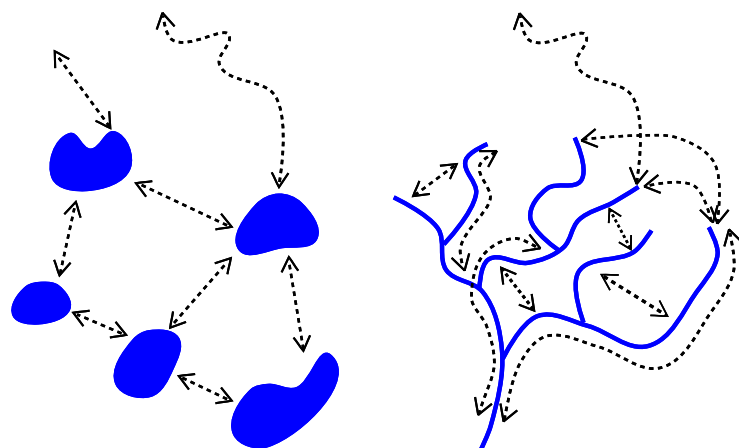
Omdat de vrouwtjes van aquatische insecten een groot aantal eitjes produceren, kan een enkel vrouwtje voldoende zijn om een populatie te laten ontstaan of te versterken. Genetisch onderzoek liet zien dat populaties van aquatische insecten in verschillende beeksystemen een gevolg waren van een zeer klein aantal reproducterende vrouwtjes (Bunn & Hughes 1997). Dat betekent dat dispersie maar door een beperkt aantal vrouwtjes succesvol hoeft te worden voltooid.

5.3 VLIEGRICHTING TEN OPZICHTE VAN HET WATERLICHAAM

Omdat veel vliegbewegingen boven de watergang worden waargenomen, wordt vaak aangenomen dat volwassen insecten zich binnen en tussen stroomgebieden verspreiden door boven of langs het water in het netwerk van watergangen te vliegen (longitudinaal) in plaats van landinwaarts, in de dwarsrichting (lateraal) van het water af (o.a. Petersen *et al.* 2004, Sode & Wiberg-Larson 1993; Figuur 5.2).

FIGUUR 5.2

Schema van aquatische netwerken met verspreid liggende stilstaande wateren (links) en een bekennetwerk (rechts). De dispersie van soorten kan grofweg volgens de gestippelde pijlen verlopen, oftewel het water volgend (longitudinaal) of landinwaarts van het water af (lateraal).



Recent onderzoek heeft aangetoond dat deze tweede vorm, de laterale dispersie, regelmatig optreedt, maar dit betreft (veel) geringere aantallen individuen. Voor stilstaande geïsoleerde wateren is verspreiding in alle richtingen voor soorten mogelijk. Toch zijn er aanwijzingen dat de vliegbewegingen gericht kunnen zijn, bijvoorbeeld door middel van oriëntatie op licht. Visuele informatie uit lichtpolarisatie lijkt voor de ruimtelijke oriëntatie van aquatische insecten mede een rol te spelen (Farkas *et al.* 2016). Veel aquatische insecten vertonen positieve respons op polarisatie van licht, omdat ze water vinden door middel van de horizontale polarisatie van door water gereflecteerd licht (Schwind 1991, Kriska *et al.* 1998, Wildermut 1998, Bernáth *et al.* 2002, Horváth *et al.* 2008, Lerner *et al.* 2008, Klecka & Boukal 2011, Boda & Csabai 2013, Boda *et al.* 2014).

5.4 VLIEGAFSTANDEN

Van de meeste volwassen aquatische insecten neemt het aantal individuen af met de toenemende afstand tot het aquatische milieu dat de bronpopulatie bevat, zoals is waargenomen voor Odonata (McCauley 2006), Chironomidae (Delettre & Morvan 2000), Dytiscidae (Wilcox 2001), Ephemeroptera, Plecoptera en Trichoptera (Petersen *et al.* 2004) en volwassen aquatische insecten als groep in zijn geheel (Jackson & Resh 1989). Dit geldt niet alleen voor bewoners van permanente wateren, maar ook voor de gemeenschap die in droogvallende wateren wordt gevonden en veel goede verspreiders bevat (Bogan & Boersma 2012).

De meeste volwassen aquatische insecten blijven na het uitvliegen dichtbij of boven het waterlichaam (Jackson & Resh 1989, Sode & Wiberg-Larsen 1993, Kovats *et al.* 1996, Collier & Smith 1998, Griffith *et al.* 1998, Petersen *et al.* 1999, Briers *et al.* 2002, Lynch *et al.* 2002, Petersen *et al.* 2004, Macneale *et al.* 2005, Winterbourn 2005, Chan *et al.* 2007, Winterbourn *et al.* 2007, Finn & Poff 2008). Voor kokerjuffers zijn een beperkt aantal waarnemingen van vliegafstanden beschikbaar, die variëren van enkele tientallen meters, enkele kilometers voor *Hydropsyche* spp. (Coutant, 1982), of enkele tientallen kilometers voor *Limnephilus* spp. (Malicky 1987). Andere onderzoekers concludeerden dat de meeste steenvliegen en kokerjuffers slechts 70-80 m van een beek af vliegen (Griffith *et al.* 1998).

en dat >90% niet verder gaat dan 20–50 m (Sode & Wiberg-Larsen 1993, Collier & Smith 1998, Petersen *et al.* 1999, Briers *et al.* 2002, Winterbourn 2005, Winterbourn *et al.* 2007). Ook aquatische soorten uit meren vlogen niet verder dan circa 150 meter vanaf de oever, behalve enkele waarnemingen van *Procladius tatrensis* en *Corynoneura spp.* die tot 300 meter ver vlogen (Bitušík *et al.* 2017). Adulten van een aantal habitatspecialisten, zoals *Drusus trifidus*, *Zavrelimyia sp.* en *Micropsectra junci*, werden zelfs niet verder dan 40 m van de meeroever verzameld.

Deze korte vliegafstanden worden niet geheel bepaald door fysiologische of morfologische eigenschappen maar ook door gedrag, omdat de meeste soorten actief tot hoogtes van 300 m (Johnston 1969) en honderden meters tot kilometers ver weg van het water kunnen vliegen (Kovats *et al.* 1996). De laatste auteurs verzamelden circa 85% van het genus *Hydropsyche* en circa 56% van het genus *Hexagenia* binnen een afstand van 100 m van de oever. Lage aantallen werden tot op 5 km afstand gevonden.

Dat de meeste individuen van verschillende insectenordes dicht bij de beek blijven, betekent niet dat er geen uitwisseling tussen populaties over grotere afstanden plaats kan vinden. Deze discrepantie wordt de ‘inter-basin dispersal paradox’ genoemd. Onderzoeken op basis van genetika en gelabelde isotopen hebben namelijk laten zien dat populaties op grote afstand, bijvoorbeeld tussen stroomgebieden, genetisch materiaal kunnen uitwisselen (Hughes *et al.* 2000, Smith & Collier 2001, Wilcock *et al.* 2001, Wilcock *et al.* 2007, Chaput-Bardy *et al.* 2008, Briers *et al.* 2004, MacNeale *et al.* 2005). Ander onderzoek laat zien dat dispersie tussen stroomgebieden over land optreedt, zoals aangetoond is voor de steenvlieg *Leuctra ferruginea* (Macneale *et al.* 2005) en de beekjuffer *Calopteryx splendens* (Chaput-Bardy *et al.* 2008). Bij lange-afstandsdispersie spelen zowel actieve dispersie als passieve dispersie, bijvoorbeeld door de wind, een rol (Kelly *et al.* 2001). Passieve dispersie is vooral van belang bij zwakke vliegers, zoals Plecoptera (Briers *et al.* 2004).

Zeer lange afstandsvluchten van tientallen tot honderden kilometers geschieden

meestal hoog in de lucht en zijn passief (waarnemingen van *Corixidae*, *Dytiscidae* en *Hydrophilidae*), onafhankelijk van de eventuele actieve initiatie waarbij de volwassen insecten omhoog vliegen en de juiste windrichting zoeken (Chapman 2015). Bij dergelijke dispersie, vaak aangeduid als migratie, speelt het landschap alleen een rol bij de initiatie. Actieve lange afstandsvluchten zijn vooral bekend van de Anisoptera, zoals van *Aeshna mixta*, *Anax ephippiger*, *A. parthenope*, *Libellula quadrimaculata* en sommige *Sympetrum* soorten. Waarschijnlijk zijn vertegenwoordigers van de echte libellen (*Anisoptera*) de verst dispergerende of migrerende taxa (Rüppel 1989). Van minstens 13 soorten zijn verplaatsingen over zeer lange afstand (meer dan duizend kilometer) bekend (Russell *et al.* 1998, Dijkstra & Lewington 2006): *Aeshna affinis*, *A. mixta*, *Anax junius*, *Anax ephippiger*, *Epiaeschna heros*, *Libellula pulchella*, *L. semifasciata*, *Pantala flavescens*, *P. hymenaea*, *Sympetrum fonscolombii*, *S. meridionale*, *Tramea carolina* en *T. lacerata*.

Peredo Arce *et al.* (2019) hebben een overzicht van vliegafstanden opgesteld op basis van 71 publicaties, verwijzingen naar deze informatie en andere gegevens met betrekking tot dispersie zijn te vinden in Bijlage 1. Een kanttekening bij alle bevindingen met betrekking tot de gegeven afstanden is dat dispersie op grotere hoogtes waarschijnlijk onderschat wordt, mede omdat op dergelijke hoogtes weinig gemeten wordt (Didham *et al.* 2012).

Een andere manier die kolonisatie over grotere afstand zou kunnen bevorderen is het gebruik van (tijdelijke) intermediaire leefgebieden of stapstenen door verschillende generaties van een soort. Over zulke overlevingslocaties waarbij de volgende generatie telkens verder verspreidt is nauwelijks tot niets bekend. Wel volgen sommige soorten tijdens een lange afstand dispersie routes langs watergangen (Dumont & Hinnikint 1973) of landschapsmarkeringen zoals droge wadi's (Dumont & Desmet 1990).

5.5 VLIEGHOOGE

In al de bovengenoemde studies zijn sterke afnames in aantallen met toenemende afstand in laterale richting vanaf de oeverlijn waargenomen. Deze waar-

nemingen zijn lange tijd geïnterpreteerd alsof dispersie over grote afstanden mogelijk zeldzaam zou zijn (Sode & Wideberg-Larsen 1993, Griffith *et al.* 1998, Petersen *et al.* 1999, Briers *et al.* 2002). Didham *et al.* (2012) toonden echter aan dat de hoogte van beekbegeleidende structuren van grote invloed is op de vlieg-bewegingen en dat de meeste taxa 3-maal zo talrijk zijn in de boomlaag ten opzichte van de zone direct boven de bosbodem. Didham *et al.* (2012) verzamelden 76% van alle kokerjuffers, 77% van alle eendagsvliegen en 87% van alle slijkvliegen in en boven de boomtoppen. Alleen de steenvliegen verbleven vooral nabij de bodem (86%). Hieruit volgde het idee dat dispersie over grotere afstand juist op grotere hoogtes plaatsvindt. Daarnaast bleek de mate van fragmentatie van het bos van grotere invloed op de aantallen te zijn dan de afstand tot de beek, althans binnen de in het onderzoek gebruikte afstand van 630 meter. De mogelijke reden van de initiële verticale vlucht kan samenhangen met het vermijden van predatoren (bijvoorbeeld spinnen) of voor het paren (paarvluchten, al dan niet in zwermen). Het is bekend dat sommige soorten bos of bomen gebruiken als baken voor het vormen van zwermen (Savolainen *et al.* 1993, Tokeshi & Reinhardt 1996). De transversale dispersie wordt veelal gevolgd door een terugkeer naar het water. Vooral vrouwtjes vliegen landinwaarts om te paren en rusten zodat de eitjes kunnen ontwikkelen om daarna naar het water terug te keren.

5.6 TIMING VAN VLEGBEWEGINGEN: DAG- EN SEIZOENSRITMIEK, INVLOED VAN WEERSOMSTANDIGHEDEN

De vliegactiviteit verschilt sterk gedurende de dag. Sommige soortgroepen vliegen vooral overdag, zoals libellen (*Odonata*) of juist in de ochtend- en avondschemering, zoals steekmuggen (*Culicidae*). Vertegenwoordigers van bijvoorbeeld waterwantsen (*Heteroptera*), zoals de genera *Nepa* en *Ranatra*, zijn juist nachtvliegers (Sites & Polhemus 1994).

Ook het seizoen waarin een aquatisch insect volwassen is en vliegbewegingen maakt verschilt sterk per groep. Steenvliegen (*Plecoptera*) emergeren in de winter of het voorjaar, terwijl bijvoorbeeld libellen (*Odonata*) juist in het voorjaar en de zomer emergeren. Kokerjuffers (*Trichoptera*) kennen zomer- voorjaars- en

najaarssoorten of combinaties hiervan met meerdere emergentiepieken gedurende het jaar. Van sommige kokerjuffers is bekend dat ze als adult op het land overwinteren. Dit gedrag komt veel vaker voor bij *Diptera*, zoals overwinterende steekmuggen uit het genus *Anopheles*.

Op basis van het doel van dispersie en vliegactiviteit kan voor waterkevers (*Coleoptera*) en waterwantsen (*Heteroptera*) een onderverdeling worden gemaakt naar vliegbewegingen gericht op het ontsnappen aan ongeschikt wordend habitat, gericht op voortplantingshabitat, het vinden van winter- of zomerrustplekken, of het zoeken naar plekken om voedsel te vergaren (Fernando & Galbraith 1973). Soorten in deze groepen vliegen vooral in de zomer en in mindere mate in het voor- en najaar, waarbij het zwaartepunt van dispersie vooral in het voorjaar en de zomer ligt. Najaarsvluchten zijn vooral op het vinden van overwinteringshabitat gericht (Bode & Csabai 2013).

Het weer beïnvloedt de vliegbewegingen van aquatische insecten. Coulson *et al.* (2003) concludeerden dat arctische insecten dicht bij de grond blijven, waar de windsnelheid aanzienlijk lager ligt en de luchttemperatuur hoger is. Dit gedragspatroon werd ook waargenomen door Hågvar (2012). Ook in het hooggebergte laten vedermuggen die laag boven de grond zwermen zich onmiddellijk naar beneden vallen als de wind aantrekt (Bitušík *et al.* 2017). Het zwermen van veel soorten eendagsvliegen en de vliegactiviteit van steenvliegen wordt over het algemeen ook verminderd bij hogere windsnelheden (Savolainen 1978, Briers *et al.* 2002). Deze bevinding komt overeen met de resultaten van onderzoek aan meren in het Tatragebergte aan waterkevers en de vedermug *Heterotrissocladius marcidus* (Bitušík *et al.* 2017, Ciamporová-Zatovicová & Ciampor 2011).

5.7 DE INVLOED VAN HET LANDSCHAP OP VLEGBEWEGINGEN OVER GROTERE AFSTANDEN

Landschapselementen en het habitatgebruik hebben grote invloed op de vliegactiviteit van volwassen aquatische insecten (Fonseca *et al.* 2021). Het landgebruik, de landschapsstructuur en de heterogeniteit van het landschap kan vliegbewegingen sterk beïnvloeden (DeLettre *et al.* 1992). Fragmentatie van het land-

schap kan zogenoemde ecologische vallen opleveren (een op het eerste gezicht aantrekkelijk landschap dat niet voldoet aan de habitateisen) en kan populaties volledig van elkaar isoleren (Hanski *et al.* 1995).

BOX 5.2

VEDERMUGGEN

Dispersie van volwassen chironomiden is te verdelen in drie groepen: dispersie na emergentie naar nabije vegetaties, zwermen (paarvluchten) en de vliegbeweging naar het water voor de ei-afzetting. Heggen en houtwallen bieden voor deze dispersievluchten zowel schuilplaatsen als markeringen (DeLettre & Morvan 2000). In bosrijke zones blijven de volwassen chironomiden dicht bij de beek. In open landschappen worden op grote afstand volwassen dieren in dezelfde samenstelling gevonden als die van de larven in de beek. De laterale dispersie hangt samen met de openheid van het landschap (Titmus & Badcock 1980, DeLettre & Morvan 2000). Houtwallen en heggen bieden de volwassen chironomiden schuil- en rustplaatsen (het omringende landschap vormt een barrière) maar kan ook leiden tot verspreiding (corridor) (Jackson & Resh 1989, DeLettre & Morvan 2000). DeLettre & Morvan (2000) vonden daarnaast dat de meest abundante chironomiden veel verder verspreiden dan de zeldzame soorten die dicht bij de beek bleven. In bladloze toestand was de laterale verspreiding circa 150 m en in bladrijke toestand circa 92 m dus ook landschapspermeabiliteit speelt een rol. Veel vliegende insecten verblijven bij voorkeur in de soortenrijkste heggen en houtwallen (Bowden & Dean 1977, Kralikova & Degma 1995). Dit duidt erop dat zowel soortenrijkdom, permeabiliteit en verticale structuur van een houtwal of bosrand positief uitwerken op de volwassen chironomiden. De dispersie geschiedt vaak over de toppen van houtwallen en bos (Peng *et al.* 1992). Op regionale schaal zijn de afstand tot het water en de openheid van het landschap van groot belang terwijl op lokale schaal de kwaliteit (soortenrijkdom) en structuur van belang zijn (LeSage & Harrison 1980, DeLettre & Morvan 2000).

5.7.1 De invloed van het landgebruik op dispersie

De meeste verspreidingsonderzoeken zijn uitgevoerd bij beken met beboste oeverzones en de metingen beperkten zich veelal tot 200-250 m vanaf de oever van de beek. Hierdoor zijn mogelijk verder verspreide individuen gemist. Veel soorten volwassen aquatische insecten die leven in bebost gebied prefereren bos of ruigtevegetatie boven grasland om zich door te verplaatsen (Harrison & Harris 2002, Collier *et al.* 1997, Smith *et al.* 2002, Winterbourn *et al.* 2007, Petersen *et al.* 1999). Mogelijk blijven de volwassen aquatische insecten binnen beboste oeverzones door de aanwezigheid van de geschikte vegetatie (Collier & Smith 1998, Petersen *et al.* 2004) en dus microklimatologische omstandigheden, en verspreiden ze zich alleen over grotere afstanden op zoek naar geschikter habitat als overbegroeiing ontbreekt of ongeschikt blijkt. De onderzoeken die in meer open landschappen zijn uitgevoerd rapporteerden dan ook langere vliegafstanden; tot bijna 2 km verwijderd vanaf het waterlichaam (Kovats *et al.* 1996). Graham *et al.* (2017) bestudeerden dispersie in een landschap dat bestond uit weiland en vonden dat de volwassen insecten verder landinwaarts vlogen ten opzichte van de afstanden gerapporteerd voor beboste landschappen in andere studies. Deze studie beperkte zich echter tot metingen tot een afstand van 1,5 kilometer van het water. Andere studies rapporteerden verplaatsingsafstanden van 0,3 kilometer tot 20 kilometer over tijdsperioden van enkele weken (Elliott 1971, 2003; Bird & Hynes 1981, Bergey & Ward 1989, Hayden & Clifford 1974, Gore 1977).

Voor soorten die zich het liefst door beboste gebieden verplaatsen is de dispersie tussen wateren afhankelijk van de locatie en verspreiding van bos(fragmenten). Het ontbreken ervan of geschikte verbindingen (corridors) vergroot het risico op predatie, opwarming of uitdroging van de dieren. Dat veel soorten juist boven de boomtoppen dispergeren in plaats van laag bij de grond zou kunnen betekenen dat het verbinden van bossen en houtwallen cruciaal is voor verre verspreiding (tientallen kilometers) van deze dieren (Didham *et al.* 2012). De negatieve invloed van het door landgebruik steeds verder gefragmenteerde beboste landschap op de uitwisseling tussen populaties en tussen netwerken van beken is weinig onderzocht (Hering *et al.* 1993, DeLettre & Morvan 2000, Briers *et al.* 2002, Petersen

et al. 2004), maar bij herstel van oppervlaktewateren uiterst relevant. In ieder geval verschillen de eendagsvliegen, steenvliegen en kokerjuffersoorten tussen open landschap, gesloten loofbos, aangeplant naaldbos en bossen van invasieve soorten (zie o.a. Collier et al. 1997, Gomes et al. 2022, Parkyn et al. 2003, Little et al. 2021). Peredo Arce et al. (2023) lieten zien dat in Centraal-Europa de aanwezigheid van loofbos een positieve invloed had op de dispersie van zwakke vliegers. Dit gold echter niet voor het laagland. De auteurs vermoeden dat dit verschil een gevolg was van de aanwezigheid van andere stressoren (zie ook Palt 2023). De relatie tussen het landschap en de vliegbewegingen van insecten is uitgebreid beschreven voor vedermuggen (Box 5.2, zie vorige pagina).

5.7.2 Barrières en ecologische vallen

Landschapselementen kunnen fungeren als barrière of ecologische val tijdens dispersie. Duikers onder wegen kunnen fungeren als gedeeltelijke barrières voor stroomopwaartse vluchten van aquatische insecten, wat betekent dat urbanisatie en de bijbehorende infrastructuur beperkend kan werken op dispersie (Blakely et al. 2006). Boda et al. (2014) onderzochten de effecten van lichtintensiteit en horizontaal gepolariseerd gereflecteerd licht op het vlieggedrag van nachttactieve waterinsecten. Deze auteurs vonden een synergetische interactie van fototaxis (opgewekt door het ongepolariseerde directe lamplicht) en polarotaxis (geïnduceerd door het sterk en horizontaal gepolariseerde, door plastic gereflecteerde licht) in de onderzochte waterinsecten. Horizontaal polariserende kunstmatige, door lampen verlichte oppervlakken kunnen dus functioneren als een effectieve 'ecologische val'. Sterk en horizontaal polariserende kunstmatige oppervlakken, zoals asfaltwegen, olievlekken, zwart landbouwplastic, glimmende donkergekleurde auto's, zonnepanelen en andere collectoren, die de reflectie-polarisatie-eigenschappen van wateroppervlakken nabootsen, kunnen misleidend werken. Deze vorm van dergelijke gepolariseerde lichtvervuiling kan desastreuze gevolgen hebben voor dispergerende waterinsecten (Horváth & Zeil 1996, Bernáth et al. 2001, Kriska et al. 2006, Horváth et al. 2009, 2010). Daarnaast blijken de vrouwtjes van onder andere eendagsvliegen en libellen eitjes af te zetten op gepolariseerde lichtvervuilende oppervlakken (Kriska et al. 1998, Horváth

et al. 2007). Deze eitjes gaan onvermijdelijk verloren als gevolg van uitdroging.

5.8 VAN DISPERSIE NAAR KOLONISATIE

Het (her)kolonisatiepotentieel van soorten hangt af van soortspecifieke factoren, zoals gedrag, lengte van de adulte fase, vliegcapaciteit en verspreidingsvermogen, van milieuomstandigheden, zoals de afstand tussen de beken en/of stroomgebieden, en het weer (Sode & Wiberg-Larsen 1993). Over de soortspecifieke factoren, zoals vliegvermogen en -afstand, is in de vorige paragrafen al het een en ander beschreven. Masters et al. (2007) onderzochten de verspreiding tussen stroomgebieden van habitatspecialisten binnen de *Ephemeroptera*, *Plecoptera* en *Trichoptera*. Voor 8 taxa toonden ze lange afstandsverspreiding tussen stroomgebieden aan: *Baetis*, *Rhithrogena semicolorata*, *Isoperla grammatica*, *Diplectrona felix*, *Drusus annulatus*, *Glossosoma*, *Philopotamus montanus* en *Sericostoma personatum*. Hierbij werden wel de volwassen dieren gevangen maar waren in de afgelopen 21 jaren nooit larven aangetroffen. M.a.w. lange afstandsverspreiding treedt in deze beken in Wales (VK) wel op maar de vestiging van betreffende soorten niet.

Binckley & Resetarits (200) en Resetarits & Binckley (2013) lieten zien dat dispersie door kevers geen willekeurig maar een gericht proces is. Behalve een lange afstand overbruggen moeten de individuen ook de juiste habitat vinden. Ze gebruiken hiervoor waarschijnlijk visuele (kleur water), fysieke (diepte) en of chemische (bijvoorbeeld reagerend op zuurgraad, geleidendheid, tannine-lignine concentratie, aanwezigheid van predatoren) receptoren (May 2019). Sommige *Hydrophilidae* reageren op het type ingevallen blad om geschikte wateren te selecteren (May 2019). Veel van deze parameters worden door het lokale landschap beïnvloed.

Naast ongeschikte milieuomstandigheden kan kolonisatie ook uitblijven omdat te lage aantallen eitjes zijn afgezet of ovipositiemogelijkheden zelfs geheel ontbreken. Immers vindt kolonisatie meestal plaats door succesvolle ei-afzetting (ovipositie) (Bunn & Hughes 1997). De meeste aquatische insecten planten zich seksueel voort, maar bij veel soorten komt ook parthenogenese voor (Chapman 1998) en dit is zelfs normaal bij eendagsvliegen (Sweeney & Vannote 1987, Funk

et al. 2006). De hoge vruchtbaarheid van sommige insecten, zoals *chironomiden*, betekent dat slechts een klein aantal bevruchte vrouwtjes potentieel in staat is populaties te vestigen in een geschikt nieuwe habitat (zie Armitage, 1995 voor een overzicht voor chironomiden). Kolonisatie door het afzetten van eitjes gebeurt bij een aantal soorten boven water. De eendagsvliegen uit de familie *Baetidae* hebben boven het wateroppervlak uitstekend substraat nodig voordat ze onder water kruipen om hun eieren aan onder water substraat te hechten (Peckarsky *et al.* 2000). Ontbreken deze geschikte structuren, dan faalt de kolonisatie.

Kolonisatie hangt ten slotte ook samen met de factor tijd. De kolonisationsnelheid in een nieuw of hersteld leefgebied is afhankelijk van verschillende omstandigheden. Is de soort al aanwezig in een stroomgebied dan treedt waarschijnlijk snelle (her)kolonisatie op (Müller 1982, Westveer 2018) maar ontbreekt de soort dan zal de (her)kolonisatie langzamer verlopen. Overigens kan kolonisatie ook falen door de predatie of competitie die na vestiging optreedt (prioriteitseffect).

5.9 DISPERSIE-INDICES

Omdat veldonderzoeken met vallen, merk-terugvang onderzoeken, en isotopen- en genetische technieken door beperkingen slechts een fragmentarisch beeld geven van afstanden die soorten kunnen afleggen, is een alternatief om alleen gebruik te maken van functionele dispersie gerelateerde kenmerken, zoals de vleugellengte van vrouwtjes (Malmqvist 2000), volwassen lengte en gewicht, en aantal generaties per jaar (Sarremejane *et al.* 2020). Verschillende onderzoekers hebben dergelijke kenmerken gecombineerd in dispersie-indices (Li *et al.* 2016, Sarremejane *et al.* 2017) waarmee globale analyses kunnen worden uitgevoerd (Peredo Arce *et al.* 2021, 2023).

$$SFP_i = \frac{2*aep_i}{(aep_i+aea_i)} + \frac{4*aea_i}{(aep_i+aea_i)} + \frac{2*mss_i}{(mss_i+mbs_i)} + \frac{4*mbs_i}{(mss_i+mbs_i)} + \frac{2*sv_i}{(sv_i+uv_i+mv_i)} + \frac{4*uv_i}{(sv_i+uv_i+mv_i)} + \frac{6*mv_i}{(sv_i+uv_i+mv_i)} + \frac{vsl_i}{(vsl_i+sl_i+ll_i)} + \frac{2*sl_i}{(vsl_i+sl_i+ll_i)} + \frac{4*ll_i}{(vsl_i+sl_i+ll_i)}$$

De 'Dispersal Capacity Metric' gebruikt vier kenmerken: (aquaatisch actief (aqa), aquatisch passief (aqp), dispersie door de lucht actief (aea) en dispersie door de lucht passief (aep) (Li *et al.*, 2016):

$$DCM_i = \frac{(aqa_i + aqp_i + 2*aea_i + 2*aep_i) - min_c}{max_c - min_c}$$

Peredo Arce *et al.* (2021) lieten in deze formule de aquatische dispersie kenmerken (aqa en aqp) weg.

Een vaker gebruikte index is de 'Species Flying Propensity index (SFP) (Sarremejane *et al.* 2017). Dit is een index die gebruik maakt van de volgende kenmerken: levensduur van volwassen individuen, verspreidingsvermogen (actief en passief), vleugelgrootte, het aantal generaties per jaar (voltinisme) en maximale lichaamslengte, zie de formule onderaan de pagina.

- Maximale lichaamslengte adult (klein of groot mbs): klein is <1 cm (mms) score 2; groot is >1 cm (mbs) score 4.
- Voltinisme: univoltien (uv, één generatie per jaar) score 2, semivoltien (sv, generatie die twee jaar nodig heeft om tot voortplanting te komen) score 4, multivoltien (mv, meerdere generaties per jaar) score 6.
- Dispersie door de lucht: passief (aep) score 2, actief (aea) score 4.
- Levensduur adult: zeer kort (vsl) <7 dagen score 1, kort (sl) <30 dagen score 2, lang (ll) >30 dagen score 4.

Peredo Arce *et al.* (2021) liet in deze formule het aantal generaties (voltinisme) per jaar weg. Recent onderzoek laat zien dat dit type parameters ook niet per definitie een goede voorspeller van dispersiecapaciteit is (Lancaster *et al.* 2023).

⇒ HOOFDSTUK 6 BRONNEN MET RELEVANTE INFORMATIE OVER KENMERKEN TERRESTRISCHE STADIA

6



Uit de literatuurstudie volgt een potentiële lijst van levenskenmerken die voor het terrestrisch stadium van aquatische organismen van belang zou kunnen zijn. Het terrestrisch levensstadium kan bestaan uit: ei - larf / nimf, pop en adult. Voor deze stadia zijn bijvoorbeeld de volgende parameters van belang:

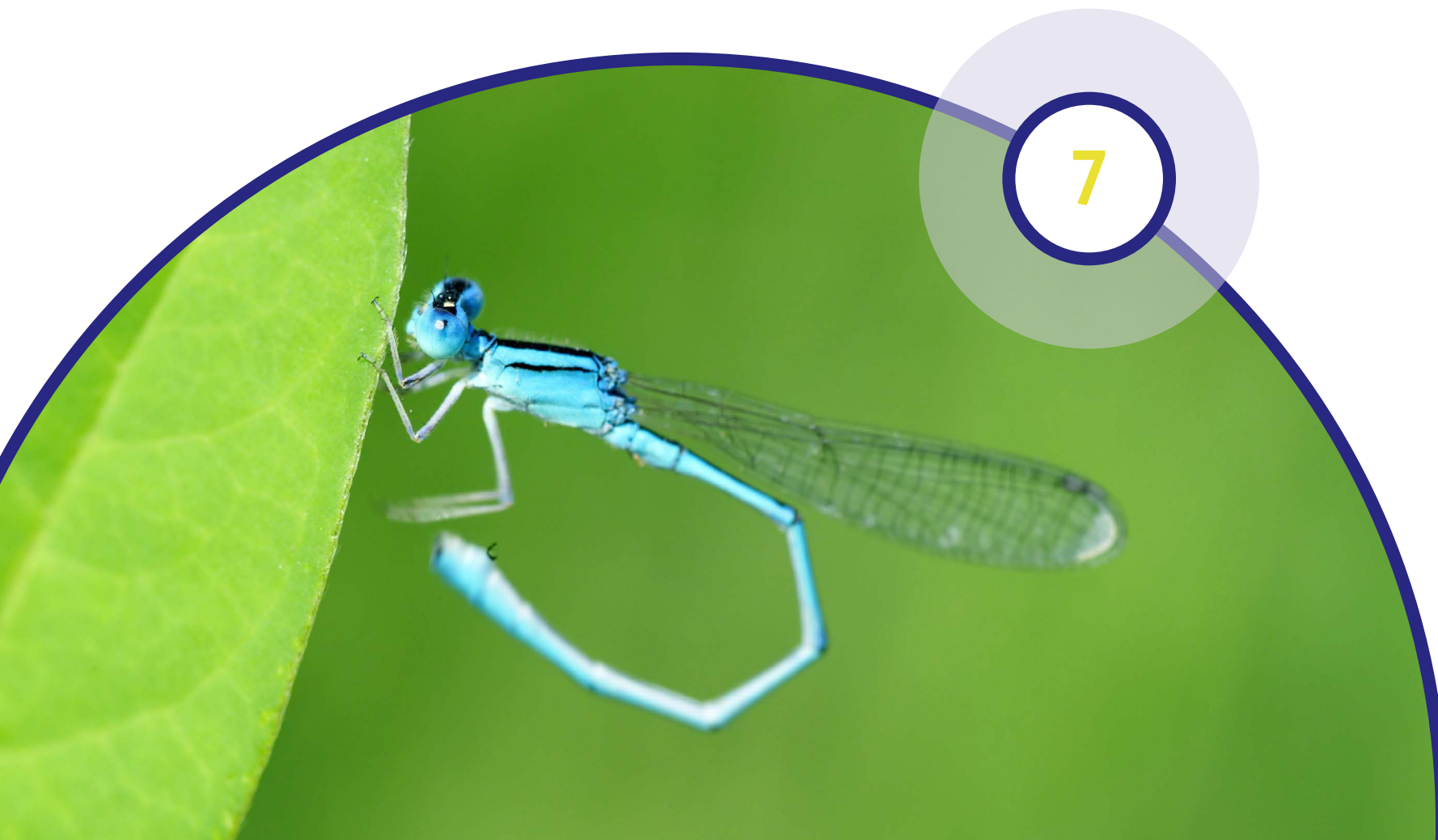
- De habitat van het betreffende terrestrische stadium.
- De afstand van de waterlijn tot de terrestrisch habitat.
- De timing van betreffend terrestrisch stadium.
- De duur van de terrestrische fase.
- De vliegcapaciteit van de adult: vleugellengte, -vorm en oppervlak; energiebron (koolhydraten, vetten).
- De vliegafstand.

Er bestaan verschillende databases waarin sommige van de potentiële levenskenmerken te vinden zijn. Hieronder zijn een aantal verwijzingen opgenomen naar nuttige databases en andere informatiebronnen.

1. In 2020 publiceerden Sarremejane en co-auteurs (Sarremejane *et al.* 2020) een gereviseerde versie van de database DISPERSE. In deze database is gebruik gemaakt van levenskenmerken van aquatische soorten om deze te relateren aan dispersie.
2. De www.freshwaterecology.info database (Schmidt-Kloiber & Hering 2015) bevat eveneens, soms overlappende, relevante informatie over veel verschillende traits.
3. De SPEAR database bevat drie relevante parameters: aquatisch/semi-aquatisch, emergentie maand en levensduur (Liess & Von der Ohe, 2005).
4. De Franse database informatie over levenskenmerken van Tachet (2000) is opgenomen in de www.freshwaterecology.info database.
5. Trait informatie over 178 European Chironomidae genera, met 37 traits en 184 trait categorieën is te vinden in Serra *et al.* (2016).
6. Moller-Pillot & Buskens (1990) geeft een database voor de Chironomidae, met informatie over reproductie cycli, grootte, activiteit, udroging, ontwikkelingssnelheid max., ontwikkelingsperiode, ovipositieplaats, vliegperiode, reproductie type, eieren aantal, diapause stadium, overwinteringsstadium, diapause periode.
7. Het Aquatisch EcotoopTypen (AET) project heeft een database opgeleverd die biologische kenmerken over droogval, hygropetrisch milieu en terrestrisch stadium bevat. Het ZWE autoecologie project heeft deze data voor kokerjuffers, eendagsvliegen en steenvliegen verzameld. Daarnaast is apart informatie over steekmuggen verzameld.
8. De Noord-Amerikaanse trait database (Vieira et al 2006) bevat veel relevante traits, weliswaar voor Noord Amerikaanse soorten maar op genusniveau mogelijk bruikbaar. Kenmerken: lichaamslengte max.; larvale lichaamslengte, -breedte en -hoogte; emergentiegedrag/-locatie, emergentietype (jaarrond, gesynchroniseerd), emergentie seizoen (periode), dispersie afstand adulten, capaciteit water te verlaten, voltisme, overwinteringsstadium, ontwikkelingssnelheid, levensduur adult, aantal eitjes, ei-type (enkel/pakket/meerdere), ontwikkelingsduur ei, ei-diapauze, ovipositieduur, ovipositiegedrag.
9. Noord-Amerikaanse trait informatie op genus niveau wordt gegeven door Twardochleb *et al.* (2020).
10. Een overzicht van bekende vliegafstanden van haften, steenvliegen en kokerjuffers wordt gegeven door Peredo Arce *et al.* (2021).

⇒ HOOFDSTUK 7 LITERATUUR

7



- Alp, M. (2011). Integrating terrestrial stages of aquatic insects into studies of dispersal and recruitment in streams (Doctoral dissertation, ETH Zurich).
- Armitage, P. D. (1995). Behaviour and ecology of adults. In *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges* (pp. 194-224). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Ballinger, A., & Lake, P. S. (2006). Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs. *Marine and Freshwater Research*, 57(1), 15-28.
- Balzan, M. V. (2012). Associations of dragonflies (Odonata) to habitat variables within the Maltese Islands: a spatio-temporal approach. *Journal of Insect Science*, 12(1).
- Barbosa, J. F., & Rodrigues, H. D. (2015). The true water bugs (Nepomorpha). True bugs (Heteroptera) of the Neotropics, 159-199.
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., & Carl Saunders, W. (2005). Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater biology*, 50(2), 201-220.
- Bergey E. A. & Ward J. V. 1989. Upstream-downstream movements of aquatic invertebrates in a Rocky Mountain stream. *Hydrobiologia*. 185:71–82.
- Bernath B., Szedenics G., Molnar G., Kriska G. & Horvath G. (2001). Visual ecological impact of 'shiny black anthropogenic products' on aquatic insects: oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. *Archives of Nature Conservation and Landscape Research*, 40, 89–109.
- Bernáth, B., Szedenics, G., Wildermuth, H., & Horváth, G. (2002). How can dragonflies discern bright and dark waters from a distance? The degree of polarisation of reflected light as a possible cue for dragonfly habitat selection. *Freshwater Biology*, 47(9), 1707-1719.
- Betts, C. R., & Wootton, R. J. (1988). Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. *Journal of experimental biology*, 138(1), 271-288.
- Bilton, D. T., Freeland, J. R., & Okamura, B. (2001). Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 159-181.
- Binckley, C. A., & Resetarits Jr, W. J. (2005). Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. *Biology letters*, 1(3), 370-374.
- Bird, G. A., & Hynes, H. B. N. (1981). Movement of immature aquatic insects in a lotic habitat. *Hydrobiologia*, 77, 103-112.
- Bitušík, P., Svitok, M., Novikmec, M., Trnkova, K., & Hamerlik, L. (2017). Biological recovery of acidified alpine lakes may be delayed by the dispersal limitation of aquatic insect adults. *Hydrobiologia*, 790, 287-298.
- Blakely, T. J., Harding, J. S., McIntosh, A. R., & Winterbourn, M. J. (2006). Barriers to the recovery of aquatic insect communities in urban streams. *Freshwater Biology*, 51(9), 1634-1645.
- Boda, P., & Csabai, Z. (2013). When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia*, 703, 133-147.
- Adler, P. H., & Courtney, G. W. (2019). Ecological and societal services of aquatic Diptera. *Insects*, 10(3), 70.
- Boda, P., & Csabai, Z. (2013). When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia*, 703, 133-147.
- Boda, P., Horváth, G., Kriska, G., Blahó, M., & Csabai, Z. (2014). Phototaxis and polarotaxis hand in hand: night dispersal flight of aquatic insects distracted synergistically by light intensity and reflection polarization. *Naturwissenschaften*, 101, 385-395.
- Boda, P., Horváth, G., Kriska, G., Blahó, M., & Csabai, Z. (2014). Phototaxis and polarotaxis hand in hand: night dispersal flight of aquatic insects distracted synergistically by light intensity and reflection polarization. *Naturwissenschaften*, 101, 385-395.
- Bogan, M. T., & Boersma, K. S. (2012). Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. *Freshwater Science*, 31(4), 1131-1144.
- Bond, N. R., & P. S. Lake. 2003. Local habitat restoration in streams: constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration* 4:193–198.
- Bowden, J., & Dean, G. J. W. (1977). The distribution of flying insects in and near a tall hedgerow. *Journal of Applied Ecology*, 343-354.

- Bried J, Herman B, Ervin G (2007) Umbrella potential of plants and dragonflies for wetland conservation: a quantitative case study using the umbrella index. *J Appl Ecol* 44:833–842.
- Briers, R. A. & Gee, J. H. R. 2004. Riparian forestry management and adult stream insects. – *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8: 545–549.
- Briers, R. A., H. M. Cariss & J. H. R. Gee, 2003. Flight activity of adult stoneflies in relation to weather. *Ecological Entomology* 28: 31–40.
- Briers, R. A., H. M. Cariss, and J. H. R. Gee. 2002. Dispersal of adult stoneflies (Plecoptera) from upland streams draining catchments with contrasting land-use. *Archiv für Hydrobiologie* 155:627–644.
- Briers, R. A., J. H. R. Gee, H. M. Cariss, and R. Goeghegan. 2004. Inter-population dispersal by adult stoneflies detected by stable isotope enrichment. *Freshwater Biology* 49:425–431.
- Bunn, S. E., & Hughes, J. M. (1997). Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(2), 338–346.
- Bunn, S. E., and J. M. Hughes. 1997. Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society* 16:338–346.
- Carlson, P. E., McKie, B. G., Sandin, L., & Johnson, R. K. (2016). Strong land use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: Implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology*, 61(6), 848–861.
- Chan, E. K. W., Y. Zhang, and D. Dudgeon. 2007. Contribution of adult aquatic insects to riparian prey availability along tropical forest streams. *Marine and Freshwater Research* 58:725–732.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R., & Wilson, K. (2015). Long range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology letters*, 18(3), 287–302.
- Chapman, R. F. 1998. *The insects: structure and function*. 4th edition Cambridge University Press New York.
- Chaput-Bardy, A., C. Lemaire, D. Picard, and J. Secondi. 2008. In-stream and overland dispersal across a river network influences gene flow in a freshwater insect, *Calopteryx splendens*. *Molecular Ecology* 17:3496–3505.
- Chaput-Bardy, A., Lemaire, C., Picard, D. & Secondi, J., 2008: In-stream and overland dispersal across a river network influences gene flow in a freshwater insect, *Calopteryx splendens*. – *Molec. Ecol.* 17: 3496–505.
- Chovanec A, Schiemer H, Waidbacher H, Spolwind R. 2002a. Rehabilitation of a heavily modified river section of the Danube in Vienna (Austria): biological assessment of landscape linkages on different scales. *International Review of Hydrobiology* 87: 183–195.
- Chovanec, A., Waringer, J., Raab, R., & Laister, G. (2004). Lateral connectivity of a fragmented large river system: assessment on a macroscale by dragonfly surveys (Insecta: Odonata). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 14(2), 163–178.
- Čiamporová-Zaovičová, Z., & Čiampor, F. (2011). Aquatic beetles of the alpine lakes: diversity, ecology and small-scale population genetics. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (402), 10.
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. Bond, and P. S. Lake. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* 53:1707–1721.
- Collier, K. J. & Smith, B. J., 1995: Sticky trapping of adult mayflies, stoneflies and caddisflies alongside three contrasting streams near Hamilton, New Zealand. – *N. Z. Nat. Sci.* 22: 1–9.
- Collier, K. J., and B. J. Smith. 1998. Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 361:53–65.
- Collier, K. J., B. J. Smith, and B. R. Baillie. 1997. Summer light-trap catches of adult Trichoptera in hill-country catchments of contrasting land use, Waikato, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31:623–634.
- Corbet, P. S. (1964). Temporal patterns of emergence in aquatic insects. *The Canadian Entomologist*, 96(1-2), 264–279.
- Coulson, S. J., Hodkinson, I. D., & Webb, N. R. (2003). Aerial dispersal of invertebrates over a high-Arctic glacier foreland: Midtre Lovénbreen, Svalbard. *Polar Biology*, 26, 530–537.

- Cover, M. R., & Resh, V. H. (2008). Global diversity of dobsonflies, fishflies, and alderflies (Megaloptera; Insecta) and spongillafly, nevrorthids, and osmylids (Neuroptera; Insecta) in freshwater. *Freshwater animal diversity assessment*, 409-417.
- Cox, T. J. & C. Rutherford, 2000. Thermal tolerances of two stream invertebrates exposed to diurnally varying temperature. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 203–208.
- Cranston, P. S. (2004). Insecta: Diptera, Chironomidae. *The Freshwater Invertebrates of Malaysia and Singapore*. Academy of Sciences, Kuala Lumpur, 710-734.
- de Godoi, F. S. P., & Pujol-Luz, J. R. (2018). Family Stratiomyidae. In Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates* (pp. 771-777). Academic Press.
- de Moor, F. C. (1989). Alternative life-history styles in Simuliidae (Insecta, Diptera). *Alternative Life-History Styles of Animals*, 293-316.
- Delettre, Y. R. & Morvan, N., 2000: Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. – *Freshwat. Biol.* 44: 399–411.
- Delettre, Y. R., & Morvan, N. (2000). Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*, 44(3), 399-411.
- Delettre, Y. R., & Morvan, N. (2000). Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*, 44(3), 399-411.
- Delettre, Y., Tréhen, P., & Grootaert, P. (1992). Space heterogeneity, space use and short-range dispersal in Diptera: A case study. *Landscape ecology*, 6, 175-181.
- Didham, R. K., Blakely, T. J., Ewers, R. M., Hitchings, T. R., Ward, J. B., & Winterbourn, M. J. (2012). Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundamental and Applied Limnology-Archiv für Hydrobiologie*, 180(1), 27.
- Dijkstra, K-D. B. & Lewington, R. 2006. Field guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, Gillingham. 320 pp.
- Dingle, H. (2014). *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, USA.
- Dolny A, Barta D, Waldhauser M, Holusa O, Hanel L (2007) *The Dragonflies of the Czech Republic: Ecology, Conservation and Distribution*. Cesky svaz ochrany přírody Vlasim. Vlasim.
- Drost, M. B. P. (Ed.). (1992). *De waterkevers van Nederland* (Vol. 55). Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Nationaal Natuurhistorisch Museum.
- Dudley, R. (2002). *The biomechanics of insect flight: form, function, evolution*. Princeton University Press.
- Dufrêne, M. and Legendre, P. (1997) *Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach*. *Ecological Monographs*, 67, 345-366.
- Dumont, H. J., & Desmet, K. (1990). Transsahara and transmediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, 19(2), 181-185.
- Dumont, H. J., & Hinnekint, B. O. N. (1973). Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. *Odonatologica*, 2(1), 1-20.
- Ellington, C. P. (1984). The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 305(1122), 41-78.
- Elliott, J. M. (1971). The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream. *Oecologia*, 6(4), 350-379.
- Elliott, J. M. (2003). A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates. *Freshwater biology*, 48(9), 1652-1668.
- Elliott, J. M., Kimmins, D. E., and Worthington, C. J. 1996. *British Freshwater Megaloptera and Neuroptera: A Key with Ecological Notes*. Freshwater Biological Association, Cumbria, 68 pp.
- Elliott, J. M., O'Connor, J. P., & O'Connor, M. A. (1979). A key to the larvae of Sialidae (Insecta: Megaloptera) occurring in the British Isles. *Freshwater Biology*, 9(6), 511-514.
- Erman, N. A. (1984). The use of riparian systems by aquatic insects. *California riparian systems: Ecology, conservation, and productive management*, 177.
- Farkas, A., D. Száz, A. Egri, A. Barta, A. Mészáros, R. Hegedüs, *et al.*, 2016. Mayflies are least attracted to vertical polarization: A polarotactic reaction helping to avoid unsuitable habitats. *Physiology & Behavior* 163: 219–227.

- Finn, D. S., and N. L. Poff. 2008. Emergence and flight activity of alpine stream insects in two years with contrasting winter snowpack. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40:638–646.
- Finn, D. S., M. S. Blouin, and D. A. Lytle. 2007. Population genetic structure reveals terrestrial affinities for a headwater stream insect. *Freshwater Biology* 52:1881–1897.
- Fonseca, A., V. Zina, G. Duarte, F. C. Aguiar, P. M. RodríguezGonzález, M. T. Ferreira & M. R. Fernandes, 2021. Riparian ecological infrastructures: Potential for biodiversity-related ecosystem services in Mediterranean humandominated landscapes. *Sustainability* 13: 10508.
- Funk, D. H., J. K. Jackson, and B. W. Sweeney. 2006. Taxonomy and genetics of the parthenogenetic mayfly *Centroptilum triangulifer* and its sexual sister *Centroptilum alamance* (Ephemeroptera: Baetidae). *Journal of the North American Benthological Society* 25:417–429.
- Gerke, N., & Böttger, K. (2001). The life cycle of *Atrichops crassipes* Meigen, 1820 (Diptera: Athericidae) at the Lower Schierenseebrook, a lake outflow in the North German Lowland. *Aquatic Insects*, 23(2), 85-92.
- Glime, J. M. (2017). Volume 2, Chapter 11-8: Aquatic Insects: Holometabola- Neuroptera and Megaloptera.
- Gomes, P. G. S., E. L. Lima, S. R. Silva, L. Juen & L. S. Brasil, 2022. Does land use and land cover affect adult communities of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT)? A systematic review with meta-analysis. *Environmental Monitoring and Assessment* 194(10): 697.
- Gomi, T., R. C. Sidle, and J. S. Richardson. 2002. Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience* 52:905–916.
- Gooderham, J. P. R., L. A. Barmuta, and P. E. Davies. 2007. Upstream heterogeneous zones: small stream systems structured by a lack of competence? *Journal of the North American Benthological Society* 26:365–374.
- Gore J. A. 1977. Reservoir manipulations and benthic macroinvertebrates in a Prairie River. *Hydrobiologia*. 55:113–123.
- Graham, E. S., Storey, R., & Smith, B. (2017). Dispersal distances of aquatic insects: upstream crawling by benthic EPT larvae and flight of adult Trichoptera along valley floors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 51(1), 146-164.
- Griffith, M. B., Barrows, E. M. & Perry, S. A., 1998: Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. – *Ann. Ent. Soc. Am.* 91: 195–201.
- Griffith, M. B., E. M. Barrows, and S. A. Perry. 1998. Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. *Annals of the Entomological Society of America* 91:195–201.
- Günther, J., & Assmann, T. (2005). Restoration ecology meets carabidology: Effects of floodplain restitution on ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation*, 14(7), 1583–1606.
- Hågvær, S. (2012). Primary succession in glacier forelands: how small animals conquer new land around melting glaciers. *International perspectives on global environmental change*, 151172.
- Hanski, I., Pöyry, J., Pakkala, T., & Kuussaari, M. (1995). Multiple equilibria in metapopulation dynamics. *Nature*, 377(6550), 618-621.
- Harabiš, F., & Dolný, A. (2012). Human altered ecosystems: suitable habitats as well as ecological traps for dragonflies (Odonata): the matter of scale. *Journal of Insect Conservation*, 16, 121-130.
- Harrison, S. S. C. & Harris, I. T., 2002: The effects of bankside management on chalk stream invertebrate communities. – *Freshwat. Biol.* 47: 2233–2245.
- Harrison, S. S. C., and I. T. Harris. 2002. The effects of bankside management on chalk stream invertebrate communities. *Freshwater Biology* 47:2233–2245.
- Hayden W. & Clifford H. F. 1974. Seasonal movements of the Mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) in a brown-water stream of Alberta, Canada. *The American Midland Naturalist*. 91:90–102.
- Heino, J., J. Parviainen, R. Paavola, M. Jehle, P. Louhi, and T. Muotka. 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia* 539:121–130.

- Heino, J., T. Muotka, H. Mykrä, R. Paavola, H. Hämäläinen, and E. Koskenniemi. 2003. Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and conservation. *Ecological Applications* 13:842–852.
- Hering, D., M. Reich & H. Platcher, 1993. Auswirkungen von gleichaltrigen Fichten-Monokulturen auf die Fauna von Mittelgebirgsbächen. *Ökologie Und Naturschutz* 2: 31–42.
- Hof, C., Brändle, M., & Brandl, R. (2008). Latitudinal variation of diversity in European freshwater animals is not concordant across habitat types. *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 539-546.
- Homburg, K., Homburg, N., Schäfer, F., Schuldt, A. and Assmann, T. (2014), Carabids.org – a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conserv Divers*, 7: 195-205.
- Horváth, G., Blahó, M., Egri, Á., Kriska, G., Seres, I., & Robertson, B. (2010). Reducing the maladaptive attractiveness of solar panels to polarotactic insects. *Conservation Biology*, 24(6), 1644-1653.
- Horvath, G., G. Kriska, P. Malik, and B. A. Robertson. 2009. Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:317–325.
- Horváth, G., Kriska, G., Malik, P., & Robertson, B. (2009). Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(6), 317-325.
- Horváth, G., Majer, J., Horváth, L., Szivák, I., & Kriska, G. (2008). Ventral polarization vision in tabanids: horseflies and deerflies (Diptera: Tabanidae) are attracted to horizontally polarized light. *Naturwissenschaften*, 95, 1093-1100.
- Horvath, G., Malik, P., Kriska, G., & Wildermuth, H. (2007). Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biology*, 52(9), 1700-1709.
- Hughes, J. M., Bunn, S. E., Cleary, C. & Hurwood, D. A., 2000: A hierarchical analysis of the genetic structure of an aquatic insect *Bungona* (Baetidae : Ephemeroptera). – *Heredity* 85: 561–570.
- Hughes, J. M., S. E. Bunn, C. Cleary, and D. A. Hurwood. 2000. A hierarchical analysis of the genetic structure of an aquatic insect *Bungona* (Baetidae: Ephemeroptera). *Heredity* 85:561–570.
- Jäch, M. A., & Balke, M. (2008). Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 419-442.
- Jackson, J. K., & Resh, V. H. (1989). Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern California stream. *Environmental entomology*, 18(2), 278-283.
- Jackson, J. K., and V. H. Resh. 1989. Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern California stream. *Environmental Entomology* 18:278–283.
- Januschke, K., Brunzel, S., Haase, P., & Hering, D. (2011). Effects of stream restorations on riparian mesohabitats, vegetation and carabid beetles. *Biodiversity and Conservation*, 20(13), 3147–3164.
- Januschke, K., & Verdonshot, R. C. M. (2016). Effects of river restoration on riparian ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Europe. *Hydrobiologia*, 769(1), 93–104.
- Johnson, C. G., 1969: Migration and dispersal of insects by flight. – Methuen, London.
- Kelly, L. C., D. T. Bilton, and S. D. Rundle. 2001. Population structure and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae). *Heredity* 86:370–377.
- Klečka, J., & Boukal, D. S. (2011). Lazy ecologist's guide to water beetle diversity: Which sampling methods are the best?. *Ecological Indicators*, 11(2), 500-508.
- Kovats, Z. E., J. J. H. Ciborowski, and L. D. Corkum. 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater Biology* 36:265–276.
- Kovats, Z., Ciborowski, J. A. N., & Corkum, L. (1996). Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater biology*, 36(2), 265-276.
- Kralikova, A., & Degma, P. (1995). Faunistic-ecological analysis of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in some landscape elements of the Danubian lowland with a special reference to the aphidophagous species. Part II. *Ekologia(Bratislava)/Ecology(Bratislava)*, 14(3), 237-246.

- Kriska, G. (2023). Water Bugs: Heteroptera. In *Freshwater Invertebrates in Central Europe: A Field Guide* (pp. 307-338). Cham: Springer International Publishing.
- Kriska, G., Horváth, G., & Andrikovics, S. (1998). Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology*, 201(15), 2273-2286.
- Lake, P. S., N. Bond, & P. Reich. 2007. Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater Biology* 52:597–615.
- Lambeets, K., Vandegehuchte, M. L., Maelfait, J., & Bonte, D. (2009). Integrating environmental conditions and functional life history traits for riparian arthropod conservation planning. *Biological Conservation*, 142(3), 625–637.
- Lancaster, J., Downes, B. J., & Kayll, Z. J. (2024). Bigger is not necessarily better: empirical tests show that dispersal proxies misrepresent actual dispersal ability. *Proceedings of the Royal Society B* 291: 20240172.
- Lancaster, J., & Downes, B. J. (2017). Dispersal traits may reflect dispersal distances, but dispersers may not connect populations demographically. *Oecologia*, 184, 171-182.
- Lerner, A., Meltser, N., Sapir, N., Erlick, C., Shashar, N., & Broza, M. (2008). Reflected polarization guides chironomid females to oviposition sites. *Journal of Experimental Biology*, 211(22), 3536-3543.
- LeSage, L., & Harrison, A. D. (1980). The biology of Cricotopus (Chironomidae: Orthocladiinae) in an algal-enriched stream: Part II. Effects of parasitism. *Archiv für Hydrobiologia Supplement*, 58, 1-25.
- Li, F., A. Sundermann, S. Stoll & P. Haase, 2016. A newly developed dispersal metric indicates the succession of benthic invertebrates in restored rivers. *Science of the Total Environment* 569: 1570–1578.
- Li, F., Sundermann, A., Stoll, S., & Haase, P. (2016). A newly developed dispersal metric indicates the succession of benthic invertebrates in restored rivers. *Science of the Total Environment*, 569, 1570-1578.
- Liao, W., Venn, S., & Niemelä, J. (2022). Diving beetle (Coleoptera: Dytiscidae) community dissimilarity reveals how low landscape connectivity restricts the ecological value of urban ponds. *Landscape Ecology*, 37(4), 1049-1058.
- Liess, M., & Ohe, P. C. V. D. (2005). Analyzing effects of pesticides on invertebrate communities in streams. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, 24(4), 954-965.
- Little, M. N., K. W. Custer, E. B. Borth, J. I. Chapman, M. J. Kukla, C. Kuminecz, *et al.*, 2021. The influence of riparian invasion by the terrestrial shrub *Lonicera maackii* on aquatic macroinvertebrates in temperate forest headwater streams. *Biological Invasions* 23: 25–35.
- Lynch, R. J., S. E. Bunn, and C. P. Catterall. 2002. Adult aquatic insects: potential contributions to riparian food webs in Australia's wet-dry tropics. *Austral Ecology* 27:515–526.
- Mackay, R. J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:617–628.
- Macneale, K. H., B. L. Peckarsky, and G. E. Likens. 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology* 50:1117–1130. Macneale *et al.* 2005,
- MacNeale, K. H., Peckarsky, B. L. & Likens, G. E., 2005: Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. – *Freshwat. Biol.* 50: 1117–1130.
- Malmqvist, B., 2000. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation* 93(2): 271–276.
- Masters, Z., Peteresen, I., Hildrew, A. G., & Ormerod, S. J. (2007). Insect dispersal does not limit the biological recovery of streams from acidification. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater ecosystems*, 17(4), 375-383.
- Matsushima, R., & Yokoi, T. (2020). Flight capacities of three species of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) estimated in a flight mill. *Aquatic Insects*, 41(4), 332-338.
- May, M. L. (2019). Dispersal by aquatic insects. *Aquatic insects: Behavior and ecology*, 35-73.

- Maynou, X., Martín, R., & Aranda, D. (2017). The role of small secondary biotopes in a highly fragmented landscape as habitat and connectivity providers for dragonflies (Insecta: Odonata). *Journal of Insect Conservation*, 21(3), 517-530.
- McCauley, S. J. 2006. The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. *Ecography* 29:585–595.
- Merritt, R. W., Courtney, G. W., & Keiper, J. B. (2009). Diptera:(Flies, Mosquitoes, Midges, Gnats). In *Encyclopedia of insects* (pp. 284-297). Academic Press.
- Meyer, J. L., D. L. Strayer, J. B. Wallace, S. L. Eggert, G. S. Helfman, and N. E. Leonard. 2007. The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association* 43:86–103.
- Mikuska, A., Krcmar, S., Radovic, A., & Mikuska, T. (2012). The influence of temperature, precipitation and floods on the development of horse fly populations (Tabanidae) in the alluvial habitats of the Danube River in Croatia. *Polish Journal of Ecology*, 60(2), 395-406.
- Moller-Pillot & Buskens 1990. The larvae of the Dutch Chironomidae: autecology and distribution. *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 1C: 88 pp. (in Dutch)
- Muilwijk, J., R. Felix, W. Dekoninck & O. Bleich, 2015. De loopkevers van Nederland en België (Carabidae). *Entomologische tabellen* volume 9, EIS Nederland, Leiden
- Müller-Peddinghaus 2011. Flight-morphology of Central European caddisflies (Insecta: Trichoptera) in relation to their ecological preferences. Diss. Thesis
- Müller-Peddinghaus, E. H. (2011). Flight-morphology of Central European caddisflies (Insecta: Trichoptera) in relation to their ecological preferences [[Elektronische Ressource]] (Doctoral dissertation, Duisburg, Essen, Universität Duisburg-Essen, Diss., 2011).
- Muzón, J., Ramos, L. S., & del Palacio, A. (2019). Urban aquatic insects. *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*, 349-364.
- Nebeker, A. V., 1971. Effect of water temperature on nymphal feeding rate, emergence, and adult longevity of the stonefly *Pteronarcys dorsata*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 44: 21–26.
- Oertli, B. (2008). The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats. Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research, 79-95.
- Pabis, K. (2018). What is a moth doing under water? Ecology of aquatic and semi-aquatic Lepidoptera. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (419), 42.
- Paetzold, A., & Tockner, K. (2005). Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(2), 395-402.
- Palmer, M. A., R. F. Ambrose, and N. L. Poff. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:291–300.
- Palt, M., Hering, D., & Kail, J. (2023). Context specific positive effects of woody riparian vegetation on aquatic invertebrates in rural and urban landscapes. *Journal of Applied Ecology*.
- Parkyn, S. M., R. J. Davies-Colley, N. J. Halliday, K. J. Costley & G. F. Croker, 2003. Planted riparian buffer zones in New Zealand: Do they live up to expectations? *Restoration Ecology* 11: 436–447.
- Peckarsky, B. L., Taylor, B. W., & Caudill, C. C. (2000). Hydrologic and behavioral constraints on oviposition of stream insects: implications for adult dispersal. *Oecologia*, 125, 186-200.
- Peng, R. K., Sutton, S. L., & Fletcher, C. R. (1992). Spatial and temporal distribution patterns of flying Diptera. *Journal of Zoology*, 228(2), 329-340.
- Pennak, R. W. (1978). *Fresh-water invertebrates of the United States*, 2nd Ed. John Wiley & Sons, New York. 803 pp.
- Peredo Arce, A., T. Hörren, M. Schletterer & J. Kail, 2021. How far can EPTs fly? A comparison of empirical flying distances of riverine invertebrates and existing dispersal metrics. *Ecological Indicators* 125: 107465.
- Peredo Arce, A., Kail, J., Tasser, E., Feio, M. J., Palt, M., & Schletterer, M. (2023a). The effect of riparian forest on landscape connectivity for the EPT community across European regions. *Hydrobiologia*, 1-18.
- Peredo Arce, A., M. Palt, M. Schletterer & J. Kail (2023b). Has riparian woody vegetation a positive effect on dispersal and distribution of mayfly, stonefly and caddisfly species? *Science of the Total Environment* 879: 163137.

- Petersen, I., J. H. Winterbottom, S. Orton, N. Friberg, A. G. Hildrew, D. C. Spiers, and W. S. C. Gurney. 1999. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. *Freshwater Biology* 42:401–416.
- Petersen, I., Masters, Z., Hildrew, A. G. & Ormerod, S. J., 2004: Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. – *J. Appl. Ecol.* 41: 934–950.
- Petersen, I., Winterbottom, J. H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A. G., Spiers, D. C. & Gurney, W. S. C., 1999: Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, UK. – *Freshwat. Biol.* 42: 401–416.
- Petersen, I., Z. Masters, A. G. Hildrew, and S. J. Ormerod. 2004. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology* 41:934–950.
- Petersson, E., & Hasselrot, A. T. (1994). Mating and nectar feeding in the psychomyiid caddis fly *Tinodes waeneri*. *Aquatic Insects*, 16(3), 177-187.
- Pryke, J. S., Samways, M. J., & De Saedeleer, K. (2015). An ecological network is as good as a major protected area for conserving dragonflies. *Biological Conservation*, 191, 537-545.
- Platscheck, C., & Traunspurger, W. (2020). The ability to get everywhere: dispersal modes of free-living, aquatic nematodes. *Hydrobiologia*, 847(17), 3519-3547.
- Resetarits, W. J., & Binckley, C. A. (2013). Patch quality and context, but not patch number, drive multi-scale colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. *Oecologia*, 173, 933-946.
- Richardson, J. S., and R. J. Danahy. 2007. A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *Forest Science* 53:131–147.
- Rouquette, J. R., & Thompson, D. J. (2007). Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 692-701.
- Rubio, L., & Saura, S. (2012). Assessing the importance of individual habitat patches as irreplaceable connecting elements: an analysis of simulated and real landscape data. *Ecological Complexity*, 11, 28-37.
- Rüppell, G. (1989). Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of Odonata. *Journal of experimental Biology*, 144(1), 13-42.
- Russell, R. W., May, M. L., Soltesz, K. L., & Fitzpatrick, J. W. (1998). Massive swarm migrations of dragonflies (Odonata) in eastern North America. *The American Midland Naturalist*, 140(2), 325-342.
- Sacchi, R., & Hardersen, S. (2013). Wing length allometry in Odonata: differences between families in relation to migratory behaviour. *Zoomorphology*, 132(1), 23-32.
- Sarremejane, R., H. Mykrä, N. Bonada, J. Aroviita & T. Muotka, 2017. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshwater Biology* 62: 1073–1082.
- Sarremejane, R., N. Cid, R. Stubbington, T. Datry, M. Alp, M. Cañedo-Argüelles, *et al.*, 2020. DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data* 7: 1–9.
- Savchenko, E. N., Oosterbroek, P., & Starý, J. (1992). Family Limoniidae. *Catalogue of palaearctic diptera*, 1, 183-369.
- Savolainen, E. (1978, January). Swarming in Ephemeroptera: the mechanism of swarming and the effects of illumination and weather. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 17-52). Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo.
- Savolainen, E., A. Saura, and J. Hantula. 1993. Mode of swarming in relation to reproductive isolation in mayflies. *Evolution* 47:1796–1804.
- Schmidt-Kloiber A. & Hering D. (2015): www.freshwaterecology.info - the taxa and autecology database for freshwater organisms, version 8.0 (accessed on 08.07.2024).
- Schwind, R. (1991). Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology A*, 169, 531-540.
- Serra, S. R., Cobo, F., Graca, M. A., Doledec, S., & Feio, M. J. (2016). Synthesising the trait information of European Chironomidae (Insecta: Diptera): Towards a new database. *Ecological indicators*, 61, 282-292.

- Sites, R. W., & Polhemus, J. T. (1994). Nepidae (Hemiptera) of the United States and Canada. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(1), 27-42.
- Smith, B. J., K. J. Collier, and N. J. Halliday. 2002. Composition and flight periodicity of adult caddisflies in New Zealand hill-country catchments of contrasting land use. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36:863–878.
- Smith, P. J., & Collier, K. J. (2001). Allozyme diversity and population genetic structure of the caddisfly *Orthopsyche*® *fimbriata* and the mayfly. *Freshwater Biology*, 46, 795-805.
- Smith, R. F., Alexander, L. C., & Lamp, W. O. (2009). Dispersal by terrestrial stages of stream insects in urban watersheds: a synthesis of current knowledge. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(4), 1022-1037.
- Smith, R. F., and W. O. Lamp. 2008. Comparison of insect communities between adjacent headwater and main-stem streams in urban and rural watersheds. *Journal of the North American Benthological Society* 27:161–175.
- Sode, A. & Wiberg-Larsen, P., 1993: Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. – *Freshwat. Biol.* 30: 439–446.
- Sode, A., and P. Wiberg-Larsen. 1993. Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology* 30:439–446.
- Sprössig, C., Dziock, F., & Buchholz, S. (2022). Changes in carabid diversity indicate successful restoration of riparian habitats. *International Review of Hydrobiology*, 107, 68–75.
- Suhling, F., Martens, A., & Suhling, I. (2017). Long distance dispersal in Odonata: Examples from arid Namibia. *Austral Ecology*, 42(5), 544-552.
- Sweeney, B. W., 1993: Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in eastern North America. – *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 144: 291–340.
- Sweeney, B. W., and R. L. Vannote. 1987. Geographic parthenogenesis in the stream mayfly *Eurylophella funeralis* in eastern North America. *Holarctic Ecology* 10:52–59.
- Tachet H., Bournaud M., Richoux P. & Usseglio-Polatera P. (2000) - *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions, Paris, 588 p.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., & With, K. A. (2006). Landscape connectivity: a return to the basics. *Conservation Biology Series*, Cambridge, 14, 29.
- Thorp, J. H., & Rogers, D. C. (Eds.). (2015). *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. London: Elsevier. 1118 pp.
- Titmus, G., & Badcock, R. M. (1980). Production and emergence of chironomids in a wet gravel pit. In *Chironomidae* (pp. 299-305). Pergamon.
- Tokeshi, M., & K. Reinhardt. 1996. Reproductive behaviour in *Chironomus anthracinus* (Diptera: Chironomidae), with consideration of the evolution of swarming. *Journal of Zoology* 240:103–112.
- Twardochleb, L.A., E. Hiltner, M. Pyne, P. Bills, and P.L. Zarnetske. 2020. Freshwater insect occurrences and traits for the contiguous United States, 2001 - 2018 ver 5. Environmental Data Initiative. (Accessed 2024-01-22).
- Valle, I. C., D. F. Buss & D. F. Baptista, 2013. The influence of connectivity in forest patches, and riparian vegetation width on stream macroinvertebrate fauna. *Brazilian Journal of Biology* 73: 231–238.
- Verdonschot, P. F., & Besse-Lototskaya, A. A. (2014). Flight distance of mosquitoes (Culicidae): a metadata analysis to support the management of barrier zones around rewetted and newly constructed wetlands. *Limnologia*, 45, 69-79.
- Vieira, N. K., Poff, N. L., Carlisle, D. M., Moulton, S. R., Koski, M. L., & Kondratieff, B. C. (2006). A database of lotic invertebrate traits for North America. *US Geological Survey Data Series*, 187, 1-15.
- Wagner, R., Barták, M., Borkent, A., Courtney, G., Goddeeris, B., Haenni, J. P., ... & Zwick, P. (2008). Global diversity of dipteran families (Insecta Diptera) in freshwater (excluding Simuliidae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae and Tabanidae). *Hydrobiologia*, 595, 489-519.
- Wamelink, G. W. W., Jochem, R., van der Graft-van Rossum, J. G. M., Franke, J., Malinowska, A. H., Geertsema, W., ... & Grashof-Bokdam, C. (2014). DIMO, a plant dispersal model. *Statutory Research Tasks Unit for Nature & the Environment (WOT Natuur & Milieu)*.
- Wilcock, H. R., A. G. Hildrew, & R. A. Nichols. 2001. Genetic differentiation of a European caddisfly: past and present gene flow among fragmented larval habitats. *Molecular Ecology* 10:1821–1834.

- Wilcock, H. R., M. W. Bruford, R. A. Nichols, & A. G. Hildrew. 2007. Landscape, habitat characteristics and the genetic population structure of two caddisflies. *Freshwater Biology* 52:1907–1929.
- Wilcock, H. R., R. A. Nichols, & A. G. Hildrew. 2003. Genetic population structure and neighborhood population size estimates of the caddisfly *Plectrocnemia conspersa*. *Freshwater Biology* 48:1813–1824.
- Wilcox, C. (2001). Habitat size and isolation affect colonization of seasonal wetlands by predatory aquatic insects. *Israel Journal of Zoology*, 47(4), 459-476.
- Wildermuth, H. (1998). Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. *Naturwissenschaften*, 85(6), 297-302.
- Winterbourn, M. J. 2005. Dispersal, feeding and parasitism of adult stoneflies (Plecoptera) at a New Zealand forest stream. *Aquatic Insects* 27:155–166.
- Winterbourn, M. J., W. L. Chadderton, S. A. Entrekin, J. L. Tank, and J. S. Harding. 2007. Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment. *Archiv für Hydrobiologie* 168:127–135.

➤ BIJLAGE 1

B1



De voor de hoofdwatertypen kenmerkende/positief dominante/positieve taxa die een significante binding hebben met een bepaald landschapstype zijn aangegeven in onderstaande tabellen. Er zijn drie landschapstypen gedefinieerd met een positieve relatie met de macrofauna: 'Bos', 'Moeras' en 'Open natuur'. Onder open natuur worden de relatief drogere natuurtypen zonder bomen geschaard die langs wateren voor kunnen komen, zoals natuurgrasland en heide.

LANDSCHAPSINDICATOREN AQUATISCHE INSECTEN STILSTAANDE WATEREN

HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEED)	BRAKKE WATEREN			KANALEN			KLEINE PLASSEN			MEREN			GROTE PLASSEN			SLOTEN			VENNEN		
M-TYPEN KRW	M1B, M30, M31			M3, M6, M7, M10			M11, M22			M16, M20			M14, M23, M25, M27			M1A, M2, M8			M9, M12, M13, M26		
POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
<i>Acilius canaliculatus</i>																X					
<i>Aeshna cyanea</i>																X					
<i>Aeshna grandis</i>						X											X	X			
<i>Aeshna isoceles</i>													X								
<i>Agrypnia varia</i>																					X
<i>Anabolia nervosa</i>																X					
<i>Aquarius paludum</i>																X					
<i>Benthalia dissidens</i>													X								
<i>Brachytron pratense</i>													X								
<i>Calopteryx splendens</i>																X					
<i>Chalcolestes viridis</i>	X												X								
<i>Cladopelma goetghebueri</i>													X								
<i>Cladopelma goetghebueri gr.</i>													X								
<i>Colymbetes fuscus</i>									X							X					
<i>Conchapelopia melanops</i>																X					
<i>Cordulia aenea</i>				X		X							X				X	X			
<i>Crocothemis erythraea</i>													X								
<i>Cymus crenaticornis</i>													X			X					
<i>Cymus insolutus</i>													X								

HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEED)	BRAKKE WATEREN			KANALEN			KLEINE PLASSEN			MEREN			GROTE PLASSEN			SLOTEN			VENNEN		
M-TYPEN KRW	M1B, M30, M31			M3, M6, M7, M10			M11, M22			M16, M20			M14, M23, M25, M27			M1A, M2, M8			M9, M12, M13, M26		
POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
<i>Dicrotendipes lobiger</i>																X					
<i>Enochrus bicolor</i>			X																		
<i>Enochrus coarctatus</i>						X							X								
<i>Ephemera vulgata</i>				X												X					
<i>Erythromma lindenii</i>				X																	
<i>Erythromma najas</i>													X								
<i>Guttipelopia guttipennis</i>																			X		
<i>Gyrinus marinus</i>						X				X	X		X								
<i>Gyrinus substriatus</i>						X															
<i>Halocladius varians</i>			X																		
<i>Holocentropus dubius</i>													X			X	X	X			
<i>Hydraena testacea</i>						X															
<i>Hydrochus brevis</i>																			X		
<i>Hydrochus crenatus</i>																X		X			
<i>Hydrometra gracilentia</i>																X					
<i>Hydrometra stagnorum</i>							X														
<i>Hydroporus angustatus</i>																X					
<i>Hydroporus pubescens</i>																	X	X			
<i>Hydroporus scalesianus</i>																			X		
<i>Ilyocoris cimicoides cimicoides</i>				X																	
<i>Lauterborniella agrayloides</i>													X								
<i>Leptocerus tineiformis</i>	X																		X		
<i>Leucorrhinia caudalis</i>													X								
<i>Libellula fulva</i>				X												X					
<i>Libellula quadrimaculata</i>													X								
<i>Limnephilus decipiens</i>																X					
<i>Limnephilus flavicornis</i>	X															X					
<i>Limnephilus lunatus</i>																X					

HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEED)	BRAKKE WATEREN			KANALEN			KLEINE PLASSEN			MEREN			GROTE PLASSEN			SLOTEN			VENNEN		
M-TYPEN KRW	M1B, M30, M31			M3, M6, M7, M10			M11, M22			M16, M20			M14, M23, M25, M27			M1A, M2, M8			M9, M12, M13, M26		
POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
<i>Limnephilus marmoratus</i>																X					
<i>Limnephilus nigriceps</i>																	X	X			
<i>Limnephilus politus</i>													X								
<i>Limnephilus rhombicus</i>																X					
<i>Lype phaeopa</i>													X								
<i>Micronecta minutissima</i>																X					
<i>Micropsectra atrofasciata</i> [1]																X		X			
<i>Molanna angustata</i>																X					
<i>Nemoura cinerea</i>																X					
<i>Neureclipsis bimaculata</i>																X					
<i>Oecetis furva</i>											X										
<i>Oecetis struckii</i>				X																	
<i>Orthotrichia costalis</i>														X							
<i>Paraponyx stratiotata</i>				X		X							X								
<i>Paratanytarsus tenellulus</i>													X			X					
<i>Polypedilum scalaenum</i>																		X			
<i>Prodiamesa olivacea</i>																X					
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>																				X	
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>																X					
<i>Sigara limitata</i>																			X		
<i>Sympetrum sanguineum</i>								X													
<i>Tanytarsus sylvaticus</i>													X								
<i>Triaenodes bicolor</i>	X																				
<i>Tricholeiochiton fagesii</i>													X								

LANDSCHAPSINDICATOREN AQUATISCHE INSECTEN STROMENDE WATEREN

[illegible]

HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEED)	BRONNEN			GROTE RIVIEREN			LANGZAAM STROMENDE BEKEN OP ZAND EN VEEN			LANGZAAM STROMENDE RIVIERTJES			SNELSTROMENDE BEKEN OP KALK (HEUVELLAND)			SNELSTROMENDE BEKEN OP ZAND		
R-TYPEN KRW	R1, R2			R7, R8			R3, R4, R5, R11, R12			R6			R17, R18			R13, R14		
POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
<i>Hydroporus pubescens</i>									X									
<i>Hydropsyche instabilis</i>															X			
<i>Hydropsyche siltalai</i>																X		
<i>Ilybius chalconatus</i>							X											
<i>Ironoquia dubia</i>							X											
<i>Lasiocephala basalis</i>															X			
<i>Limnephilus extricatus</i>									X									
<i>Limnephilus rhombicus</i>							X		X									
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i>									X									
<i>Lype phaeopa</i>							X		X									
<i>Lype reducta</i>							X											
<i>Macropelopia adaucta</i>									X									
<i>Microcara testacea</i>							X		X									
<i>Micropterna lateralis</i>							X		X									
<i>Micropterna sequax</i>							X											
<i>Nemoura cinerea</i>									X	X								
<i>Nemurella pictetii</i>							X											
<i>Neureclipsis bimaculata</i>									X									
<i>Ochthebius bicolon</i>															X			
<i>Odontomesa fulva</i>																X		
<i>Oligotricha striata</i>							X											
<i>Orectochilus villosus</i>							X								X			
<i>Paracladopelma nigriritulum</i>							X											
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>										X								
<i>Paralimnophyes longiseta</i>									X									
<i>Parametriocnemus stylatus</i>							X											
<i>Pedicia rivosa</i>													X					

HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEED)	BRONNEN			GROTE RIVIEREN			LANGZAAM STROMENDE BEKEN OP ZAND EN VEEN			LANGZAAM STROMENDE RIVIERTJES			SNELSTROMENDE BEKEN OP KALK (HEUVELLAND)			SNELSTROMENDE BEKEN OP ZAND		
R-TYPEN KRW	R1, R2			R7, R8			R3, R4, R5, R11, R12			R6			R17, R18			R13, R14		
POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
<i>Platambus maculatus</i>							X								X			
<i>Platycnemis pennipes</i>																		X
<i>Plectrocnemia conspersa</i>							X						X			X		
<i>Polycentropus irroratus</i>							X			X								
<i>Polypedilum convictum</i>							X								X			
<i>Polypedilum pedestre</i>							X			X					X			
<i>Polypedilum scalaenum</i>							X											
<i>Prodiamesa olivacea</i>							X											
<i>Psychomyia pusilla</i>															X			
<i>Rheocricotopus chalybeatus</i>							X											
<i>Sericostoma personatum</i>							X								X			
<i>Sialis fuliginosa</i>							X											
<i>Silo nigricornis</i>							X											
<i>Silo pallipes</i>															X			
<i>Silo piceus</i>															X			
<i>Simulium erythrocephalum</i>												X						
<i>Simulium lundstromi</i>							X		X									
<i>Simulium posticatum</i>										X								
<i>Somatochlora metallica</i>							X											
<i>Stictotarsus duodecimpustulatus</i>							X											
<i>Telmatopelopia nemorum</i>							X	X										
<i>Trichostegia minor</i>							X											
<i>Trissopelopia longimanus</i>							X											
<i>Velia caprai</i>							X											

LANDSCHAPSINDICATOREN NIET-INSECTEN STILSTAANDE WATEREN

HOOFD-GROEP	HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEERD)	BRAKKE WATEREN			KANALEN			KLEINE PLASSEN			MEREN			GROTE PLASSEN			SLOTEN			VENNEN		
	M-TYPEN KRW	M1B, M30, M31			M3, M6, M7, M10			M11, M22			M16, M20			M14, M23, M25, M27			M1A, M2, M8			M9, M12, M13, M26		
	POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
Oligochaeta	<i>Naïs simplex</i>																	X				
Oligochaeta	<i>Paranaïs litoralis</i>			X																		
Oligochaeta	<i>Stylodrilus heringianus</i>																X					
Arachnida	<i>Arrenurus affinis</i>																					X
Arachnida	<i>Arrenurus bicuspidator</i>	X												X								X
Arachnida	<i>Arrenurus bifidicodulus</i>	X																				
Arachnida	<i>Arrenurus bruzelii</i>	X			X									X								
Arachnida	<i>Arrenurus claviger</i>													X								
Arachnida	<i>Arrenurus compactus</i>																					X
Arachnida	<i>Arrenurus cuspidator</i>				X		X															
Arachnida	<i>Arrenurus neumani</i>																					X
Arachnida	<i>Arrenurus tricuspidator</i>	X												X			X					
Arachnida	<i>Hydrachna globosa</i>										X											
Arachnida	<i>Hydrodroma despiciens</i>	X			X																	
Arachnida	<i>Limnesia koenikei</i>				X																	
Arachnida	<i>Limnesia polonica</i>													X								
Arachnida	<i>Limnochares aquatica</i>				X									X						X		
Arachnida	<i>Midea orbiculata</i>					X	X															
Arachnida	<i>Neumania vernalis</i>													X								
Arachnida	<i>Oxus nodigerus</i>																			X		
Arachnida	<i>Piona carnea</i>	X																				
Arachnida	<i>Pionacercopsis vatrax</i>						X															
Arachnida	<i>Pionopsis lutescens</i>									X												
Arachnida	<i>Tiphys latipes</i>		X	X						X												
Arachnida	<i>Tiphys ornatus</i>							X	X													

HOOFD-GROEP	HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEEERD)	BRAKKE WATEREN			KANALEN			KLEINE PLASSEN			MEREN			GROTE PLASSEN			SLOTEN			VENNEN		
	M-TYPEN KRW	M1B, M30, M31			M3, M6, M7, M10			M11, M22			M16, M20			M14, M23, M25, M27			M1A, M2, M8			M9, M12, M13, M26		
	POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
Arachnida	<i>Unionicola gracilipalpis</i>														X							
Crustacea	<i>Gammarus roeseli</i>																	X				
Crustacea	<i>Idotea chelipes</i>			X																		
Crustacea	<i>Lekanesphaera rugicauda</i>			X																		
Crustacea	<i>Monocorophium insidiosum</i>			X																		
Mollusca	<i>Ecrobia ventrosa</i>			X																		
Mollusca	<i>Marstoniopsis scholtzi</i>														X							
Mollusca	<i>Mya arenaria</i>			X																		
Mollusca	<i>Mytilus edulis</i>			X																		
Mollusca	<i>Pisidium obtusale</i>															X						
Mollusca	<i>Viviparus contectus</i>														X							

LANDSCHAPSINDICATOREN NIET-INSECTEN STROMENDE WATEREN

HOOFD-GROEP	HOOFDWATERTYPE (GEAGGREGEERD)	BRONNEN			GROTE RIVIEREN			LANGZAAM STROMENDE BEKEN OP ZAND EN VEEN			LANGZAAM STROMENDE RIVIERTJES			SNELSTROMENDE BEKEN OP KALK (HEUVELLAND)			SNELSTROMENDE BEKEN OP ZAND		
	R-TYPEN KRW	R1, R2			R7, R8			R3, R4, R5, R11, R12			R6			R17, R18			R13, R14		
	POSITIEVE INDICATIE LANDGEBRUIK (X)	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR	BOS	MOERAS	OPEN NATUUR
Tricladida	<i>Dugesia gonocephala</i>																X		
Tricladida	<i>Polycelis felina</i>							X											
Oligochaeta	<i>Rhynchelmis limosella</i>									X									
Oligochaeta	<i>Stylodrilus heringianus</i>							X			X								
Arachnida	<i>Hygrobates setosus</i>							X											
Arachnida	<i>Lebertia fimbriata</i>							X											
Arachnida	<i>Lebertia glabra</i>													X					
Arachnida	<i>Lebertia pusilla</i>															X			
Arachnida	<i>Lebertia stigmatifera</i>							X											
Arachnida	<i>Sperchon thienemanni</i>																X		
Arachnida	<i>Torrenticola amplexa</i>							X											
Arachnida	<i>Wettina podagrica</i>							X											
Crustacea	<i>Gammarus fossarum</i>							X											
Mollusca	<i>Ancylus fluviatilis</i>															X			
Mollusca	<i>Pisidium personatum</i>							X											

➞ STOWA IN HET KORT



STOWA is het kenniscentrum van de regionale waterbeheerders (veelal de waterschappen) in Nederland. STOWA ontwikkelt, vergaart, verspreidt en implementeert toegepaste kennis die de waterbeheerders nodig hebben om de opgaven waar zij in hun werk voor staan, goed uit te voeren. Deze kennis kan liggen op toegestapt technisch, natuurwetenschappelijk, bestuurlijk-juridisch of sociaalwetenschappelijk gebied.

STOWA werkt in hoge mate vraaggestuurd. We inventariseren nauwgezet welke kennisvragen waterschappen hebben en zetten die vragen uit bij de juiste kennisleveranciers. Het initiatief daarvoor ligt veelal bij de kennisvragende waterbeheerders, maar soms ook bij kennisinstellingen en het bedrijfsleven. Dit tweerichtingsverkeer stimuleert vernieuwing en innovatie.

Vraaggestuurd werken betekent ook dat we zelf voortdurend op zoek zijn naar de 'kennisvragen van morgen' - de vragen die we graag op de agenda zetten nog voordat iemand ze gesteld heeft - om optimaal voorbereid te zijn op de toekomst.

STOWA ontzorgt de waterbeheerders. Wij nemen de aanbesteding en begeleiding van de gezamenlijke kennisprojecten op ons. Wij zorgen ervoor dat waterbeheerders verbonden blijven met deze projecten en er ook 'eigenaar' van zijn. Dit om te waarborgen dat de juiste kennisvragen worden beantwoord. De projecten worden begeleid door commissies waar regionale waterbeheerders zelf deel van uitmaken. De grote onderzoekslijnen worden per werkveld uitgezet en verantwoord door speciale programmacommissies. Ook hierin hebben de regionale waterbeheerders zitting.

STOWA verbindt niet alleen kennisvragers en kennisleveranciers, maar ook de regionale waterbeheerders onderling. Door de samenwerking van de waterbeheerders binnen STOWA zijn zij samen verantwoordelijk voor de programmering, zetten zij gezamenlijk de koers uit, worden meerdere waterschappen bij één en het zelfde onderzoek betrokken en komen de resultaten sneller ten goede van alle waterschappen.

DE GRONDBEGINSELEN VAN STOWA ZIJN VERWOORD IN ONZE MISSIE:

Het samen met regionale waterbeheerders definiëren van hun kennisbehoeften op het gebied van het waterbeheer en het voor én met deze beheerders (laten) ontwikkelen, bijeenbrengen, beschikbaar maken, delen, verankeren en implementeren van de benodigde kennis.

STOWA

Postbus 2180
3800 CD Amersfoort

BEZOEKADRES

Stationsplein 89, vierde etage
3818 LE Amersfoort

033 460 32 00

stowa@stowa.nl

www.stowa.nl

stowa

STICHTING
TOEGEPAST ONDERZOEK WATERBEHEER



stowa@stowa.nl www.stowa.nl
TEL 033 460 32 00 FAX 033 460 32 01
Stationsplein 89 3818 LE Amersfoort
POSTBUS 2180 3800 CD Amersfoort