

Dispersie en migratie van aquatische insecten in stromende en stilstaande wateren

Dispersie en migratie van aquatische insecten in stilstaande en stromende wateren

Een verkennende literatuurstudie

**J.W.H. Elbersen - van der Straten
L.W.G. Higler**

Alterra-rapport 572

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2002

REFERAAT

J.W.H.Elbersen-van der Straten, L.W.G. Higler 2002. *Dispersie en migratie van aquatische insecten in stilstaande en stromende wateren. Een verkennende literatuurstudie*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 572. 40 blz.; 8 tab.; 72 ref.

In het kader van het DWK-programma 'Natuurlijke biodiversiteit en soortenbeheer' van het Ministerie van LNV wordt het kennisstelsel LARCH ontwikkeld. De afgelopen jaren heeft met name RWS, RIZA, ook bijgedragen aan de ontwikkeling van het stelsel. Het kennisstelsel kijkt 'door de ogen van een diersoort' naar het landschap en gaat hierbij uit van samenhangende netwerken van habitats / leefgebieden: ecologische netwerken. Het is gebaseerd op wetenschappelijke kennis en vuistregels en wordt vooral toegepast bij de het ontwerp en de toetsing van de ruimtelijke inrichting van bestaande of toekomstige landschappen. In dit rapport wordt ingegaan op de dispersie- en migratie-eigenschappen van aquatische insecten. De informatie uit dit rapport zal worden gebruikt voor de beoordeling van de mogelijkheden deze organismengroep al dan niet ook in LARCH op te nemen.

Trefwoorden: dispersie, migratie, macrofauna, aquatische insecten

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €13,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 572. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2002 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Samenvatting	7
1 Inleiding – Dispersie en migratie	9
2 Dispersie- en migratiebepalende factoren	11
2.1 Migratie- en dispersiestrategieën en hypothesen	11
2.2 Colonization cycle hypothese – drift en stroomopwaarde herkolonisatie	12
2.3 Habitatkenmerken	14
2.4 Populatiodynamiek en -genetica	16
3 Diptera - Vliegen en muggen	19
3.1 Culicidae (steekmuggen)	19
3.2 Simuliidae (kriebelmuggen)	20
3.3 Ceratopogonidae	21
3.4 Vedermuggen – Chironomidae	21
4 Plecoptera- Steenvliegen	23
5 Ephemeroptera – Haften	25
6 Coleoptera–Kevers	27
7 Trichoptera– Kokerjuffers	29
8 Odonata - Libellen	31
9 Heteroptera – Wantsen	33
10 Conclusies en discussie	35
Literatuur	37

Samenvatting

De resultaten van dit onderzoek zullen bijdragen aan het antwoord op de vraag: *zijn onderdelen van methodiek van LARCH-vissen geschikt voor de modellering van andere aquatische soorten?*, zoals die in het Alterra-rapport 434 wordt gesteld (Pouwels et al., 2002) Daartoe moest onderzocht worden of macrofaunasoorten gevoelig zijn voor versnippering van habitat. Indien dat zo is, zal de benodigde ecologische kennis worden verzameld om een ecologische netwerkanalyse uit te kunnen voeren en operationeel worden gemaakt in LARCH.

Dit literatuuronderzoek naar dispersie en migratie van aquatische insecten (met name de soorten met vliegende adulten) heeft een (soms fragmentarisch) overzicht opgeleverd van de verschillende vormen van migratie (strategieën) en kenmerken daarvan. Er is ingegaan op de eigenschappen van de soorten zelf (o.a. vermogen tot vliegen) maar ook van de te koloniseren habitats (o.a. stabiel of instabiel, ruimtelijke afstand, verstoringfrequentie) die bepalend zijn voor succesvolle migratie en kolonisatie. Klimatologische factoren (temperatuur, windsnelheid, luchtvochtigheid) en in mindere mate biologische factoren (vooral de van nature aanwezige drive om direct na het uitkomen uit te vliegen), zijn van groot belang voor het starten van migratievluchten. Met name de nog niet volwassen vrouwtjes vertegenwoordigen het grootste deel van de migrerende individuen, op zoek naar een plaats om te paren en eieren af te gaan zetten. Wanneer als gevolg van migratie er in een verspreidingsgebied individuele, dat wil zeggen zelfstandige en vaak ook genetisch verschillende populaties ontstaan, spreekt men van dispersie. In het algemeen kan gesteld worden dat een aantal groepen aquatische insecten zeer goede migreerders zijn. Vliegafstanden variëren van enkele meters tot tientallen kilometers. Een eventueel te kiezen schaalniveau voor het modelleren van dispersie van aquatische macrofauna is daarom ook moeilijk aan te geven. Bovendien zijn de migratie- en dispersiecapaciteiten per taxon zo verschillend dat het fragmentarische overzicht zoals dat in dit onderzoek bijeengebracht is niet zomaar doorvertaald kan worden. Het kiezen van macrofaunaindicatoren voor LARCH (bijvoorbeeld de doelsoorten van de Aquatische Natuurdoeltypen) zou inhouden dat er nog veel autecologisch onderzoek gedaan moet worden.

1 Inleiding – Dispersie en migratie

Dispersie is een ecologisch fenomeen dat van fundamenteel belang is voor de populatiebiologie. Dispersie wordt vaak in combinatie met migratie besproken. Hoe is daarin onderscheid te maken? Migratie van insecten (van het ene habitat naar het andere gaan) is eerder aangepast dan onbewust gedrag. Migratiebewegingen komen voor op regelmatige en specifieke tijden in het jaar. De vlucht is persistent, continu, gericht en over lange afstanden. Dan is migratie ook te onderscheiden van meer triviale vluchten binnen het voortplantingshabitat. Onder het voortplantingshabitat wordt dat habitat verstaan waar eieren gelegd worden, larven ontwikkelen en adulten emergeren uit poppen en nymphen. De meeste insecten raken door migratie verspreid over een groter gebied dan waarin ze tot ontwikkeling zijn gekomen. Je spreekt van dispersie wanneer in een zeer groot gebied zelfstandige populaties ontstaan.

Het algemene kenmerk van de meeste migraties is dat de insecten beginnen te migreren vlak nadat ze uitgekomen zijn. Het massale uitkomen en massaal uitvliegen (migreren) is onderdeel van de levenscyclus van migranten en is niet te voorkomen, net zoals noodzakelijk gedrag als paren en eiafzetting (Johnson 1960 en 1963a in: Johnson 1969). Het zijn grotendeels de vrouwtjes-insecten die migreren naar nieuwe voortplantingshabitats, daar eieren leggen en vervolgens veelal dood gaan in plaats van terug te keren naar het oorspronkelijke habitat. Nakomelingen herkoloniseren de habitats weer waar de ouders vandaan kwamen. (Johnson, 1969). Er bestaan echter ook andere vormen van migratie (strategieën), waarbij individuen na een bezoek aan een overwinteringshabitat wel terugkeren naar hun voortplantingshabitat. De meeste insecten hebben echter niet zo'n lange levensduur. Voor veel insecten geldt dat de migratieperiode maar een korte, afgebakende tijd van het adulte levensstadium inneemt.

Veel insecten worden op de wind gedragen, maar hebben zich aangepast om daarvoor eerst zelf in hogere luchtlagen te komen (actieve, aangepaste migranten). Ander insecten zijn gewoon goede vliegers. Het goed kunnen vliegen alleen maakt een insect echter nog geen migrant. Een migrant oriënteert zich zodanig dat hij zijn oude habitat kan verlaten, hetzij door op de wind te vliegen hetzij door zelf richting te bepalen. Hierdoor kunnen individuen van een populatie dispergeren, door ofwel in alle richtingen uit te vliegen of in een gerichte vlucht de populatie te verlaten. Bij sommige soorten migreert de gehele populatie, bij andere maar een gedeelte, en sommige generaties zullen misschien helemaal geen migranten voortbrengen. Dit maakt het moeilijk om een precieze definitie van migratie te geven op basis van vliegprestaties, aantallen, afgelegde afstanden of seizoensgebondenheid (Urquhart, 1960 in : Johnson, 1969)

Odonata (libellen) zijn de bekendste migreerders, of; 'invaders' zoals De Moor (1992) ze noemt. Trichoptera (kokerjuffers), Ephemeroptera (haften), Plecoptera (steenvliegen) en Megaloptera (slijkvliegen) zijn slechtere kolonisten. Daarentegen

zijn er onder de Hemiptera (wantsen), Diptera (vliegen en muggen) en Coleoptera (kevers) vele soorten die uitstekend koloniseren en 'invader qualities' bezitten. Soorten uit deze orden dispergeren op uitgebreide schaal en zijn vaak de eerste kolonisten in net geïnundeerde of temporele wateren. Behalve vliegende soorten (of beter gezegd soorten met vliegende adulte stadia) zijn er ook niet vliegende aquatische macrofaunasoorten die zich ook verspreiden, maar gebruik maken van andere strategieën. In het algemeen zijn het dan soorten die zich vast kunnen hechten aan vogels en vliegende insecten en zich op die manier verspreiden. Ter illustratie: in twee nieuw gegraven duinplasjes op 20-25 m afstand van het dichtsbijzijnde water verschenen de eerste bloedzuigers al binnen een jaar, *Hydra* (platwormen) na 2 jaar en een slakje (*Hydrobia stagnorum*) na 3 jaar (Higler & Repko, 1979). In dit specifieke geval waren de kevers, vliegen en muggen, haften en wantsen er al binnen het jaar. Voor de duidelijkheid: de niet vliegende soorten worden in dit rapport niet behandeld.

Er zijn bepaalde levensstijlen die een aquatisch insect geschikt maken om succesvol een nieuwe regio te koloniseren. Er zijn ook habitateigenschappen die een succesvolle kolonisatie al dan niet mogelijk maken. Dit soort factoren (en vooral de combinatie daarvan) worden in algemene zin, maar ook voor enkele soortgroepen besproken.

In dit rapport zijn sommige soortnamen zijn onderstreept om aan te geven dat de besproken soort in Nederland voorkomt.

Tenslotte moet opgemerkt worden dat dit literatuuroverzicht niet beoogt volledig te zijn. Het geeft wel een goede indicatie van de dispersie- en migratie-eigenschappen van aquatische insecten, zodat een inschatting kan worden gemaakt van de bruikbaarheid van deze organismengroep in het kennissysteem LARCH. Het kennissysteem kijkt 'door de ogen van een diersoort' naar het landschap en gaat hierbij uit van samenhangende netwerken van habitats / leefgebieden: ecologische netwerken. Het is gebaseerd op wetenschappelijke kennis en vuistregels en wordt vooral toegepast bij de het ontwerp en de toetsing van de ruimtelijke inrichting van bestaande of toekomstige landschappen.

2 Dispersie- en migratiebepalende factoren

Succesvolle vestiging van een soort op een nieuwe plaats hangt van vele factoren af. Niet alleen de eigenschappen van de soort zelf, maar ook die van het te koloniseren habitat en vooral de combinatie van beide is alles bepalend. In dit hoofdstuk wordt een aantal eigenschappen, gedrag, factoren, strategieën en hypothesen samengevat met betrekking tot dispersie en migratie van aquatische insecten.

2.1 Migratie- en dispersiestrategieën en hypothesen

Beekmacrofauna worden verondersteld hoge dispersiecapaciteiten te hebben en, gegeven de grote geografische verspreiding van sommige soorten, is het duidelijk dat er effectieve mechanismen/strategieën bestaan voor dispersie, of in het verleden hebben bestaan (e.g. Mackay in: Bunn & Hughes, 1997). Het snelle herstel van bentische levensgemeenschappen in een beek/rivier na verstoring bevestigt dit (e.g. Boulton *et al.* 1988 in: Bunn & Hughes, 1997). Er is weinig discussie over het feit dat het vliegen door adulten en stroomafwaartse drift de hoofdstrategieën zijn van dispersie door beek- en riviermacrofauna. Er is echter wel discussie over welke nu het belangrijkste is voor het voortbestaan van de levensgemeenschappen in stromende wateren. Veel bewegingen door drift, kruipen, zwemmen en vliegen zijn bestudeerd, maar over de netto afgelegde afstand gedurende het hele leven/op de lange termijn van een soort is minder bekend.

Migratie strategieën

Over het algemeen zijn het vooral de vrouwtjes insecten die migreren (om eieren te gaan leggen in nieuwe habitats). Mannetjes leggen veel kleinere afstanden af (hebben deze noodzaak niet). Er worden voor migrerende insecten 3 klassen aangehouden voor onderscheid in strategie (Johnson, 1969):

- Klasse 1 Emigratie zonder terugkeer. Adulten die maar 1 seizoen leven. Emergeren op voortplantingshabitat, dispergeren, leggen eieren en gaan dood.
- Klasse 2 Emigratie en terugkeer door dezelfde individuen binnen 1 seizoen. Insecten emigreren van voortplantingshabitat naar voedselrijk habitat, dezelfde individuen keren later in het seizoen terug en leggen eieren in oude voortplantingshabitat of op andere plaatsen
- Klasse 3: Emigratie naar overwinterings- of zomerhabitats en terugkeer door dezelfde individuen na een imago-pauze. Lange vluchten in pre-reproductieve fase naar overwinteringsplaatsen, korte dispersieve vluchten in het voorjaar

Vlucht-range

De vlucht-range is de gemiddelde afstand gevlogen door individuen van een soort, en kan ook geschat worden op basis van regressie van de dichtheid van populatie op een bepaalde afstand vanaf het voortplantingshabitat. Het begrip vlucht-range als lineaire

afstand is overigens beperkt geldig. Individuele insecten hebben verschillende vliegduren en het weer en het landschap veroorzaken grote verschillen in de afstanden die afgelegd worden. Er wordt gesproken van “effectieve” vlucht range als de afstand waarop nog relatief grote aantallen aanwezig zijn, en de “maximale” vlucht-range als de afstand waarop enkele individuen nog terug gevonden zijn (Eyles in: Johnson, 1969).

2.2 Colonization cycle hypothese – drift en stroomopwaartse herkolonisatie

Het primaire doel van de adulte fase van de typisch aquatische insecten-levenscyclus is paren en het afzetten van eieren in habitats die geschikt zijn voor de ontwikkeling van larven. De dispersie van adulte aquatische insecten dispersie heeft veel aandacht gekregen in verband met Müller’s Colonization Cycle Hypothesis (1954, 1982 in Kovats *et al.*, 1996). Deze houdt in dat adulte insecten in stromende wateren stroomopwaarts vliegen om larvale populaties te behouden in bovenlopen, welke anders wellicht verloren zouden gaan door stroomafwaartse drift van larven (Muller; Hershey *et al.* in: Peckarsky *et al.*, 2000).

Niet vastzittende beekmacrofauna drift veelal stroomafwaarts in juveniele stadia en kunnen als adulten over land dispergeren. Afgelegde afstanden in het water variëren per taxon, stroomsnelheid en grootte binnen een range van enkele tot tientallen meters (Allan & Ferferek 1989 in: Palmer *et al.*, 1996). Anderen zeggen echter dat door de omvang van de eipakketten (honderden tot duizenden eitjes per vrouwtje) het al voldoende is wanneer enkele vrouwtjes in willekeurige richtingen uitvliegen om de bovenstreams waterlopen van een nieuwe populatie larven te voorzien (Anholt 1996; Schmidt *et al.*, 1995 in Peckarsky *et al.*, 2000). Peckarsky *et al.* onderschrijven dit, maar voegen daaraan toe dat een abiotische factor (waterdiepte) meer nog dan een biotische factor (dichtheid afhankelijkheid) als selectiecriteria geldt in dit concept. De relatie tussen migratie en ‘crowding’ en de afnemende voedselbeschikbaarheid en afnemende plaatsen voor eiafzetting lijkt voor de hand liggend, maar is niet als zodanig dus nog niet aangetoond.

De lange afstandsdispersie is algemeen bekend van bentische invertebraten en is van oudsher gezien als een passief fenomeen dat noodzakelijk is zodat enkele individuen een habitat bereiken dat geschikt is voor kolonisatie. De belangrijke rol van fysische transportprocessen in het reguleren van het aantal kolonisten voor een nieuw gebied (recruitment limitation of supply-side ecology) wordt al langer benadrukt. Veel literatuur suggereert dat de abundantie kan variëren als een functie van de snelheid waarmee nieuwe kolonisten in een gebied aankomen (settlement-rate). Kolonisatie zou zelfs belangrijker zijn voor de populatiestructuur dan interne processen zoals predatie en competitie (Palmer *et al.*, 1996).

Landinwaartse dispersie

Het belang van de landinwaartse dispersie is vaak onderbelicht gebleven, terwijl deze beweging wordt gezien als belangrijk voor kolonisatie van nieuwe habitats en als

ingang voor aquatische insecten in terrestrische voedselwebben (Menzie 1980 in: Kovats *et al.*, 1996).

Pogingen om stromende wateren te herstellen die voorheen gedegradeerd waren door chemische verontreiniging of door normalisatie (kanalisatie) hebben geleid tot een hernieuwde belangstelling voor het proces van kolonisatie van deze systemen door invertebraten (Millner 1996 in: Petersen *et al.*, 1999) Vaak werd snelle herkolonisatie verwacht, maar sommige stromende wateren hebben jaren nadat herstelmaatregelen genomen zijn nog een verarmde invertebraten fauna. De reden hiervoor kan liggen in de wijze waarop rekolonisatie tot stand komt. Als rest-populaties in hetzelfde stroomgebied voorkomen, kan kolonisatie snel op gang komen door larvale drift, stroomopwaartse migratie en lokale ovipositie. Echter, herstel kan langer op zich laten wachten als kolonisatie vereist dat eierdragende vrouwtjes insecten over land moeten vliegen vanuit aangrenzende stroomgebieden.

De bijdrage aan kolonisatie van drift en stroomopwaartse larvale migratie is uitgebreid onderzocht (Williams & Hynes, 1976; Bird & Hynes, 1981b; Södeström, 1987; Mackay, 1992 in: Petersen *et al.*, 1999), en vele studies geïnspireerd door de 'colonisation cycle theory' van Müller (1954, 1982) zijn uitgevoerd om de migratie van insecten boven rivieren te onderzoeken. Maar er is weinig bekend over de impact van het gedrag van volwassen aquatische insecten op de larvale abundanties en specifiek over de dispersie door vliegen in loodrechte richting op de rivier (inland dispersal).

Verschillende factoren beïnvloeden de landinwaartse dispersie (*h.l. Trichoptera*): abiotische factoren (temperatuur, wind, bewolking, luchtvochtigheid) beïnvloeden direct het vertrek, de timing en de duur van de vluchten. Habitatkenmerken (permanentie, voorspelbaarheid, frequentie en mate van verstoring) kunnen op de lange termijn invloed hebben op het dispersiegedrag (selectiedruk, afstand tussen geschikte larvale habitats). Grote rivieren zijn te beschouwen als permanente habitats en hun afvoerpatronen zijn redelijk voorspelbaar (Resh *et al.* 1988 in: Kovats *et al.*, 1996), dus, het substraat zal minder vaak verstoord worden bij hoge stroomsnelheden dan in kleinere beken. Hieraan aangepaste soorten vertonen beperkt dispersiegedrag. Bovendien, grote rivieren zijn doorgaans ver verwijderd van elkaar, en adulten die weg dispergeren van het larvale habitat kunnen wellicht geen andere geschikte rivier vinden binnen hun korte levensduur, tenzij ze worden getransporteerd door gunstige wind. Samenvattend, op basis van habitatkarakteristieken zou men kunnen voorspellen dat landinwaartse dispersie door adulten van grote rivieren en meren beperkt zal zijn en vooral random (niet ruimtelijk gericht).

Petersen *et al.* (1999) vonden bij studie naar landinwaartse dispersie van steenvliegen uit de rivier dat significant meer individuen van *L. nigra* en *N. pictetii* in het bos dan in open landschap werden gevangen. Dit suggereert dat de oevervegetatie van het riviertjes (wellicht in verband met voedselaanbod van luizen en groene algen op takken, of simpel als geschikt habitat om te rusten, paren of als schuilplaats) de verdeling van adulte steenvliegen zou beïnvloeden (maar kon in dit onderzoek op

basis van 1 transect niet bewezen worden). Adulte aquatische insecten maken deel uit van het voedselweb in het aangrenzend terrestrische systeem. Slechts enkele procenten van de geëmergeerde insecten-biomassa keert terug naar de rivier (de eieren leggende vrouwtjes). Dus veranderingen in het oeverbeheer kunnen de aquatische insecten gemeenschap beïnvloeden, met belangrijke consequenties voor het terrestrische ecosysteem (Jackson & Fisher 1986 in: Petersen *et al.*, 1999).

Vermogen tot vliegen

De migratiecapaciteit van een soort is weerspiegeld in de aanleg van de individuen om ver of frequent te vliegen (vleugelspijeren). Het hangt ook af van de verhouding tussen al dan niet gevleugelde verschijningsvormen binnen de populatie. Corixidae (wantsen) die normaal geen vleugels hebben kunnen van tijd tot tijd wel gevleugelde individuen voortbrengen (Brown 1951 in: Johnson, 1969). Hocking (1952 en 1954 in: Johnson, 1969) beschreef autolyse van vliegspieren na een vlucht in de mug *Aedes communis* en suggereerde dat dit wellicht de oorzaak is van zijn beperkte vliegrange. Autolyse komt overigens niet voor bij andere *Aedes* soorten. Het verschil lijkt te zitten in het al dan niet steken van muggen (*i.e.* een bloedmaaltijd). Soorten die niet steken kunnen gedegenererde vliegspieren hebben

De abundantie van een soort in de lucht, of de aantallen in de habitats op een bepaalde afstand van de bron zijn soms gebruikt om aan te geven wat de migratiekracht is van een soort. Bijvoorbeeld, soorten gebonden aan temporele habitats zijn relatief abundant in de lucht, vergeleken met soorten van permanente habitats (Southwood in Johnson, 1969).

Eigenschappen zoals langere vleugels die een soort betere vliegcapaciteiten geven gaan niet noodzakelijkerwijs samen een beter kolonisatievermogen (Ehrlich 1986 en Harrison 1980 in: De Moor, 1992). Sterker nog, de meest succesvolle nieuwelingen onder de insecten zijn meestal de soorten met een beperkt dispersievermogen. Kort- en langvleugelige verschijningsvormen en vleugel-spier polymorfisme onder insecten kan duiden op een ander ontwikkelingspatroon binnen een genotype bepaald door omgevingsprikkelers. Andersen (1982 in De Moor, 1992) toonde aan dat ongevleugelde en kortvleugelige vormen van de schaatsenrijder (*Gerromorpha*) op een jongere leeftijd reproduceren en dat hun snelheid van eiproductie ook significant hoger is dan van langvleugelige vormen van dezelfde soort.

2.3 Habitatkenmerken

Coope (1986 in: De Moor, 1992) benadrukt dat de overeenkomst tussen brongebied en gekoloniseerd gebied een grote bepalende factor is voor het zich succesvol vestigen van 'invader species'. Als individuen van een soort geïntroduceerd worden in een nieuwe omgeving, geschikt voor kolonisatie maar zover verwijderd van hun natuurlijke verspreidingsgebied dat er geen gespecialiseerde predatoren en parasieten meer zijn die de populatie normaal gesproken beperkt houden, dan zullen deze soorten een selectief voordeel hebben boven de gevestigde soorten in dit milieu. Ze

vestigen zich succesvol als er weinig algemene predatoren zijn die de nieuwe soort uitroeien en/of als er voldoende schuilplaatsen zijn.

Een migratie- of dispersie vlucht stopt (qua gedrag) wanneer het insect reageert op de prikkel om eieren af te zetten, voedsel te vinden of een nieuw habitat. Het is nu algemeen geaccepteerd dat migratiegedrag zich vooral heeft ontwikkeld in die soorten waarvan de habitats tijdelijk ongeschikt worden voor voortplanting of helemaal verdwijnen. Brown (1951, in Johnson, 1969) toonde aan dat de migratie snelheden van verschillende soorten van aquatische Heteroptera, specifiek Corixidae, gerelateerd waren aan de mate van permanentie van hun habitats. Hij bepaalde de ratios van de aantallen individuen van verschillende soorten die in nieuw gevulde vijvers aankwamen ten opzichte van de totale aantallen individuen van deze soorten in monsters van permanente aquatische habitats in de omgeving. Hij vond dat de soorten die naar de nieuwe vijvers migreerden voor het merendeel afkomstig waren van andere tijdelijke habitats, zoals poelen. Southwood (1960, in Johnson, 1969) kwam tot dezelfde conclusies over de het vlieggedrag van de Heteroptera in het algemeen die zich ophouden in eenjarige versus meerjarige planten (respectievelijk tijdelijke en permanente habitats).

Het tijdelijke karakter van habitats kan fysisch en biotisch worden bekeken. Daarbij worden respectievelijk klimaatfactoren (temperatuur, neerslag, luchtdruk, licht, wind) en botanische factoren als meest belangrijk beschouwd. De effecten van populatiedruk (crowding), predatoren en voedselbeschikbaarheid werden van minder belang (en bovendien nog niet met zekerheid aangetoond) geacht voor de manier waarop soorten onderling verschillen in manieren van migratie. Aquatisch gezien zijn er tijdelijke habitats, zoals poelen, kleine plasjes, sloten en greppels. Permanente habitats zijn rivieren, beken, kanalen, meren en de omringende moerassen.

Levensgemeenschappen van aquatische macro-invertebraten in temporele riviertjes (met regelmatig verstoringen dus) worden gekarakteriseerd door grote aantallen substraat-generalisten die zeer mobiel zijn en in staat om een schuilplaats te zoeken tijdens perioden van droogte (Brooks en Boulton, 1991).

Gedegradeerde, verstoorde of veranderde habitats worden eerder ingenomen door vroege kolonisten-soorten dan door de soorten die er gevestigd waren voordat de verstoring plaatsvond. Ter illustratie: de constructie van een dam in een rivier. Dit veroorzaakt een verstoord leefmilieu waar de habitats van locale soorten veranderd of zelfs vernietigd zijn. De voedselbronnen, voorplantingshabitats en schuilplaatsen van normaal stabiele populaties van een bestaande soort zijn sterk verstoord. Deze soorten moeten nu zich aanpassen aan de nieuwe omstandigheden, wat ze in wezen op het zelfde niveau brengt om een duurzame populatie te vormen als een geïntroduceerde nieuwe soort. Deze laatste heeft echter voordelen, omdat de soort wellicht al gedeeltelijk aangepast is aan een bestaan in door mensen beïnvloede milieus (De Moor, 1992). Kolonisten zijn gespecialiseerd in het innemen van verstoorde gebieden. Bijvoorbeeld in wateren waar door bestrijdingsmiddelen natuurlijke vijanden van de soort uitgeroeid zijn. Of daar waar door verstoring van

aquatische biotopen de heterogeniteit van microhabitats verdwenen is en een homogeen milieu overblijft waaraan opportunistische soorten aangepast zijn.

Sommige theoretische modellen voor dispersie suggereren dat organismen moeten gaan dispergeren zelfs in stabiele habitats wanneer de overlevingskans laag is in het voortplantingshabitat. (Johnson and Gaines; McPeck and Holt in: Peckarsky *et al.*, 2000). In dit onderzoek vond men dat volwassen Baetis-vrouwtjes die een kort leven hebben en emergeren voordat de habitats om eieren af te zetten beschikbaar zijn (i.e. voordat er water staat) 2 alternatieven hebben: naar andere locaties vliegen waar de habitats wel zijn of doodgaan tijdens het wachten. Dus de hydrologische omstandigheden in sommige jaren en op bepaalde plaatsen in combinatie met het selectieve ei-afzettingsgedrag zou de vrouwtjes van in dit onderzoek *Baetis bicaudatus* ervan weerhouden om eieren af te zetten in de beeklopen/rivierarmen waar ze uitgekomen zijn (Peckarsky *et al.*, 2000). Vliegen (soms zijn korte afstanden al voldoende) lijkt dus een belangrijk dispersiemechanisme als gevolg waarvan verschillende lokale populaties ontstaan.

2.4 Populatiedynamiek en -genetica

Genenflux en dispersie

Als alternatief naar onderzoek naar netto afgelegde afstanden van aquatische insecten (Hershy *et al.* 1993 in: Bunn & Hughes, 1997) kan een analyse gemaakt worden van de genetische structuur van een populatie. Als de dispersie hoog is, en dus de genenflux hoog is, worden weinig genetische verschillen tussen populaties verwacht. Daarentegen, als dispersie beperkt wordt door barrières en/of laag is door beperkte dispersiecapaciteit van de betreffende soort, dan zullen er genetische verschillen optreden tussen populaties door natuurlijke selectie en/of random genetische drift (Slatkin, 1985 in: Bunn & Hughes, 1997). Bunn & Hughes (1997) deden onderzoek naar genetische differentiatie tussen macrofaunapopulaties in tropische riviertjes. Hieruit bleek dat de genetische differentiatie van de larven van een Baetis-soort en een Trichoptera-soort kleiner was naarmate de ruimtelijke schaal waarop men keek groter was. Dus: op grotere schaal (stroomgebied) was de dispersie hoog en dus de genenuitwisseling ook. Op beekloop niveau was de genetische differentiatie groter, en dus de dispersie laag. De verklaring voor meer differentiatie op kleinere schaal was dat de dispersie het resultaat was van maar enkele paringen van adulten en waarschijnlijk afhing van de ovipositie van slechts enkele vrouwtjes. Dit geldt echter alleen voor soorten zonder massaal uitkomende larven en zonder seizoensgebonden emergerende adulten.

Verstoring en dispersie

Verstoringsfrequentie en dispersiesterkte zijn twee factoren die, tegen elkaar uitgezet, aangeven wat de meest aannemelijke schaal is waarop de aquatische levensgemeenschappen door gecontroleerd/beïnvloed worden (Palmer *et al.*, 1996).

- Systemen die bloot staan aan veel of onvoorspelbare verstoring (stromende wateren) met organismen met een hoge mate van dispersie (niet sedentaire stromend water insecten) zouden onder sterke regionale invloed moeten staan.

De structuur van de levensgemeenschap zal zeer variabel zijn, een hoge turnover snelheid hebben en voorla bepaald worden door kans of 'loterij'-effecten van arriverende en zich vestigende soorten.

- Een matige verstoringfrequentie en soorten in combinatie met een lage tot gemiddelde dispersie (standplaats gebonden soorten zoals bv kokerjuffers, zeer aan de stroming aangepaste soorten zoals planktonfiltrerende larven of met uitvliegende adulten) zal competitief dominante soorten de in staat stellen om populaties over langere tijd in stand te houden en door hun aanwezigheid de mogelijkheden bepalen voor andere arriverende soorten om te vestigen. Afhankelijk van de tijd tussen verstoringen krijgen locale invloeden zoals predator-prooi relaties meer kans.
- Laag tot gemiddelde verstoringfrequentie gekoppeld aan een hoge dispersie resulteert waarschijnlijk in een balans tussen locale en regionale beïnvloeding. Een lage verstoringfrequentie staat locale interacties toe om een substantiele rol te spelen, maar een hoge input van kolonisten zorgt ervoor dat onsuccesvolle soorten steeds vervangen worden. Zulke levensgemeenschappen worden verondersteld soortenrijk te zijn.
- Tenslotte de combinatie van een lage verstoringfrequentie en lage dispersie biedt de grootste kans voor lokale controle en een klein regionale component.

3 Diptera - Vliegen en muggen

Er zijn talrijke onderzoeken gedaan naar migrerende Diptera, maar er zijn er maar weinig die specifiek het migreren in het adulte stadium beschrijven. Overigens werden lange vluchten van het voortplantingshabitat vandaan (migratie) van *Aedes sollicitans* en *Psrophorea confinnis* werden al vroeg herkend (Smith 1904 en Horsfal 1942 in: Johnson, 1969). Gelijksortige waarnemingen zijn gedaan voor *Anphelines* en *Culicines* (Horsfal 1955 in: Johnson, 1969). Onderstaand specifieke gegevens over verschillende soorten.

3.1 Culicidae (steekmuggen)

Veel Culicidae soorten blijven dichtbij plek waar ze uitgekomen zijn en gaan niet vliegen als er teveel wind staat (Myers en Downes in Johnson, 1969). Sommige soorten maken wel gebruik van de wind om te verplaatsen, maar de windrichting is niet altijd bepalend voor de dispersierichting. Veel soorten kunnen hoog in de lucht waargenomen worden tot 1.5 kilometer hoogte (Glick, 1939). Dit zou een snelle en meestal korte vlucht op de wind tot gevolg hebben. Er zijn ook soorten die zich tegen de wind in verplaatsen. De soorten die massale vluchten over relatief lange afstanden maken, doen dat vlak na het emergeren.

Er zijn veel merk-terugvang-experimenten in Noord- en Zuid Amerika en Afrika gedaan. Hieruit bleek onder meer dat per steekmugsoort het gedrag sterk kan verschillen, maar ook per gebied en afhankelijk van de omstandigheden. Afgelegde afstanden varieerden van 400 m tot 10 à 13 km. Dispersie na het uitkomen wordt gedirigeerd door de wind bij veel *Aedes* soorten (en ook Chironomidae), terwijl ze bij latere vluchten juist niet vliegen als er wind staat (Klassen & Hocking, 1964). De dispersietochten gaan naar een voortplantingshabitat en van daaruit worden korte vluchten ondernomen om bloed te zoeken.

Soortspecifieke resultaten zijn (zie ook tabel 3.1)

- *Anopheles maculipennis* vliegt tot enige kilometers op zoek naar prooi, vooral naar dorpen en hun vlucht wordt sterk bepaald door het bodemrelief en de manier waarop dit de windrichting bepaalt waar ze tegenin vliegen (Ivanova, 1962).
- Er zijn soorten die, nadat ze volgezogen zijn met bloed, dispersie vertonen naar een overwinterings-plaats. Voorbeeld in Israel van *Anopheles sacharovi*: 23 km in 2 weken. In voorjaar en zomer vlogen ze niet meer dan 3 kilometer (Kligler & Mer, 1930,1931). Dit is typisch klasse III migratie (zie hoofdstuk 2).
- Voorbeelden uit Utah (Rees, 1945) en Australie (Hamlyn-Harris, 1933) tonen aan dat met de wind mee afstanden van tientallen (tot 98 km) afgelegd worden. Ze zouden ook weer terugvliegen naar hun broedplaatsen (*Aedes vigilax* in Australie).

- Exemplaren van dezelfde soort kunnen ver weg vliegen (*Aedes taeniorhynchus* in Georgia) tot 34 km, terwijl 90% van de teruggevangen vrouwtjes niet verder dan 6,5 km vlogen (Bidlingmayer & Schoof, 1957)
- *Aedes vexans* kan via de wind honderden kilometers ver komen (tot 750 km) (Horsfall, 1954).

Tabel 3.1. Geobserveerde vliegafstanden afgelegd in de natuur (Naar Hockin 1953 in: Johnson, 1969 tenzij anders vermeld)

Soort	(Maximale) vlucht-range vanaf voortplantingsplek (mijlen tenzij anders vermeld)	Effectieve vlucht-range vanaf voortplantingsplek (mijlen tenzij anders vermeld)
<i>Aedes aegypti</i>	1000 yards	
<i>Aedes bugrinacykus</i>	<15, >30	
<i>Aedes campestris</i>	10	
<i>Aedes cantator</i>	40	
<i>Aedes dorsalis</i>	>15-22	
<i>Aedes flavescens</i>	7	
<i>Aedes lateralis</i>	>30	
<i>Aedes sollicitans</i>	40-110	
<i>Aedes squamigerd</i>	38	
<i>Aedes sticticus</i>	25-30	
<i>Aedes taeniorhynchus</i> (Bidlingmayer en Schoof, 1957)	20-40 km	6,5 km
<i>Aedes vexans</i> (Horsfall, 1954)	Tot 750 km (via wind)	90-230/24 hr , 25-30
<i>Aedes vigilax</i>	20	
<i>Anopheles freeborni</i>	26	
<i>Anopheles maculipennis</i> (Ivanova, 1962)		Enige kilometers
<i>Anopheles maculipennis messeae</i>	5	
<i>Anopheles minimus</i>	5	
<i>Anopheles phaorensis</i>	45	18-28
<i>Anopheles pulcherrimus</i>		15
<i>Anopheles punctipennis</i>		10,5/dag
<i>Anopheles sacharovi</i> (Kligler en Mer, 1930)	23 km in 2 weken	3 km
<i>Anopheles vigilax</i> (Hamlyn-Harris, 1933)	98 km	Tientallen kn
Brak water soorten van <i>Anopheles</i>	15	
<i>Culex pipiens</i>	14	9,6 /dag

3.2 Simuliidae (kriebelmuggen)

Sommige *Simulium* soorten kunnen in grote aantallen over lange afstanden (10 tot 100-tallen kilometers) vliegen (Johnson, 1969), vaak gebruik makend van de wind en vliegend op grote hoogte. Simuliidae migreren na het emergeren eerst naar nieuwe habitats, en gaan daar dan op zoek naar een bloedmaaltijd (de vrouwtjes) voordat de eieren worden afgezet. Na de bloedmaaltijd vliegen de adulten niet ver meer.

Tabel 3.2 Vluchtranges van Simuliidae (uit Johnson 1969)

Soort	Maximale vlucht-range vanaf voortplantingsplek (km)	Effectieve vlucht-range vanaf voortplantingsplek (km)
Simulium arcticum	130-150	80
Simulium jenningsi		32-50
Simulium columbaschense*	145	80
Simulium damnosum	36	
Simulium griseicolle**	>80	
Simulium luggeri		42
Simulium spp.	32	
Simulium venustum	6	800 m per dag
Simulium vittatum		37

* vanaf voorplantingshabitats bij Donau, vliegend op de wind

** vanaf voortplantingshabitats bij de Nijl, vliegend op de wind

3.3 Ceratopogonidae

Ceratopogonidae soorten dispergeren normaal gesproken niet ver en het liefst wanneer er geen wind is.

Tabel 3.3 Vluchtranges van Simuliidae (uit Johnson 1969)

Soort	Waargenomen vliegafstand (km)
Culicoides furens	0.8
Culicoides variipennis	3.25
<u>Culicoides impunctatus*</u>	80 meter

* Schotse midges. Op 250 yard afstand is dichtheid al 1/1000 geworden.

3.4 Vedermuggen – Chironomidae

Williams (1989) stelt dat Chironomiden-drift een actief dispersie en kolonisatiemechanisme is ten behoeve van populatiere-distributie en habitatselectie. In het onderzoek is drift van Chironomidae larven aangetoond, in de rivier Chew in Engeland, in veel grotere mate dan eerst gedacht werd, zelfs in langzaam stromend water (< 0,2 m/s). Eerste en tweede instar larven domineerden de drift, vooral van de subfamilies Orthocladiinae, Chironomini en Tanytarsini.

4 Plecoptera- Steenvliegen

Van steenvliegen is niet veel bekend. Er zijn dispersieonderzoeken in de literatuur gevonden uit Engeland en Finland. Onderstaand een overzicht van de gevonden informatie over specifieke soorten.

Vier dominante soorten (*Leuctra fusca*, *Leuctra nigra*, *Leuctra hippopus* en *Nemurella pictetii*) vertegenwoordigden 96% en 95% van de emergerende respectievelijk lateraal (loodrecht op rivier) dispergerende steenvliegen uit een Engels riviertje (zuur en ijzerrijk, 1.5 m breed). De emergentieperiode van *Leuctra*-soorten is duidelijk afgebakend (circa 4 maanden vanaf eerste emergentie, startdatum soortafhankelijk). Van *N. pictetii* langer en onregelmatig. Over het geheel gezien emergeerden meer vrouwtjes (1285) dan mannetjes (740). Boven land werden significant meer vrouwtjes dan mannetjes gevangen van *L. fusca* en *L. nigra*. (Petersen *et al.*, 1999).

Petersen *et al.* (1999) suggereren dat de meerderheid van de volwassen steenvliegen dichtbij de rivier blijft en 50% en 90% van de individuen minder dan 16 respectievelijk tot maximaal 51 m landinwaarts vliegen. Enkele individuen vlogen verder en lange afstands-dispersie kan niet uitgesloten worden. Vliegafstanden van 60 m tot enkele km zijn gerapporteerd (o.a. Kuusela & Huusko, 1996 in: Petersen *et al.*, 1999), maar kan samenhangen met toevalligheden zoals driften op de wind en/of attractie door licht.

Tabel 4.1 Vluchtranges van Plecoptera (uit Petersen *et al.* 1999)

Soort	Waargenomen meest voorkomende vliegafstand (m)
<i>Leuctra fusca</i>	15 (50%) / 45 (max)
<i>Leuctra nigra</i>	16 .. 50 ..
<i>Leuctra hippopus</i>	14 .. 41 ..
<i>Nemurella pictetii</i>	15 .. 43 ..

Echter, korte afstand dispersie moet gezien worden in het licht van de levenscyclus van steenvliegen. Adulten leven relatief lang (35-60 dagen). Daaruitvolgend zouden steenvliegen een aantal keren van habitat kunnen wisselen in die tijd, afhankelijk van het stadium van volwassenheid. Na emergentie kunnen ze landinwaarts dispergeren om te paren, voeden en rusten, waarna vervolgens de vrouwtjes terugkeren naar de rivier om eieren af te zetten (Klasse 2 strategie, hoofdstuk 2). Mannetjes hebben geen reden om terug te keren. Deze hypothese wordt ondersteund door het feit dat net uitgekomen *L. nigra* met onrijpe eieren naast de rivier gevangen zijn en vrouwtjes met rijpe eieren verder landinwaarts. Veranderingen in de sex-ratio boven de rivier (vrouwtjes dominant later in het seizoen) is nog een aanwijzing hiervoor (Petersen *et al.*, 1999).

5 Ephemeroptera – Haften

Over haften is in de beperkte beschikbare tijd een minimale hoeveelheid informatie aangetroffen met betrekking tot dispersie en migratie van deze groep. Met die kanttekening wordt onderstaande specifieke informatie gegeven.

Haften uit stromende wateren kunnen in het algemeen goed vliegen, maar omdat ze zo kort leven, komen ze toch niet ver. *Cloeon*-soorten zijn midden in het bos gevonden, minstens honderden meters van water dansend in het zonlicht. Het waren in dat geval algemene haften kenmerkend voor allerlei typen stilstaand water. Een afstand van 20 –25 meter wordt snel overbrugd door stilstaand watersoorten als *Caenis moesta*, *C. robusta*, *Cloeon dipterum* en wat later en in lagere aantallen ook *C. simile* (Higler & Repko, 1979).

Haften zijn op verschillende hoogtes gevangen: 60 m, 350m en (alleen overdag) op 700m hoogte (Johnson, 1969).

6 Coleoptera–Kevers

Onder kevers komen soms klasse 1 (eenrichtings migreerders) maar veel algemener klasse 2 en 3 migreerders voor (Johnson, 1969, zie ook hst 2 voor beschrijving migratieklassen). Aquatische Coleoptera hebben geografische verspreidingsgebieden van verschillende grootte, maar het is onbekend hoe dit beïnvloed wordt door de karakteristieken van verschillende habitats (Ribera en Vogler, 2000). De meest habitatbepalende factor voor waterkevers is het algemene stromingsregime, naast andere karakteristieken zoals chemische samenstelling, pH, zuurstofgehalte en voedselrijkdom van het water. Soorten lijken òf in stromend òf stilstaand water voor te komen, zowel in het larvale als meer dispersieve adulte stadium. Een onderzoek op het Iberisch Schiereiland toonde dit ook aan (Ribera en Vogler, 2000): lotische (stromend water) soorten hebben een veel kleiner verspreidingsgebied dan soorten uit stagnante wateren. Dit robuuste verband tussen habitatype en grootte van verspreidingsrange is onafhankelijk aangetoond voor: *Hydradephaga*, *Hydrophiloidea*, *Hydraenidae* en *Byrrhoidea*. Op lager niveau ook aangetoond voor *Limnebius*, *Hydraena* en *Ochtebiinia*.

Er bestaat dus een sterke correlatie tussen de verspreidingsrange en het habitatype. Stromende wateren zijn stabiele, langbestaande habitats met weinig dispersieve (aan habitat aangepaste) soorten. Stagnante wateren zijn relatief onstabiele, korter bestaande habitats met daarin meer dispersieve (minder gespecialiseerde) soorten. Dit patroon wordt veroorzaakt door dynamiek in beide habitatypen: stagnante wateren zijn minder stabiel, zullen eerder verdwijnen, wat een frequente migratie vereist van de bewonende populaties, omdat er geen directe verbinding meer is met een soortelijk habitat. Rivieren en beken daarentegen hebben een meer temporele en ruimtelijke continuïteit en zijn daarom geschikt voor populaties om langere tijd aanwezig zijn. In minder permanente habitats zullen soorten een grotere geografische mobiliteit nodig hebben, wat indirect resulteert in een groter verspreidingsrange.

De minder dispersieve soorten in stromende wateren hebben ook een gereduceerde genen-flux, waarmee de invloed van wijder verspreide voorouders geleidelijk minder wordt en de populatie genetisch geïsoleerd (Ribera en Vogler, 2000). Dit soort verschillen in populatie parameters en de frequentie van uitwisseling tussen de twee habitatypen kan ook grote invloed hebben op morfologische specialisaties (vliegvermogen). Morfologische aanpassingen van soorten in stromende wateren lijken de mogelijkheid om van habitat te wisselen te hebben gelimiteerd. Soorten in tijdelijke wateren zijn ook beter in staat te vliegen dan soorten in permanente wateren (Southwood, 1960) (Tabel 6.1), wat de bovenstaande theorie bevestigt.

Tabel 6.1 Voorbeelden van soorten insecten al dan niet in staat om te migreren in relatie tot de permanentie van het aquatisch habitat (naar Southwood, 1960 in: Johnson, 1969).

British water beetles	Aantallen soorten in permanente en temporele habitats	
	Permanent	Temporeel
Totaal aantal van soort	52	127
In staat te vliegen	13	81
Niet in staat te vliegen	20	9
Variabel	19	37

Specifiek oeversoorten van waterkevers kunnen andere dispersie-dynamiek hebben, die meer afhangt van de waterpeilfluctuaties dan van het al dan niet stromen van het water (Ribera en Vogler, 2000).

De meeste Dytiscidae die pas uitgekomen zijn, vliegen direct (>50% meer in vergelijking met niet-vliegers van dezelfde soort). Sommige Dytiscidae en Hydrophilidae hebben echter niet of slecht ontwikkelde vliegspijeren (neotonie). Gyrinus metaboliseert snel brandstof (koolhydraten i.p.v. vet). Kevers vliegen op verschillende hoogten (Tabel 6.2)

Tabel 6.2 Dagvangsten waterkevers (Johnson, 1969)

Soortgroep	Hoogte van dagvangsten en aantal waarnemingen
<u>Haliplidae</u>	350 en 700 m (1x, 1x)
<u>Dytiscidae</u>	70 en 350 m (6x, 1x)
<u>Helodidae</u>	70, 350, 1.750 m (7, 2, 1x)
<u>Hydrophilidae</u>	70, 350, 700 en 1.750 m (22, 1, 2, 1x)
<u>Heteroceridae</u>	70 tot 1000 m (23, 1, 2, 2x)

7 Trichoptera– Kokerjuffers

Kokerjuffers behoren tot de klasse 1 migreerders (emigratie zonder terugkeer). De adulten leven maar 1 seizoen. Ze emergeren op de voortplantingsplek, dispergeren, leggen eieren en gaan dood (Johnson, 1969). Vrouwtjes van veel kokerjuffersoorten vliegen stroomopwaarts voorafgaand aan de eiafzetting (ovipositie). Dagvangsten zijn gedaan op hoogtes van 60 m (2x) en 1.500 m (1x) (Johnson, 1969)

In een Canadees onderzoek bleek de dispersie door kokerjuffers vanaf de oever van een rivier/meer landinwaarts beperkt (Kovats *et al.*, 1996). De terugvangsten van kokerjuffers namen meer dan exponentieel af met de afstand vanaf de oever. De gemiddelde dispersieafstand varieerde tussen 0,6 tot 1,8 km. Kleinere soorten kwamen minder ver. In oudere onderzoeken zijn bij nacht vliegende *Limnephilidae* gevangen tot ongeveer 2 mijl (ca 3 km) vanaf het voortplantingshabitat, wat aangeeft dat dispersie door te vliegen een natuurlijk, individueel gedragspatroon van de adulten is en dat zij bijna meteen na het uitkomen dispersievluchten maken van het voortplantingshabitat vandaan (Crichton, 1961 in: Johnson, 1969).

Hydropsyche contubernalis heeft zich als eerste *Hydropsyche*-soort opnieuw kunnen vestigen in de Rijn na de grote verontreinigingen van de zestiger en zeventiger jaren van de vorige eeuw. Vanuit Duitsland is de soort in enkele jaren tot het hele traject op Nederlands gebied doorgedrongen (1976 Bonn, 1977 Nederlandse grens) (Engels *et al.*, 1996).

Micropterna sequax, *Micropterna lateralis* en *Stenophylax permistus* leven vaak met een tiental andere soorten Stenophylacini in temporaire beekjes in zuid Frankrijk. Zij overzomereren in grotten en leggen afstanden af van 10-20 km (Bitch & Frochot, 1962). Er zijn 12 waarnemingen van *S. permistus* langs de kust van Zuid-Holland en Zeeland, waarbij vermoedelijk veel grotere afstanden zijn afgelegd (verspreidingskaarten Higler).

Halesus radiatus is gevonden 3.8 en 4.3 km van het punt waar ze losgelaten zijn (Svensson, 1972 in Wiberg-Larsen, 1996)

Op lichtschepen op zee (vele mijlen uit de kust) worden kokerjuffers gevonden (Clarke, 1903).

Twee dominante soorten (*Plectrocnemia conspersa* en *Potamophylax cingulatus*) vertegenwoordigden 63% van de lateraal dispergerende kokerjuffers uit een Engels riviertje (zuur en ijzerrijk, 1.5 m breed) (Petersen *et al.*, 1999). De meerderheid van de individuen blijft in de buurt van het water (tot ca 20 m, enkele individuen vliegen verder landinwaarts). De dispersie theorie van Steenvliegen zou ook opgaan voor deze kokerjuffers.

In nieuw-gegraven plasjes bij het Breede Water (afstand 20-25 m) kwamen in het tweede jaar van het bestaan larven van *Limnephilus rhombicus*, *L. affinis*, *L. vittatus* en *Mystacides* sp. (huisjes) voor. Dat betekent dat eieren direct in het eerste jaar gelegd zijn. Er werd één huisje van *Oecetis furva* in het derde jaar gevonden. (Higler & Repko, 1979)

Houghton (2002) vond dat *Pycnopsyche*-mannetjes (Limnephilidae) niet meer werden aangetrokken door de feromonen van vrouwtjes van dezelfde soort, die op een afstand van 270 km leefden, gescheiden door bossen. Hij noemt dit feromonendialect en het is een vorm van reproductieve isolatie.

Winchester *et al.* (2002) onderzochten de verspreiding van kokerjuffers vanaf een beek met malaisevallen die op 10 meter van elkaar waren geplaatst tot een afstand van 80 m van de beek. Limnephilidae aantallen namen scherp af in de eerste 10 m en werden nog af en toe gevonden tot 80 m. Philopotamidae namen sterk af tot 20 m en werden in wisselende aantallen nog gevonden tot 80 m. Rhyacophilidae hadden lage aantallen bij aanvang en deze aantallen namen heel geleidelijk af. In secundair bos waren de aantallen langs de beek hoger dan in primair bos. Factoren als grondtemperatuur en windsnelheid waren nogal verschillend in de twee bostypen. Een sterke afname van aantallen met de afstand tot de beek is ook gevonden door Collier & Smith (1998), maar in andere studies zijn bepaalde soorten ver van de beek nog in hoge aantallen gevonden (Kovats *et al.*, 1996; Jackson & Resh, 1989).

Wiberg-Larsen (1996) ving kokerjuffers met lichtvallen in Denemarken. De wateren waaruit de kokerjuffers zouden moeten komen bevonden zich alle binnen een straal van een kilometer. Hij vond 60 soorten. *Limnephilus flavicornis* was de talrijkste (49.1%), daarna *Glyptotaelius pellucidus* (9,8%). Ei-dragende vrouwtjes van *Hydroptila sparsa*, *Hydropsyche pellucidula* en *Polycentropus flavomaculatus* zijn gevangen 8 km van hun broedplaats.

Tabel 7.1 Vluchtranges van Trichoptera

Soort	Waargenomen vliegafstand
<i>Halesus radiatus</i>	3,8 en 4,3 km
<i>Hydroptila sparsa</i> , <i>Hydropsyche pellucidula</i> en <i>Polycentropus flavomaculatus</i>	8 km
Limnephilidae	3 km
<i>Plectrocnemia conspersa</i> en <i>Potamophylax cingulatus</i>	20m landinwaarts
Philopotamidae	20-80 m landinwaarts
Stenophylacini	10-20 km

8 Odonata - Libellen

Terwijl dispersiegedrag van vele gevleugelde insectensoorten veel aandacht hebben gekregen, zijn de dispersiekenmerken van Odonota weinig beschreven (Conrad *et al.*, 1999). Toch is meer dan een eeuw al bekend dat libellen in onvolwassen stadium migreren direct na het emergeren. Er zijn waarnemingen van migratie van soorten van *Libellula sp.*, *Aeshna sp.*, *Leucorrhinia sp.*, *Gomphus sp.* en *Sympetrum sp.* (Johnson, 1969). Veel libellensoorten brengen een groot deel van hun reproductieve leven niet in of bij het water door. Libellen zijn de snelste vliegers van alle insecten. Glick (1939) rapporteerde voor *Austrophlebia costalis* 60 mijl/hr, maar volgens Hocking (1953) moet dit 36 mijl/hr zijn.

Nogal wat soorten (of alle?) migreren direct na emergentie in het onvolwassen stadium (tenerale stadium) om niet meer terug te keren (Klasse I strategie) (Longfield, 1948). Adulte vrouwtjes maken meer heen- en terugvluchten tussen opeenvolgende oviposities (Corbet, 1962) Klasse II. Het uitvliegen van libellen in teneraal stadium is waargenomen voor *L. quadrimaculata* mann. en vr. (Federley, 1908), *L. depressa*, *Leucorrhinia pectoralis*, *L. rubicunda*, *Aeshna juncea*, *Somatochlora metallica*, *Cordulia aenea* (Fraenkel, 1932). *Anax junius* migreert massaal na uitkomen (Root, 1912). Migratie in het uitgekomen stadium is ook waargenomen bij *Aeshna mixta*, *Gomphus vulgatissimus* en *Sympetrum fonscolombii* (Fraser, 1945). *Hemigomphus heteroclitus* vloog weg binnen 10 minuten na emergentie (Tillyard, 1917).

Behalve vaak geregistreerde tenerale vluchten zijn er ook vluchten van volwassen dieren. Migratie vaak in copula (*Sympetrum meridionalis*) in groepen van duizenden 2-3 m boven het zand (Grassé, 1932) Longfield (1948 nam een massa-invasie waar van *Sympetrum striolatum* in Zuid Ierland, afkomstig van Spanje, Portugal of NW Frankrijk. Massavluchten zijn aggregatievluchten van dieren die ovipositieplekken zoeken (Corbet, 1962), vaak optredend na een periode van een paar warme dagen (Fraenkel, 1932). Als er veel libellen tegelijk uitkomen, gebeurt dit vaak in een korte periode (bijv. *Anax imperator* 50% emergentie in 3 dagen (Corbet & Corbet, 1958), terwijl dit normaal meer gespreid in de tijd gebeurt bijv. *Sympetrum striolatum* (Corbet, 1956). Winter diapauze van grote larven van niet-migrerende soorten (*Pyrrhosoma nymphula*) veroorzaakt gelijktijdig uitkomen (meeste binnen 10 dagen): *Lestes sponsa* heeft winter diapauze in eistadium, uit het ei in voorjaar en verspreide emergentie: *Aeshna cyanea* heeft geen diapauze, 50% emergentie in 25 dagen (Corbet & Corbet, 1958)

De eerste vlucht van *Anax imperator* begint met een korte vlucht ("lifting") en ze stijgen dan langzaam voor het wegvliegen, dikwijls een weg zoekend tussen de takken van bomen tot ze ongeveer 1 m boven obstakels zijn. Daarna nemen een gemeenschappelijke koers (Corbet, 1957b). *Anax junius* zou waargenomen zijn op een hoogte van 2500 m (Glick, 1957)

Hoewel het aannemelijk lijkt dat vooral de onvolwassen vrouwtjes migreren, constateerden Conrad *et al.* (1999) in hun onderzoek naar dispersiegedrag van 7

Odonata soorten in een netwerk van 11 plassen in Engeland dat noch het levensstadium (al dan niet geslachtsrijp) noch het geslacht significant invloed had op het dispersiegedrag. De grootte van de plassen varieerde van ca. 600 tot 1300 m² en ze lagen 30 tot 860 m uit elkaar. De meeste soorten bleven in hun voortplantingshabitat, sommigen bewogen zich over lange afstanden (vooral de grotere soorten). De meeste individuen verplaatsten zich niet ver, maar enkele kunnen ver komen. De soort die het meest disperseerde (ca 50%) en het verst kwam was *Sympetrum sanguineum*.

In pas gegraven duinplasjes op afstand van 20 en 25 m van het Breede water werden direct in het eerste jaar al larven van *Ischnura elegans* gevonden (Higler & Repko, 1979).

9 Heteroptera – Wantsen

Waterwantsen zijn bijna allemaal goede vliegers, die goed in staat zijn nieuwe wateren snel te koloniseren (Higler & Repko, 1979).

In wezen is elke vlucht van Corixidae uit een vijver/plas een migratie in de ecologische zin dat een voortplantingshabitat wordt verlaten en een nieuw habitat gevonden kan worden. In noord Europa migreren juveniele vrouwtjes Corixidae in het voorjaar, na overwintering en sexueel nog onvolwassen, terwijl het habitat nog best geschikt is voor voortplanting. Maar in de zomer vliegen de vrouwtjes van de nieuwe generatie in verschillende ontwikkelingsstadia en zelfs nog als ze volwassen zijn als de leefomstandigheden in de vijver/plas ongeschikt worden (Young 1963 en 1965a in: Johnson 1969). Of de voorjaarsvluchten langduriger zijn dan de zomervluchten en men meer kan spreken van migratiegedrag is niet bekend.

Corixa scotti en *Corixa castanea* zijn soorten die één generatie per jaar hebben in Engeland. Ze emergeren als adulten in de zomer en overwinteren in vijvers en plassen in onvolwassen niet geslachtsrijpe toestand (klasse III strategie, zie hoofdstuk 2). Deze vrouwtjes worden volwassen in het voorjaar. *Sigara falleni* en *Sigara dorsalis* hebben twee generaties per jaar. Adulten van de eerste generatie emergeren in het begin van de zomer en worden geslachtsrijp, de vrouwtjes zetten hun eieren af en zijn daarna niet meer geslachtsrijp. Ze overwinteren in vijvers en plassen tot het volgende voorjaar. De mannetjes van alle genoemde soorten worden geslachtsrijp in zomer en herfst en blijven dat ook in de winter. Migratie door deze soorten is niet beperkt tot zomer en herfst, maar komt ook voor in voorjaar bij relatief lage temperaturen. Young meent dat de voorjaarsmigratie gedwongen is en de zomermigraties alleen als de omstandigheden sterk verslechteren.

Corixidae vliegen weg bij hoge populatiedichtheden (Brown, 1954). De trigger om uit het water weg te vliegen zijn vooral klimatologische factoren: temperatuur en atmosferische druk (Poisson *et al.*, 1957), hoge temperatuur, ondiep water en overpopulatie (Popham, 1962), felle zon en hoge temperatuur bij kalm weer (Fernando, 1959).

Sigara falleni en *S. dorsalis* overwinteren als adult en verlaten het water in maart/april (Young, 1963). *Corixa punctata* idem, maar het vrouwtje is sexueel ontwikkeld al het vliegt. *Sigara distincta* reageert buiten het water op licht. *Corixa punctata* en *Sigara nigrolineata* vliegen in een spiraal tot een hoogte waarop ze onzichtbaar zijn en verspreiden zich dan op de wind (Macan, 1939; Lansbury, 1961).

Sommige Corixidae, die normaal ongevleugeld zijn, produceren af en toe individuen die wel kunnen vliegen (Brown, 1951; Young, 1963). *Ranatra*, *Nepa* en *Naucoris* hebben vleugels, maar in afnemende volgorde verminderde vliegspijeren (Poisson, 1921). Vliegspijeren van *Nepa* autolyseren in laat larvaal en vroeg adult stadium (Hamilton, 1931).

Velia caprai rent of vliegt in de morgen zodanig dat het licht op zijn linkerkant schijnt en na 12 uur van rechts. Daardoor vliegt ie constant in één richting (kan noord of zuid zijn) Birukow, 1960). Verschillende individuen hebben verschillende richtingen!

Tabel 9.1 Waargenomen vlieghoogten van wantsen

Soortgroep	Waargenomen hoogte
Corixidae	65 tot 1.800 m (25, 14, 6, 2, 2x)
Hebridae	65, 350, 700 m (6, 1, 1x)
Veliidae	65 m (2x)
Gerridae	35 m (1x)
Hydrometridae	70 m (1x)
Mesoveliidae	70 m (1x)

Gerridae zijn op zee gevangen 1300 km uit de kust (2x), 1200 km (2x) en 600 km (30x) Gressitt et al., 1962).

In Nederland is kolonisatie door drie soorten *Notonecta* waargenomen in een pas gegraven vijver in Leersum: *N. maculata* als algemeenste (dichtbijzijnde beek), *N. obliqua* (Leersumse plassen: 8 km?) en *N. glauca*. (een enkel exemplaar).

10 Conclusies en discussie

Dit literatuuronderzoek naar dispersie en migratie van aquatische insecten (met name de soorten met vliegende adulten) heeft een overzicht opgeleverd van de verschillende vormen van migratie (strategieën) en kenmerken daarvan. Er is ingegaan op de eigenschappen van de soorten zelf (o.a. vermogen tot vliegen) maar ook van de te koloniseren habitats (o.a. stabiel of instabiel, ruimtelijke afstand, verstoringfrequentie) die bepalend zijn voor succesvolle migratie en kolonisatie. Klimatologische factoren (temperatuur, windsnelheid, luchtvochtigheid) en in mindere mate biologische factoren (vooral de van nature aanwezige drive om direct na het uitkomen uit te vliegen), zijn van groot belang voor het starten van migratievluchten. Met name de nog niet volwassen vrouwtjes vertegenwoordigen het grootste deel van de migrerende individuen, op zoek naar een plaats om te paren en eieren af te gaan zetten.

Wanneer als gevolg van migratie er in een verspreidingsgebied individuele, dat wil zeggen zelfstandige en vaak ook genetisch verschillende populaties ontstaan, spreekt men van dispersie. Dispersie in beken en rivieren kan stroomopwaarts en stroomafwaarts plaatsvinden, maar ook landinwaarts. De openheid van het landschap langs de beken beïnvloedt de dispersie van soorten, speciaal van zwakke vliegers. Oevervegetatie kan een barrière vormen of juist een corridor. De samenhang van het landschap is een belangrijke factor in de populatiedynamica. Via landinwaartse dispersie vormt aquatische macrofauna ook een input van energie en voedsel in het terrestrische voedselweb.

In het algemeen kan gesteld worden dat een aantal groepen aquatische insecten zeer goede migreerders zijn. Er is gekeken naar gemiddelde en maximaal afgelegde vliegafstanden van verschillende soorten. Dit varieert van enkele meters tot tientallen kilometers. Een eventueel te kiezen schaalniveau voor het modelleren van dispersie van aquatische macrofauna is daarom ook moeilijk aan te geven. Bovendien zijn de migratie- en dispersiecapaciteiten per taxon zo verschillend dat het fragmentarische onderzoek dat nu bekeken is in deze studie niet zomaar doorvertaald kan worden.

De dynamiek van dispersie en migratie kan een antwoord geven op vragen omtrent herstel van verstoorde habitats of kolonisatie van nieuwe/tijdelijke wateren. De versnipperingsgevoeligheid van macrofauna is waarschijnlijk niet vergelijkbaar met die van organismen zoals vissen en zoogdieren in en langs het water. Een minimale habitatgrootte al evenmin. Er vindt vooral pleksgewijze (patchy) dispersie en kolonisatie plaats. Zodra ergens water is (of komt) zal kolonisatie van de meeste aquatische macrofauna (in een bepaalde volgorde) binnen enkele jaren wel op gang zijn maar nog niet met de gewenste soorten (kan 10tallen jaren duren voordat een volledig stabiele levensgemeenschap hersteld/gevestigd is), inclusief de niet vliegende soorten die zich met andere dieren mee laten vervoeren.

Het kiezen van macrofaunaindicatoren voor LARCH (bijvoorbeeld de doelsoorten van de Aquatische Natuurdoeltypen) zou inhouden dat er nog autecologisch onderzoek gedaan moet worden voor ca. 20 soorten.

Literatuur

- Anholt, B. R. (1995). "Density dependence resolves the stream drift paradox." *Ecology* **76**(7): 2235-2239.
- Braverman, Y. and F. Chechik (1996). "Air streams and the introduction of animal diseases borne on Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae) into Israel." *Revue Scientifique et Technique Office International des Epizooties* **15**(3): 1037-1052.
- Brooks, S. S. and A. J. Boulton (1991). "Recolonization dynamics of benthic macroinvertebrates after artificial and natural disturbances in an Australian temporary stream." *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **42**(3): 295-308.
- Browne, L. B. (1974). *Experimental analysis of insect behaviour*. Experimental analysis of insect behaviour, Canberra City, Australia.
- 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**(2): 338-346.
- Clobert, J., E. Danchin, et al. (2001). *Dispersal*, Oxford University Press.
- Collier, K.J. & J.B. Smith, 1998. Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 361: 53-65.
- Crichton, M.I., 1961. Observations on the longevity and dispersal of adult Limnephilidae (Trichoptera). *Proc. XI Int. Congr. Ent. (Vienna, 1960)* 1: 366-371.
- Crichton, M.I., 1965. Observations on captures of Trichoptera in suction- and light-traps near Reading, Berkshire. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*. 40: 101-108.
- Conrad, K. F., J. H. Willson, et al. (1999). "Dispersal characteristic of seven odonate species in an agricultural landscape." *Ecography* **22**: 525-531.
- De Moor, F. C. (1992). "Factors influencing the establishment of aquatic insect invaders." *Trans. R. Soc. S. Afr.* **48**(1): 141-158.
- Engels, S., D. Neumann, et al. (1996). "Waiting for Hydropsyche - Why has only one of at least four local Hydropsyche species returned into the Lower River Rhine?" *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **113**(Large Rivers 10): 313-317.
- Higler, L.W.G. & F.F. Repko, 1979. Hydrobiologisch onderzoek in twee nieuw-gegraven plasjes bij het Breede Water. RIN-excursierapport. 6 pp.
- Houghton, D.C., 2002. Sex pheromones in *Pycnopsyche guttifer* (Walker) and *P. lepida* (Hagen) (Trichoptera: Limnephilidae): evidence for pheromonal dialects. *Proc. 10th Int. Symp. Trichoptera*. 47-54.
- Greenwood, M. T., M. A. Bickerton, et al. (2001). "Assessing adult Trichoptera communities of small streams: a case study from Charnwood Forest, Leicestershire, UK." *Aquatic conservation marine and freshwater ecosystems* **11**(2): 93-107.
- Griffith, M. B., E. M. Barrows, et al. (1998). "Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments." *Ann. Entomol. Soc. Am.* **91**(2): 195-201.

- Hughes, J. M., S. E. Bunn, et al. (2000). "A hierarchical analysis of the genetic structure of an aquatic insect *Bungona* (Baetidae : Ephemeroptera)." *Heredity* **85**(6): 561-570.
- Hughes, J. M., S. E. Bunn, et al. (1998). "Dispersal and recruitment of *Tasiagma ciliata* (Trichoptera: Tasiimiidae) in rainforest streams, south-eastern Australia." *Freshwat. Biol.* **39**(1): 117-127.
- Jackson, J. K. and V. H. Resh (1989). "Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern California stream." *Environ. Entomol.* **18**(2): 278-283.
- Johnson, C.G., 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Methuen & Co Ltd, London . 763 pp.
- Kovats, Z. E., J. J. H. Ciborowski, et al. (1996). "Inland dispersal of adult aquatic insects." *Freshwater Biology* **36**: 265-276.
- Kuusela, K. and A. Huusko (1996). "Post-emergence migration of stoneflies (Plecoptera) into the nearby forest." *Ecological Entomology* **21**: 171-177.
- Marchant, R., P. S. Lake, et al. (1991). "Longitudinal variation in recolonization rates of macroinvertebrates along an upland river in south-eastern Australia." *Freshwat. Biol.* **25**(2): 349-356.
- Macan, T.T., 1939. Notes on the migration of some aquatic insects. *J. Soc. Br. Ent.* 2: 1-6.
- Palmer, M. A., J. D. Allan, et al. (1996). "Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates." *TREE* **11**(8): 322-326.
- Peckarsky, B. L., B. W. Taylor, et al. (2000). "Hydrologic and behavioral constraints on oviposition of stream insects: implications for adult dispersal." *Oecologia* **125**: 186-200.
- Petersen, I., J. H. Winterbottom, et al. (1999). "Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, UK." *Freshwater Biology* **42**(3): 401-416.
- Ribera, I. and A. P. Vogler (2000). "Habitat type as a determinant of species range sizes: the example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera." *Biological Journal of the Linnean Society [Biol J Linn Soc]* **71**(1): 33-52.
- Sode, A. and P. Wiberg-Larsen (1993). "Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook." *Freshwat. Biol.* **30**: 439-446.
- Usseglio-Polatera, P., 1985. Evolution des peuplements de Trichopteres et d'Ephemeropteres du Rhone a Lyon (1959-1982). These, Lyon. 451 pp.
- Winchester, N.N., A.P. Nimmo & S.F. Cross, 2002. Riparian reserve zones: comparison of adult Trichoptera communities in area of ancient Sitka spruce rain forest and adjacent second growth. *Proc. 10th Int. Symp. Trichoptera.* 625-640.
- Williams, C. J. (1989). "Downstream drift of the larvae of Chironomidae (Diptera) in the River Chew, S.W. England." *Hydrobiologia* **183**: 59-72.

Geciteerd uit Johnson (1969):

- Bidlingmayer, W.L. & H.F. Schoof, 1957. The dispersal characteristics of the salt-marsh mosquito *Aedes taeniorhynchus* (Wiedemann) near Savannah, Georgia. *Mosquito News* 17: 202-212.
- Birukow, G., 1960. Innate types of chronometry in insect orientation. *Cold Spring Harb Symp. quant. Biol.* 25: 403-412.
- Brown, E.S., 1951. The relation between migration rate and type of habitat in aquatic insects with special reference to certain species of Corixidae. *Proc. zool. Soc. Lond.* 121: 539-545.
- Brown, E.S., 1954. Report on Corixidae (Hemiptera) taken in light-traps at Rothamstead Experimental Station. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 29: 17-22.
- Clarke, W.E., 1903. *Vanessa cardui* and other insects at the Kentish Knock lightship. *Entomol. mon. Mag.* 39: 289-290.
- Corbet, P.S., 1956. The life-histories of *Lestes sponsa* (Hausemann) and *Sympetrum striolatum* (Charpentier)(Odonata) *Tijdschr. Ent.* 99: 217-229.
- Corbet, P.S., 1957. The life history of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J. Anim. Ecol.* 26: 1-69.
- Corbet, P.S., 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London. 247 pp.
- Corbet, P.S. & S.A. Corbet, 1958. Emergence of a summer species of dragonfly. *Nature, Lond.* 182: 194.
- Federley, H., 1908. Enige Libellulidenwanderingen über die Zoologische Station bei Tvärminne. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.* 31: 1-37.
- Fernando, C.H., 1959. The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 2. Hemiptera (The water bugs) *Ceylon J. Sci. biol. Sci.* 2: 5-32.
- Fraenkel, G., 1932. Die Wanderungen der Insekten. *Ergebn. Biol.* 9: 1-238.
- Fraser, F.C., 1945. Migration of Odonata. *Entomologist's mon. Mag.* 81: 73-74.
- Glick, P.A., 1939. The distribution of insects, spiders and mites in the air. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.* No 673. 150 pp.
- Glick, P.A., 1957. Collecting insects by airplane in southern Texas. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.* No. 1158. 28 pp.
- Grassé, P., 1932. Observations et remarques sur les migrations d'Odonates. *Soc. ent. Fr., Livre du Centenaire.* 729 pp.
- Gressitt, J.L., J. Coatsworth & C.M. Yoshimoto, 1962. Air-borne, insects trapped on 'Monsoon Expedition'. *Pacif. Insects* 4: 319-323.
- Hagen, H., 1861. Über Insektenzüge. *Stettin. ent. Ztg.* 22; 73-83.
- Hamilton, M.A., 1931. The morphology of the water scorpion, *Nepa cinerea* Linn. (Rhynchota, Heteroptera). *Proc. zool. Soc. Lond.* (1931): 1067-1136.
- Hamlyn-Harris, R. 1933. Some ecological factors involved in the dispersal of mosquitos in Queensland. *Bull. ent. Res.* 24: 229-232.
- Hartland-Rowe, R. 1955. Lunar rhytm in the emergence of an ephemeropteran. *Nature, Lond.* 176: 657.
- Hocking, B., 1953. The intrinsic range and speed of flight of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 223-345. Horsfall, W.R., 1954. A migration of *Aedes vexans* Meigen. *J. econ. Ent.* 47: 544.
- Ivanova, L.V., 1962. On the natural laws of *A. maculipennis* distribution in villages depending on ground relief. *Proc. XI Int. Congr. Ent. (Vienna, 1960)*, 26-9.

- Klassen, W. & E. Hocking, 1964. The influence of a deep river valley system on the dispersal of *Aedes* mosquitos. *Bull. ent. Res.* 55: 289-304.
- Kligler, I.J. & G. Mer, 1930. Studies on malaria. VI. Long range dispersion of *Anopheles* during the prehibernating period. *Riv. Malar.* 9: 363-374.
- Kligler, I.J. & G. Mer, 1931. Studies on malaria. VII. The migration of infected *A. elutus* at various seasons of the year. *J. prev. Med., Baltimore* 5: 401-407.
- Kovats, Z.E., J.J.H. Ciborowski & L.D. Corkum, 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwat. Biol.* 36: 265-276.
- Lansbury, I., 1961. Note on migrating Coleoptera. *Entomol. mon. Mag* 96: 180.
- Longfield, C., 1948. A vast immigration of dragonflies into the south coast of Co. Cork. *Ir. Nat. J.* 9: 133-141.
- Pajunen, V.L., 1962. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v.d. Lind. (Odon., Libellulidae) *Ann. zool. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo* 24: 1-79.
- Poisson, R., 1921. Recherches sur le déterminisme de la perte de la faculté du vol chez les Hémiptères aquatiques. *C. r. hebd. Séanc Acad. Sci., Paris* 172: 1322-1324.
- Poisson, R., G. Richard & G. Richard, 1957. Contribution à l'étude de l'essaimage des Corixidae (Hémiptères Héteroptères Aquatiques). *Vie Milieu* 8: 243-252.
- Popham, E.J., 1962. Migration and flight range of water bugs with special reference to the Corixidae. *Proc. XI Int. Congr. Ent. (Vienna, 1960)* 3: 41-43.
- Rees, D.M., 1945. Notes on mosquito migration in Salt Lake City in 1945. *Mosquito News* 4: 134.
- Richardson, N.M., 1907. The migration of aquatic Hemiptera. *Entomol. mon. Mag.* 43: 105-6.
- Root, F.M., 1912. Dragonflies collected at Point Pelee and Pelee Island, Ontario, in the summers of 1910 and 1911. *Can. Ent.* 44: 208-209.
- Southwood, T.R.E., 1960. The flight activity of Heteroptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 112: 173-220.
- Tillyard, R.J., 1917. *The biology of dragonflies.* Cambridge Univ. Press. 396 pp.
- Young, E.C., 1963. Studies on flight muscle polymorphism in Corixidae (Hemiptera-Heteroptera). Ph.D. Thesis, London univ.
- De Zulueta, J., 1950. Biology of adult mosquitoes in eastern Colombia. *Nature, Lond.* 166: 180.