

Functioneel ecologische voorwaarden voor hotspots van biodiversiteit

Functioneel ecologische voorwaarden voor hotspots van biodiversiteit

Verspreiding van cryptobiota met zweefvliegen (*Syrphidae*) als voorbeeld

G. Jagers op Akkerhuis

D. Lammertsma

G. Martakis

A. van den Berg

Alterra-rapport 937

Alterra, Wageningen, 2004

REFERAAT

Jagers op Akkerhuis, G.¹, D. Lammertsma¹, G. Martakis¹, A. van den Berg¹, 2004. *Functioneel ecologische voorwaarden voor hotspots van biodiversiteit; Verspreiding van cryptobiota met zweefvliegen (Syrphidae) als voorbeeld*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 937. 74 blz. 13 fig.; 2 tab.; 8 ref.

In de nota Natuur voor mensen, mensen voor natuur ('NvM', LNV 2000) geeft de overheid aan dat het streven is om in 2020 de condities voor duurzame instandhouding van alle soorten in Nederland te garanderen. Het is niet waarschijnlijk dat dit doel voor alle minimaal 35000 individuele soorten in Nederland haalbaar is. In plaats daarvan, onderzoeken we in dit rapport de mogelijkheid tot het karakteriseren van functionele randvoorwaarden voor hotspots van biodiversiteit. Hiertoe wordt een groep voorbeeldorganismen, de zweefvliegen, ingedeeld in functionele groepen op basis van verschillen in ecologische eisen. Vervolgens wordt met behulp van verspreidingskaarten (EIS-Nederland) onderzocht waar ruimtelijk de hotspots voor deze functionele groepen liggen.

In deze studie laten we zien, dat verschillen in ecologische wensen (de ecologische groepen) zich vertalen in verschillen in verspreidingspatronen van de soorten. Dit biedt de mogelijkheid om per ecologische groep gebieden aan te wijzen die voldoen aan de functionele randvoorwaarden van de soorten, de 'functionele hotspots'.

Op basis van de resultaten van deze studie doen we voorstellen om techniek geschikt te maken voor een lokale aanpak, door meer gedetailleerd onderzoek te doen naar de relatie tussen de verspreiding van ecologische groepen en de fijnmazige verspreiding van habitattypen in Nederland, en voor het opstellen van een ecologische profiel van terreintypen, dat het belang aangeeft van het terreintype voor de verschillende ecologische groepen.

Trefwoorden: Functioneel ecologische analyse (FEA), randvoorwaarden voor hotspots, zweefvliegen, Syrphidae, verspreidingsbeelden.

ISSN 1566-7197

Foto omslag: W. van Steenis; *Eupeodes luniger*

Dit rapport kunt u bestellen door € 18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 937. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2004 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd 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

Dankwoord	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Databestanden	13
1.2 Synecologische analyse: 'zweefvlieg-gemeenschappen'	14
1.3 Functionele analyse: 'functionele groepen'	14
2 Inventarisatiegegevens van zweefvliegen (Syrphidae) in Nederland	21
3 Soortensamenstelling	25
3.1 Soortensamenstelling: Inleiding	25
3.2 Materiaal en methode	26
3.2.1 Groepsindeling met behulp van Twinspan	26
3.3 Soortensamenstelling: Resultaten en discussie	26
3.3.1 Groepsindeling volgens Twinspan	30
3.4 Soortensamenstelling: Conclusies	34
4 Levens Cyclus Strategieën (LCS)	37
4.1 Inleiding	37
4.2 Materiaal en methoden	37
4.2.1 Stap 1: Groepsindeling van soorten in levens cyclus strategie-groepen (LCS-groepen) op basis van een 'specialisatie-boom'	37
4.2.2 Stap 2: Vertaling van het bestand met soorten per locatie naar een bestand met Levens Cyclus Strategie-groepen	40
4.2.3 Stap 3: Analyse van de locatiegebonden LCS-gegevens	41
4.3 Levens Cyclus Strategie: Resultaten en discussie	45
4.4 Levens Cyclus Strategie: conclusies	47
5 Analyse voedsel/substraat groepen	49
5.1 Inleiding	49
5.2 Materiaal en methoden	49
5.2.1 Stap 1: Groepsindeling met behulp van Twinspan	50
5.2.2 Stap 2: Omrekening van de locatiegegevens	52
5.2.3 Stap 3: Correspondentie analyse	52
5.3 Voedsel/Substraat: Resultaten en discussie	57
5.4 Conclusies	58
6 Discussie	61
6.1 Voorbewerking van de basisdata	61
6.2 De soortensamenstelling	63
6.3 LHS-groepen	63
6.4 Voedsel/substraat groepen	65
6.5 Relatie ecologische verspreidingsgegevens met terreingebruik	65

Aanbevelingen	67
Literatuur	69
Bijlage 1 Opmerkingen bij ecologietabel Syrphidae	71

Dankwoord

De auteurs danken Menno Reemer¹ voor de ecologische karakterisering van alle zweefvliegen, en Wouter van Steenis¹ en Mark van Veen¹ voor constructieve bijdragen aan de inhoud en structuur van dit rapport.

¹ EIS

Samenvatting

Dit onderzoek richt zich op het opstellen van functionele randvoorwaarden voor hotspots van biodiversiteit in Nederland. Kennis over functionele randvoorwaarden voor groepen soorten met een vergelijkbare ecologie is nodig, omdat het niet mogelijk zal zijn om voor de meer dan 35000 soorten in Nederland op individuele basis de duurzame instandhouding te waarborgen (een beleidsdoel dat o.a. is geformuleerd in Programma Groots Natuurlijk).

Om functionele randvoorwaarden op te stellen is een verkennende studie uitgevoerd op basis van verspreidingsgegevens en de ecologie van zweefvliegen. Er is gekozen voor zweefvliegen, omdat deze groep: 1. nog niet uitgebreid is onderzocht, 2. veel soorten bevat met sterk verschillende functionele strategieën en 3. omdat van deze groep een uitgebreid gegevensbestand beschikbaar was.

De term 'Hotspots' is in deze studie benaderd vanuit twee perspectieven:

Het eerste perspectief is een klassieke benadering op basis van het gezamenlijk voorkomen van soorten in groepen, die 'soortengemeenschappen' zouden kunnen worden genoemd. De gemeenschapsbenadering identificeert landschappen met vergelijkbare zweefvliegengemeenschappen. Dit biedt het beleid handvatten om soorten te beschermen door gebieden te beschermen. Dit geeft het beleid zicht op de relatie tussen de ligging van de Ecologische Hoofd Structuur en belangrijke zweefvliegen-landschappen. Een belangrijk nadeel van deze benadering is dat niet duidelijk is wat voor beschermende acties nodig zijn als bepaalde soorten in een gebied achteruitgaan.

Het tweede perspectief is een nieuwe, functionele benadering, waarbij gebruik wordt gemaakt van gegevens over de levens cyclus strategie en over het voedsel en substraat van de soorten. Voor het beleid heeft deze functionele benadering een belangrijk voordeel, omdat het met deze methode mogelijk wordt om adviezen te geven voor ecologisch onderbouwde beschermende maatregelen om de achteruitgang van een soort, of soortgroep te stoppen. Het tot staan brengen van de achteruitgang van soorten is nodig als Nederland wil voldoen aan de afspraken in het Programma Groots Natuurlijk (taakstelling 8) waar wordt gesteld, dat 'in 2020 voor alle in 1982 in Nederland van nature voorkomende soorten de condities voor instandhouding duurzaam aanwezig (zijn)'.

De functionele benadering maakt duidelijk welke onderliggende ecologische randvoorwaarden ervoor zorgen dat een soort in een bepaald gebied talrijk is. Op deze manier is aanwezigheid direct gekoppeld aan ecologie, zodat bij een achteruitgang van een of meer soorten uit een ecologische groep, snel en gericht beschermende maatregelen kunnen worden genomen.

Om de ligging van de twee typen hotspots aan te geven zijn kaartbeelden gemaakt.

Soortengemeenschappen

Voor de soortengemeenschapsbenadering zijn de kilometerhokken met behulp van Twinspan ingedeeld in groepen met een karakteristieke soortensamenstelling. Een karakteristieke soortensamenstelling zegt iets over de vergelijkbaarheid van gebieden, maar geeft geen ecologische informatie over de achterliggende oorzaak van de vergelijkbaarheid.

Analyse van de soortensamenstelling per kilometerhok resulteerde in de opdeling van locaties in een tiental 'zweefvlieggemeenschappen'. De resultaten geven aan, dat deze methode wel locaties groepeerde met vergelijkbare kenmerkende soorten, maar dat deze soorten geen uniforme ecologische groep vormen. Hoewel hieruit blijkt dat bepaalde landschappen wel een kenmerkende soortengemeenschap herbergen, is het moeilijk deze indeling om te zetten in adviezen om de geschiktheid van deze landschapsonderdelen te handhaven door middel van beheer.

Functionele groepen

Voor de functionele benadering is de ecologie van 321 Nederlandse zweefvliegen geïnventariseerd. Vervolgens zijn, met behulp van deze informatie, de soorten ingedeeld in ecologische groepen. Omdat de soorten in een ecologische groep een uniforme ecologie hebben, geeft de ligging van functionele hotspots direct informatie over de achterliggende ecologische processen.

De resultaten van de functioneel-ecologische kaartbeelden laten duidelijke patronen zien voor de verschillende strategieën in het Nederlandse landschap.

De levens cyclus strategieën splitsen locaties op basis van twee factoren: 1. Het aantal generaties en 2. Overwintering als pop of larve.

De voedsel/substraat-strategieën splitsen locaties in hoofdzaak op basis van twee factoren: 1. een gradiënt van vochtige en koele locaties naar warme en droge locaties, en 2. een gradiënt van locaties waar veel soorten een sterk plantgerelateerde levenswijzen hebben naar locaties waar de meeste soorten zich hebben aangepast aan abiotische resources en een leven in nesten van gastheren.

De patronen van de verschillende ecologische groepen vallen samen met het dominante terreingebruik op de locaties. De samenhang met terreingebruik werd in de huidige studie visueel bepaald, door de verspreidingspatronen van functioneel-ecologische groepen te vergelijken met verschillende kaarten van terreintype en terreingebruik. Overeenkomstige kaartbeelden indiceerden een aantal duidelijke relaties, bijvoorbeeld tussen de verspreiding van soorten, die gebonden zijn aan dood hout of rotholes en het voorkomen van bos. Meer in het bijzonder blijkt dat bepaalde functionele groepen strenge eisen stellen aan het type bos. Soorten waarvan de larven in rotholes leven lijken bijvoorbeeld vooral voor te komen in oude bossen.

Het gebruik van functionele groepen levert ecologische informatie, die nodig is om vast te stellen welke aspecten van het landschap door de ecologische hoofdstructuur moeten worden beschermd voor een duurzame instandhouding van soorten met deze strategie.

De resultaten van deze studie geven aan, dat voor een functionele benadering van hotspots verder onderzoek moet worden verricht naar de mate waarin verschillende terreintypen, zoals bos, heide, landbouw, stad, etc., bijdragen aan de instandhouding van diergroepen met verschillende ecologische wensen. Hierbij valt te denken aan het opstellen van een 'functioneel profiel' van ieder terreintype. Dit profiel beschijft het relatieve belang van het terreintype voor soorten uit de verschillende functionele groepen. Voor een betere koppeling van ecologie en terreintype is het absoluut noodzakelijk om de huidige resultaten te koppelen aan GIS-kaarten met landschapskarakteristieken.

Conclusies en aanbevelingen

Op basis van functionele profielen wordt het mogelijk gerichte adviezen te geven aan het terreinbeheer voor de duurzame instandhouding van soorten. Ook kan op deze manier de rol van de EHS bij het duurzaam instandhouden van soorten worden geoptimaliseerd door te kijken naar de mate waarin de EHS terreintypen bevat, met functionele profielen, die noodzakelijk zijn voor het in stand houden van relevante soortgroepen.

1 Inleiding

Sinds het Natuurbeleidsplan (1989) is veel aandacht besteed aan het opbouwen van een landelijk netwerk van natuurgebieden en verbindingzones: de Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Het doel van de EHS is om de positie van natuur in Nederland te versterken door het creëren van grote eenheden en robuuste verbindingzones.

Wordt hiermee de juiste natuur beschermd? Bieden de terreinen habitat van voldoende kwaliteit om zeldzame soorten te beschermen? Is duurzame instandhouding van soorten gewaarborgd binnen de EHS? Om deze vragen te beantwoorden bestond er bij de overheid behoefte aan een evaluatie van terreinen met een hoge biodiversiteit en/of abiotische kansrijkdom, de zogenaamde 'hotspots'. Dit leidde tot formulering van onderzoek naar 'Functionele randvoorwaarden voor hotspots van biodiversiteit' (LNV Programma 383: 'Natuurlijke biodiversiteit en soortenbeheer'). Kennis van functionele randvoorwaarden kan inzicht geven in de mate waarin de begrenzing en de configuratie van de EHS bijdraagt aan het behoud van bijzondere terreinen en de soorten die er voorkomen.

Een groot deel van de biodiversiteit bestaat uit arthropoden, zoals insecten en spinnen. Over deze groepen, die ook wel cryptobiota worden genoemd, is relatief weinig bekend. Daarom werd door de overheid expliciet gevraagd om bij het onderzoek deze minder gebruikelijke taxonomische groepen te betrekken.

Doel van het rapport

Dit rapport richt zich op de functionele randvoorwaarden voor het optreden van hotspots van biodiversiteit.

Het project heeft een theorievormend karakter met de nadruk op het zoeken naar de beste methode om een indeling in functionele groepen te maken en deze toe te passen op ruimtelijke vangstgegevens.

Potentieel kan ook op basis van het huidige rapport de relatie met de ligging van de EHS worden gelegd door de landsdekkende overzichten van het voorkomen van functionele groepen te vergelijken met de EHS locaties. In de huidige fase van theorievorming zijn deze relaties nog niet gekwantificeerd. Dit laatste is een onderwerp voor vervolgonderzoek.

1.1 Databestanden

In deze studie is voor het karteren van ecologische groepen gebruik gemaakt van twee databestanden:

1. Een zweefvliegenbestand van het EIS (European Invertebrate Survey) met zweefvliegen van locaties verspreid over alle provincies van Nederland. De opnames zijn verzameld door vrijwilligers van het EIS, de NJN en de NEV,

voor een groot deel in het kader van het zweefvliegenproject. Er is voor dit bestand gekozen omdat -ten opzichte van andere groepen- de meldingen/opnames van zweefvliegen een vrij goede landelijke dekking hebben. Met het doel een overzicht te maken van actuele informatie is gewerkt met vangstgegevens van na 1980.

2. Een bestand met informatie over de overlevingsstrategieën en voedingsgewoonten van 321 soorten in Nederland voorkomende zweefvliegen. Deze informatie is speciaal voor dit rapport verzameld door het EIS. Vervolgens zijn deze gegevens op ALTErrA geordend tot een ecologische groeppenindeling.

Door de ecologische ordening te koppelen aan de verspreidingsgegevens is het mogelijk om landelijke verspreidingskaarten te maken per ecologische groep. Met zulke ecologische kaarten is direct te zien op welke locaties in Nederland bepaalde ecologische eigenschappen van belang zijn.

Natuurlijk kan ecologische analyse ook worden uitgevoerd op soortniveau, wat leidt tot individuele afbeeldingen van de verspreiding van de afzonderlijke soorten zoals gebruikelijk is in soorten-atlassen. Het uitgangspunt van deze studie is echter, dat het groeperen van soorten leidt tot meer algemene patronen die het voordeel hebben dat ze slechts in geringe mate afhankelijk zijn van de specifieke ecologie van iedere afzonderlijke soort. De aanname is dat de resultaten hierdoor een algemenere geldigheid hebben dan resultaten op soortniveau.

1.2 Synecologische analyse: 'zweefvlieg-gemeenschappen'

Het werken met soortengemeenschappen is een klassieke methode om verschillen tussen ecosystemen aan te geven. Hierbij ligt vaak de nadruk op de kenmerkende soorten. Met het doel deze soorten te beschermen kunnen de gebieden worden beschermd waar ze veel voorkomen. Om deze gebieden aan te kunnen geven, is in deze studie met behulp van Twinspan een synecologische groeppenindeling gemaakt.

Een indeling in synecologische groepen zegt niet veel over effecten van toekomstige veranderingen in het habitat op de duurzame aanwezigheid van de in groepen ingedeelde soorten. Ook als een of meer soorten achteruitgaan legt deze methode geen direct verband met ecologische veranderingen en de eventuele beheersmaatregelen om de trend om te buigen. Om deze reden zijn we in deze studie ook op zoek gegaan naar een methode om direct gebruik te maken van de ecologische kennis van de soorten.

1.3 Functionele analyse: 'functionele groepen'

De ecologische analyse in dit rapport gaat uit van een indeling van de soorten in functionele groepen. Het gebruik van functionele groepen helpt verklaren waarom hotspots op bepaalde plaatsen voorkomen. De verspreiding van soorten die tot een zelfde functionele groep behoren geeft namelijk een directe aanwijzing naar de

achterliggende oorzaak van het verspreidingspatroon binnen Nederland. Dit biedt een handvat voor bescherming van soorten, omdat hun aanwezigheid op een bepaalde plaats nu direct kan worden verklaard op basis van de ecologie van de soort.

Om functionele groepen te maken, worden soorten samengevoegd op basis van gemeenschappelijke functionele eigenschappen. Sommige soorten eten als larve allemaal hetzelfde voedsel, zoals bladluizen. Andere soorten leven op hetzelfde substraat, zoals dood hout. In andere gevallen zijn soorten aangepast aan variaties in hun omgeving via een vergelijkbare levenscyclus. Bijvoorbeeld, als het voedsel van de larven alleen in de lente beschikbaar is, hebben soorten vaak een generatiecyclus met een generatie per jaar gekoppeld aan overwintering als larve of pop.

Het selecteren van soorten op gemeenschappelijke functionele kenmerken leidt tot groepen met een zelfde reactie op een milieu-invloed. Dit maakt het mogelijk om hypothesen te toetsen, bijvoorbeeld op het gebied van de invloeden van ver-thema's of het laten liggen van dood hout, als onderdeel van modern bosbeheer.

Waar een soort voorkomt is op grond van kaartbeelden te zien. Waarom deze soort juist op deze plaatsen voorkomt is alleen met kennis van zijn ecologie te begrijpen. Bij een ecologische analyse van verspreidingsgegevens ligt de nadruk dus op het gebruik van ecologische kennis bij het verklaren van patronen in de verspreiding van soorten.

Daarom zet een ecologische analyse niet de oorspronkelijke scores per soort en locatie voorop (de x-y-soort combinaties), maar vertaalt het deze in aantallen soorten per ecologische groep per locatie (de x-y-ecologische-groep combinaties). Voor deze vertaalslag is wel inzicht nodig in de ecologie van de soorten.

Functionele theorie

De benadering van ecologische analyse in dit rapport heeft een evolutionaire basis. Het overleven van ieder organisme en daarmee van soorten, hangt af van een succesvolle voortplanting. Wie niet goed bij zijn omgeving past kan zich slecht of in het geheel niet voortplanten. Soorten kunnen zich maar beperkt aanpassen aan een vreemde omgeving, omdat ze tijdens hun leven niet beschikken over voldoende energie of genetische mogelijkheden om hun lichaam snel aan te passen aan sterk wisselende omstandigheden. Over een lange reeks van generaties heeft selectie op geschiktheid voor een bepaald type omgeving ertoe geleid, dat de mogelijkheden van soorten gekanaliseerd zijn geraakt in tamelijk starre pakketten. Past het pakket van de soort bij zijn omgeving dan kan hij zich met succes voortplanten, anders niet.

Hoewel het pakket van aanpassingen de soort geschikt maakt voor een bepaald milieu, vormt het pakket ook een soort harnas. Hoe specifiek een soort is aangepast, hoe minder vrijblijvend hij met zijn wensen kan omgaan.

Wie is aangepast om in de lente als larve *Allium* te eten, zoals sommige *Cheilosia* soorten heeft specifieke aanpassingen nodig. Het blad van *Allium* veroudert snel. Daarom moeten de larven snel groeien, zich snel verpoppen en als pop wachten op de *Alliums* van het volgende jaar.

Een 'soort' komt in de natuur niet voor. Wat in het bos rondvliegt of kruipt zijn fenotypen van de opeenvolgende levensstadia, die horen bij de levenscyclus van wat wij kortweg een soort noemen. Dit is wel van belang, omdat niet ieder stadium dezelfde eisen stelt en/of op dezelfde plek leeft. Daarom is het vaak handig om bij de identificatie van het eisenpakket van een soort onderscheid te maken naar belangrijke levensstadia. Om het eenvoudig te houden is in dit rapport alleen gelet op het larvale stadium en het adulte stadium.

Wanneer we hieronder spreken van een aanpassing of van behoeften dan bedoelen we dat bouw en energiehuishouding van de fenotypen van een soort dermate zijn aangepast (geraakt), dat een switch naar een andere strategie niet mogelijk is.

Algemene voorbeelden van ecologische behoeften zijn: een vochtig milieu, stabiele omstandigheden, voldoende dichtheid van paringsrijpe partners, voldoende voedsel (prooi of waardplant), goede mogelijkheden tot migratie, etc. Met zoveel mogelijkheden is het zoeken naar de meest relevante factoren moeilijk. Om orde te scheppen hebben we gekozen om de behoeften te ordenen op basis van vier dimensies van aanpassingen. Deze vier dimensies zijn hieronder gegeven, waarbij we steeds eerst de praktijkgerichte benaming geven en tussen haakjes een meer abstracte benaming van deze dimensie:

- A. Reproductiestrategie (informatie)
- B. Voedsel (energie)
- C. Substraat (constructie)
- D. Verplaatsing (tijd en ruimte)

Ad A. Reproductiestrategie

Bijna alle dieren vertonen aanpassingen aan de variabiliteit van hun omgeving via reproductieve strategieën. Voorbeelden hiervan zijn: seksuele of aseksuele reproductie, diapauze, meer generaties, adulte levensduur korter of langer dan een jaar, langlevende juvenielen, etc. Omdat alle zweefvliegen sexueel zijn, zullen we een voorbeeld moeten geven op basis van andere Diptera, bijvoorbeeld asexuele muggen. Bij aseksuele voortplanting zijn de nakomelingen genetisch identiek aan de moeder. Hierdoor zijn genetische aanpassingen aan veranderingen in het leefmilieu niet meer mogelijk. Een relatief groot aandeel soorten met aseksuele voortplanting op een bepaalde locatie betekent dan ook, dat voor deze soorten het milieu een zeer hoge graad van voorspelbaarheid heeft. De omstandigheden van de jongen zullen precies dezelfde (moeten) zijn als van de ouders. Dit komt bijvoorbeeld voor in grond die ecologische star is geworden door sterke vervuiling, of in extreem voedselarme situaties in het midden van hoogveen.

Ad B. Voedsel

Bij dieren leidt dit tot de klassieke indelingen in voedselgilden en voedselketens. Grote verschuivingen in voedselgroepen treden bijvoorbeeld op bij mijten in grasland bij de overgang van extensief naar intensief beheerd grasland. De verdeling van soorten over verschillende voedselpakketten verschilt wezenlijk tussen

verschillende taxa. Zoals hierboven is aangegeven is het belangrijk onderscheid te maken tussen het voedsel van larven en adulten.

Ad C. Substraat

Naast voedsel vormt substraat een belangrijke factor voor het overleven van soorten. Bij dieren is het gebruik van substraten complex. Een mierenkoningin heeft een goede, niet te natte bodem nodig om haar nest te graven. De larven van lieveheersbeestjes hebben kruidige vegetatie nodig om op te foerageren op zoek naar luizen. Ontbreekt het juiste substraat, dan krijgen de soorten het moeilijk.

Inzicht in de aaneenschakeling van substraatinteracties kan net als bij voedselketens worden gebruikt om 'hoeksteen-' of 'sleutelsoorten' te identificeren. Met name de ecosysteem-ingenieurs, dat wil zeggen de soorten die structuren maken die door anderen worden gebruikt, zoals wormen en bomen, zijn van groot belang.

Sommige soorten voeden zich met het substraat waarop ze leven, zoals de wenkvliegjes (Sepsidae, Diptera), die als adulten op mest paren en als larven in mest leven. In dat geval zijn de behoeften aan voedsel en substraat gekoppeld. Bijvoorbeeld 'kruidige vegetatie' is een vrij breed substraattypen. Het is bekend dat *Xanthogramma pedissequum* vooral te vinden is op vegetatieovergangen van laag (tot 20 cm) naar hoog (een meter of meer), maar wel altijd kruidige vegetatie. Terwijl een soort als *Dasyrphus venustus* vaak op homogeen lage kruidige vegetatie in de buurt van bossen is te vinden. Omdat dit soort details ofwel niet altijd beschikbaar zijn, ofwel tot een zeer versplinterde indeling leiden -met name als aangegeven wordt wat voor specifieke voedselplanten een soort als substraat heeft- is hiermee in dit rapport geen rekening gehouden.

Ad D. Verplaatsing

Soorten verschillen enorm in hun vermogen tot verspreiding. Hoe beter een soort zich kan verspreiden, hoe ongevoeliger hij meestal is voor aantasting van het lokale leefmilieu. Soorten, die heel mobiel moeten zijn omdat hun zeer gespecialiseerde milieu maar kortdurend geschikt is (aasinsecten, soorten in rotholen) zijn niet kwetsbaar voor versnippering, maar wel voor aantasting van het lokale leefmilieu op grotere schaal (verwijderen kadavers, schoonhouden van bos en kappen van 'zieke' bomen). Soorten die zich maar langzaam verspreiden zijn kwetsbaar voor versnippering, zoals vleugelloze insecten. Ook soorten die wel ver kunnen lopen, maar die sterk gebonden zijn aan een bepaalde omgeving, zoals bepaalde boskevers, zijn in de praktijk slechte verspreiders.

Toepassing van ecologische informatie bij het samenstellen van ecologische groepen in dit rapport

De bovenstaande benadering volgens vier hoofdgroepen is een ideaalbeeld, omdat meestal de kennis ontbreekt om iedere factor gedetailleerd in te vullen. Over levenscyclusstrategieën, voedsel en substraat zijn vaak de meeste ecologische gegevens te vinden. Deze algemene gegevens vormen dan ook de basis voor het huidige rapport, waarbij de gegevens over voedsel en substraat zijn samengevoegd. Dit resulteerde in twee datasets, die op hun beurt uitmondten in twee ecologische indelingen:

1. Indeling in ecologische groepen gebaseerd op levens cyclus strategieën (waaraan toegevoegd: dispersie) Voor de levens cyclus strategie werd informatie verzameld over:

- Reproductie (seksuele strategie en ei-leg strategie)
- Synchronisatie (diapauze, overwinterstadium)
- Dispersie (dispersiegedrag, foresie)

2. Indeling in ecologische groepen gebaseerd op voedsel en substraat. Hiervoor werd informatie verzameld over:

- Voedsel (larven, adulten)
- Waardplant/prooibreedte
- Structuur waarop de eieren worden afgezet of waarop de larve, of adult leeft
- Fysisch-chemische eisen van het ei, de larve of de adult.

In dit rapport is bij de structuur-wensen en fysisch-chemisch eisen nog geen rekening gehouden met het popstadium.

Niet alleen is het soort informatie in deze groepen anders. Ook de manier waarop uit deze gegevens ecologische groepen worden geconstrueerd verschilt wezenlijk.

Bij informatie over de levenscyclus is het mogelijk een keuzeboom op te stellen met behulp van de aan- of afwezigheid van een bepaald kenmerk. Voorbeelden zijn: seksuele of aseksuele voortplanting, met obligate diapauze of zonder, een vast of een variabel aantal generaties per jaar, etc. Deze manier van werken zal in detail worden uitgelegd in het hoofdstuk 4.

Op grond van voedsel of substraat kunnen soorten niet eenvoudig in unieke klassen worden ingedeeld. De reden is dat soorten meestal verschillende dingen tegelijk nodig hebben. Daarom is voor het indelen van de voedsel- en substraateisen gebruik gemaakt van een clusteringstechniek (Twinspan) om groepen te maken. Hoe dit in zijn werk gaat wordt uitgelegd in hoofdstuk 5.

Gebruik van ecologische groeperingen in de literatuur

Een groot aantal studies heeft met succes ecologische groepen gebruikt om een verklaring te geven voor verschillen in de soortensamenstellingen van experimentele monsters. Een voorbeeld is de indeling van mijten en springstaarten volgens levens cyclus strategieën en voedsel-gildes. Deze indeling is met succes toegepast bij analyse van effecten van bodemvervuiling, overbemesting en ecologisch verschillen tussen weide en bos (Siepel 1994, 1996, Schouten et al. 1997).

Een ander voorbeeld is het gebruik van de 'maturity index' die een ranking geeft van bodembewonende aaltjes (nematoden) in groepen langs een gradiënt die loopt van veel nakomelingen en continue reproductie (r-strategie), naar weinig nakomelingen en beperkte reproductie (K-strategie) (Bongers 1990, 1999) .

Ook bij planten is onderzoek gedaan naar een ordening in ecologische groepen op basis van de R-C-S driehoek (Grime 1974, Grime et al. 1997). R staat voor soorten met een snelle voortplanting die vaak onder verstoorde omstandigheden veel voorkomen en niet efficiënt met hun grondstoffen omgaan. C staat voor soorten met

een beperkte reproductie, die normaal voorkomen in 'gerijpte' ecosystemen, efficiënt met hun grondstoffen omgaan en veelal veel energie investeren in een gering aantal nakomelingen. S staat voor de mate waarin soorten stress tolereren.

2 Inventarisatiegegevens van zweefvliegen (Syrphidae) in Nederland

De ruimtelijke aspecten van de huidige studie zijn gebaseerd op gegevens uit de Syrphidae-database van het Zweefvliegenproject (EIS, NJN en NEV, ondergebracht bij het EIS). De gegevens in dit rapport zijn afgeleid van de database in de toestand van 11 oktober 2001. Deze database bevat min of meer landsdekkende gegevens van meldingen van zweefvliegen in heel Nederland. Om ervoor te zorgen dat de resultaten betrekking hebben op een recente stand van zaken zijn uit deze database alleen gegevens van 1980 en later gebruikt. Een paar procent van de gegevens viel af omdat deze xy coördinaten hadden die buiten Nederland vielen.

In totaal werden er 119692 unieke meldingen beschikbaar gesteld. Een melding is een combinatie van soort, km-hok en datum. Daarvan waren er 84347 na 1980. Omdat we de afzonderlijke jaren niet bij de analyse hebben betrokken, levert samentrekking van de jaren een database op met 62485 meldingen-op-locatie (herhaalde meldingen van een soort op locatie vallen weg, ongeveer 20000 'dubbelen'). Een verdere selectie op voorkomen van soorten op locaties levert ongeveer 5000 verschillende locaties waarvoor we een soortensamentelling konden maken, gebaseerd op 1 of meer meldingen van 1 of meer soorten (ongeveer een kwart van de km-hokken in NL). Op deze locaties werden de analyses op soortensamenstelling gebaseerd, uitgaande van de aan of afwezigheid van de soorten. Deze meldingen hadden betrekking op 321 van de 328 soorten die in Nederland voorkomen (zie de Soortenlijst in Appendix I).

Uit de ligging van de km-hokken met meldingen blijkt dat de bemonstering niet egaal over Nederland verdeeld is. Relatief hoge aantallen meldingen komen voor in de nabijheid van de volgende locaties: Walcheren, tussen Middelburg en Goes, Zuid Limburg, Zuidoost Brabant, de omgeving van Den Bosch, Dordrecht, de Hollandse duinen en de Waddeneilanden, de Utrechtse heuvelrug en het gebied rond Naarden/Bussen, de grensgebieden bij Denekamp en Winterswijk, de Hondsrug, het Gooi, tussen Rhenen en Arnhem en de omgeving van Utrecht

Het is bekend dat dit patroon deels samenhangt met de woonplaatsen van de mensen die het bestuderen van zweefvliegen als hobby hebben en deels met de belevingswaarde van bepaalde locaties, zowel vanuit het oogpunt van het vermeende 'vangstsucces' en het aanwezige aantal soorten, als vanuit het oogpunt van landschapsbeleving. Het is nou eenmaal het leukst om veel te vangen tijdens een verblijf in een mooie omgeving. Doel van het zweefvliegenproject is om ook de slecht bezochte gebieden te bekijken, maar dat was nog niet gebeurd ten tijde van levering van dit bestand.

Een aspect van de database waarmee in het kader van dit rapport geen rekening is gehouden is dat sommige gebieden vaak zijn bezocht en in veel seizoenen, terwijl andere slechts enkele keren of steeds in bijvoorbeeld het voorjaar zijn bemonsterd.

Aan het begin van deze verkenning werd besloten om de analyses in dit rapport te baseren op de aan of afwezigheid, de 'presentie' van soorten. De reden hiervoor was,

dat de presentie de meest robuuste informatie verschaft. Presentie wordt namelijk relatief weinig beïnvloed door verschillende vormen van bias die het gevolg zijn van:

1. de (veelal onbekende) duur van een bemonsteringssessie
2. het (veelal onbekende) onderzochte oppervlak
3. de (veelal onbekende) methode van vangen

Daarnaast zijn er factoren die door het werken met presentie wel worden gereduceerd in effect, maar waarvan toch nog aanzienlijke effecten op de analyse mogelijk zijn:

1. de woonplaatsen van actieve inventariseerders
2. de hogere monsterintensiteit in gebieden met veel soorten en/of bijzondere soorten. Daarnaast is bekend dat de data gebaseerd zijn op relatieve onderbemonstering van de hele strook in Oost-Nederland net ten westen van de grens en in Noord-Limburg
3. het stratum waarin de soort voorkomt (boomkruinbewonende soorten zijn bijvoorbeeld moeilijker te monstren).

Omdat het moeilijk is voor al deze aspecten tegelijk een oplossing te vinden is in dit exploratieve rapport gekozen voor presentie, als een relatief eenvoudige maat, die het effect van een aantal confounding factors reduceert, maar niet wegneemt. Op het gebruik van presentie voor het analyseren van verspreidingsbeelden komen we in de discussie nog terug.



Alle groepen

Figuur 1. Kaartje overzicht km-blokken totaal

3 Soortensamenstelling

3.1 Soortensamenstelling: Inleiding

Het analyseren van de overeenkomsten in de soortensamenstellingen van locaties vormt een veelgebruikte manier om orde te scheppen in locatiegebonden observaties van soorten. Op basis van zulke overeenkomsten ontstaat een beeld van de verschillende 'zweefvlieg-gemeenschappen' in Nederland.

De gemeenschapsbenadering is met redelijk succes gebruikt bij het typeren van plantengemeenschappen. Voor het werken met arthropoden lijkt deze methodiek minder geschikt omdat arthropoden in een aantal belangrijke opzichten verschillen van planten.

Een kenmerk van arthropoden, ten opzichte van planten, is, dat ze mobiel zijn en daardoor meestal in veel verschillende plantengemeenschappen zullen voorkomen. Het is bekend dat de range van veel zweefvliegen zich beperkt tot een gebied binnen een hectare. Bovendien kunnen de dieren in verschillende fasen van hun levenscyclus gebruik maken van verschillende vegetatietypen.

De trefkans is ook van groot belang. Waar bij planten na een of twee bezoeken een complete lijst is samengesteld, ontstaat bij zweefvliegen pas na meerdere jaren met meerdere bezoeken per jaar een behoorlijk complete soortenlijst. Dit betekent dat bij zweefvliegen, in tegenstelling tot planten, het moeilijk is te rekenen met afwezigheid van soorten.

Verder zegt een lijst met soorten niets over waarom deze soorten daar samen voorkomen. Voor een ecologische verklaring moet aan iedere soort altijd in tweede instantie alsnog een ecologische interpretatie worden gegeven.

Ook moet worden opgemerkt dat een clustering op gezamenlijk voorkomen niet hetzelfde is als clustering op basis van overeenkomstige ecologie. Hierdoor kan een zweefvlieggemeenschap bestaan uit een mengelmoe van ecologisch strategieën wat de ecologische interpretatie complex maakt.

Tenslotte willen we erop wijzen dat de gemeenschapsbenadering focust op kenmerkende soorten. Dit kan tot problemen leiden bij de vertaling van soorten naar ecologische processen, omdat de soorten die typisch zijn voor het onderscheiden van een bepaalde 'insectengemeenschap' ten opzichte van een andere gemeenschap, niet bij voorbaat ook typisch zijn voor een algemeen ecologische proces. Een voorbeeld is de aanwezigheid van soorten die als larven in mierennesten leven. Deze soorten zullen in veel verschillende boshabitats in meer of mindere mate aanwezig zijn, terwijl hun aanwezigheid slechts zelden kenmerkend zal zijn voor een bepaald bostype. In alle bossen waar deze soorten niet bij de groep kenmerkende soorten horen blijven ze dus ongezien en hun trends onopgemerkt.

Hierboven hebben we aangegeven dat er verschillen in interpretatie kunnen ontstaan tussen een benadering op basis van gemeenschappen en een op basis van functionele groepen. De mogelijkheid beide benaderingen naast elkaar te laten zien is dan ook een interessant onderdeel van deze studie, omdat deze verschillen nog weinig zijn onderzocht en bediscussieerd. Ook is nog slecht onderzocht, wat de voordelen of

nadelen van beide benaderingen zijn voor beleid met betrekking tot hotspots voor biodiversiteit.

3.2 Materiaal en methode

Voor de analyse op soortensamenstelling zijn de ruwe soortenlijsten per locatie gebruikt. Zoals hierboven is aangegeven is hierbij gewerkt met gegevens over de presentie (de aanwezigheid van de soorten). De soortensamenstelling werd ingedeeld in groepen. Dit is gedaan met behulp van een Twinspan clustering (McCune, B. and M.J. Mefford 1999).

3.2.1 Groepsindeling met behulp van Twinspan

Clustering met behulp van Twinspan creëert opeenvolgende uitsplitsingen van gegevens in twee groepen op basis van kenmerkende soorten. De eerste stap levert bijvoorbeeld een verschil op tussen groep A met typische 'A-soorten' en groep B met typische 'B-soorten'. De volgende stap levert verschillen op tussen de groepen A1, A2 en B1 en B2, etc. Omdat de techniek werkt met binaire splitsingen kan een ecologische verdeling met drie klassen, of een met vage grenzen, niet goed worden geclusterd. Omdat de Twinspan-groepen elkaar uitsluiten, is het aantal km-hokken van een groep altijd kleiner dan het totaal aantal km-hokken waarin iedere afzonderlijke soort uit de Twinspan-groep kan worden gevonden.

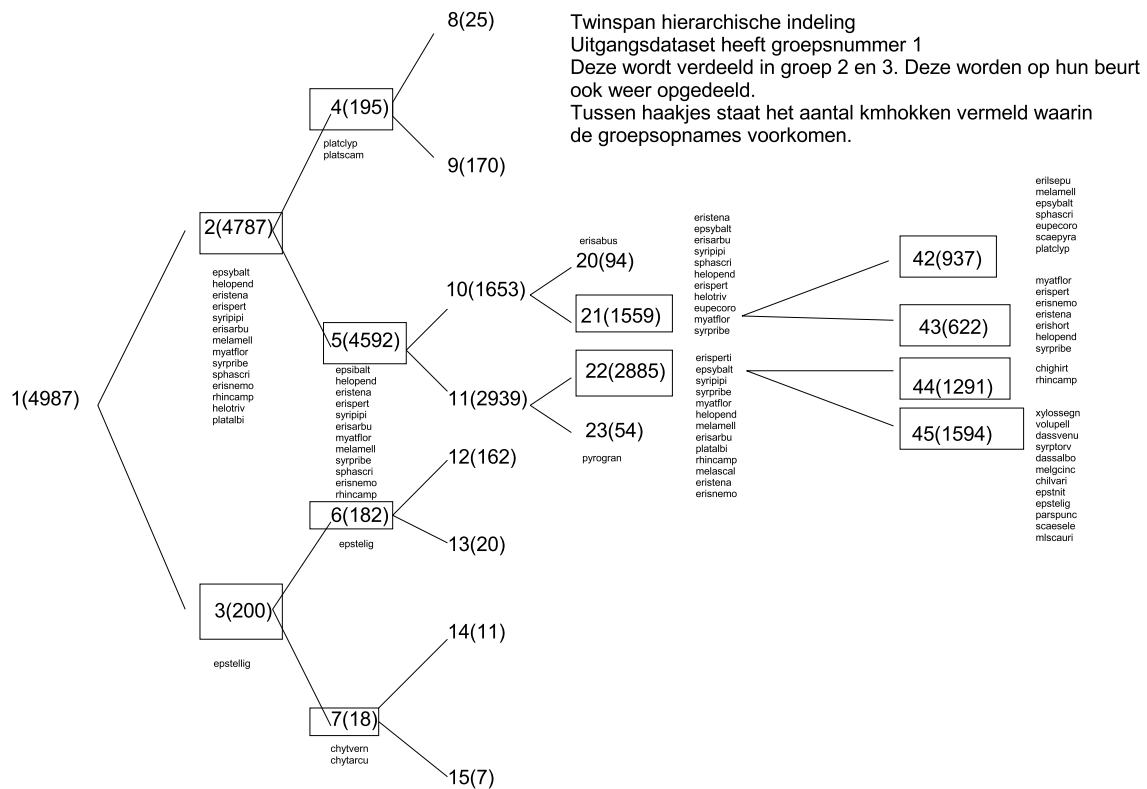
3.3 Soortensamenstelling: Resultaten en discussie

Het resultaat van de Twinspan-analyse op soortensamenstelling levert een opsplitsingsboom zoals is weergegeven in Figuur 2. In Figuur 2 is ook aangegeven wat de kenmerkende soorten zijn, die horen bij de verschillende afsplitsingen. Als bij een bepaalde afsplitsing geen soorten staan vermeld, komen ze overeen met de aggregatie van de soorten genoemd bij de direct daarop volgende opsplitsing.

Zoals uit Figuur 2 blijkt, levert de analyse een opdeling van soortengroepen, maar geen inzicht in de ecologische achtergronden van de opsplitsing. Daarvoor is nodig dat de kennis die in het kader van deze studie is bijeengebracht over de ecologie van de Nederlandse zweefvliegen wordt gekoppeld aan de Twinspan groepen. Het resultaat van deze koppeling is weergegeven in Tabel 1. Omdat lang niet alle ecologische factoren (de kolommen in de tabel) een samenhang vertoonden met de Twinspan indeling, zijn alleen de relevante factoren in de tabel opgenomen. Op grond van de geïnventariseerde ecologische kennis kan nu een interpretatie worden gegeven van de Twinspan-groepen.

Bij de geïnventariseerde ecologie is niet gevraagd naar het voorkeurs habitat van de soorten, omdat een habitat geen directe indicatie is van een specifieke wens, maar van een 'mengwens'. Om de Twinspan gegevens te kunnen interpreteren, is in de

onderstaande teksten bij de Twinspan groepen in een aantal gevallen toch melding gemaakt van algemene habitat voorkeuren. Deze zijn gebaseerd op expert judgement van de bij dit project betrokken specialisten. In zijn algemeenheid kan worden geconcludeerd dat een indeling op habitat leidt tot een gradient van natte/open biotopen naar droge/ beschutte biotopen, die grofweg loopt via de volgende Twinspan groepen: 20, 4 en 23, 44, 42, 43, 6, 44 en 7. De verschillen tussen de groepen lijken meer samenhang te vertonen met de habitatkeuze dan met de mobiliteit van de soorten.



Figuur 2 Opsplitsingsboom van de twinspangroepen. Bij iedere opsplitsing staan de kenmerkende soorten aangegeven

Tabel 1 Ecologische karakterisering van de twinspangroepen gebaseerd op verschillen in soortensamenstelling op alle locaties. In de tabel staan de twinspangroepen met de karakteristieke soorten uitgezet tegen verschillende ecologische eigenschappen van deze soorten

code twinspan op soortensamenstelling	code	soort	diap fac/ obl/ geen/nb	overw stadium	N-generaties	mobiel	trekker	voedsel larve: carnivoor (actieve jager)	voedsel larve: coprofaag	voedsel larve: detritivoor	polyfaag	oligofaag	substraat ei/larve: nest gastheer	fel nat	substraat ei/larve: modder	substraat ei/larve: stilstaand water	substraat ei/larve: mest	substraat ei/larve: org. afval/compost	fysisch ei/larve droog	substraat ei/larve: kruidlaag	fysisch adult schaduw	substraat ei/larve: struiklaag	substraat ei/larve: boomlaag
4	PLATCLYP	Platycheirus clypeatus (Meigen,1822)	f	1	2-3		x	x			x								x	x			
4	PLATSCAM	Platycheirus scambus (Staeger,1843)	f	1	2	x		x			x									x			
20	ERISABUS	Eristalis abusiva Collin,1931	f	1	2	x				x		x		x	x								
42	SCAEPYRA	Scaeva pyrastris (Linnaeus,1758)	g	la	2-7		x	x			x								x	x		x	
42	EUPECORO	Eupeodes corollae (Fabricius,1794)	g	lpa	4-6		x	x			x								x	x			
42	EPSYBALT	Episyrphus balteatus (De Geer,1776)	f	la	1-5		x	x			x								x	x	x	x	x
42	SPHASCRI	Sphaerophoria scripta (Linnaeus,1758)	f	1	2-7		x	x			x								x	x			
42	MELAMELL	Melanostoma mellinum (Linnaeus,1758)	f	1	2-3		x	x			x								x	x	x		
42	ERILSEPU	Eristalinus sepulchralis (Linnaeus,1758)	f	1	2-3	x			x	x	x			x	x	x	x	x					
43	SYRPRIBE	Syrphus ribesii (Linnaeus,1758)	f	1	2-6		x	x			x								x	x	x	x	x
43	ERISTENA	Eristalis tenax (Linnaeus,1758)	g	la	2-12(Gr.Brit.-kweek)		x		x	x	x			x	x	x	x	x			x		

43	ERISHORT	Eristalis horticola (De Geer,1776)	g	l	2-3		x			x	x			x	x					x		
43	ERISPERT	Eristalis pertinax (Scopoli,1763)	f	l	2-3		x		x	x	x			x	x	x	x	x		x		
43	ERISNEMO	Eristalis nemorum (Linnaeus,1758)	f	l	2-3	x			x	x	x			x	x	x	x	x		x		
43	HELOPEND	Helophilus pendulus (Linnaeus,1758)	f	l	2		x		x	x	x			x	x	x	x	x		x		
43	MYATFLOR	Myathropa florea (Linnaeus,1758)	f	l	2		x		x	x	x			x			x			x		x
44	CHYGHIRT	Chrysogaster hirtella Loew,1843	f	l	2	x				x		x		x	x	x						
44	RHINCAMP	Rhingia campestris Meigen,1822	f	l	1-2	x			x	x		x		x	x		x	x		x		
45	SCAESELE	Scaeva selenitica (Meigen,1822)	f	la	2-3		x	x				x							x		x	x
45	SYRPTORV	Syrphus torvus Osten Sacken,1875	f	l	2-4		x	x				x							x	x	x	x
45	MELGCINC	Melangyna cincta (Fallén,1817)	f	l	1-2		x	x				x							x		x	x
45	PARSPUNC	Parasyrphus punctulatus (Verrall,1873)	o	p	1		x	x				x							x		x	x
45	VOLUPELL	Volucella pellucens (Linnaeus,1758)	o	l	1		x	x				x	x						x		x	
45	CHILVARI	Cheilosia variabilis (Panzer,1798)	f	p	1-2	x														x	x	
45	EPSTNITI	Epistrophe nitidicollis (Meigen,1822)	o	l	1	x		x			x								x			x
45	MLSCAURI	Meliscaeva auricollis (Meigen,1822)	f	lpa	1-5		x	x			x								x	x		x
45	DASSALBO	Dasysyrphus albostratus (Fallén,1817)	f	l	2-3		x	x			x								x			x
45	XYLOSEGN	Xylota segnis (Linnaeus,1758)	f	l	1-2		x			x	x			x							x	x
45	DASSVENU	Dasysyrphus venustus (Meigen,1822)	o	l	1	x		x			x								x			x
23	PYROGRAN	Pyrophaena granditarsa (Förster,1771)	f	l	2	x		x												x		
3	EPSTELIG	Epistrophe eligans (Harris,1780)	o	l	1	x		x			x								x			x
7	CHYTVERN	Chrysotoxum vernale Loew,1841	o	l	1	x		x				x	x						x			
7	CHYTARCU	Chrysotoxum arcuatum (Linnaeus,1758)	f	l	2	x		x				x	x						x			

3.3.1 Groepsindeling volgens Twinspan

Groep 4 (geen Figuur) , kenmerkende soorten: *Platycbeirus chypeatus*, *P. scambus*. *P. chypeatus* is heel algemeen en komt in heel Nederland voor omdat Nederland overal vochtige biotopen heeft. *P. scambus* heeft een vrij specifieke levenswijze, en het zal met name deze soort zijn die de groep karakteriseert. Hij leeft in biotopen waar relatief minder van de ‘zeer algemene’ soorten voorkomen: vrij open moerasgebieden, veenweiden etc.

Ecologie: Beide soorten hebben carnivore larven die in de kruidlaag leven. Omdat op veel locaties een kruidlaag voorkomt zal dit aanleiding geven tot een zeer algemene verspreiding. De specificiteit van de larven/eiafzet is in deze studie niet meegenomen bij de beoordeling van de ecologie. Beide soorten zijn gebonden aan vochtige gebieden. Deze adulten van deze soorten zijn onder vochtige omstandigheden actief. Omstandigheden waar veel andere soorten niet actief zijn.

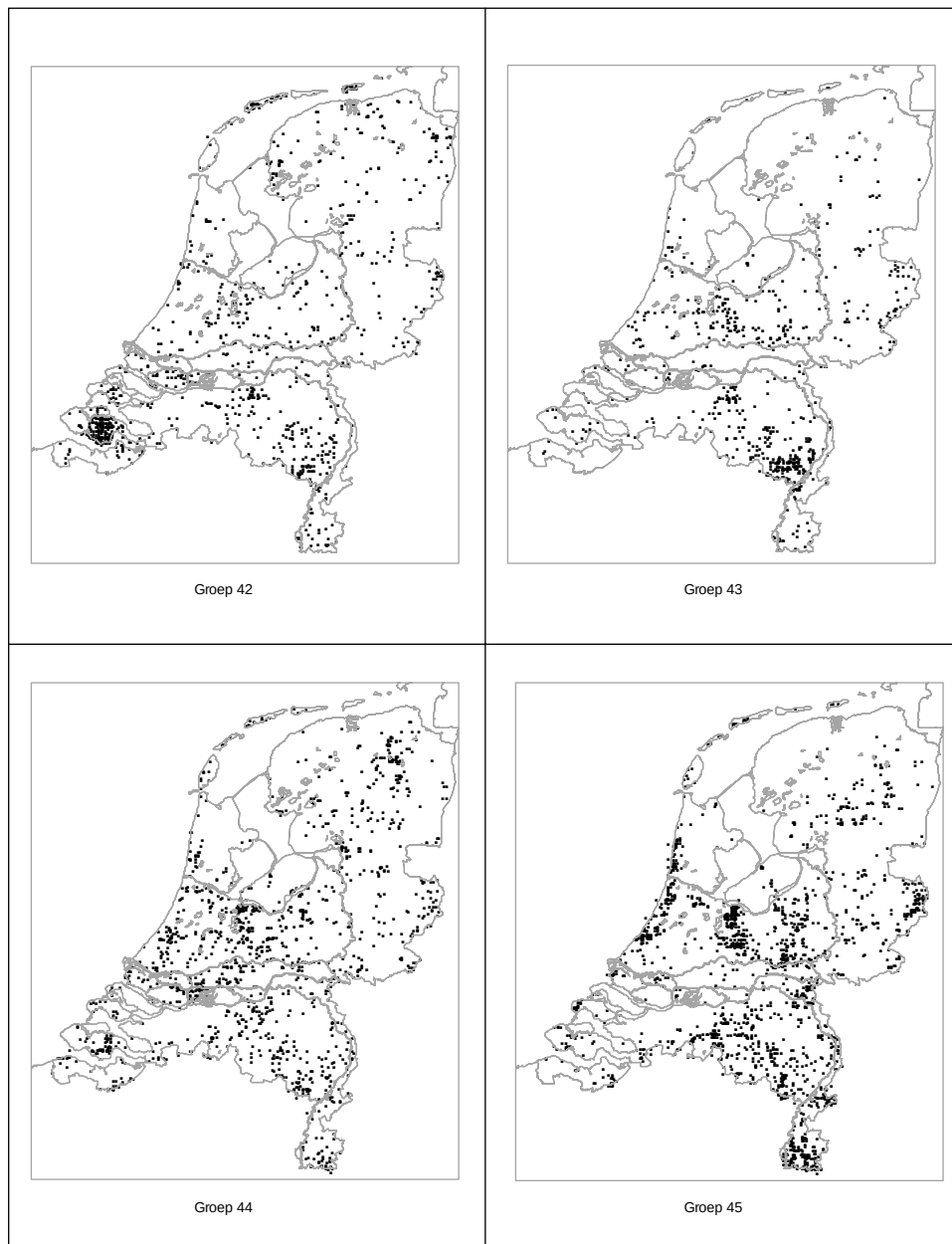
Verspreidingspatroon: Ondanks dat het algemene soorten zijn, zijn er relatief weinig vangsten gemeld. Het patroon geeft geen uitsluitsel over de relatie tot een bepaald habitat.

Groep 20, kenmerkende soort: *Eristalis abusiva*

Ecologie: Een mobiele soort waarvan de larven detritivoor zijn en in modder leven.

Verspreidingspatroon: Overal waar aquatisch habitat is en open terrein. Met name in West- en Noord Nederland is de soort algemeen ten opzichte van andere soorten. Daarbuiten nog algemeen in het rivierengebied.

Groep 42 (Figuur 3), kenmerkende soorten: *Scaeva pyrastris*, *Eupeodes corollae*, *Episyrphus balteatus*, *Sphaerophoria scripta*, *Melanostoma mellinum*, *Eristalinus sepulchralis*.



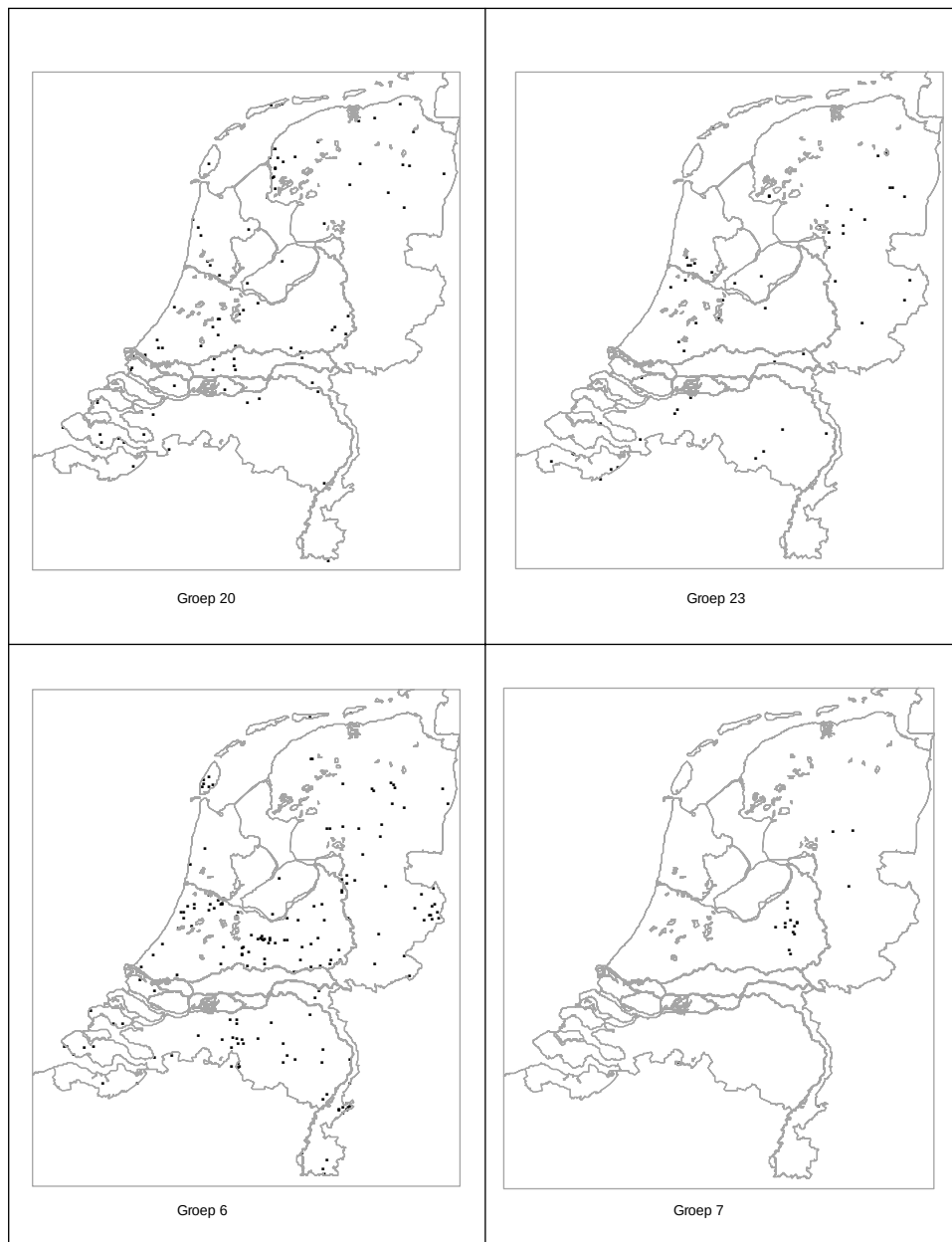
Figuur 3. Groepen met kenmerkende soorten

Groep 42, *Scaeva pyrastris*, *Eupeodes corollae*, *Episyrphus balteatus*, *Sphaerophoria scripta*, *Melanostoma mellinum*, *Eristalinus sepulchralis*

Groep 43, *Syrphus ribesii*, *Eristalis tenax*, *Eristalis horticola*, *Eristalis pertinax*, *Eristalis nemorum*, *Helophilus pendulus*, *Myathropa florea*

Groep 44, *Chrysogaster hirtella*, *Rhingia campestris*

Groep 45, *Scaeva selenitica*, *Syrphus torvus*, *Melangyna cincta*, *Parasyrphus punctulatus*, *Volucella pellucens*, *Cheilosia variabilis*, *Epistrophe nitidicollis*, *Meliscaeva auricollis*, *Dasyrphus albostrigatus*, *Xylota segnis*, *Dasyrphus venustus*



Figuur 4. Groepen met kenmerkende soorten

Groep 20, Eristalis abusiva

Groep 23, Pyrophaena granditarsa.

Groep 6, Epistrophe elegans

Groep 7, Chrysotoxum vernale, Chrysotoxum arcuatum

Ecologie: Deze soorten hebben bijna allemaal carnivore larven die in de kruidlaag leven. Alleen *E. sepulchralis* heeft een sterk afwijkende ecologie. De larven van deze soort zijn coprofaag en detritivoor en leven in modder. De meeste soorten zijn trekkers, dat wil zeggen dat de adulten lange afstanden kunnen afleggen. De meeste soorten hebben in Nederland 2 tot 3 generaties, wat op planten ook lukt bij lagere temperatuur, wat de reden kan zijn dat deze soorten Noordelijker voorkomen dan de soorten uit groep 43. *E. sepulchralis* is vermoedelijk zeer mobiel, maar geen trekker. Daarnaast is *E. sepulchralis* zeer goed in staat te leven in het Nederlandse agrarische landschap waardoor de soort overal kan worden aangetroffen.

Verspreidingspatroon: Deze groep zoekt als adult een omgeving met een goed ontwikkelde kruidlaag, zoals in greppels, bermen, extensief grasland, open bos en stadsparken. Omdat de soort goed vliegt en zijn habitat overal kan vinden, komt de groep over heel Nederland verspreid voor.

Groep 43 (Figuur 3), kenmerkende soorten: *Syrphus ribesii*, *Eristalis tenax*, *Eristalis horticola*, *Eristalis pertinax*, *Eristalis nemorum*, *Helophilus pendulus*, *Myathropa florea*

Ecologie: De larven van de meeste soorten in deze groep zijn veelal detritivoor en/of coprofaag en leven vooral in water, maar ook in mest en modder. De binding van de detritivore soorten met planten is minimaal. *S. ribesii* vormt een uitzondering omdat dit een soort is met carnivore larven die luizen eten. Larven van *S. ribesii* zijn wel op kruidige vegetatie aangewezen. Alle adulten verkiezen beschutte plekken. De meeste soorten zitten als adult zeer graag in de zon. De groep bevat veel zeer mobiele soorten. Groep 43 is de groep van algemene soorten van iets meer beschutte biotopen. Dit is een 'beschutte' subgroep van groep 10. Er is veel overeenkomst met de totale soortengroep 22 (die al eerder is afgesplitst), maar opmerkelijk genoeg niet met de opsplitsingen van 22.

Verspreidingspatroon: De soorten hebben een Zuidelijker verspreiding dan groep 42. Redenen hiervoor kunnen zijn: 1. Het kost moeite om in het koudere water in Noord Nederland meer generaties te voltooien, 2. De adulten zijn aangewezen op nectarbronnen voor de voeding tijdens het produceren van eieren. Wellicht zijn deze nectarbronnen in het open weidelandschap van Noord Nederland minder algemeen. 3. In het open landschap van Noord-Nederland zijn veel minder bossen aanwezig, waardoor de soorten minder snel aangetroffen worden, gecombineerd met 4. het Noorden van Nederland is minder goed geïnventariseerd, waardoor slechts de meest algemene soorten daar behoorlijk dekkend zijn gevonden.

Groep 44 (Figuur 3), kenmerkende soorten: *Chrysogaster hirtella*, *Rhingia campestris*

Ecologie: Kenmerkend voor deze soorten is, dat ze oligofaag zijn. De larven zijn detritivoor/coprofaag. De adulten zijn minder mobiel dan in de groepen hierboven.

Verspreidingspatroon: *C. hirtella* is gebonden aan stilstaande, matig tot voedselrijke aquatische milieus en *R. campestris* volgt de aanwezigheid van mest (koeien). De verspreiding lijkt de aanwezigheid te volgen van boerderijen met veeteelt op vochtige ondergrond

Groep 45 (Figuur 3), kenmerkende soorten: *Scaeva selenitica*, *Syrphus torvus*, *Melangyna cincta*, *Parasyrphus punctulatus*, *Volucella pellucens*, *Cheilosia variabilis*, *Epistrophe nitidicollis*, *Meliscaeva auricollis*, *Dasyrphus albostratus*, *Xylota segnis*, *Dasyrphus venustus*

Ecologie: De soorten in deze groep lijken ecologisch veel op de soorten in groep 42. Wel zijn er relatief veel soorten die slechts een generatie per jaar hebben, en oligofaag zijn. De carnivore larven (voedel: luizen) leven behalve in kruiden ook vaak in struiken en bomen.

Verspreidingspatroon: Dit is een echte bosgroep, die is gekoppeld aan opgaande begroeiing. Ze indiceert de aanwezigheid van bossen en parken in het landschap.

Groep 23 (Figuur 4), kenmerkende soorten: *Pyrophaena granditarsa*.

Ecologie: Een mobiele soort waarvan de predatoire larven in de struiklaag leven.

Verspreidingspatroon: Onduidelijk. Deze groep is kenmerkend voor mesotrofe vochtige en natte graslanden en zeggenvegetaties. Zowel in laag nederland (veenmoerassen) als hoog Nederland (hoogvenen, vochtige kwelgraslanden etc).

Groep 3/6 (Figuur 4), kenmerkende soort: *Epistrophe eligans*

Ecologie: Een polyfage predator, waarvan de larven een voorkeur hebben voor struiken en bomen.

Verspreidingspatroon: De verspreiding volgt globaal de ligging van bosrijke landschappen. Het biotoop van *E. eligans* is grotendeels vergelijkbaar met dat van groep 45, maar deze soorten zijn merendeels zomersoorten en *E. eligans* een voorjaarssoort.

Groep 7 (Figuur 4), kenmerkende soorten: *Chrysotoxum vernale*, *Chrysotoxum arcuatum*

Ecologie: De larven van deze soorten zijn in hoofdzaak bewoners van mierennesten.

Verspreidingspatroon: Hoewel mierennesten op alle zandgronden voorkomen valt het op dat de locaties voornamelijk zijn geconcentreerd in de Oostrand van de Veluwe. Het voorkomen van *C. vernale* en *C. arcuatum* duidt op zeer droge open gebieden, waar weinig andere soorten voorkomen. Aangezien de andere categorieën bepaald worden door het voorkomen van veel algemene soorten is het logisch dat deze categorie snel wordt afgesplitst.

3.4 Soortensamenstelling: Conclusies

In dit hoofdstuk zijn de locaties in klassen ingedeeld met behulp van Twinspan. Dit leidt tot een aantal groepen met een kenmerkende soortensamenstelling, die ook zouden kunnen worden beschouwd als de 'insectengemeenschappen' die kenmerkend zijn voor een aantal typen locaties.

Omdat de indeling strict is gebaseerd op de soortensamenstelling per km-hok blijft een ecologische verklaring buiten beeld.

Om vergelijking met een ecologische interpretatie mogelijk te maken is in de bovenstaande tekst de ecologie toegevoegd aan de soorten in de Twinspan analyse, op basis van een database met ecologische factoren van de soorten.

In een aantal gevallen, bijvoorbeeld groep 42 met voornamelijk carnivore larven die in de kruidlaag leven, of groep 43 met voornamelijk detritivore en coprofage larven die in water, mest en modder leven, blijkt de groepsindeling op basis van soortensamenstelling redelijk overeen te komen met een indeling in voedsel/substraat-strategie.

Ook zitten in bijna ieder cluster een of meer soorten met verschillende ecologie. De aanwezigheid van soorten met verschillende ecologie per locatie-groep bemoeilijkt een eensluidende ecologische interpretatie.

Aan de andere kant hangt de interpretatie van resultaten op basis van levensgemeenschappen natuurlijk af van het gestelde doel. Als het doel is om locaties te ordenen op basis van soortensamenstelling van zweefvliegen, dan voldoet een Twinspan indeling. Bovendien houdt een gemeenschapsindeling impliciet rekening met allerlei omgevingsfactoren die bij een selectieve ecologische benadering buiten beeld blijven. De keerzijde hiervan is, dat deze factoren in een gemeenschapsbenadering niet gekend zijn, terwijl een ecologische analyse selectief ingaat op de ecologische vraagstelling.

Als het doel is om inzicht te krijgen in de reden waarom de soorten gezamenlijk voorkomen ontstaan een aantal problemen: 1. Twinspan alleen is niet afdoende, omdat het geen inzicht geeft in ecologische informatie, 2. De indeling in groepen op basis van soortensamenstelling geeft wel kenmerkende soorten, maar deze kunnen onderling nog sterk verschillen in hun ecologie. Dit hangt samen met het gebruik van kilometerhokken, waardoor verschillende biotopen en daarin voorkomende habitats worden samengevoegd voordat analyse plaatsvindt., 3. Door de nadruk op de gemeenschappen is er weinig zicht op soorten die in meerdere gemeenschappen voorkomen. Natuurlijk is het wel zo dat door het beschermen van meerdere gemeenschappen, de overlappende soorten ook goed beschermd zijn. 4. Bij het clusteren leggen algemene soorten meer gewicht in de schaal dan zeldzame soorten. Terwijl je mag aannemen dat de algemeenste soorten niet de meest kritische soorten zijn.

4 Levens Cyclus Strategieën (LCS)

4.1 Inleiding

De voorplantingsstrategie en levens cyclus vormen een instrument waarmee een soort kan inspelen op de veranderlijkheid van zijn omgeving in tijd, ruimte en kwaliteit. Iedere omgeving is op een eigen manier veranderlijk en selecteert op aangepaste soorten. Omgekeerd, zegt het scala aan levenscycli op een locatie iets over het type veranderlijkheid ter plekke.

Doel van dit hoofdstuk is locatietypen op te sporen die verschillen in de samenstelling van de levens cyclus strategieën van de soorten. Daarnaast zal op landschapsschaal inzicht worden gegeven in de aanwezigheid van elke levens cyclus strategie-groep.

4.2 Materiaal en methoden

De analyse op basis van levens cyclus strategie groepen is in drie stappen uitgevoerd.

Tijdens stap 1 zijn de soorten ingedeeld op basis van hun levens cyclus strategie.

Tijdens stap 2 is deze informatie gebruikt om de soortensamenstelling per locatie te vertalen in een ecologische-groepen samenstelling.

Tijdens stap 3 is de ecologische informatie van alle individuele locaties tezamen geanalyseerd om de factoren te identificeren waarin locaties het meest verschillen, en om de gebieden in Nederland aan te geven waar een bepaalde strategie voorkomt.

4.2.1 Stap 1: Groepsindeling van soorten in levens cyclus strategie-groepen (LCS-groepen) op basis van een 'specialisatie-boom'

De indeling in levens cyclus strategie groepen gaat uit van een hiërarchische ordening van factoren met behulp van een 'beslisboom'. Aan de basis, de 'stam', van deze boom staan soorten zonder ecologische specialisatie. Dit zijn soorten met continue voortplanting, seksuele reproductie, geen foresie, etc. Vanaf de basis van de stam splitsen zich takken af bij iedere specialisatiestap.

Een voorbeeld van een serie opeenvolgende specialisaties is de volgende. Een continu reproducerende soort kan zich specialiseren door zich aan te passen aan de seizoenen. Dit is mogelijk door ten minste gedurende een generatie per jaar een 'resistent' stadium te ontwikkelen, bijvoorbeeld een larve die in diapauze gaat. Omdat deze diapauze niet iedere generatie optreedt heet deze specialisatie 'facultatieve synchronisatie'. Na de specialisatie tot facultatieve synchronisatie is voortgaande specialisatie mogelijk door in plaats van meer generaties per jaar (dwz geen

specialisatie) over te gaan op een enkele generatie per jaar. Omdat diapauze nu iedere generatie optreedt en zelfs moet optreden voordat het volgende stadium in de levenscyclus kan beginnen, spreken we van verplichte, of 'obligate', synchronisatie. Voor dieren met obligate synchronisatie is er nog de keuze om larven te hebben die zich voeden in de lente, of larven die zich in de herfst voeden. Enzovoorts. In verband met de bovenstaande indeling is het van belang op te merken dat soorten met obligate diapauze het aantal generaties niet aan klimaatsomstandigheden kunnen aanpassen en daarom overal in hun areaal 1 generatie hebben. Soorten met facultatieve diapauze kunnen in Zuidelijke landen meerdere generaties hebben en in Noordelijke landen maar 2 of zelfs maar 1.

Het is belangrijk voor het opstellen van een specialisatieboom dat iedere specialisatie gepaard gaat met een duidelijke keuze voor de allocatie van energie voor hetzij de ene, hetzij de andere strategie. Met andere woorden, er moet een duidelijke trade-off bestaan tussen het gebruik van de energie voor de ene of de andere strategie, bijvoorbeeld overwinteren als larve of als adult, het ontwikkelen van een goed vliegvermogen of juist niet, etc. Het moet voor de dieren niet mogelijk zijn om beide strategieën tegelijk te gebruiken. In het laatste geval is het namelijk moeilijk te spreken van een echte specialisatie.

Een belangrijke eigenschap van de beslisboom voor levens cyclus strategieën is, dat deze wordt opgesteld op basis van inzicht in de ecologische eigenschappen en niet met behulp van statistiek (bijvoorbeeld clustering technieken). De reden is dat het een deterministische (=voortgaande specialisatie) opsplitsing betreft die op grond van opeenvolgende keuzes over de aan- of afwezigheid van ecologische eigenschappen wordt opgesteld.

De beslisboom voor levens cyclus strategieën van zweefvliegen, die in dit rapport is afgeleid op basis van ecologische informatie is weergegeven in Figuur 5. De eindpunten van iedere 'tak' aan deze boom vertegenwoordigen een aparte ecologische strategie, die alle voorafgaande eigenschappen combineert. Ieder van de strategieën in Figuur 5 wordt hieronder kort besproken, waarbij de onderscheidende kenmerken zijn onderstreept.

Het indelen van soorten zuiver op basis van aspecten van de levenscyclus, betekent dat met een gekleurde bril naar de soorten wordt gekeken. Het is bijvoorbeeld mogelijk dat ecologisch verschillende soorten in dezelfde groep terecht komen, enkel en alleen omdat ze dezelfde levens cyclus strategie hebben. Toch is het bezit van een bepaald levens cyclus strategie een belangrijke aanwijzing voor een bepaalde levenswijze, ook van soorten die bijvoorbeeld qua voedsel zeer verschillende eisen stellen aan hun omgeving.

Groep met continue generaties

De soorten met deze strategie indiceren de continue aanwezigheid van rijk voedsel, dat aan de larven de mogelijkheid biedt snel te groeien, zodat veel generaties kunnen worden voltooid. Overwintering vindt vaak plaats in verschillende stadia naast elkaar, of met name als larve of adult, indien een van deze stadia meer winterhard is of beter kan wegkruipen.

LCS 1: Geen synchronisatie, veel generaties per jaar, trekkers, overwintering meestal in verschillende stadia (8 soorten in NL). Of bijvoorbeeld E. tenax en E. balteatus echt overwinteren in Nederland (dat wil zeggen: de overwinterende dieren dragen bij aan de volgende generatie) doet hier niet ter zake. Van belang is dat ze eigenlijk niet stoppen met hun reproductie.

Facultatieve diapauze groepen

Facultatieve diapauze duidt erop dat de soort onder gunstige omstandigheden 's zomers veelal meer generaties voltooit. Als de soort als pop overwintert kan hij na het uitkomen snel eieren leggen, waarvan het uitkomen meestal samenvalt met de eerste periode waarin geschikt voedsel beschikbaar is. Overwintering als larve betekent dat de soort zich al nog vroeger in het seizoen voedt, dan bij pop-overwintering, maar dat de tweede generatie relatief laat in het seizoen komt. Veel soorten die als larve overwinteren doen dat als volgroeide 3e stadium larve, die niet meer eet in het voorjaar, maar direct verpopt. Dit levert een week of twee vertraging op vanwege de verpopping, maar heeft als voordeel dat de larve 's winters kan verplaatsen als de omstandigheden op de overwinteringsplek ongunstig worden.

LCS 2: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als pop, meestal 2 generaties (7 soorten in NL).

LCS 3: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als pop, 1 en een partiele 2e generatie (4 soorten in NL).

LCS 4: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwinterstadium niet bekend (restgroep), 2 tot 3 generaties (5 soorten in NL).

LCS 5: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als larve of adult, 1 tot veel generaties (4 soorten in NL).

LCS 6: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als larve, 2 tot 3 generaties (27 soorten in NL).

LCS 7: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als larve, altijd 2 generaties (39 soorten in NL).

LCS 8: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als larve, 1 en een partiele 2^e generatie (21 soorten in NL).

LCS 9: Synchronisatie met facultatieve diapauze, overwintering als larve, lange ontwikkeling (2-jarige cyclus) (9 soorten in NL).

LCS 10: Niets bekend over synchronisatie, overwintering als larve of niet bekend, aantal generaties niet bekend (restgroep) (47 soorten in NL).

Obligate diapauze groepen:

Bij obligate diapauze vertonen de dieren slechts een enkele generatie per jaar, ook in gebieden die warmer zijn dan Nederland. In bijna alle gevallen is obligate diapauze een aanpassing aan een korte periode van voedselrijkdom, gevolgd door een lange periode waarin geen voedsel beschikbaar is.

LCS 11: Synchronisatie met obligate diapauze, overwintering als pop (25 soorten in NL).

LCS 12: Synchronisatie met obligate diapauze, overwinteringsstadium niet bekend (restgroep) (9 soorten in NL).

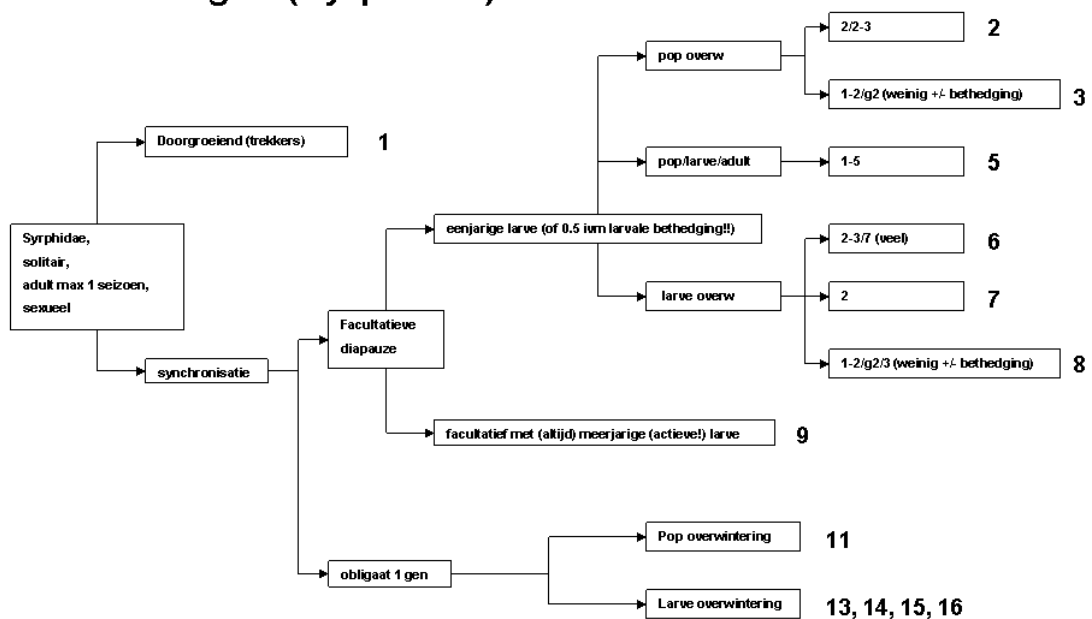
LCS 13: Synchronisatie met obligate diapauze, overwintering als larve, saprofaag, xylofaag of fytofaag (57 soorten in NL).

LCS 14: Synchronisatie met obligate diapauze, overwintering als larve, gast in nesten (14 soorten in NL).

LCS 15: Synchronisatie met obligate diapauze, overwintering als larve, saprofaag in water (13 soorten in NL).

LCS 16: Synchronisatie met obligate diapauze, overwintering als larve, zoofaag (luizen) (32 soorten in NL).

Zweefvliegen (Syrphidae)



Figuur 5. Een 'specialisatieboom' voor de rangschikking van de levens cyclus strategieën van zweefvliegen. De boomstructuur gaat uit van levens cyclus eigenschappen van de soorten en rangschikt deze op basis van voortgaande specialisatie.

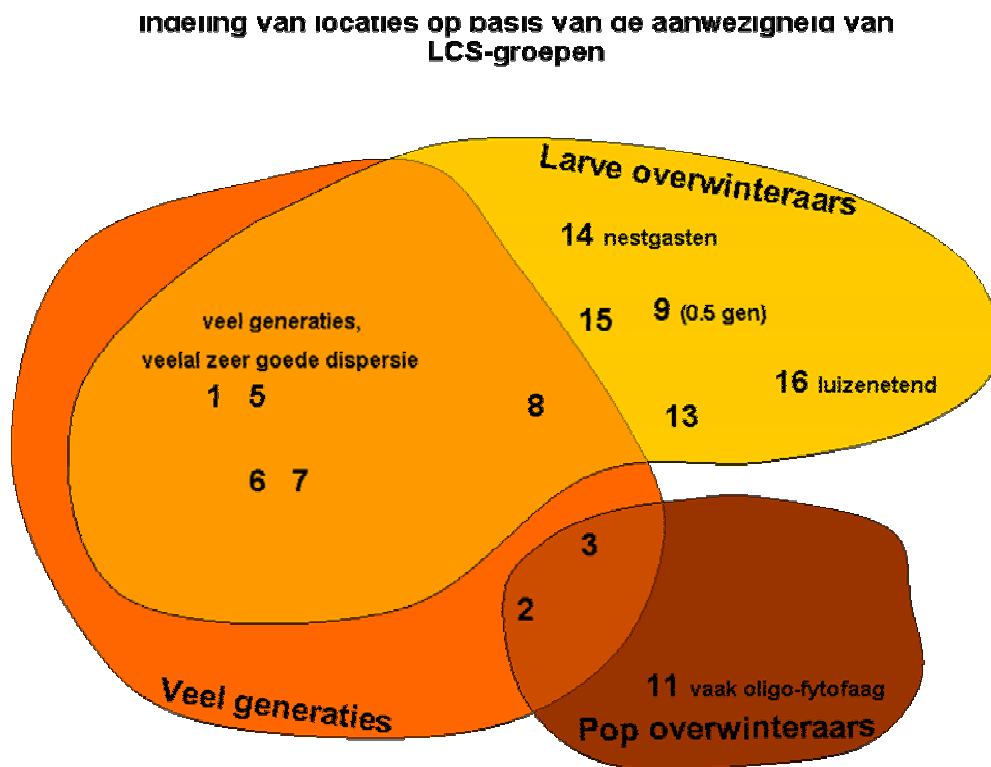
4.2.2 Stap 2: Vertaling van het bestand met soorten per locatie naar een bestand met Levens Cyclus Strategie-groepen

Per locatie werd de samenstelling van de soorten omgerekend in de samenstelling van de LCS'en. Hierbij kreeg -per locatie- iedere LCS evenveel scores als er soorten waren met de betreffende strategie.

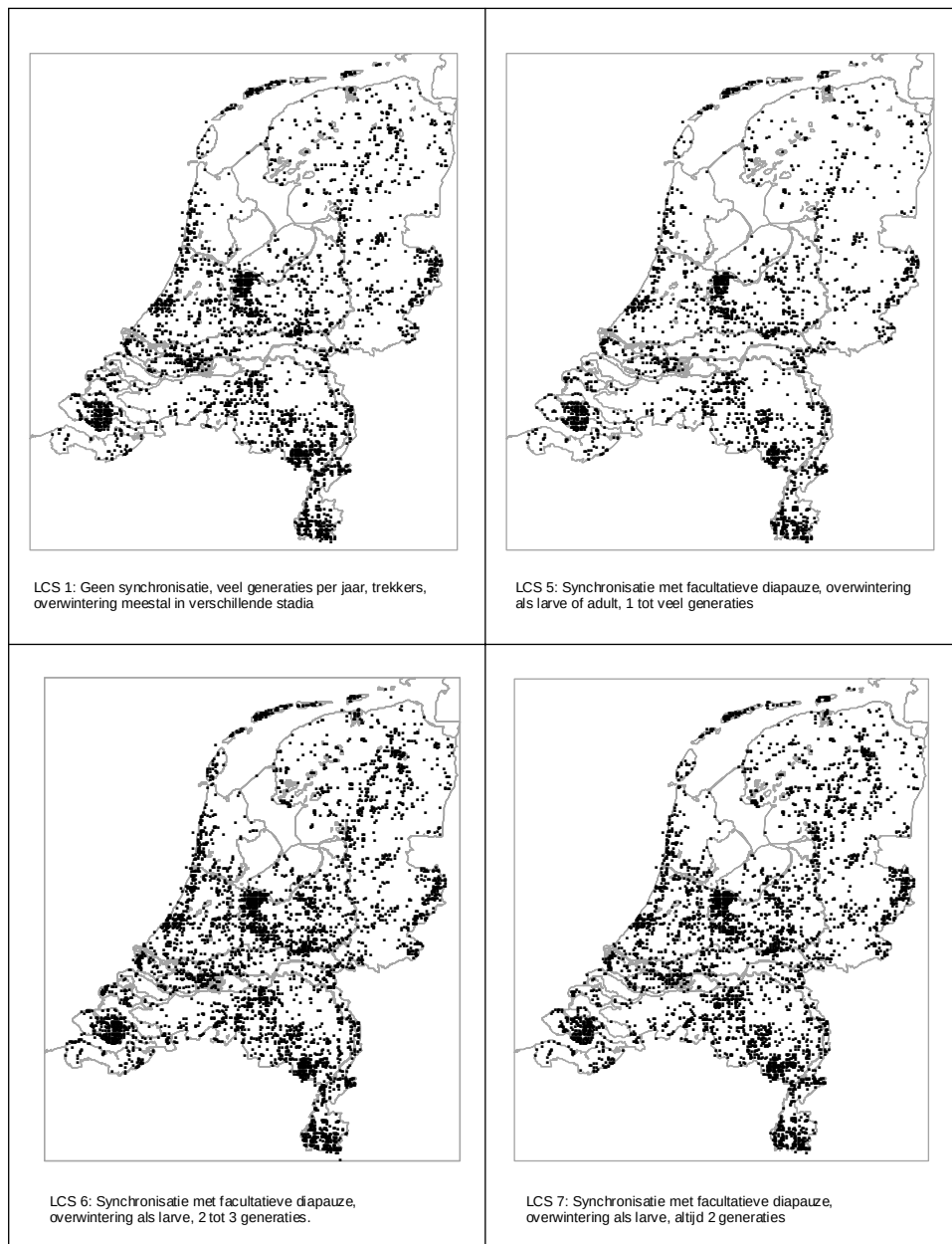
4.2.3 Stap 3: Analyse van de locatiegebonden LCS-gegevens

Met behulp van correspondentie analyse (een ordening-techniek) is onderzoek gedaan naar de mate van overeenkomst van de verspreidingspatronen van de verschillende strategieën. De resultaten hiervan zijn in geaggregeerde vorm samengevat in Figuur 6. Het percentage verklaarde variantie op de eerste vier assen was respectievelijk: 10.9, 8.5, 7.1 en 5.2 (totaal 31.7%).

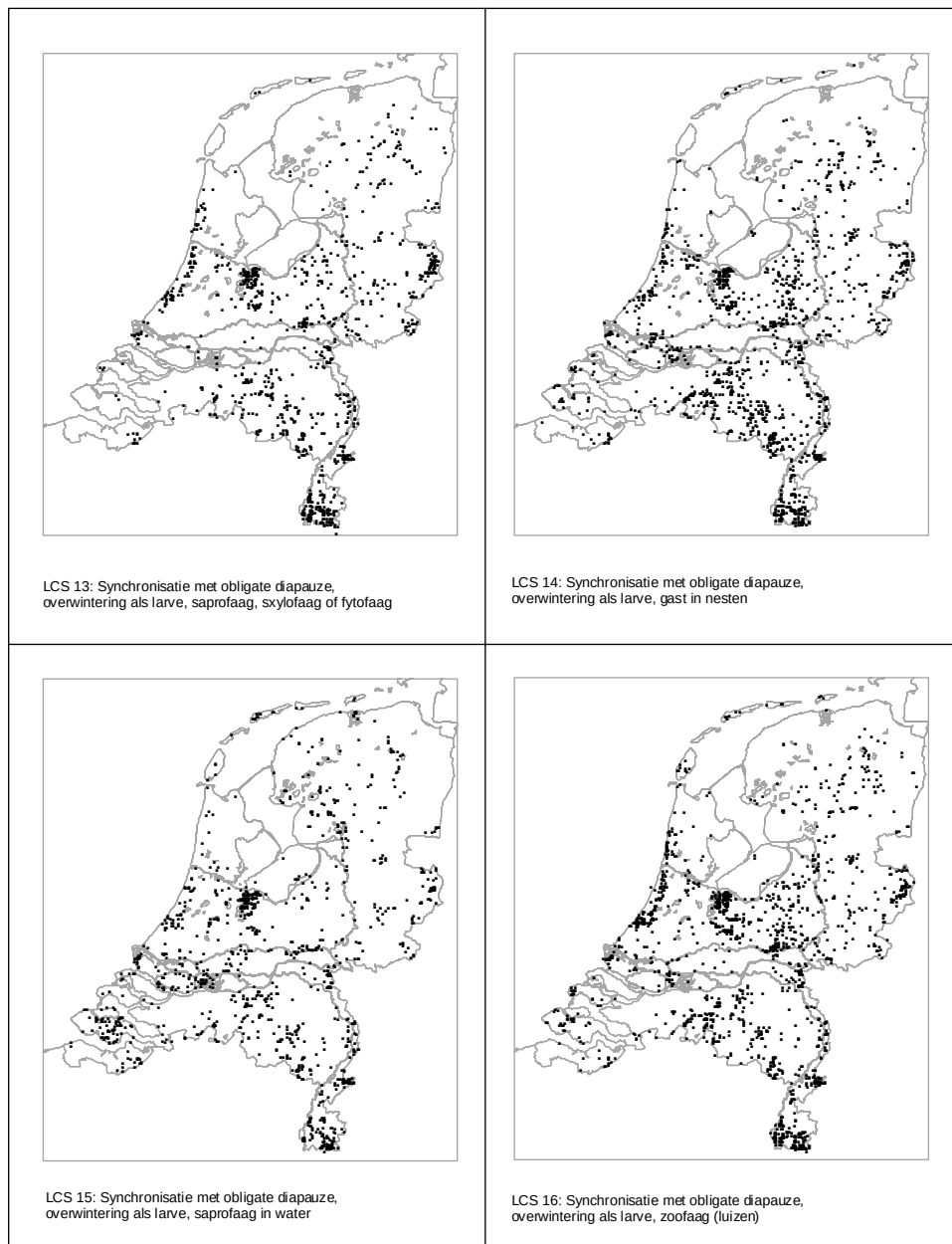
Omdat de correspondentieanalyse de mate van overeenkomst tussen de strategieën laat zien, zijn de uitkomsten van de correspondentieanalyse gebruikt als leidraad bij het bepalen van de volgorde van presenteren van de kaarten van de afzonderlijke strategieën (Figuur 7, 8 en 9).



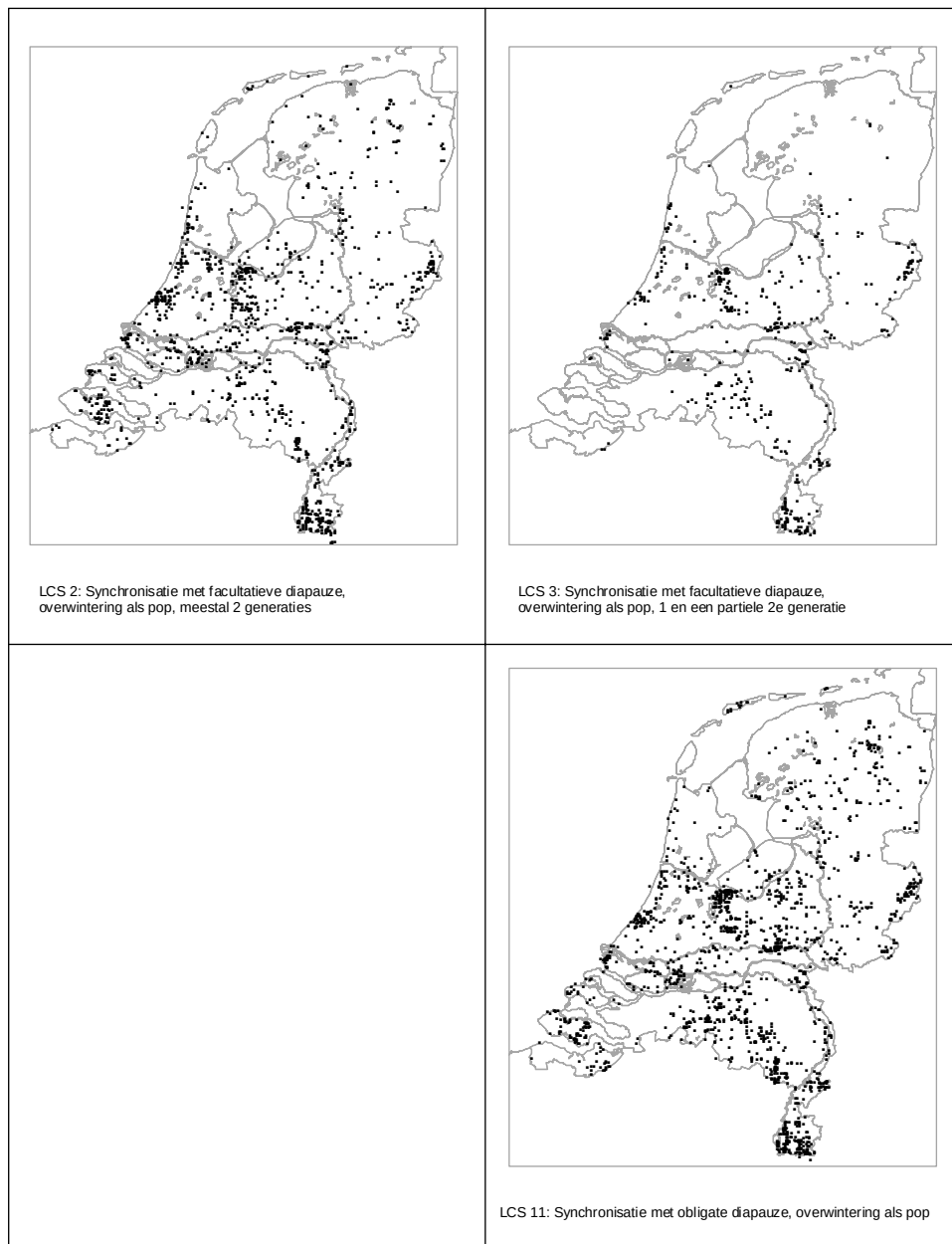
Figuur 6 Ordinatie van locaties op basis van het relatieve belang van verschillende LCS-groepen op de locaties. Op de eerste, horizontale as, staan links de locaties waar soorten overheersen met veel generaties per jaar, en rechts de locaties waar soorten overheersen met een generatie per jaar. Op de tweede, verticale, as staan bovenaan locaties die gedomineerd worden door larvenoverwinterende soorten, en onderaan locaties met vooral popoverwinterende soorten



Figuur 7 Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soorten met facultatieve diapauze en overwintering als larve (LCS 1, 5, 6 en 7)



Figuur 8. Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soorten met obligate diapauze en overwintering als larve (LCS 13, 14, 15 en 16)



Figuur 9. Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soorten met overwintering als pop (LCS 2, 3 en 11)

4.3 Levens Cyclus Strategie: Resultaten en discussie

De LCS-samenstellingen van de locaties werd onderzocht met behulp van correspondentie analyse. De resultaten hiervan zijn weergegeven in Figuur 6.

Uit de correspondentie analyse blijkt dat de samenstellingen van de levens cyclus strategie-groepen van de locaties in hoofdzaak samenhangt met twee LCS-aspecten:

1. Het aantal generaties.
2. Het overwinterstadium.

Door te kijken naar de combinaties van deze twee factoren kunnen locaties worden verdeeld in vier typen, die hieronder worden besproken.

Met betrekking tot de onderstaande figuren dient te worden opgemerkt, dat steeds alle locaties zijn weergegeven waar soorten uit een groep voorkomen. Omdat soorten uit verschillende ecologische groepen op dezelfde locaties kunnen voorkomen, kunnen de locaties van de verschillende groepen overlappen. Dit verschilt van de Twinspan figuren, omdat daar de locaties steeds bij een unieke klasse horen, omdat alle locaties zijn opgedeeld in elkaar uitsluitende groepen.

Type I: Locaties waar dieren meerdere generaties per jaar kunnen voltooien en als larve overwinteren.

LCS 1, 5, 6, 7 en 8 (Figuur 7):

Voorbeeldsoorten: *Eristalis tenax* (veel generaties zonder diapauze) *Heringia heringi* (1 generatie met een partiele tweede).

Ecologie: De soorten zijn veelal uitgesproken trekkers.

Verspreidingspatroon: Als voorbeeld van de verspreiding van soorten met meer generaties per jaar en larve overwintering zijn LCS 1, 5, 6 en 7 weergegeven. Duidelijk is te zien, dat soorten met dit type LCS een zeer algemene verspreiding hebben. Overal in Nederland worden soorten uit deze LCS-groep gevangen.

Type II: Locaties waar dieren slechts een generatie per jaar vertonen en als larve overwinteren.

LCS 13, 14, 15 en 16 (Figuur 8):

Voorbeeldsoorten:

LCS 13: boomsapeters, saprofagen, xylofagen en fytofagen (*Ceriana conopsoides*)

LCS 14: nestgasten (*Volucella zonaria*)

LCS 15: (semi-)aquatische larven (*Orthonevra brevicornis*)

LCS 16: zoofage larven (veelal predatie op luizen) (*Dasyrphus venustus*)

Ecologie: In totaal bevatten deze groepen 116 soorten, die, ondanks dat ze op basis van hun LCS herkenbaar zijn als groep, toch duidelijke verschillen vertonen in levenswijze/voeding.

Verspreidingspatroon: Hoewel elke van de vier LCS'en met obligate diapauze en larve-overwintering meer soorten omvat dan LCS 1, zijn meldingen van deze soorten minder talrijk.

Het lijkt of de LCS minder belangrijk is dan de verschillen in levenswijze/voeding voor de verspreidingspatronen. Dit wordt gesuggereerd door de relatief grote verschillen tussen de patronen van LCS 13, 14, 15 en 16 ondanks dat alle soorten in deze groepen obligaat een generatie per jaar vertonen.

LCS13: omvat veel soorten die saprofaag zijn en/of een levenswijze hebben die afhankelijk is van dood hout. In relatie hiermee volgt de verspreiding de aanwezigheid van bos, met een focus op zandgronden en Zuidelijker regio's. Omdat veel soorten de schaduw van bos verkiezen verspreiden ze zich maar matig, wat een verklaring zou kunnen zijn voor de lage aantallen in jong bos (Flevoland, vergelijk de meldingen van LCS1, 5, 6 en 7)). LCS14: Waarnemingen in het Noorden zijn relatief zeldzaam en waarnemingen in steden (bijvoorbeeld Amsterdam en Rotterdam) relatief algemeen. De larven van veel van de soorten uit deze groep leven in wespennesten en mierennesten. Uit ander onderzoek is bekend dat de dichtheid van wespen en mierennesten in Nederland naar het Noorden toe afneemt.^{lit}

LCS15: Duidelijk herkenbaar is dat de verspreiding van deze soorten zich concentreert op waterrijke milieus, wat samenhangt met de aquatische levenswijze van de larven.

LCS16: Omdat luizen in alle vegetaties voorkomen vertoont deze strategie een zeer breed verspreidingspatroon, waarbij de afwezigheid van de soorten in de klei- en veengebieden opvalt.

Type III: Locaties waar dieren als pop overwinteren

LCS 2, 3 en 11 (Figuur 9):

Voorbeeldsoorten:

LCS2: : *Cheilosia pagana*

LCS3: *Cheilosia variabilis*

LCS 11: : *Cheilosia albitarsis*

Ecologie:

LCS2: Soorten met meerdere generaties. In Nederland halen ze er wel 2 tot 3 per jaar.

LCS3: Soorten met 1 tot 2 generaties, waarvan enkele met bethedging, dat wil zeggen dat slechts een gedeelte van de populatie een tweede generatie probeert, terwijl de rest van de poppen tot de winter in diapauze blijft.

LCS11: Alle soorten hebben een generatie per jaar en overwinteren als pop. Voor een belangrijk deel zijn het voorjaarssoorten, die hun ontpoppen laten samenvallen met de aanwezigheid van een geschikt stadium van de voedselplant voor larvale ontwikkeling.

Verspreidingspatroon:

LCS 2: De soorten vertonen een vrij algemeen verspreidingspatroon dat de zandgronden en de kleigebieden omvat en Noord en Zuid Nederland.

LCS3. De soorten komen minder voor in het Noorden en zijn beperkt tot de zandgronden en duinen. De relatief Zuidelijke verspreiding kan samenhangen met limieten aan de flexibiliteit van de partiele 2^e generatie. De voedselkeuze limiteert de soorten vervolgens bovendien tot bosrijk areaal.

LCS11: De groep komt in heel Nederland voor, met nadruk op de Zuidelijke provincies. Een aantal soorten zijn relatief sterk aan het Zuiden gebonden, voorbeeldsoort Z-Limburg *Cheilosia fasciata*. Ondanks dat de locaties waarin LCS11 voorkomt bij de multivariate analyse een extreem vormen, vertoont deze groep geen duidelijk herkenbaar ruimtelijk patroon in de verspreiding.

Type IV: Locaties met traag groeiende, meerjarige larven

LCS9 (Figuur 9):

Voorbeeldsoorten: in grote, oude en vaak vochtige stobben van loofhout (*Temnostoma* spp.) of boomsap (*Ferdinandea cuprea*)

Ecologie: Een vrij zeldzame levens cyclus strategie. In deze groep hebben larven twee of meer jaar nodig om zich tot volwassen zweefvliegen te ontwikkelen. De trage groei van de larven hangt samen met de lage kwaliteit van het voer.

Verspreidingspatroon:

De verspreiding vertoont een nauwe samenhang met de aanwezigheid van oud bos.

4.4 Levens Cyclus Strategie: conclusies

In dit hoofdstuk werden zweefvliegen ingedeeld in dertien verschillende levens cyclus tactieken.

Na vertaling van de soortensamenstelling in de ecologische samenstelling per locatie, beek dat er duidelijke verschillen waren tussen locaties in de aanwezigheid van verschillende strategieën. Locaties verschilden met name in de factoren 'veel of weinig generaties per jaar' en 'overwintering als pop of als larve'.

In dit hoofdstuk werden duidelijke locatiegebonden ecologische verschillen gevonden tussen groepen van locaties. Toch laat de landelijke verspreiding van de afzonderlijke levens cyclus strategieën zich met wisselend succes visueel beoordelen.

In sommige gevallen is het visuele verspreidingspatroon helder. Met name wanneer een sterke koppeling bestaat tussen een levens cyclus en een substraat. Een voorbeeld hiervan is LCS9, een groep waarin alle soorten meerjarige larven hebben. De trage groei van deze larven hangt samen met de lage voedingswaarde van het vermolmde hout van oude boomstobben waarin ze leven. Omdat grote stobben vooral voorkomen in ouder bos, volgt de landelijke verspreiding van deze levens

cyclus strategie de ligging van bos. Andere voorbeelden zijn LCS13 (obligate diapauze gebonden aan bos) en LCS15 (obligate diapauze gebonden aan water).

Het vinden van een verklaring van het landelijke verspreidingspatroon wordt bemoeilijkt als habitat-typen met verschillende dynamiek direct naast elkaar voorkomen of als behalve de levens cyclus strategie ook voedsel of substraat keuzes mede bepalend zijn (zie groepen LCS13 tm 16).

Dat er een aantoonbare relatie bestaat tussen locaties en strategieën blijkt uit de multivariate analyse. Een meer gedetailleerde analyse op basis van een fijnmazige GIS-kaart van terreingebruik is wellicht een manier om meer duidelijkheid te krijgen in de blijkaar fijnmazige afwisseling van locaties met meer of minder dynamiek.

5 Analyse voedsel/substraat groepen

5.1 Inleiding

Voedsel en substraat vormen belangrijke voorwaarden voor het overleven van een organisme. Te weinig voedsel leidt tot de hongerdood. Het ontbreken van substraat voor ei-afzet, verpoping of overwintering betekent echter evengoed dat de levenscyclus niet kan worden voltooid.

Ieder type voedsel en/of substraat gaat gepaard met bepaalde aanpassingen. Op grond van bekende aanpassingen kan een groep soorten worden gebruikt als indicatorgroep voor de aanwezigheid en kwaliteit van deze bronnen.

Doel van dit hoofdstuk is om locatie-typen op te sporen die verschillen in de samenstelling van de levens cyclus strategieën van de soorten. Daarnaast zal op landschapsschaal inzicht worden gegeven in de aanwezigheid van elke levens cyclus strategie-groep.

5.2 Materiaal en methoden

De analyse van de wensen van soorten wat betreft voedsel, substraat en temperatuur- licht- en vochtomstandigheden is in drie stappen uitgevoerd.

Tijdens stap 1 is Twinspan gebruikt om de soorten in te delen in voedsel-substraat-abiotiek-wensengroepen. Deze groepsindeling is gebaseerd op de per soort verzamelde ecologische informatie en is gebruikt om verspreidingskaarten te maken van de km-hokken waar een of meer individuen uit een bepaalde groep voorkomen.

Tijdens stap 2 is de indeling van stap 1 gebruikt om de soortensamenstelling van ieder kilometerhok om te rekenen in een voedsel-substraat-groepensamenstelling.

Tijdens stap 3 is de voedsel-substraat-groepensamenstelling van alle locaties geanalyseerd met behulp van correspondentie analyse om te kunnen onderzoeken wat de bijdrage is van de verschillende ecologische groepen aan de verschillen tussen locaties.

Bovenstaande benadering verschilt van het als pijlen aangeven van de soort-gerelateerde ecologische gegevens in een correspondentieanalyse-figuur. De reden is dat bij de laatste werkwijze, de locatiegebonden soortensamenstelling bepaalt in welke richting de pijlen wijzen. Hierdoor wegen ook andere, locatie-specifieke factoren, die niet in de ecologie-file verzameld waren mee in de analyse en raakt de ecologische analyse verstrengeld met onbekende locatie factoren. Dit wordt voorkomen door in stap 1 eerst een ecologische indeling te maken en die daarna toe te passen bij de analyse van de data.

5.2.1 Stap 1: Groepsindeling met behulp van Twinspan

De indeling van soorten in voedsel/substraat-groepen verschilt sterk van de indeling van Levens cyclus strategie-groepen. Het belangrijkste is dat een stadium van een soort kan scoren op een heleboel voedsel- en substraat-parameters, die elkaar niet wederzijds uitsluiten. Stadia die honing zuigen kunnen bijvoorbeeld ook vlees eten, of adulten die op rotsen baltsen kunnen larven kunnen hebben die als bacteriefilteraar in modder leven. Wensen of eisen van de dieren aan substraat en voedsel moeten dan ook meer gezien worden als overlappende gegevens. Hoewel het belang van de verschillende substraat- en voedsleisen niet altijd even groot is, is aangenomen dat een ordinatietechniek (in deze studie is Twinspan gebruikt) geen al te grote fouten maakt bij het clusteren van losse gegevens tot substraat/voedsel-clusters. De clustering maakte gebruik van de volgende basisparameters voor eieren, larven en adulten:

Voor de larven:

Voedsel: fytofaag, rhizofaag, fungivoor, bacterivoor, carnivoor (als actieve jager), carnivoor (als passieve jager), boomsap

Substraat: nesten van gastheren, modder, staand dood hout, liggend dood hout, rotholes, kruidlaag, struiklaag, boomlaag, stilstaand water, stromend water, mest, organisch afval.

Fysische factoren: droog, vochtig, nat, licht, schaduw, donker, actief bij lage temperatuur (vanaf 10oC), actief bij hoge temperatuur (hoger dan 20oC)

Voor de adulten:

Voedsel: nectar en/of honingdauw, pollen, adult eet niet.

Substraat: kaal zand, staand dood hout, liggend dood hout, kruidlaag, struiklaag, boomlaag.

Fysisch adult: droog, vochtig, nat, licht, schaduw, donker, reeds actief bij lage temperatuur (vanaf 10oC), pas actief bij hoge temperatuur (hoger dan 20oC)

Voor de soort:

Voedselbreedte: monofaag, oligofaag, polyfaag van de larvale stadia.

Omschrijvingen van de bovenstaande factoren zijn opgenomen in Bijlage 1.

Met behulp van Twinspan zijn de soorten ingedeeld in voedsel/substraat groepen op basis van de hierboven gepresenteerde ecologische detailinformatie over de wensen van een soort wat betreft voedsel, substraat en fysische omstandigheden.

De resulterende indeling van soorten in ecologische groepen is weergegeven in **Tabel 2**. In Tabel 2 staan de factoren vetgedrukt die kenmerkend (en significant, volgens de 'indicator species analysis' van Dufrene and Legendre (in McCune, B., and M.J. Mefford 1999) zijn voor de groepen. Een hoger nummer in de tabel betekent een groter belang van de factor. Hieronder volgt een beschrijving van de soortengroepen, waarbij steeds een soort wordt vermeld die kenmerkend is voor de aangeduide groepen. (De nummers waarmee de groepen worden aangeduid hebben geen ecologische betekenis, maar hangen samen met de manier waarop Twinspan nummers toekent aan groepen).

Tabel 2 Voedsel en substraat factoren (verticaal) die kenmerkend zijn voor de verschillende ecologische groepen (horizontaal)

ecologischefactoren	categorie	code	Ecologische Groepen															Maxgp	IV	Mean	SDev	p
			16	17	18	19	20	21	22	23	25	26	27	28	29	30	31					
structuur ei/larve	mest	SEILmest	0	96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	95.7	5.2	3.69	0.0001
structuur ei/larve	org. afval/compost	SEILorga	30	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	53.6	5.1	3.51	0.0001
structuur ei/larve	modder	SEILmodd	0	49	33	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	49.1	5.9	3.15	0.0001
structuur ei/larve	stilstaand water	SEILstil	0	47	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	46.8	5.7	3.21	0.0001
waardplant/prooibreedte	polyfaag	WPRpolyf	18	32	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	2	17	31.5	6	3.2	0.0005
fysisch adult	vochtig	favoch	1	18	18	18	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	18	18	18.3	7.3	2.4	0.0004
voedsel larven	bacterievoor	VLbacter	12	12	12	12	12	12	12	12	2	0	0	0	0	0	0	18	11.9	7.4	2.3	0.0448
fysisch adult	gem. temp (>10)	famtg10	7	7	7	7	7	7	5	7	0	7	7	5	7	5	7	19	7.5	7.1	0.12	0.0016
structuur ei/larve	staand dood hout	SEILstdh	0	0	0	0	49	0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	20	49.3	5.4	3.34	0.0001
structuur ei/larve	liggend dood hout	SEILlgdh	0	0	0	1	41	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	20	41.1	5.4	3.35	0.0001
structuur adult	staand dood hout	stastdh	0	0	0	0	33	21	0	29	0	0	0	0	0	0	0	20	32.7	5.6	3.23	0.0002
structuur adult	liggend dood hout	staligdh	0	0	0	0	32	21	0	28	0	0	0	0	0	0	0	20	31.8	5.7	3.2	0.0002
fysisch ei/larve	gem. temp (>10)	feilmtg10	8	8	8	4	8	0	5	7	0	8	8	8	5	6	8	20	8.3	7.8	0.26	0.0049
structuur adult	boomlaag	stabooml	0	0	0	0	1	1	34	29	0	0	0	0	2	2	0	22	33.9	6.1	3	0.0001
structuur ei/larve	boomlaag	SEILboom	0	0	0	0	0	0	25	20	0	0	0	0	5	14	0	22	24.6	6.2	3.02	0.0015
structuur ei/larve	rotholes'	SEILroth	0	0	0	0	13	0	25	4	0	0	0	0	0	0	0	22	24.5	5.3	3.52	0.0027
fysisch ei/larve	nat	feilnat	0	20	19	10	4	0	20	17	0	0	0	0	0	0	0	22	19.7	6.9	2.62	0.0053
voedsel larven	boomsap	VLboomsa	0	0	0	0	2	0	9	46	0	0	0	0	0	0	0	23	45.6	5.3	3.54	0.0001
waardplant/prooibreedte	oligofaag	WPRoligf	1	0	5	1	12	0	14	15	3	0	6	8	1	0	0	23	14.7	7.4	2.3	0.0221
fysisch adult	schaduw	fascha	1	11	3	4	7	9	0	13	0	2	0	0	0	1	0	23	13.3	6.5	2.73	0.0448
fysisch ei/larve	hoge temp (>20)	feiltg20	0	0	0	0	0	0	3	0	69	0	0	0	0	2	0	25	68.8	5.3	3.56	0.0001
fysisch adult	hoge temp (>20)	fatg20	0	0	0	0	0	0	3	0	63	0	0	2	0	2	0	25	63.3	5.4	3.52	0.0001
waardplant/prooibreedte	monofaag	WPRmonof	0	0	0	0	0	0	0	0	1	71	0	2	1	0	0	26	70.9	5.3	3.41	0.0001
voedsel larven	fytofaag	VLfytofa	25	0	0	0	0	1	0	0	19	25	22	0	0	0	0	26	25.2	5.9	3.22	0.001
structuur ei/larve	kruidlaag	SEILkrui	21	0	0	0	0	0	0	0	10	21	10	1	0	10	6	26	20.6	6.7	2.73	0.0041
voedsel larven	rhyzofaag	VLrhyzof	4	0	0	0	0	0	0	0	6	17	14	0	0	0	0	26	16.8	5.4	3.61	0.0263
fysisch ei/larve	vochtig	feilvoch	17	0	0	0	9	1	0	0	17	17	17	0	0	1	7	27	16.6	6.9	2.62	0.0083
structuur ei/larve	nest gastheer	SEILnest	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54	0	0	0	28	54.2	5.2	3.7	0.0001
fysisch ei/larve	droog	feildroo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	18	28	11	28	29.8	7.4	2.33	0.0001
structuur ei/larve	struiklaag	SEILstru	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	53	0	30	53.4	5.6	3.37	0.0001
fysisch ei/larve	schaduw	feilscha	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	18	30	30	30	29.6	7.3	2.41	0.0001
voedsel larven	carnivoor (actieve jager)	VLcarnaj	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	22	26	26	30	25.7	7.7	2.09	0.0001

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 17, 18,19, 27: Afvaletende soorten waarvan de larven in mest, organisch afval, stilstaand water of vochtige plekken leven (*Rhingia campestris*)

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 26: Fytofage soorten, die als larve in de kruidlaag leven (*Cheilosia lenis*)

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 23: Bossoorten waarvan de larven leven van boomsap (*Brachyopa bicolor*)

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 20: Bossoorten waarvan de larven in dood hout leven (*Xylota sylvorum*)

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 22: Zeldzame bossoorten met larven in rotholes (*Mallota cimbiciformis*)

Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 28: Nestgasten (*Volucella zonaria*, in hommel en/of wespennesten, andere soorten ook in mierennesten)

Voedsel/Substraat groep 25: Zeldzame gasten die warmte- en droogteminnend zijn. De soorten bereiken het Noordelijk deel van hun areaal in Z-Limburg (*Eumerus tricolor*). Voedsel/Substraat/fysische factoren groep 30: Carnivore soorten (*Syrphus ribesii*) waarvan de larven voor een groot deel van luizen leven.

5.2.2 Stap 2: Omrekening van de locatiegegevens

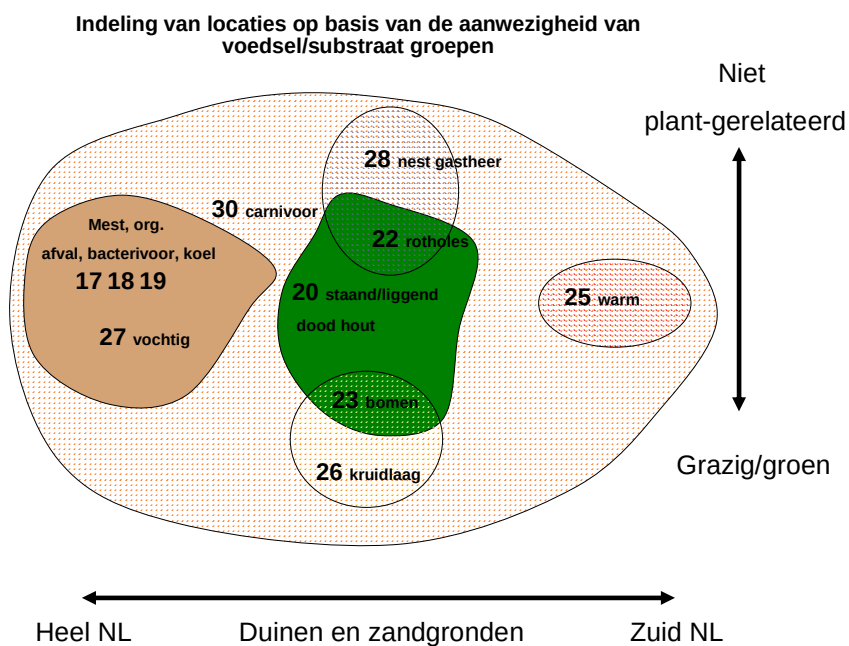
Voor dit doel werden de verspreidingsgegevens van de soorten omgezet in verspreiding per voedsel/substraat-strategie. Hiertoe werd per locatie het aantal soorten opgeteld met de betreffende voedselstrategie.

5.2.3 Stap 3: Correspondentie analyse

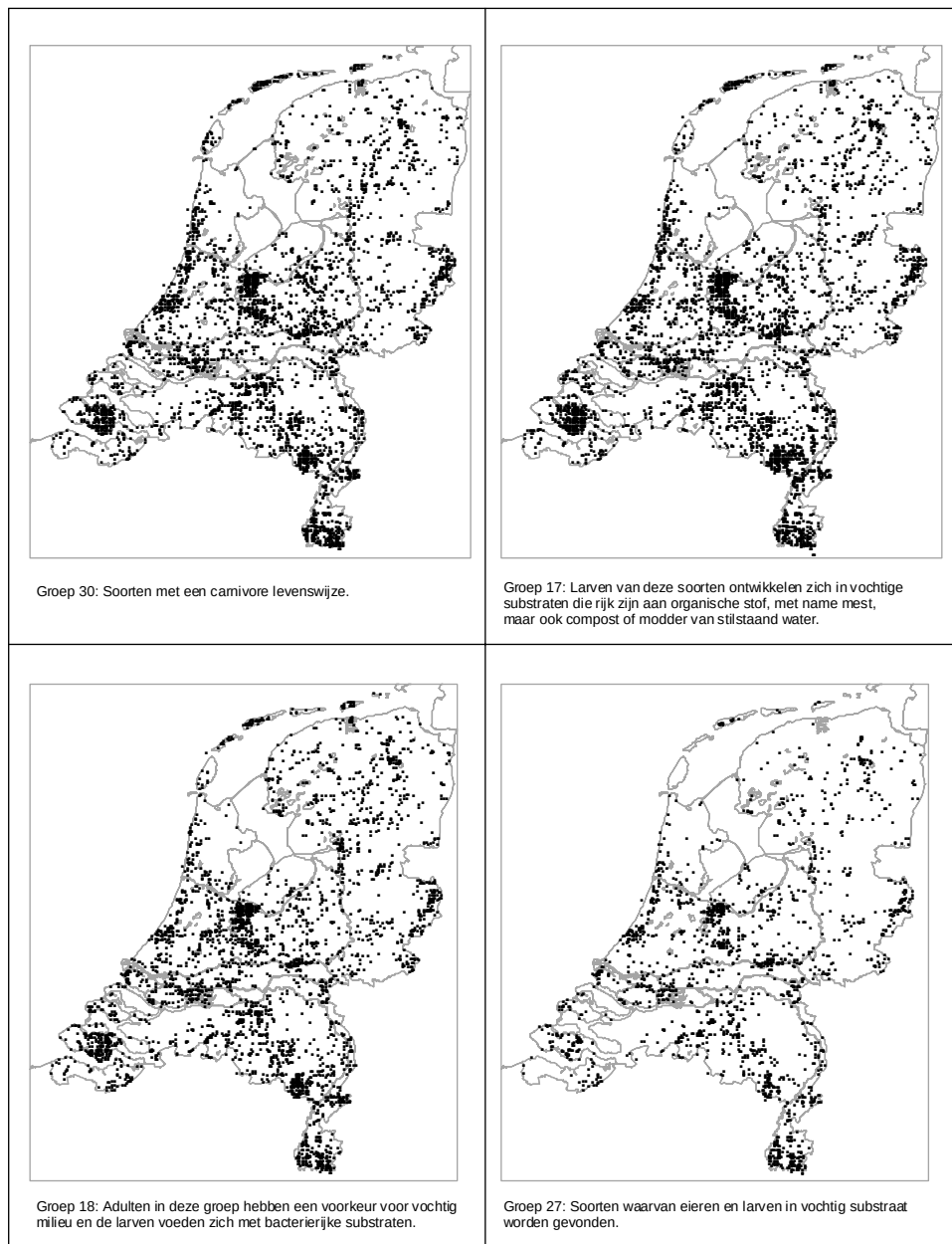
De voedsel/substraat-groepen-samenstellingen van de locaties werd onderzocht met behulp van correspondentie analyse. De resultaten hiervan zijn in geaggregeerde vorm weergegeven in Figuur 10. Het percentage verklaarde variantie op de eerste vier assen was respectievelijk: 13.8, 12.5, 8.6 en 5.3 (totaal 40.7%).

Omdat de correspondentieanalyse de mate van overeenkomst tussen de strategieën laat zien, zijn de uitkomsten van de correspondentieanalyse gebruikt als leidraad bij het bepalen van de volgorde van presenteren van de kaarten van de afzonderlijke strategieën (Figuur 11, 12 en 13).

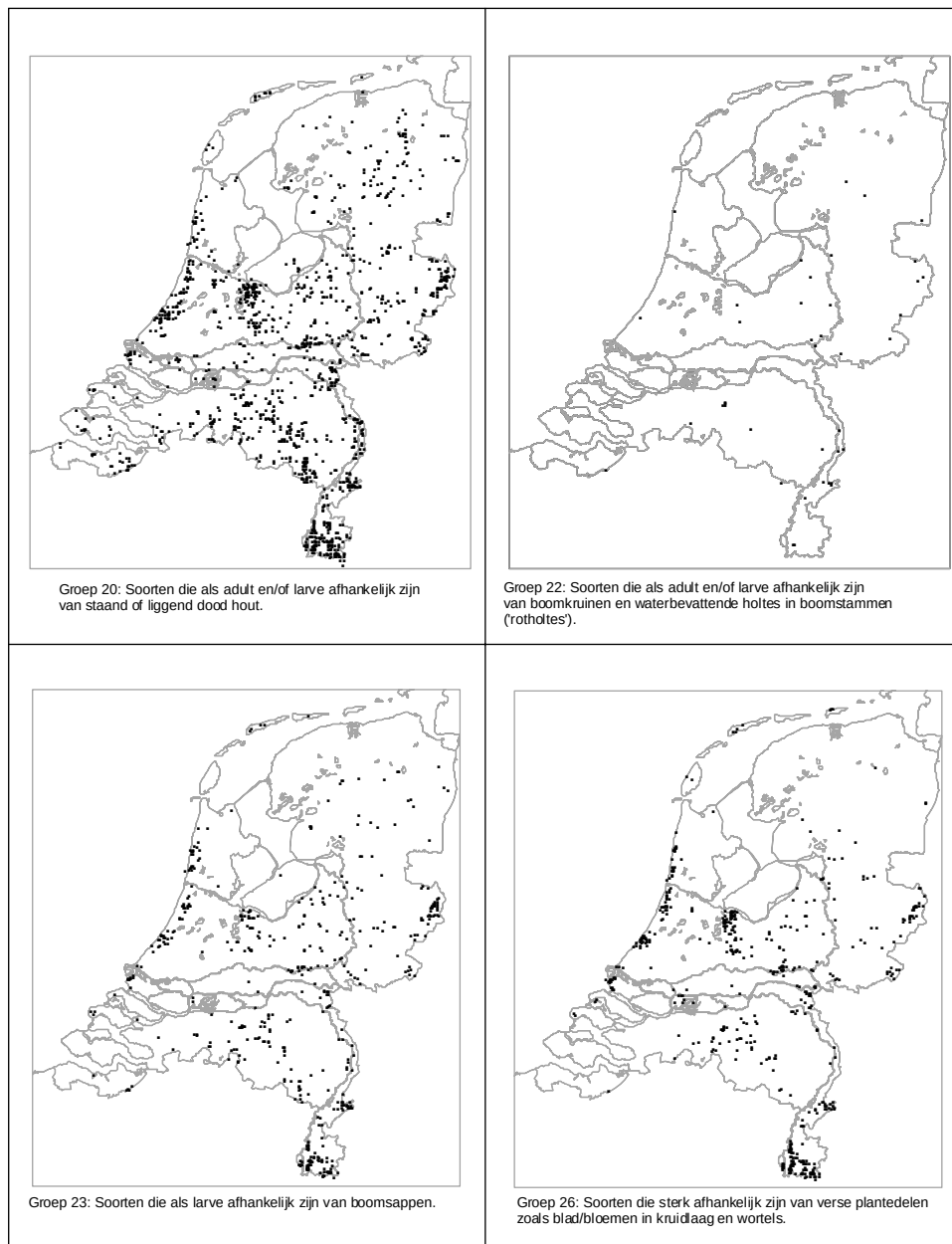
Landelijke patronen in de verspreiding van voedsel/substraat-groepen geven aan op welke locaties/regios de soorten voorkomen die van dit voedsel/substraat afhankelijk zijn. Ook bieden verspreidingskaarten de mogelijkheid te controleren of de ecologische hoofdstructuur belangrijke hospots van deze groepen dekt.



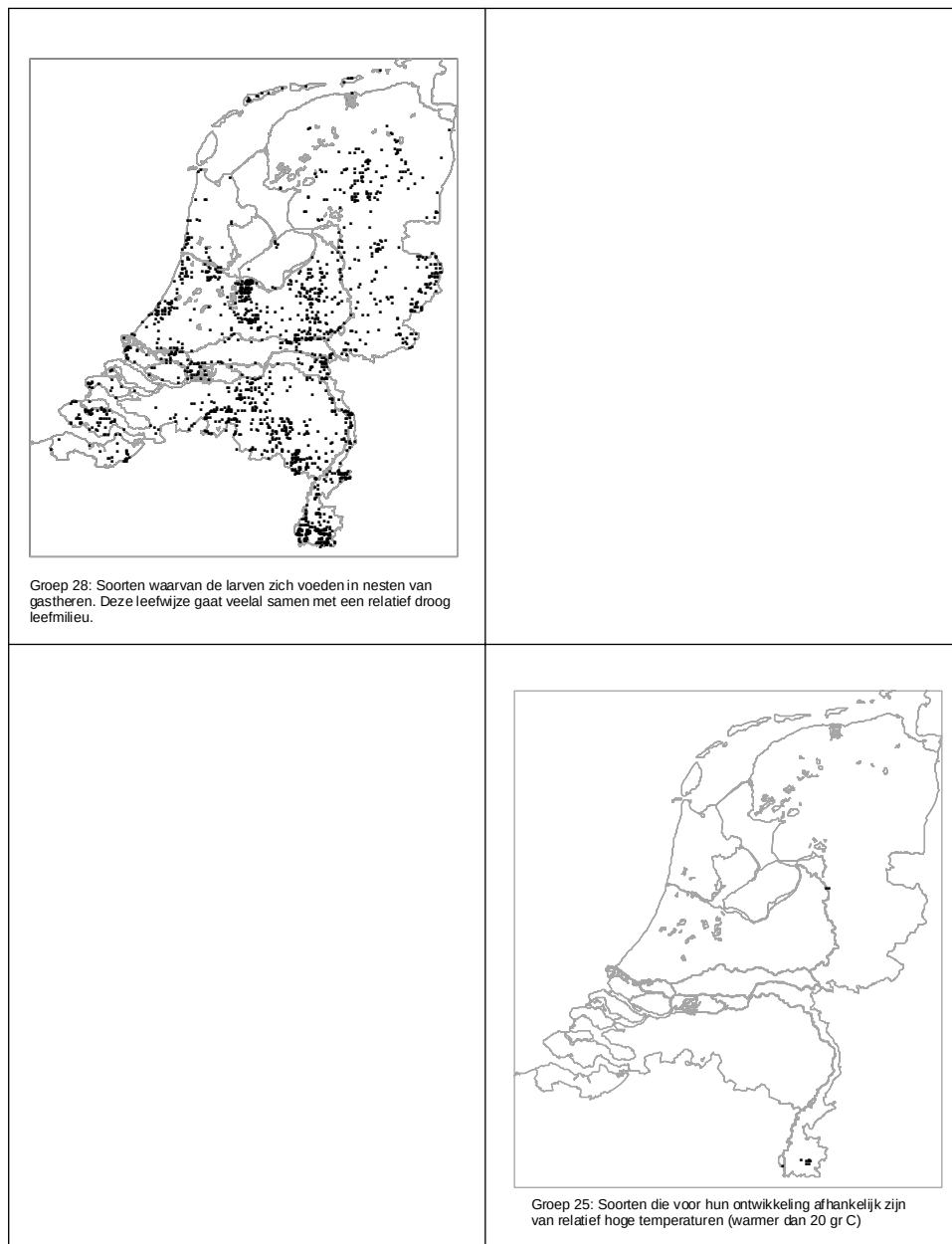
Figuur 10: Ordinatie van locaties op basis van het relatieve belang van verschillende voedsel/substraat-groepen op de locaties. Op de eerste, horizontale as, staan links de locaties waar soorten overheersen die in heel Nederland voorkomen, met name ook in koelere delen, gevolgd door soorten van duinen en zandgronden, en tenslotte rechts soorten van Zuid-Limburg. Op de tweede, verticale, as staan van boven naar beneden soorten met een toenemende afhankelijkheid van grazige groene vegetatie



Figuur 11 Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soorten die afhankelijk zijn van vochtig substraat en zich ook goed ontwikkelen onder relatief koele omstandigheden



Figuur 12 Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soortengroepen zoals aangegeven bij ieder onderdeel van de figuur



Figuur 13 Ruimtelijke verdeling van locaties die gekenmerkt worden door een relatieve abundantie van soortengroepen zoals aangegeven bij ieder onderdeel van de figuur

5.3 Voedsel/Substraat: Resultaten en discussie

Multivariate analyse van de monsters op basis van de aanwezigheid van voedsel/substraat-groepen laat enkele belangrijke trends zien:

1. Hoewel er erg veel carnivore zweefvliegsoorten in het bestand zaten, lag de carnivore strategie bij de ordinaties steeds min of meer in het centrum. Dit betekent dat de eigenschap carnivorie overal voorkomt.
2. Er is een gradiënt in de locaties van koud en vochtig naar warm en droog.
3. Er is een gradiënt in de locaties van locaties met soorten die weinig plantgebonden zijn naar locaties met soorten die sterk plantgebonden zijn.

De ranking van locaties op basis van de temperatuur- en vochtpreferentie van de aanwezige voedsel/substraat-groepen laat een onderverdeling zien in verschillende groepen.

Aan de 'koude kant' van deze ranking bevinden zich de voedsel/substraat-groepen (V/S-groepen) 17, 18, 19 en 27. De soorten in deze groepen zijn in staat al bij relatief lage temperaturen (boven de 10°C) te vliegen en zich voort te planten. Ze zijn veelal gebonden aan mest, organisch afval en een bacterivore voeding onder vochtige of zelfs natte omstandigheden (stilstaand water, modder, mest).

In het midden van deze ranking staan de soortengroepen 30, 28, 22, 20, 23 en 26. Voor geen van deze groepen gelden extreme wensen wat betreft temperatuur.

Aan de warme kant van deze ranking bevindt zich de V/S-groep 25. Dit betreft soorten die alle bekend staan om een grote warmtebehoefte.

De ranking van de locaties volgens de mate waarin de aanwezige voedsel/substraat-groepen binding vertonen met vegetatie vertoont een duidelijk patroon:

Aan de bovenkant van Figuur 10 staan de locaties waarin de soorten weinig afhankelijk zijn van de vegetatie (groep 28). Hier vinden we de soorten waarvan de larven leven als nestgasten bij mieren of wespen.

Direct daaronder staan locaties die gekenmerkt worden door soorten die afhankelijk zijn van watergaten in staande of liggende boomstammen (rotholes, groep 22), of die afhankelijk zijn van staand of liggend dood hout (groep 20). Voor deze locaties is de aanwezigheid van bomen van belang, hoewel de dieren ter plekke vooral reageren op abiotische consequenties van staand en liggend (dood) hout.

Nog verder naar onderen staan locaties waar soorten overheersen die direct van de kruinen van levende bomen afhankelijk zijn (groep 23), of die in nog 'graziger' omgeving leven, zoals kruidige vegetatie (groep 26).

Verspreidingspatronen:

De relaties met verspreidingspatronen kunnen worden gelegd door het voorkomen van de afzonderlijke voedsel/substraat groepen te bespreken.

Voedsel/substraatgroep 30 (Figuur 11): Soorten met een carnivore levenswijze, voornamelijk predatoren van luizen. De soorten uit deze groep komen verspreid door heel Nederland voor. De multivariate analyse geeft aan dat deze soorten in Noord Nederlandse locaties relatief algemeen zijn, en dus geen last hebben van een iets kouder micro-klimaat of het ontbreken van bossen en beschutting

Voedsel/substraat groepen 17, 18 en 27 (Figuur 11): Soorten waarvan de eieren en larven in vochtig substraat leven, waaronder stilstaand water, modder, mest en vochtig organisch afval. De soorten uit deze groep komen in heel Nederland voor. Voor deze groepen geeft de correspondentie analyse aan dat 17 en 18 een iets Noordelijker verspreiding hebben dan groep 27.

Voedsel/substraatgroepen 20, 22 en 23 (Figuur 12): Soorten die een binding hebben met houtige gewassen, zoals bomen en struiken.

Groep 20: De larven van deze groep leven in liggend of staand dood hout.

Groep 22: De larven van deze groep leven in waterbevattende gaten in boomstammen ('rotholes'). Hoewel dat op het kaartje van Figuur 12 niet goed is te zien, omdat er geen bossen op zijn afgebeeld, leert een vergelijking van de verspreiding van deze soorten met kaarten over de ligging van bossen in Nederland, dat de vondsten van soorten met deze strategie nauwkeurig samenvallen met de aanwezigheid van bos. Het zou interessant zijn om na te gaan of het hier typisch om oude bossen gaat, aangezien rotholes zelden in jonge opstanden voorkomen.

Groep 23: De larven van deze groep leven van boomsappen. De verspreiding van deze strategie vertoont een sterke overeenkomst met de ligging van bossen in Nederland.

Voedsel/substraatgroep 26 (Figuur 12): Soorten met een sterke binding met kruidige vegetatie.

Groep 26: De larven van deze groep leven van verse plantendelen zoals bladeren, bloemen en plantenweefsel in de stengels en wortels van kruidige planten. De relatie tussen de ligging van de locaties waarop deze soortengroep voorkomt en vegetatiekartering is alleen nauwkeurig te onderzoeken wanneer kaartbeelden over elkaar worden gelegd.

Groep 28 (Figuur 13): De larven van deze groep leven in nesten van gasteren (bijen, wespen, mieren). De verspreiding van locaties waar deze groep voorkomt vertoont een nadruk op Zuid Nederland. Dit valt samen met de voorkeur van mieren en wespen voor de warmere delen van Nederland.

Voedsel/substraatgroep 25 (Figuur 13): Warmteminnende soorten. Het is heel duidelijk dat de warmteminnende soorten vooral voorkomen in Limburg.

5.4 Conclusies

Voedsel en substraat hebben een grote invloed op de verspreiding van zweefvliegen. Dit leidt tot goed te verklaren verspreidingspatronen.

De data vertonen twee duidelijke trends in de V/S-groepen-samenstelling van de locaties. Ten eerste een trend van koud en vochtig naar droog en warm, ten tweede een trend op basis van de afhankelijkheid van vegetatie, met aan de ene kant soorten die leven in nesten van gasteren en aan de andere kant soorten die van vers plantmateriaal leven.

Het lijkt eenvoudiger om een interpretatie te geven van de landelijke verspreidingspatronen van de V/S-groepen dan van de levens cyclus strategie-groepen. Dit duidt op een relatief sterke relatie tussen verschillende vormen van terreingebruik en de aanwezigheid van voedsel- en substraatresources.

Een fijnmaziger analyse van de relatie tussen verspreiding en resources op basis van gedetailleerde karteringen van resources is wenselijk. Alleen dan is er antwoord te geven op vragen zoals: 'Is de zeer selectieve ligging van groep 26, de soorten die afhankelijk zijn van verse plantedelen, inderdaad indicatief voor kruidenrijke vegetaties?' of 'Klopt het, dat de soorten die als larven in rotholes leven (groep 22) de oudere bossen indiceren, omdat alleen in oude bossen veel waterbevattende holtes ontstaan in oudere bomen?

Alleen als via GIS bestanden van terreingebruik verder wordt ingegaan op de zojuist gestelde vragen, zal het mogelijk worden de voorspellende waarde van een ecologische groepenbenadering te toetsen aan verschillende typen landgebruik.

6 Discussie

Het huidige rapport is een weerslag van een verkennend onderzoek. Dit betekent dat voor een groot deel van het werk geen gebaande paden bestonden. In verschillende fasen van het onderzoek moesten dus nieuwe wegen worden ontwikkeld:

1. Bij het verzamelen van ecologische gegevens over soorten moest worden beslist wat voor type ecologische gegevens zouden worden verzameld.
2. Bij het verwerken van deze ecologische gegevens tot ecologische soort-groepen moest worden beslist welke methode voor welk type ecologische gegevens tot de beste indeling leidt.
3. Bij het toepassen van de ecologische indelingen op de landelijke karteringsgegevens moest worden bedacht hoe soortenbestanden het beste kunnen worden omgezet in ecologische bestanden.
4. Tot slot moest worden onderzocht op welke manier de gecreëerde verspreidingskaarten van ecologische groepen het beste konden worden geanalyseerd.

Hieronder zullen we puntsgewijs ingaan op de genomen besluiten en daarmee behaalde resultaten en deze gebruiken om adviezen te formuleren voor verdere verbeteringen en het aangeven van potenties van een functionele groepenbenadering voor toekomstig onderzoek.

6.1 Voorbewerking van de basisdata

Effecten monsterintensiteit, waarnemer, seizoen en monstermethode

Aan de basis van dit rapport liggen gegevens over het aantal observaties (per uurhok en per jaar, na 1980) van alle Nederlandse zweefvliegsoorten. Omdat deze studie een verkenning betrof en omdat werd geoordeeld, dat de aan- of afwezigheid, de presentie, de meest robuuste en eenvoudig te bewerken informatie was, is aan het begin van de studie (2002) gekozen om te werken met de presentie van soorten. Een recente publicatie suggereert dat het patroon van de verspreiding van de soorten scherper in beeld kan worden gebracht dan met presentie-data (aan of afwezigheid per locatie).

Ellis (2003) bestudeerde de invloed van verschillende bewerkingen van de basisdata op de verspreidingsbeelden van de St. Jansvlinder (*Zygaena filipendulae*). De meest eenvoudige bewerking is het plotten van aan of afwezigheid. Dit geeft het 'breedste' beeld van de verspreiding van de soort. Daartegenover staat een afbeelding van de absolute aantallen, waardoor een zeer sterke focus ontstaat op een klein aantal gebieden met zeer veel waarnemingen. Een tussenoplossing is het plotten van de logaritmen van de aantallen per waarnemingsblok.

De bovenstaande drie methoden negeren het gegeven dat er tussen meldingen enorme variatie bestaat in het aantal zoekuren, het doorzochte terreinoppervlak en de monstermethode. De bemonsteringstijd en kwaliteit per bezoek kunnen zeer verschillen. Het maakt nogal uit of een zeer ervaren waarnemer 8 uur in het gebied heeft rondgekeken of een niet ervaren waarnemer op 'vakkenvulexpeditie' hier 30 min. heeft besteed. Over deze aspecten bevatten meldingsdatabases veelal geen of zeer gebrekkige informatie, zodat daarvoor moeilijk kan worden gecorrigeerd. Voor dit gebrek aan informatie is moeilijk te corrigeren.

Een aspect waar wel relatief eenvoudig voor is te corrigeren is de monsterintensiteit, dat wil zeggen, het aantal maal dat een locatie is bezocht. Ten slotte wordt bij iedere melding aangegeven op welke datum de individuen zijn gevangen. Ellis (2003) laat zien, dat informatie over het aantal individuen per locatie goed kan worden gemist, maar dat een correctie voor het aantal bezoekdagen wel relevant is. Hij concludeert dan ook dat de meest inzichtelijke verspreidingskaart tot stand komt op basis van de volgende formule:

$$\text{Ln}(\text{rendement}+1)$$

Hierin staat het 'rendement' voor het aantal maal dat een soort gemeld is op een locatie, gedeeld door het aantal waarnemerdagen dat bekend is van die locatie. Een 'waarnemerdag' is de combinatie van een waarnemer, een datum en een locatie/waarnemingsblok. Een waarnemerdag is niet afhankelijk van het aantal soorten, maar geeft aan hoe vaak een locatie is bezocht. Ellis suggereert bovendien om locaties met erg weinig waarnemingsdagen buiten beschouwing te laten.

Ondanks een aantal nog steeds aanwezige problemen, zoals het feit dat verschillende waarnemers zich kunnen concentreren op hun 'lievelingssoorten' en dus in de buurt van hun woonplaats of vakantieoord voor onevenredige bemonstering zorgen, is het aannemelijk dat de door Ellis gesuggereerde bewerking van de basisdata kan leiden tot een scherpere focus op de verspreidingspatronen van de soorten.

Mogelijk dat ook het rekening houden met seizoensinvloeden kan leiden tot een verdere verbetering van analyses. Omdat de monsterdata zijn vermeld bij de meldingen, is het relatief eenvoudig om een indeling in tijdsperiodes te maken.

Het is te verwachten dat scherpere verspreidingspatronen per soort ook zullen leiden tot meer precieze uitspraken over de verspreidingspatronen van functionele groepen.

Fragmentarisch karakter van de waarnemingen

Een ander aspect van de verspreidingspatronen is de gefragmenteerdheid. In deze studie is ervoor gekozen om de data per kilometerhok te analyseren. Daarbij is geen rekening gehouden met omringende hokken. Omdat de meeste soorten zweefvliegen erg mobiel zijn, is het aannemelijk dat soorten zich niet precies aan de kilometergrenzen van de blokken zullen houden, waardoor het geen al te grove aanname is om de observaties van nabijgelegen blokken mee te tellen bij een analyse. Dit betekent dat per blok een waarde zou kunnen worden berekend voor het rendement, die is berekend op basis van de waarnemingen in het betreffende km-hok en een gewogen bijdrage van de omringende km-hokken. Onderzocht moet worden

of een dergelijke 'smoothing' leidt tot een betere analyse van de verspreidingspatronen van de soorten, en daarmee van de ecologische groepen. Een logisch gevolg van smoothing is dat het aantal biotopen in het 'areaal van de waarneming' ook groter wordt. Hoewel zweefvliegen mobiel zijn, worden ze toch in hogere dichtheden (en daarmee hogere waarnemingskans) waargenomen in de directe omgeving van goede gebieden. Daarbij worden kritische soorten vaak dichter bij larvaal voortplantingsbiotoop gevonden dan minder kritische soorten. Dus hoewel smoothen een oplossing biedt voor gebieden met weinig waarnemingen kan het in gebieden met veel waarnemingen en een grote ruimtelijke variatie in biotopen minder goed werken. Een oplossing is om de grootte van de smooth-grids afhankelijk te maken van een weging van monsterfrequentie en variatie in biotopen.

6.2 De soortensamenstelling

Voor het indelen van de locaties met vergelijkbare soortensamenstellingen, of 'zweefvlieg-gemeenschappen', is gebruik gemaakt van 'Twinspan'. Deze methode groepeerde locaties in sets op basis van kenmerkende soorten. Een locatie kan altijd maar in een set zitten, met als gevolg, dat de landelijke verspreidingspatronen een 'hokjesgeest' ademen, in plaats van dat ze een beeld geven van ecologische gradiënten. De harde grenzen aan de gemeenschappen en de focus op kenmerkende soorten verhinderen een ecologische interpretatie van de onderliggende processen. Voor een ecologische interpretatie is het veel informatiever om de soortensamenstelling eerst te vertalen in een ecologische groepen-samenstelling, en vervolgens op landelijke schaal het relatieve belang van de verschillende ecologische groepen naast elkaar te presenteren, bijvoorbeeld als kleine lokale taartdiagrammen per locatie.

Een nadeel van het gebruik van vooraf gekozen ecologische groepen is, dat het mogelijk is dat bepaalde omgevingsfactoren buiten beschouwing blijven die toch bepalend zijn voor het voorkomen van soorten op locaties. Aan de andere kant is het moeilijk om de soortensamenstelling van een gemeenschapsindeling ecologisch te duiden, wat het vinden van verklarende variabelen voor deze soortensamenstelling sterk kan bemoeilijken.

6.3 LHS-groepen

Omdat er nog geen indeling bestond van de levens cyclus strategieën van zweefvliegen, vormt deze studie thevens een verkenning van de ecologische factoren die moeten worden verzameld en de manier waarop deze informatie kan worden verwerkt tot een inzichtelijke functionele indeling.

Het resultaat van dit werk is een boomstructuur van levens cyclus factoren, die uitgaat van voortgaande specialisatie. Natuurlijk is het mogelijk dat er in de toekomst veranderingen zullen optreden in de positie van soorten in deze LHS-boom. Dit kan bijvoorbeeld in de volgende gevallen optreden:

1. Bij toenemend inzicht in de ecologie van een soort, waardoor deze bij nader inzien in een andere klasse valt.
2. Wanneer uit ecologisch onderzoek blijkt dat een nu niet relevant geachte levens cyclus factor toch in de boom moet worden opgenomen (het veranderen van de splitsingsvolgorde heeft geen effect op de eindgroepen).

Het werken met een duidelijke boomstructuur heeft een aantal belangrijke voordelen:

1. De methode leidt tot een toenemende verfijning van de ecologische kennis. De reden is dat de positie van soorten in levens cyclus groepen expliciet wordt aangegeven, wat betekent dat verbetering van de indeling mogelijk is door gericht commentaar en onderzoek.
2. De geordende manier van werken via een boomstructuur geeft snel aan voor welke soorten er nog gaten in de ecologische kennis zitten. Dit levert een bijdrage aan het definiëren van toekomstig onderzoek.
3. In geval van een ecologische analyse is het eenvoudig om op basis van de boomstructuur klassen te lumpen die horen bij een gemeenschappelijke 'tak' van de boom.
4. De boomstructuur levert eindgroepen die, bij gebruik van dezelfde factoren, relatief ongevoelig zijn voor veranderingen in de volgorde van het splitsen van de takken.

Dit onderzoek heeft aangetoond, dat locaties verschillen in de samenstelling van levens cyclus strategien. Enerzijds worden locaties gescheiden langs de gradient van veel generaties naar weinig generaties. Anderzijds vertonen locaties een gradient van pop-overwintering naar larve-overwintering. De meest algemene verspreiding hebben de soorten met meer generaties en overwintering als larve of adult. Dit zijn meestal ook zeer goede vliegers, maar ook niet zo goede vliegers met een algemene verspreiding in Nederland. Soorten met obligate diapauze, en dus een generatie per jaar, zijn beperkter in hun verspreiding.

Behalve levens cyclus strategie, speelt ook de combinatie met verschillende voedings- en substraateisen een rol in de verspreidingspatronen. Waarschijnlijk veroorzaken met name deze laatste eisen een directere koppeling met kaartbeelden van een bepaald habitat. Dit blijkt bijvoorbeeld uit de verspreidingspatronen van de levens cyclus strategien 13 tm. 16, die allen soorten bevatten met obligate diapauze en larvale overwintering, maar waarbij pas verschillen ontstaan in verspreidingspatronen als wordt gekeken naar de voedsel/substraat eisen.

Dit laatste geeft aan, dat levens cyclus informatie het beste kan worden gebruikt in combinatie met een vraagstelling gebaseerd op een andere factor, zoals voedsel of substraat.

6.4 Voedsel/substraat groepen

Voor deze studie is gebruik gemaakt van Twinspan om de losse gegevens over voedsel en substraat te ordenen tot een beperkt aantal voedsel/substraat-groepen. Gezien het inventariserende karakter van de studie was dit een manier van werken, die snel resultaat geeft. Net als bij de weergave van de verspreidingspatronen is op dit vlak echter nog voortgang te boeken door de groepering preciezer te maken.

In het kader van een andere studie is ondertussen ervaring opgedaan met het werken met een handmatige groepenindeling. Dit heeft het voordeel dat bij de aanwezigheid van meerdere kruisjes bij verschillende voedsel- of substraatwensen van een soort, een bewuste indeling kan worden gemaakt, die rekening houdt met het belang dat een soort hecht aan de ene factor ten opzichte van een andere factor.

Bovendien heeft het voordelen voor de interpretatie van resultaten als de groepenindeling een logische ordening vertoont, bijvoorbeeld door voedselstrategieën in te delen op basis van de gradiënt in de voedingswaarde van het voedsel. Een voorbeeld hiervan is de ranking van parasitoiden en predatoren, naar kadavereters, planteneters, detritusetters en houteters.

6.5 Relatie ecologische verspreidingsgegevens met terreingebruik

Het onderzoek in dit rapport laat duidelijk zien dat de locaties sterk verschillen in ecologie (zie Figuur 6 en 10). Vaststellen van de relatie tussen verspreidingspatroon en terreingebruik vraagt echter om een GIS benadering.

De reden is dat de meeste ecologische strategieën in grote delen van Nederland voorkomen in vergelijkbare macro-patronen, terwijl de ecologische verschillen vooral optreden op 'micro-schaal', dat wil zeggen in aangrenzende kilometerhokken binnen de grote patronen. Het gevolg is dat de relatie tussen terreingebruik en het voorkomen van functionele groepen met het oog slecht is vast te stellen.

Toekomstig onderzoek naar de relatie tussen terreingebruik, zoals bos, heide, akker en stad, en de lokale verschillen in ecologische strategie zal zich dus ook moeten richten op lokaal niveau. Alleen op die manier kan het belang van bepaalde terreintypen voor de verspreiding van ecologische strategieën goed in kaart worden gebracht. Dit betekent dat een koppeling met GIS-bestanden in de toekomst nog tot zeer informatieve resultaten kan leiden.

Aanbevelingen

Aanbevelingen voor het beleid

Op een paar honderd gewervelden na, behoort het overgrote deel van de minimaal 35000 soorten in Nederland tot de 'cryptobiota', waarvan ongeveer 20000 soorten geleedpotige dieren zijn. Het is moeilijk, zo niet onmogelijk, om ieder van deze soorten individueel te beschermen. Toch heeft het beleid zich in Programma Groots Natuurlijk, taakstelling 8, uitgesproken voor de doelstelling, dat in 2020 voor alle in 1982 van nature voorkomende soorten de condities voor instandhouding duurzaam zijn gewaarborgd.

Het individueel beschermen van alle 20000 geleedpotigen is een onrealistisch doel. Daarom is een andere aanpak nodig. Een eerste aanzet hiertoe wordt gegeven door het aanwijzen en beschermen van gebieden waarin deze soorten voorkomen.

Een probleem bij deze benadering is dat de ecologie van een gebied niet star is. Wat nu een geschikt habitat is, kan over 15 jaar totaal veranderd zijn en ongeschikt zijn geworden. Daarom is het nodig niet alleen gebieden te beschermen, maar binnen de gebieden ook gericht aandacht te besteden aan de functioneel-ecologische randvoorwaarden. Alleen als aan deze randvoorwaarden wordt voldaan, kan de instandhouding van soorten, die afhankelijk zijn van deze randvoorwaarden, duurzaam worden gegarandeerd.

Dit rapport kan worden gezien als een eerste aanzet voor een geïntegreerde benadering van het vaststellen van functionele groepen van organismen en de bij deze groepen behorende functionele randvoorwaarden.

Het werken met functionele groepen is een methodiek in ontwikkeling. Zoals we in dit rapport laten zien, zijn interessante resultaten behaald op het gebied van de theorie van het indelen van soorten in functionele groepen en op het gebied van het karakteriseren van de ecologie van terreinen op basis van landsdekkende verspreidingspatronen.

Deze studie heeft ook duidelijk gemaakt dat op een aantal punten verbetering mogelijk is. Deze technische aspecten worden hieronder beschreven. Verdere ontwikkeling van deze methodiek is in onze ogen van groot belang, omdat het definiëren van functionele randvoorwaarden een belangrijk instrument kan vormen voor het beleid om -zonder over te gaan op het individueel beschermen van meer dan 35000 soorten- toch een weg te vinden om in 2020 te voldoen aan de duurzame instandhouding van alle in 1982 van nature in Nederland voorkomende soorten.

Aanbevelingen voor verder onderzoek

De huidige resultaten hebben geleid tot een database met ecologie van alle 321 zweefvliegen in Nederland. Deze informatie is gebruikt voor het indelen van de soorten in ecologische groepen. Op basis van de aanwezigheid van soorten met een bepaalde ecologie per km-hok in Nederland, zijn verspreidingskaarten gemaakt per ecologische groep. De stap naar het aanduiden van hotspots kon nog niet gemaakt

worden. Voor deze laatste stap moet de verspreiding van functionele groepen worden gerelateerd aan de ligging van habitat-typen.

Op grond van de resultaten uit het huidige onderzoek en in relatie tot het doel van het onderzoek, komen wij tot de volgende aanbevelingen voor verder onderzoek:

1. Aanscherpen van de ecologische groepenindeling voor voedsel/substraat door te werken met een kennis-gebaseerde indeling van voedsel- en substraataspecten.
2. Optimaliseren van de (mogelijkheden tot) ruimtelijke analyse door: A. Aanscherpen van de kaartbeelden van de verspreiding van ecologische groepen door de verspreidingskaarten te corrigeren voor monsterintensiteit en landelijke dekking. Het verdient aanbeveling om de vrijwilligers die de bemonstering voor het grootste deel uitvoeren te motiveren om landsdekkend en seizoensdekkend te werken volgens een uniforme monstermethodiek. B. Reduceren van ruis in de kaartbeelden door middel van het 'smoothen' van waarnemingen, dat wil zeggen, het toevoegen van een bijdrage van omringende waarnemingsblokken aan de meldingen op iedere locatie. Voordat wordt begonnen met het smoothen en corrigeren voor monsterintensiteit moet wel duidelijk zijn dat het bestand zich daarvoor leent en moet worden besloten wat het minimale aantal monsters in een oppervlakte-eenheid is dat in de analyse wordt betrokken.
3. Het samenstellen van gerichte combinaties van ecologische eigenschappen om specifieke beleidsvragen te beantwoorden.
4. Het koppelen van verspreidingskaarten aan GIS-kaarten om op deze manier de voorspellende waarde te toetsen die functionele groepen hebben voor verschillende typen terrein of terreingebruik. Het uitwerken van deze stap is van essentieel belang om duidelijk zicht te krijgen op de relatie tussen ecologie en terreingebruik, en daarmee de waarde van hotspots of de EHS voor het behoud van soorten. Op het oog blijkt deze relatie moeilijk te leggen omdat de verspreiding van de zweefvliegen een warrig patroon betreft van naast elkaar liggende 'stippen' waarvan moeilijk is te zien of ze correleren met de, eveneens warrig door elkaar liggende, terreintypen. De relatie tussen terreintype en het voorkomen van ecologische groepen is overigens duidelijk aangetoond met de analyses in deze studie, zowel voor levens cyclus strategie groepen als voor voedsel/substraat groepen (zie Figuur 6 en 10).
5. Het gebruik van de berekende relaties tussen functionele groepen en terreintypen bij het aanduiden van de ligging van functionele hotspots en het belang van de EHS in relatie tot de ligging van deze hotspots.

Literatuur

- Bongers, T. (1990): The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83: 14-19.
- Bongers, T. (1999): The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and soil* 212: 13-22.
- Grime J.P. (1974), Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime J.P. et al. (1997), Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- McCune, B., and M.J. Mefford 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA..
- Siepel H. (1994), Structure and function of soil microarthropod communities. Proefschrift LU, Wageningen.
- Siepel H. (1996): Biodiversity of soil microarthropods: the filtering of species. *Biodiversity and conservation* 5: 251-260.
- Schouten A.J. et al. (1997): Een indicatorsysteem voor life support functies van de bodem in relatie tot biodiversiteit. RIVM-rapport 712910005, Bilthoven.

Bijlage 1 Opmerkingen bij ecologietabel Syrphidae

Menno Reemer – 19 november 2001

Algemeen

Enkele van de soorten in de ecologietabel zul je niet kunnen vinden in het bestand met verspreidingsgegevens. Het gaat hierbij om soorten die:

- a) wel in Nederland gevonden zijn maar nog niet gepubliceerd, en ook nog niet aanwezig in ons databestand;
(dit zijn CHILAERE, CHILLACO, CHILSORO, CHYTFASC en CHYTINTE;
deze soorten worden gepubliceerd in het volgende nummer van Nederlandse Faunistische Mededelingen)
 - b) uit Nederland gemeld zijn (in publicaties), maar waarvan nog geen data in ons bestand aanwezig zijn;
(dit zijn CALLAURA en CERIVESP)
Mocht je deze alsnog toe willen voegen: van CALLAURA is één vondst bekend uit de jaren '90, van CERIVESP zijn twee vondsten bekend (1978 en 1980).
 - c) taxa waarvan de taxonomische status zeer dubieus is
(dit zijn PIPZFENE, PIPZNOTA en PIPZSIGN)
- Als de resultaten van de tabellen van verschillende groepen vergelijkbaar moeten zijn, dan moeten de antwoordmogelijkheden duidelijker gedefinieerd worden (en met voorbeelden verduidelijkt). Nu kunnen de keuzes door verschillende mensen anders worden geïnterpreteerd. Dit geldt met name voor de vragen dispersie, eilegperiode, fysisch ei/larve & adult.
 - 'NB' betekent 'niet bekend'.
 - Niet alle relevante habitatinformatie over een soort is nu uit de tabel te halen. Zo kun je nu niet zien of een soort gebonden is aan naald- of loofbos.

Diapauze

- Hier heb ik de optie '2 generaties' aan de tabel toegevoegd voor soorten met twee generaties per jaar (en er zijn er vrij veel die er altijd twee hebben, en nooit één of drie). Ik wilde deze niet allemaal automatisch onder 'facultatief' schuiven, omdat onduidelijk is of er een diapauze optreedt tussen de generaties. Hiervoor heb ik 's werelds grootste expert op het gebied van zweefvlieglarven geraadpleegd, en volgens hem is dit nog onbekend en zou het van soort tot soort kunnen verschillen. Het is mogelijk dat er soorten zijn die een weliswaar korte, maar toch obligate diapauze houden tussen de twee generaties.
- Bij zweefvliegsoorten met één generatie per jaar is 'obligaat' ingevuld.
- Bij enkele soorten heb ik 'facultatief' ingevuld. Dit zijn soorten die zich gedurende het hele jaar lijken voort te planten, zolang de omstandigheden dit toelaten. Ook soorten waarvan de tweede generatie duidelijk kleiner is dan de eerste (wat er op lijkt te wijzen dat de tweede niet altijd optreedt) vallen in deze categorie.

Overwinterstadium

- Dit is niet van alle soorten bekend, maar ik heb voor deze soorten toch vaak een antwoord gegeven. Dit heb ik afgeleid uit de kennis van nauw verwante soorten met een vergelijkbare vliegtijd en biologie.
- Bij 'soorten' met een onzekere taxonomische status heb ik 'niet bekend' ingevuld.
- Bij sommige soorten is zowel 'kleine larve' als 'grote larve' aangekruisd. Dit zijn soorten waarvan de ontwikkeling langer dan een jaar kan duren (of waarvan men dit vermoedt).

Dispersie

- Dit zou beter gedefinieerd moeten worden. Wat is een 'patch' en hoe ver moet een beest kruipen om aan dispersie te doen? Als een larve zich in een koeienvlaai ontwikkelt en zich voor de verpopping op een droger plekje in de onderliggende bodem eronder nestelt, is dit dan dispersie? En een larve die in een met water gevulde boomholte opgroeit, maar verpopt achter een droog stukje boomschors vlak boven het water in dezelfde boomholte? (In deze gevallen heb ik overigens 'geen' ingevuld.)

Eilegfrequentie

- Dit lijkt me een verkeerde term voor deze vraag. 'Eilegwijze' o.i.d. zou beter zijn.
- Hierover is nauwelijks iets te vinden in de literatuur, maar ik acht het waarschijnlijk dat er bij alle soorten sprake is van losse eieren. (Ook bij soorten die - afhankelijk van de grootte van de bladluiskolonies - soms tientallen eieren op één plant afzetten, kleven de eieren niet aan elkaar maar worden ze los van elkaar gelegd.)

Eilegperiode

- Hier moeten de periodes voor de toekomstige medewerkers aan het project goed gedefinieerd worden.
- Als er te weinig Nederlandse vondsten zijn, heb ik 'NB' ingevuld.

Voedsel (en -strategie) larven

- De categorie 'boomsap' hoort mijns inziens thuis onder de vraag 'structuur ei/larve'. Er zijn namelijk zweefvliegen die zich ontwikkelen in uitvloeiend sap van boomwonden (al dan niet onder schors) en deze leven niet van het boomsap zelf, maar van de micro-organismen in deze sappen. De larven zijn dus bacterievoor in het substraat boomsap. Let hier goed op bij de verwerking!
- Bladluiseters heb ik 'actieve jagers' genoemd. Ze kruipen zelf rond over de plant, op zoek naar prooien. Maar ik verdenk ze er ook van dat ze niet na

zullen laten toe te happen als er een bladluis langs komt terwijl ze zelf passief zitten te zijn...

- Op enkele paddenstoeleneters na zijn alle soorten van het genus *Cheilosia* fytofaag, dus de soorten waar 'NB' is ingevuld zeer waarschijnlijk ook.
- Van de *Cheilosia*'s is in de literatuur lang niet altijd te vinden of ze in de wortels (rhyzofaag) of andere delen van de plant zijn aangetroffen (zowel blad als stengel en wortel komen voor). In deze gevallen heb ik 'fytofaag' ingevuld.

Waardplant / prooibreedte

- De mate van polyfagie slaat op de larven, de mate van polylectie op de volwassen vliegen.
- Dit is lastig te bepalen voor bacterievore soorten, omdat niet bekend is met welke bacteriëen ze zich precies voeden. De mate van monofagie heb ik voor deze soorten geprobeerd aan te geven aan de hand van de verscheidenheid van substraten waarin de larven gevonden zijn. Meestal heb ik hier 'oligofaag' ingevuld, maar dit is eigenlijk een slag in de luucht, omdat er te weinig bekend is over de precieze samenstelling van de substraten waarin de larven leven.
- Vaak zijn in de literatuur bij bladluiseters alleen de planten genoemd waarop ze gevonden zijn, en niet de bladluissoorten. In dergelijke gevallen heb ik een inschatting gemaakt.
- Bij soorten die maar van enkele vondsten op één plant of bladluis bekend zijn, heb ik 'x?' ingevuld in de kolom 'monofaag'.
- Soorten die zich met planten uit één *genus* voeden heb ik ook monofaag genoemd (zoals *Cheilosia aerea* op *Verbascum*-soorten).

Structuur ei / larve

- Hier zou m.i. 'boomsap' aan toegevoegd moeten worden (zie opmerking onder voedsel larven).
- Ik heb de kolom 'boomholtes' toegevoegd. Er is een redelijk aantal zweefvliegen aangewezen op deze microhabitat, die zowel in levende als dode bomen voorkomt. Deze soorten ontwikkelen zich in het water dat vastgehouden wordt in de holten en in de houtmoolm die op de bodem hiervan ontstaat. Ik vond het een aparte categorie waard, omdat deze soorten vaak niet in andere 'structuren' voorkomen en ze moeilijk in de gegeven keuzemogelijkheden zijn in te passen.
- De verpopping van aphidofage en fytofage soorten vind doorgaans plaats in de strooisellaag. Dit heb ik niet in de tabel aangegeven.

Structuur adult

- Een zweefvlieg kan overal wel gaan zitten. Daarom heb ik alleen structuren ingevuld waar de soort iets te zoeken heeft. Dit is dus meestal de kruid- en struiklaag voor bloembezoek, en soms dood hout of de boomlaag als ontmoetingsplek voor voortplantingspartners.

Fysisch ei / larve

- Hier heb ik me steeds gebaseerd op eigen inschattingen, omdat experimenteel onderzoek ontbreekt.
- Over het algemeen heb ik hier 'gemiddelde temp.' ingevuld. Alleen bij enkele warmteminnaars heb ik 'hoge temp.' ingevuld.
- Bij verscheidene *Platycheirus*-soorten heb ik 'vochtig' ingevuld, omdat zij zich voeden met bladluizen op moerasplanten (zeggen e.d.), die in een vochtige omgeving groeien. De plek waar de larve zelf zit is echter niet echt vochtig. Bij *Cheilosia*'s is o.h.a. ook 'vochtig' ingevuld, omdat deze zich ophouden in vochtige delen van planten, die zelf overigens wel in droge omgeving kunnen staan.

Fysisch adult

Droog / vochtig duidelijker definiëren. Alle zweefvliegen zijn te vinden in het luchtruim, en dat is vrij droog. Maar sommige soorten houden zich bij voorkeur op in moerassen; zijn dit dan soorten van een vochtig fysisch milieu? Zo heb ik dat nu wel opgevat, anders zou bij elke soort 'droog' ingevuld moeten worden.