

Aquatische insecten in een met ijs bedekte plas

Ralf G.M. Verdonschot
Martin W. van den Hoorn
Piet F.M. Verdonschot

TREFWOORDEN

Autoecologie, habitatvoorkeur, macrofauna, vegetatie, zoet water

Entomologische Berichten 70 (6): 183-189

Er is vrijwel niets bekend over het voorkomen van waterinsecten onder het ijs in gebieden met een relatief 'zacht' klimaat, zoals in Nederland. Daarom is dit in de koude winter van 2008/2009 onderzocht. De waterkolom en de bodem zijn bemonsterd en de activiteit van de fauna is gemeten met macrofaunafuikjes. Vrijwel alle insecten werden aangetroffen op de vegetatie in het koude, maar zuurstofrijke water in de waterkolom, terwijl op de relatief warmere bodem de aantallen laag waren. Een belangrijke verklaring hiervoor was het zuurstofgehalte van het water: onder invloed van het weer traden nabij de bodem tijdelijke perioden van zuurstofloosheid op, terwijl de waterplanten in de waterkolom een continu zuurstofrijk habitat vormden. De onderwatervegetatie blijkt dus een belangrijke rol voor de insecten te spelen. Naast voedsel en habitat bieden de planten ook de mogelijkheid om te ontsnappen aan de ongunstige situatie op de bodem.

Introductie

De meeste sloten, poelen en ondiepe plassen zijn 's winters enige tijd met ijs bedekt. De duur van de ijsbedekking wisselt van jaar tot jaar. Voor Midden-Nederland heeft het KNMI bijvoorbeeld berekend dat een ijsdikte van 15 cm gemiddeld twee maal per vijf winters voorkomt, resulterend in een wekenlange ijsbedekking (Groen & Jilderma 2007). Complete bevriezing van permanente waterlichamen – tot op de bodem – is in Nederland zeer uitzonderlijk. Wanneer een sloot of plas bevriest, isoleert de ijslaag namelijk het waterlichaam en vertraagt zo het afkoelen van het onderliggende water. Onder het ijs treedt gelaagdheid op van water met een verschillende temperatuur, waarbij het water het koudst is bovenin de waterkolom, terwijl de watertemperatuur bij de bodem rond de 4°C schommelt.

Veel aquatische insecten blijven actief in water onder ijs. De vorming van ijs heeft echter wel grote consequenties voor het waterleven (Danks 2008). Ten eerste beïnvloedt de lage watertemperatuur de stofwisseling en daarmee de activiteit en groei van aquatische insecten. Van bepaalde 'koud-stenotherme' steenvliegen (Plecoptera), kokerjuffers (Trichoptera), dansmuggen (Chironomidae) en haften (Ephemeroptera), die leven in bijvoorbeeld noordelijke streken of relatief koude bronbeken, is bekend dat ze nog actief zijn en groei vertonen bij temperaturen dichtbij het vriespunt (Lencioni 2004). Of dit ook geldt voor soorten van stilstaande wateren in gebieden met een relatief zacht klimaat is niet duidelijk. Gegevens over dit onderwerp zijn schaars, maar het lijkt erop dat veel soorten een groeipauze vertonen tijdens de winter omdat de watertemperatuur onder de drempelwaarde voor groei ligt.

Een tweede direct effect van ijsvorming is dat dit één van de belangrijkste habitats voor veel organismen in stilstaande wateren – de ondiepe oeverzone – ontoegankelijk maakt. De vraag is dan ook of voorafgaand aan / tijdens de vorstperiode

(1) migratie optreedt van organismen vanuit de oeverzone naar microhabitats in dieper water, of dat (2) dieren zich terugtrekken in de modder, waar ze de winter doorbrengen, bijvoorbeeld in cocons of afgesloten huisjes. Naast het wisselen van microhabitat binnen een waterlichaam zijn er ook soorten die van kleine ondiepe wateren migreren naar grotere, diepere waterlichamen of zelfs op het land overwinteren. Enkele voorbeelden van de laatste groep zijn bepaalde water- en oppervlaktewantsen (Heteroptera), steekmuggen (Culicidae) en waterkevers (Dytiscidae).

Het meest ingrijpende directe effect van ijsvorming is insluiting door ijs. Dit treedt slechts in uitzonderlijke gevallen op. Leentvaar & Higler (1963) beschrijven dat tijdens de extreem strenge winter van 1963 in dichtgevroren wakken in het Naardermeer honderden ingevroren dode waterwantsen (Corixidae en Notonectidae) en schrijvertjes (Gyrinidae) werden aangetroffen. Direct contact met ijskristallen is voor aquatische insecten in veel gevallen dodelijk. Soorten die in staat zijn invriezen te overleven hebben hiervoor dan ook bepaalde aanpassingen (Danks 2008). De lichaamsvloeistof van verschillende soorten insecten bevat stoffen die fungeren als antivries, zoals polyhydriche alcoholen, suikers en eiwitten. Een andere methode is de afgifte van water, waardoor de concentratie van opgeloste stoffen in de lichaamsvloeistof hoger wordt, waardoor bevriezing minder snel optreedt.

Overleven in het koude water is voor veel insecten dus mogelijk, maar ijsvorming levert nog een ander, veel groter probleem op, namelijk het optreden van zuurstofloosheid en in extreme gevallen het optreden van hoge concentraties schadelijke stoffen. Algen en waterplanten die groen zijn in de winter produceren zuurstof onder invloed van zonlicht. Wanneer het ijs helder is, dringt er vrijwel evenveel zonlicht in het water door als bij onbevroren water. Wordt het ijs echter bedekt



1. Macrofaunafuiken op verschillende dieptes onder de ijslaag. Foto: R. Verdonschot

1. Activity traps under the ice layer, placed at different depths in the water column.

met een laag sneeuw, dan dringt er bijna geen licht meer in het water door, met als gevolg dat de zuurstofproductie in het geding komt. Bacteriën in het sediment verbruiken zuurstof bij het afbreken van dode waterplanten die op de bodem liggen (overblijfselen van het groeiseizoen). Daardoor wordt langzaam alle zuurstof onder het ijs verbruikt. De gelaagdheid van het water heeft als consequentie dat eerst al de zuurstof uit de onderste waterlaag verbruikt wordt. Normaal gesproken wordt deze stratificatie doorbroken door waterstromen opgewekt door bijvoorbeeld de wind, maar tijdens ijsbedekking vindt dit proces niet plaats. Er treedt dus onder het ijs geen aanvulling meer op van zuurstof vanuit de bovenste waterlaag, waar vaak nog wat licht kan doordringen. Veel insecten uit stilstaand water kunnen lage zuurstofconcentraties tijdelijk overleven door inactief te worden en hun stofwisseling sterk te vertragen, maar sterven bij langdurig zuurstofgebrek. Daarnaast treden onder zuurstofloze omstandigheden chemische reacties op in het sediment, die leiden tot het vrijkomen van voor waterinsecten toxische verbindingen. Hierdoor neemt de sterfte onder het ijs verder toe.

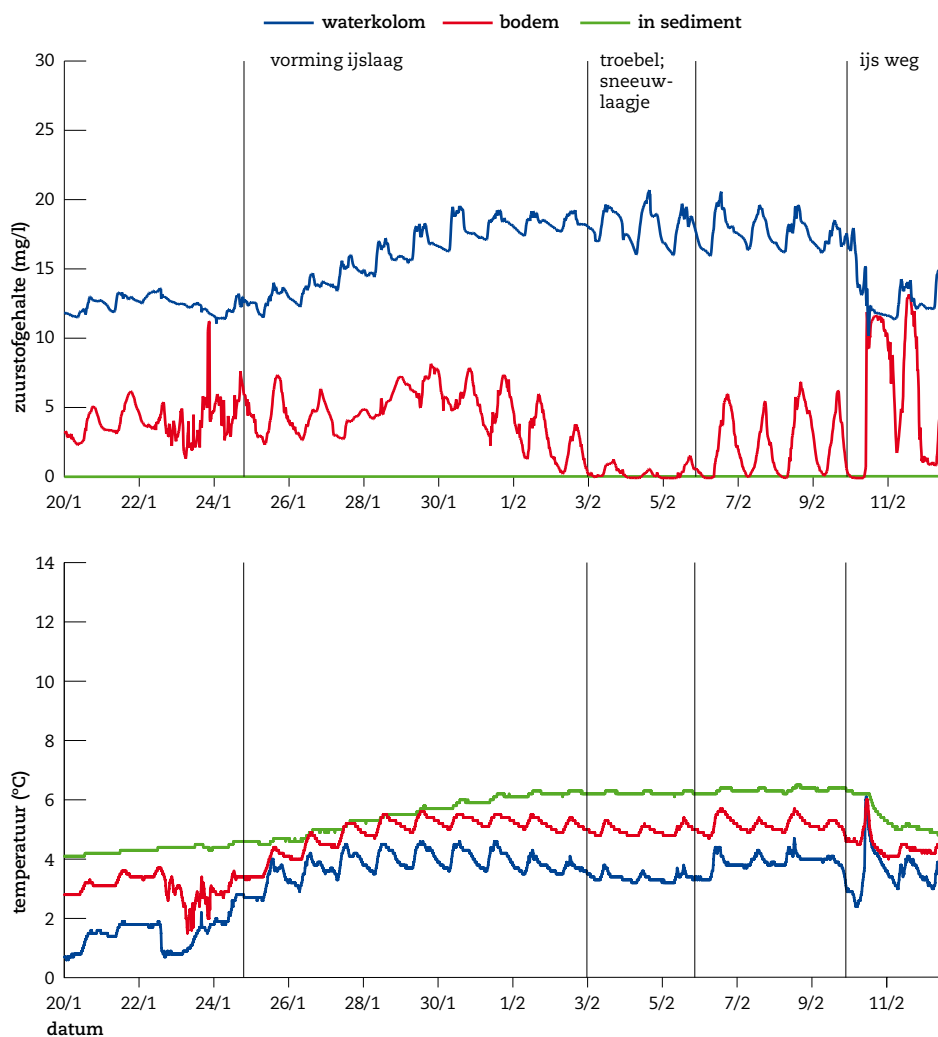
Veel van de kennis over de effecten van ijsbedekking op aquatische insecten is afkomstig uit noordelijke streken, zoals Scandinavië en Canada (Downes 1965, Danks et al. 1994). Er is vrijwel niets bekend over het voorkomen van waterinsecten onder het ijs in gebieden met een relatief 'zacht' klimaat, zoals in Nederland. Daarom is in de winter van 2009 een verkennende studie uitgevoerd naar de habitatkeuze en activiteit van de fauna van een ondiepe plas onder een 10-15 cm dikke ijslaag en zijn metingen verricht aan de omstandigheden waaronder deze dieren leven, met name de zuurstofstratificatie.

Materiaal en methode

De studie is uitgevoerd in een door kwel beïnvloedde, matig voedselrijke plas op klei achter het Alterragebouw aan de Droevendaalsesteeg in Wageningen. De oppervlakte van deze plas bedraagt ongeveer 500 m²; de maximale diepte ligt tussen de 1-1.5 m. Er zijn bemonsteringen uitgevoerd en metingen verricht tijdens twee kort opeenvolgende vorstperioden in de winter van 2008-2009. De eerste periode van ijsbedekking, die inzette rond 26 december 2008 en eindigde op 23 januari 2009, werd gebruikt voor de bemonstering van de fauna onder het ijs. Gedurende de tweede periode van ijsbedekking, 25 januari 2009 tot 10 februari 2009, werden fysisch-chemische metingen verricht. Deze scheiding van meetmomenten was noodzakelijk om verstoring van de fysisch-chemische metingen te voorkomen i.v.m. met het boren van gaten in het ijs. We nemen aan dat abiotische processen tijdens perioden van ijsbedekking een vergelijkbaar patroon volgen en dat daarom het verschil in meetmomenten een verwaarloosbare invloed heeft op de resultaten van het onderzoek. Op 12 januari 2009, dus na meer dan twee weken van ijsbedekking, werd op vier verschillende punten een cirkelvormig wak geboord (diameter 0,5 m) in de op dat moment ongeveer 14 cm dikke ijslaag. Vervolgens werd met een schepnet (netbreedte 25 cm, maaswijdte 0,5 mm) de aquatische vegetatie bemonsterd direct onder de ijslaag, door het net onder het ijs te steken en twee halfcirkelvormige slagen te maken van 2,5 m lengte. Het sediment werd bemonsterd met behulp van een Ekman-grab (15×15 cm). Per monsterpunt werd 0,023 m² sediment verzameld. Het materiaal werd direct overgebracht naar het laboratorium, waar het gezeefd werd over zeven van 1,0 mm en 0,25 mm. Vervolgens werden alle levende organismen gescheiden van het planten- of bodemmateriaal en geconserveerd in ethanol (96%). Determinatie vond plaats tot op een zo laag mogelijk taxonomisch niveau.

Activiteit van aquatische insecten in de waterkolom werd op verschillende diepten gemeten met behulp van macrofaunafuiken. Deze werden geplaatst in de wakken. Een fuik bestond uit een polyethyleen fles van 1 liter, met hierin een polyethyleen trechter met een buitendiameter van 9,5 cm en een binnendiameter van 2,1 cm. Fuikjes waren op elk monsterpunt in duplo geplaatst op 0, 20, 40, 60 en 80 cm diepte ten opzichte van de onderkant van de ijslaag (figuur 1). De fuiken die tegen de ijslaag aan zaten waren bevestigd aan een boei, terwijl de andere fuiken aan een bamboestok zaten en waarbij de onderste fuiken op het sediment rustten. Na zeven dagen werd het wak opnieuw geopend en werden de fuikjes verwijderd. De gevangen organismen werden verzameld en gedetermineerd tot op een zo laag mogelijk taxonomisch niveau.

Om een beeld te krijgen van de (a)biotische omstandigheden onder het ijs werden tijdens een tweede vorstperiode dataloggers (Hach LDO zuurstofsensoren) geïnstalleerd op de monsterplekken: 30 cm onder het wateroppervlak, 4 cm boven de bodem en 1 cm in het sediment. Elke 15 minuten werd automatisch een meting verricht van de temperatuur en het zuurstofgehalte. Met behulp van de Ekman-grab werden op acht verschillende plaatsen bodemmonsters genomen om het organische stofgehalte van het bodemmateriaal te bepalen. Ook werd op drie verschillende plaatsen het plantenmateriaal binnen een kwadrant van 75×75 cm verwijderd, om een indruk te krijgen van de samenstelling en biomassa van de vegetatie. Zowel het bodemmateriaal als het plantenmateriaal werd gedroogd bij 70°C tot een constant gewicht bereikt werd, waarna het materiaal verast werd, zodat het organische stofgehalte bepaald kon worden. Om een beeld te krijgen van de voedselvoorziening voor de aquatische insecten onder het ijs, werden op drie plaatsen monsters genomen van het fytoplankton en het aangroei op de waterplanten.



2. Zuurstofgehalte (boven) en temperatuur (onder) in de onderzochte ondiepe plas in januari/februari 2009. Elke 15 minuten zijn metingen uitgevoerd op 30 cm onder het wateroppervlak (blauwe lijn), op 4 cm boven de bodem (rode lijn) en 1 cm in het sediment (groene lijn). Vorming en het verdwijnen van de ijslaag zijn aangegeven, net zoals het optreden van een periode met winterse neerslag.

2. Oxygen concentration (top) and temperature (bottom) in the studied shallow lake in January/February 2009. Every 15 minutes measurements were conducted at 30 cm beneath the water surface (blue line), 4 cm above the bottom (red line), and 1 cm in the sediment (green line). Development and disappearance of the ice layer is shown with the two outer dotted lines, as well as a period with snow with the two inner dotted lines.

Resultaten en discussie

Abiotische en biotische karakteristieken

De zuurstofmetingen laten zien dat de waterkolom continu zeer veel zuurstof bevatte (figuur 2). De combinatie van lage watertemperaturen ($3,3 \pm 1,0^\circ\text{C}$ over de gehele meetperiode), waardoor water meer zuurstof kan bevatten en de consumptie van zuurstof door bacteriën laag is, plus een relatief hoge zuurstofproductie, leidde hiertoe. De minimale waarde tijdens de meetperiode bedroeg 83% verzadiging in de vroege ochtend van 20 januari, met een bijbehorende concentratie van 12 mg/l zuurstof. Dit is voor aquatische insecten ruim voldoende om te kunnen overleven (Chapman et al. 2004). Toen er op 25 januari 2009 een ijslaag gevormd werd die het waterlichaam afsloot van de lucht, bleek dat de algen en waterplanten ondanks de lage watertemperatuur zuurstof bleven produceren.

Ten tijde van het onderzoek werd een groot gedeelte van de waterkolom ingenomen door aarvederkruid (*Myriophyllum spicatum*) (gemiddeld 75 ± 36 g asvrij drooggewicht per m^3) (figuur 3). Behalve deze waterplanten waren ook algen aanwezig in het water (chlorophyll-a concentratie van gemiddeld $1,2 \pm 0,2$ $\mu\text{g/L}$). In de waterkolom waren het goudwier *Mallomonas akrokomos*, flagellaten van het genus *Trachelomonas* en diatomeeën (Pennales) dominant aanwezig, terwijl het aangroei op de waterplanten vooral bestond uit draadvormige groenwieren van de genera *Zygnema*, *Mougeotia* en *Spirogyra* (figuur 4). Al snel na de vorming van de ijslaag trad er oververzadiging op van het water met zuurstof, met als maximum 164% verzadiging (komt overeen met 21 mg O_2/L , zie figuur 2) in de middag van 6 februari. Na het smelten van het ijs werden weer normale waarden

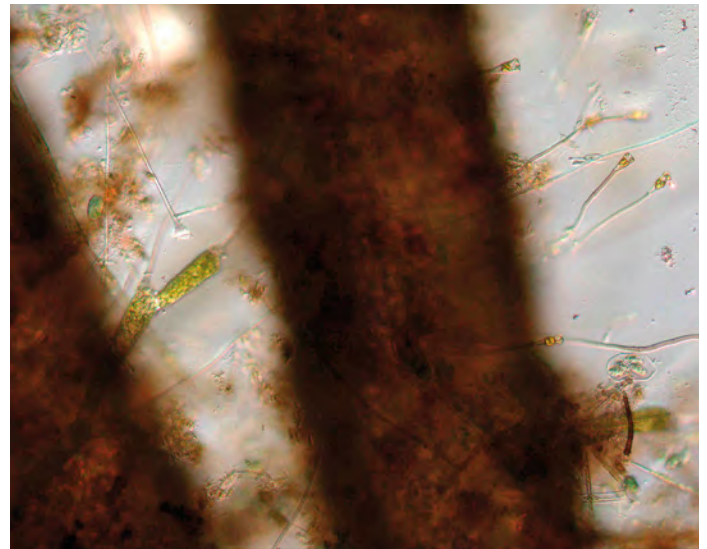
gemeten, omdat het overschot aan zuurstof werd afgegeven aan de lucht.

Op en vlak boven de bodem waren de omstandigheden voor aquatische insecten minder gunstig (figuur 2). De oorzaak hiervan was dat de kleibodem met een dikke laag organisch materiaal was bedekt (gemiddeld $1,2 \pm 0,3$ kg asvrij drooggewicht per m^2). In eerste instantie was het zuurstofgehalte laag nabij de bodem, maar binnen de normale range voor dit type wateren. Voor veel insecten van stilstaande wateren leveren deze waarden waarschijnlijk geen noemenswaardige problemen op, zoals stress of groeivertraging. Daarnaast was de temperatuur aan de bodem enkele graden hoger ($5,5 \pm 0,8^\circ\text{C}$ over de gehele meetperiode) dan die van het bovenliggende water, wat in theorie het metabolisme en daarmee de groei van aquatische organismen ten goede kan komen, mits er geen sprake is van een drempelwaarde-temperatuur, waaronder geen groei meer plaatsvindt.

De omslag vond echter plaats nadat de plas was afgesloten door de ijslaag. Aanvankelijk was het ijs helder en bereikte voldoende licht de bodem, zodat dagelijks genoeg zuurstof geproduceerd kon worden. De productie was niet hoger dan de consumptie door bacteriën die het organisch materiaal afbreken, waardoor een redelijk constante minimumconcentratie gehandhaafd bleef. Echter, een weersomslag vanaf 2 februari met winterse neerslag zorgde ervoor dat minder licht de bodem bereikte (troebel ijs, een sneeuwlaagje van gemiddeld 0,7 cm op 4 februari). Het gevolg hiervan is dat de productie van zuurstof stil kwam te liggen, en de consumptie door bacteriën de overhand kreeg. Zuurstofgehalten daalden gedurende drie dagen tot onder de voor aquatische insecten kritische waarden. Gevolg hiervan is dat voor sommige soorten stress, resulterend in



3. *Myriophyllum spicatum* vegetatie onder het ijs. Foto R. Verdonshot
3. *Myriophyllum spicatum* vegetation under the ice layer.



4. Aangroei van diverse soorten algen op de *Myriophyllum*-planten onder het ijs; een belangrijke voedselbron voor veel aquatische insecten. Foto: J. Sinkeldam

4. Periphyton on *Myriophyllum* plants; an important food source for many invertebrates.

verminderde voedselopname, groeivertraging en – bij langdurige zuurstofloosheid – mortaliteit op kan treden (Heinis & Davids 1993, Connolly et al. 2004, Bjelke 2005).

Aquatische insecten

In totaal werden 1418 individuen aangetroffen in de vier monsters, verdeeld over 36 taxa. Verreweg de meeste individuen en taxa werden aangetroffen op of tussen de *Myriophyllum* planten vlak onder de ijslaag: 1309 individuen (32 taxa) (tabel 1). In de macrofaunafuikjes werden maar weinig aquatische insecten gevangen, slechts 32 exemplaren zijn verzameld (13 taxa), waarvan één taxon uniek was voor deze methode (tabel 2).

Knutten, dans- en pluimmuggen (respectievelijk Ceratopogonidae, Chironomidae en Chaoboridae) vormden de grootste groep aquatische insecten aangetroffen onder het ijs. Het talrijkste taxon op zowel de planten als op de bodem waren de larven van knutten. Deze dieren zijn over het algemeen predatoren, die leven tussen het aangroei van algen op de waterplanten of in de bovenlaag van het sediment, maar ook in staat zijn te zwemmen door de waterkolom. Dit laatste trad echter weinig op, gezien het lage aantal vangsten in de macrofaunafuikjes in vergelijking met de abundantie in de net- en bodemhappermonsters. Ook de larven van veder-muggen waren talrijk, maar dan met name op de waterplanten. Op de bodem werden maar enkele individuen verzameld. *Psectrocladius obvius* (Walker), een algenetende Orthoclaadiinae, was abundant, net zoals de waterplantenbewonende Chironomini *Dicretodipes lobiger* (Kieffer). Verder werden de Pentaneurini *Monopelopia tenuicalcar* (Kieffer) en *Ablabesmyia* sp. relatief vaak gevonden. De laatste twee soorten zijn predatoren van kleine ongewervelden. In de fuikjes werden slechts enkele chironomiden gevangen, op verschillende dieptes. De carnivore pluimmug *Chaoborus flavicans* (Meigen) werd in kleine aantallen aangetroffen in de verschillende habitats.

Kevers waren schaars onder het ijs; de enige vondsten betroffen larven van watertreders (*Haliphus* sp.), die niet verder op naam gebracht konden worden. Deze draadalgetende larven werden zowel op de waterplanten als op de bodem aangetroffen (zowel met de bodemhapper als met de bodem-macrofaunafuiken). Volwassen kevers werden niet aangetroffen.

Er werden drie soorten waterwantsen gevangen onder de

ijslaag. Het betrof enkele volwassen exemplaren van de rugzwemmer *Notonecta glauca* (Linnaeus) en het dwergbootsmantje *Plea minutissima* (Leach) en relatief grotere aantallen volwassen *Sigara striata* (Linnaeus). De wantsen hielden zich vooral op in de waterkolom en weinig nabij de bodem. De meeste exemplaren werden gevangen met het schepnet en met de macrofaunafuiken. Het relatief grote aantal vangsten van *Sigara striata* in de fuikjes duidde op veel activiteit.

De larven van de haft *Cloeon dipterum* (Linnaeus) waren talrijk aanwezig op de planten (figuur 5). De dieren voeden zich er met algen en kleine detritusdeeltjes in het aangroei op de plantenstengels en -bladeren. De meeste dieren die we aantroffen hadden al een aantal larvale stadia doorlopen, kleine larven (aangeduid in tabel 1 als *Cloeon* sp.) waren schaars. Van de haftensoorten *Caenis horaria* (Linnaeus) en *C. robusta* (Eaton) werden enkele grote larven aangetroffen op de bodem, terwijl zowel op de vegetatie en op de bodem vergelijkbare aantallen kleine larven (*Caenis* sp.) werden gevonden. Deze soorten hebben, in tegenstelling tot de zwemmende *Cloeon dipterum* (Linnaeus), een kruipende levenswijze en hebben speciale aanpassingen (o.a. kieuwen) om te overleven op de bodem van stilstaande wateren. De activiteit van *Cloeon dipterum* was laag, gezien het geringe aantal vangsten in de fuikjes.

Ook libellenlarven waren vooral op de planten in de waterkolom te vinden, waarbij vooral jonge waterjufferlarven (Coenagrionidae) talrijk werden aangetroffen in de monsters. Een aantal waterjufferlarven was al verder volgroeid en tot op soort determineerbaar; dit betrof in alle gevallen *Ischnura elegans* (Vander Linden). Ook echte libellen (Anisoptera) werden gevonden, alle nog klein en niet tot op soort determineerbaar. Interessant was dat de over het algemeen bodembewonende korenbouten (Libellulidae) voornamelijk op de waterplanten gevonden werden, hoog in de waterkolom. In de macrofaunafuiken werden alleen op de bodem libellenlarven gevangen; het betrof hier een waterjuffer- en een korenboutlarve.

Verscheidene kokerjuffersoorten werden gevonden op de waterplanten, terwijl op de bodem geen kokerjuffers werden aangetroffen. Het grootste gedeelte van de waarnemingen betrof vrijwel volgroeide larven van *Limnephilus marmoratus* (Curtis) en ondetemineerbare jongere stadia *Limnephilus* larven met een tangentiaal huisje (figuur 6). Twee soorten draadalgetende Hydroptilidae werden aangetroffen: *Agraylea sexmaculata*

Tabel 1. Totaal aantal individuen, gemiddeld aantal individuen per monster en de frequentie waarin een taxon optrad in een *Myriophyllum spicatum* vegetatie (schepnet, n=4) en op en in het sediment (Ekman-grab, n=4) van een plas onder een 15 cm dikke ijslaag. De taxonomische groep staat tussen haakjes achter het taxon: D: Diptera, C: Coleoptera, E: Ephemeroptera, H: Heteroptera, O: Odonata, T: Trichoptera.

Table 1. Total number of individuals, average number of individuals and frequency per taxon found on the *Myriophyllum spicatum* vegetation in the water column (5 m pond net samples, n=4) and on the sediment (Ekman-grab sediment samples of 0.023 m², n=4) under an ice layer of 15 cm.

Taxon	Macrophyten			Sediment		
	totaal	gemiddeld	frequentie	totaal	gemiddeld	frequentie
Ceratopogonidae (D)	484	121	4	67	16.75	4
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen) (D)	5	1.25	2	8	2	3
<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen) (D)	0	0	0	1	0.25	1
<i>Ablabesmyia</i> sp. (Johanssen) (D)	22	5.5	4	0	0	0
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt) (D)	4	1	2	1	0.25	1
<i>Corynoneura scutellata</i> agg. (D)	3	0.75	2	1	0.25	1
<i>Cricotopus</i> gr. <i>obnixus</i> (D)	2	0.5	1	0	0	0
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (Kieffer) (D)	152	38	4	1	0.25	1
<i>Microtendipes chloris</i> agg. (D)	1	0.25	1	0	0	0
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer) (D)	33	8.25	4	2	0.5	1
<i>Paratanytarsus</i> sp. (Thienemann & Bause) (D)	4	1	2	0	0	0
Pentaneurini (D)	2	0.5	1	0	0	0
<i>Psectrocladius</i> gr. <i>limbatellus/sordidellus</i> (D)	4	1	4	0	0	0
<i>Psectrocladius obvius</i> (Walker) (D)	172	43	4	5	1.25	3
<i>Tanyptus kraatzi</i> (Kieffer) (D)	0	0	0	2	0.5	2
<i>Tanytarsus</i> sp. (Van der Wulp) (D)	2	0.5	2	1	0.25	1
<i>Haliplus</i> sp. larve (Latreille) (C)	13	3.25	4	3	0.75	1
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus) (E)	0	0	0	1	0.25	1
<i>Caenis robusta</i> (Eaton) (E)	0	0	0	2	0.5	1
<i>Caenis</i> sp. (Stephens) (E)	10	2.5	3	10	2.5	2
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus) (E)	167	41.75	4	0	0	0
<i>Cloeon</i> sp. (Leach) (E)	3	0.75	1	0	0	0
<i>Notonecta glauca</i> (Linnaeus) (H)	4	1	2	0	0	0
<i>Plea minutissima</i> (Leach) (H)	3	0.75	2	0	0	0
<i>Sigara striata</i> (Linnaeus) (H)	15	3.75	3	1	0.25	1
Aeshnidae (O)	1	0.25	1	0	0	0
<i>Anax</i> sp. (Leach) (O)	1	0.25	1	0	0	0
Coenagrionidae (O)	159	39.75	4	1	0.25	1
<i>Ischnura elegans</i> (Vander Linden) (O)	3	0.75	2	0	0	0
Libellulidae (O)	28	7	4	2	0.5	1
<i>Sympetrum</i> sp. (Newman) (O)	1	0.25	1	0	0	0
<i>Agraylea sexmaculata</i> (Curtis) (T)	2	0.5	1	0	0	0
<i>Agrypnia varia</i> (Fabricius) (T)	1	0.25	1	0	0	0
<i>Limnephilus marmoratus</i> (Curtis) (T)	3	0.75	2	0	0	0
<i>Limnephilus</i> sp. (Leach) (T)	4	1	3	0	0	0
<i>Oxyethira</i> sp. (Eaton) (T)	1	0.25	1	0	0	0

Tabel 2. Activiteit van aquatische insecten onder het ijs, zoals bepaald door macrofaunafuikvangsten. Voor ieder taxon is de som van alle macrofaunafuiken op de desbetreffende diepte weergegeven (n=6). De fuiken werden zeven dagen gebruikt. Taxonomische groepen: D: Diptera, C: Coleoptera, E: Ephemeroptera, H: Heteroptera, O: Odonata, T: Trichoptera.

Table 2. Activity of aquatic insects under directly under the ice layer (20 cm), at different depths in the water column (40-60 cm) and on the bottom sediment (80 cm), as determined by activity trap catches. For each taxon, the sum of the number of individuals captured per depth is summed over all activity traps (n=6). Traps were operational for seven days.

Taxon	Diepte (cm)			
	20	40	60	80
Ceratopogonidae (D)	1	0	0	1
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen) (D)	0	0	2	2
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (Kieffer) (D)	0	0	0	1
<i>Paratanytarsus</i> sp. (Thienemann & Bause) (D)	1	0	0	0
<i>Psectrocladius</i> gr. <i>limbatellus/sordidellus</i> (D)	1	1	0	0
<i>Tanytarsus</i> sp. (Van der Wulp) (D)	0	0	1	0
<i>Haliplus</i> sp. (Latreille) (C)	0	0	0	2
<i>Caenis</i> sp. (Stephens) (E)	0	0	0	2
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus) (E)	1	1	0	1
<i>Sigara striata</i> (Linnaeus) (H)	1	5	4	1
Coenagrionidae (O)	0	0	0	1
Libellulidae (O)	0	0	0	1
<i>Cyrnus flavidus</i> (MacLachlan) (T)	0	1	0	0
Totaal aantal individuen	5	8	7	12
Totaal aantal taxa	5	4	3	9



5. Larve van de haft *Cloeon dipterum*. Eén van de talrijkste soorten op de vegetatie onder het ijs. Foto: M. van den Hoorn

5. Larva of *Cloeon dipterum*, one of the most abundant species found on the vegetation under the ice layer.

(Curtis) en *Oxyethira* sp. Verder werd in een netmonster eenmaal een exemplaar van *Agrypnia varia* (Fabricius) gevonden en in één van de macrofaunafuiken in de waterkolom een netspinende carnivore kokerjuffer: *Cyrnus flavidus* (MacLachlan).

Habitatkeuze van aquatische insecten onder ijs: vrijwillig of gedwongen?

Zijn de waargenomen weersgedreven wisselingen in zuurstofgehalte de oorzaak van de schaarste aan aquatische insecten op de bodem en de wortels en stengels van de *Myriophyllum*-planten in de onderste waterlaag? Uit de literatuur zijn verschillende voorbeelden bekend van taxa die wanneer de zuurstofconcentratie van het water onder een kritieke waarde daalt de zuurstofloze omstandigheden verlaten en naar zuurstofrijke habitats migreren, bijvoorbeeld vanaf de bodem naar de vegetatie (Rahel & Kolar 1990, Żbikowski & Kobak 2007). Mogelijk heeft een dussdanige verplaatsing zich ook in de hier onderzochte plas voorgedaan en verklaart dit het incidentele karakter van de vondsten van insecten op de bodem. Dit beeld wordt versterkt doordat ook taxa die normaal gesproken de bodem prefereren, zoals korenbouten (*Libellulidae*), voornamelijk werden gevonden op de planten in de zuurstofrijke waterkolom.

Aangezien de activiteit van de aquatische insecten zeer laag was, gezien het lage aantal vangsten in de macrofaunafuikjes, is het niet waarschijnlijk dat de fauna zich veelvuldig verplaatst binnen het waterlichaam. Waarschijnlijk kiezen aquatische insecten daarom een habitat dat fysiologisch het meest optimaal is. Lage temperaturen lijken in dit geval minder belangrijk dan fysiologische stress ten gevolge van zuurstofloosheid. De onvoorspelbaarheid van het optreden van zuurstofloosheid – afhankelijk van de weersomstandigheden – maakt het leven op de bodem nog risicovoller.

Natuurlijk kan de vegetatie zelf ook een belangrijke drijfveer zijn voor de patronen die aangetroffen zijn. Allereerst via voedselbeschikbaarheid; hoger in de waterkolom is meer licht beschikbaar, waardoor er een hogere plantenbiomassa wordt aangetroffen, met een grotere hoeveelheid aangroei. Metingen aan de lichtdoorlatendheid van het ijs lieten zien dat op een zonnige dag, terwijl het ijs relatief helder was direct onder de 14 cm dikke ijslaag slechts $42 \pm 11\%$ van het licht werd doorgelaten. Nabij de bodem was dit nog maar $4 \pm 1\%$. De hoeveelheid voedsel voor algeneters – algen maakten voor veel soorten die we aantreffen in de waterkolom een belangrijk deel uit van hun dieet – is hier dus hoger, en daarmee ook voor de predatoren die weer van deze organismen leven. Ook de structuur van de



6. Kokerjufferlarve (*Limnephilus* sp.). Foto: P. Verdonchot

6. Larva of *Limnephilus* sp.

planten is van belang. Bovenin de waterkolom is de vegetatie dichter en daarmee complexer in vergelijking met de ijle vegetaties nabij de bodem. Complexiteit van de vegetatie gaat samen met een grotere beschikbaarheid aan microhabitats en daarmee niches voor verschillende soorten aquatische insecten, en biedt meer schuilplaatsen om predatoren te ontwijken.

Kortom, waterplanten spelen een belangrijke rol voor aquatische insecten in de winter en bieden, naast voedsel en habitat, ook de mogelijkheid om de ongunstige omstandigheden nabij de bodem, die ontstaan na ijsbedekking in combinatie met verslechterde lichtomstandigheden, te vermijden. Waterplanten fungeren onder dit soort omstandigheden als het ware als 'ladders' naar een zuurstofrijkere omgeving.

Dankwoord

Graag willen we Rink Wiggers bedanken voor het determineren van de macrofauna, Jos Sinkeldam voor het determineren van het fytoplankton en Dennis Waasdorp voor het uitvoeren van de analyses en hulp bij de bemonstering. Deze studie maakte onderdeel uit van een groter onderzoeksproject naar het functioneren van sloten (PLONS) en is onderdeel van het strategisch onderzoekprogramma Kennisbasis thema 1 'Duurzame ontwikkeling van de groenblauwe ruimte in een veranderende wereld', dat gefinancierd wordt door het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Voedselkwaliteit en uitgevoerd wordt door Wageningen UR (KB-01-002-007-ALT).

Literatuur

- Bjelke U 2005. Processing of leaf matter by lake-dwelling shredders at low oxygen concentrations. *Hydrobiologia* 539: 93-98.
- Chapman LJ, Schneider KR, Apodaca C & Chapman CA 2004. Respiratory ecology of macroinvertebrates in a swamp-river system of East Africa. *Biotropica* 36: 572-585.
- Connolly NM, Crossland MR & Pearson RG 2004. Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 251-270.
- Danks HV 2008. Aquatic insect adaptations to winter cold and ice. P 1-19. In: Lancaster J, & RA Briers. *Aquatic insects: challenges to populations*. CABI.
- Danks HV, Kukul O & Ring RA 1994. Insect Cold-Hardiness: Insights from the Arctic. *Arctic* 47: 391-404
- Downes JA 1965. Adaptations of insects in the Arctic. *Annual Review of Entomology* 10: 257-274.
- Groen G & Jilderma R 2007. Ijsvorming langs de Betuweroute. KNMI publicatie 216.
- Heinis F & Davids C 1993. Factors governing the spatial and temporal distribution of chironomid larvae in the Maarsseveen lakes with special emphasis on the role of oxygen conditions. *Aquatic Ecology* 27: 21-34.
- Leentvaar P & Higler LWG 1963. Het dichtgevroren Naardermeer in de winter van 1963. *De Levende Natuur* 66: 77-84.
- Lencioni V 2004. Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of Limnology* 63: 45-55.
- Rahel FJ & Kolar CS 1990. Trade-offs in the response of mayflies to low oxygen and fish predation. *Oecologia* 84:39-44.
- Żbikowski J & Kobak J 2007. Factors influencing taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in extralittoral zone of shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 584: 145-155.

Geaccepteerd: 29 september 2010

Summary

Aquatic insects in an ice covered lake

During the winter of 2008-2009 the aquatic insect community of an ice-covered shallow lake was studied. At four locations, holes were made in the 14 cm thick ice layer, and two microhabitats were sampled: submerged *Myriophyllum spicatum* vegetation and the bottom sediment. The former was sampled with a pond net, the latter using an Ekman-grab. Horizontal activity traps, deployed at different depths, were used to measure activity of aquatic insects. Several potentially important (a)biotic factors influencing the distribution of macroinvertebrates were measured, with special emphasis on oxygen and temperature. Most aquatic insects were found on the vegetation in the water column (1309 individuals, 32 taxa). Ceratopogonidae, Chironomidae, Ephemeroptera and Odonata were the dominant groups. On the bottom only 109 individuals were collected, consisting of 17 taxa. Most groups were present in low numbers, with as only exception the Ceratopogonidae. The number of aquatic insects collected with the activity traps was low, only Heteroptera were caught frequently. Oxygen concentration under the ice was high, at least in the water column, where the water was oversaturated with oxygen after several days of ice cover. Near the bottom the concentrations were lower, especially during a period with overcast and snow, which resulted in several days of hypoxia. Water temperature was lowest in the water column, and the highest temperatures were recorded in the sediment, up to 6°C as a result of solar heating. The aquatic vegetation appeared to play an important role, because, besides providing food sources and habitat, it enabled the insects to escape the weather induced, and thereby unpredictable adverse conditions near the bottom.



Ralf C.M. Verdonshot, Martin W. van den Hoorn & Piet F.M. Verdonshot
Team Zoetwaterecologie
Alterra, Wageningen UR
Centrum Ecosystemen
Postbus 47
6700 AA Wageningen
ralf.verdonshot@wur.nl