

De invloed van veranderingen in temperatuur op beek- macrofauna

**Tj.H. van den Hoek
P.F.M. Verdonschot**

Alterra-rapport 228

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2001

REFERAAT

Hoek, Tj.H. van den & P.F.M. Verdonshot. 2001. *De invloed van veranderingen in temperatuur op beekmacrofauna*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 228. 86 blz.; 26 fig.; 8 tab.; 165 ref.

Dit rapport is een studie naar de invloed van veranderingen in temperatuur op beekmacrofauna. In een eerste stap is onderzocht aan de hand van verspreidingskaarten welke soorten zouden kunnen verdwijnen en welke uit Midden- en Noord-Frankrijk te verwachten zijn. In een tweede stap zijn relaties tussen temperatuur en de biologische reactie en verspreiding van macrofauna onderzocht om inzicht te verkrijgen in de factoren die een rol spelen in het achteruitgaan en verdwijnen van soorten

Trefwoorden: klimaatsverandering, kolonisatie, macrofauna, temperatuur, stromende wateren

ISSN 1566-7197

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 228. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2001 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

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

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

Inhoud

Samenvatting	5
1 Inleiding	7
1.1 Probleemstelling	7
1.2 Doel	7
1.3 Methode en vraagstelling	7
2 Zoekmethode	9
2.1 Limnofauna Europaea	9
3 Relaties van temperatuur met ruimtelijke en abiotische factoren	19
3.1 Inleiding	19
3.2 Temperatuurverloop	19
3.3 Temperatuurgradiënten	20
3.4 Abiotische interacties met temperatuur	27
3.5 Biologische reactie op temperatuur	31
4 Invloed temperatuurverloop op verspreiding en overleving van macrofauna	43
4.1 Inleiding	43
4.2 Effecten van verandering in temperatuurverloop	43
4.3 Regulatie van beken / rivieren	48
4.4 Invloed temperatuurwisselingen als gevolg van seizoen- en dag/nachtcycli	50
4.5 Effecten van temperatuurveranderingen op de levenscyclus	51
4.6 Invloed verandering temperatuurverloop op verspreiding macrofauna	55
5 Conclusies	57
Literatuur	61
Bijlagen	75
1 Soorten van overgangsklasse A, B en C.	77
2 Legenda watertypen van Bijlage 1 (volgens Illies (1978))	83

Samenvatting

Het doel van deze studie is het verkrijgen van inzichten in gevolgen van temperatuurveranderingen op beekmacrofauna. Verschillende klimaatsmodellen voorspellen een temperatuurverhoging van 1.5 tot 4.5°C. Het nieuwe temperatuurverloop komt waarschijnlijk overeen met het temperatuurverloop dat op dit moment heerst in Noord- en Midden-Frankrijk. Omdat de macrofauna van de temperatuur afhankelijk is zal een gewijzigd temperatuurverloop ook gevolgen hebben voor beekmacrofauna levensgemeenschappen.

De studie is opgebouwd in twee stappen:

- 1 Onderzoek aan de hand van verspreidingskaarten welke soorten zouden kunnen verdwijnen en welke uit Midden- en Noord-Frankrijk te verwachten zijn;
- 2 Literatuurstudie naar de relaties tussen temperatuur en de biologische reactie en verspreiding van macrofauna om inzicht te verkrijgen in de factoren die een rol spelen in het achteruitgaan en verdwijnen van soorten.

Aan de hand van de verspreidingskaarten van macrofauna blijkt dat alleen een globaal beeld kan worden geschetst op het niveau van familie en orde. Als soorten in Noord- en Midden-Frankrijk ook daadwerkelijk kunnen migreren dan is de grootste uitbreiding te verwachten bij de Tricladida (platwormen), Hydracarina (watermijten), Plecoptera (steenvliegen), Odonata (libellen), Coleoptera (kevers) en Heteroptera (wantsen). De samenstelling van Mollusca (weekdieren), Hirudina (bloedzuigers) en Ephemeroptera (eendagsvliegen) blijven ongewijzigd. Het voorkomen van Chironomidae (vedermuggen) zou afnemen wat ondersteund wordt door literatuurgegevens. Nauwkeurige verspreidingsgegevens en autoecologische informatie zijn nodig om op soortniveau een beeld te geven van het afnemen in voorkomen, mogelijke extinctie van soorten en introducties van nieuwe soorten.

De kolonisatie van nieuwe leefgebieden in Nederland vanuit Noord- en Midden-Frankrijk is sterk afhankelijk van het vlieg- en dispersievermogen van elke afzonderlijke soort. Ook populaties in Noord- en Midden-Frankrijk ondervinden een temperatuurverhoging. Het is dan nog maar de vraag of de sterk aan stromende wateren gebonden soorten met een gering vliegvermogen binnen een bepaald tijdsbestek naar het noorden kunnen migreren.

Uit de literatuurstudie is naar voren gekomen dat genetisch geïsoleerde populaties die hun levenscyclus voltooien binnen een geringe temperatuurrange het meest kwetsbaarst zijn. Populaties die daarentegen voorkomen bij een brede temperatuurrange en genetisch niet geïsoleerd zijn zullen waarschijnlijk hun voorkomen uitbreiden. Hierbij moet worden aangetekend dat macrofauna door verschuivingen in hun levenscyclus mogelijkheden hebben om te overleven. Naar verwachting zullen populaties van Coleoptera (kevers), Ephemeroptera (eendagsvliegen), Odonata (libellen) en Trichoptera (kokerjuffers) kunnen overleven als ze meerdere generaties per jaar voortbrengen.

Een andere factor die de invloed van een nieuw temperatuurverloop zou kunnen overheersen zijn de hydrologische en morfologische ingrepen op beekecosystemen in Nederland die de afgelopen 30 tot 40 jaar hebben plaats gevonden. Deze ingrepen kunnen geresulteerd hebben in een gewijzigd temperatuurverloop met als gevolg een gewijzigde samenstelling van de beekmacrofauna.

1 Inleiding

1.1 Probleemstelling

Deze literatuurstudie gaat in op de vraag: “welke veranderingen treden op in de macrofauna gemeenschappen in beekecosystemen als gevolg van een klimaatsverandering?”. Verschillende klimaatsmodellen voorspellen een verhoging van de gemiddelde temperatuur van 1.5 tot 4.5°C, mogelijk gevolgd door de verdubbeling van het CO₂ gehalte (Levine, 1992). De temperatuurstijging zou voor breedtegraden boven de 30° nog hoger zijn (Hengeveld, 1990). Dit betekent voor de watertemperatuur van stromend water eveneens een te verwachten verhoging (Crisp & Howson, 1982, Verdonschot et al., 2001), locale uitzonderingen daargelaten. Een verschuiving in het temperatuurverloop kan voor de macrofaunagemeenschappen grote gevolgen hebben. Veel soorten zijn voor hun voorkomen en verspreiding afhankelijk van de temperatuur (minimum, optimum, maximumwisselingen) (Vannote & Sweeney, 1980). Juist soorten die al weinig voorkomen in Nederland zouden onder een nieuw temperatuurverloop voorgoed uit Nederland kunnen verdwijnen. Aan de andere kant ontstaat in Nederland een nieuw areaal voor meer zuidelijke soorten. Deze wijzigingen van de beekgemeenschappen vragen om een nadere bestudering van de gevolgen van een nieuw temperatuurverloop van beken.

1.2 Doel

Het doel van deze studie is het verkrijgen van inzichten in de veranderingen in macrofaunagemeenschappen die optreden als gevolg van een nieuw temperatuurverloop. Hiervoor worden processen die optreden als het temperatuurverloop verandert nader bestudeerd. Ook worden de relaties tussen de temperatuur en de fysiologie van de macrofauna beschreven. Met behulp van deze informatie is het mogelijk aan te geven welke soorten uit Nederland verdwijnen of in voorkomen afnemen en welke soorten te verwachten zijn.

Het uitgangspunt van deze literatuurstudie is de verwachting dat over enkele tientallen jaren het temperatuurverloop in Nederland zal overgaan naar een temperatuurhuishouding dat op dit moment heerst in Noord- tot Midden-Frankrijk.

1.3 Methode en vraagstelling

De literatuurstudie bestaat uit twee delen. In het eerste deel (hoofdstuk 2) is geprobeerd een antwoord te krijgen op de vraag welke soorten mogelijk uit Nederland zouden kunnen verdwijnen en welke soorten uit Noord- en Midden-Frankrijk in Nederland te verwachten zijn. Hiervoor is gezocht naar noord-zuid overgangen van soorten tussen geografische (eco)regio's van Nederland en Noord- en Midden-Frankrijk. Dit laatste is gebaseerd op de indicaties opgenomen in de

Limnofauna Europaea (Illies, 1978). Ook is met behulp van verspreidingskaarten van Odonata (libellen) en Trichoptera (kokerjuffers) welke soorten in Noord- en Midden-Frankrijk tot en met Nederland voorkomen. Dit om een beeld te krijgen welke veranderingen we in Nederland kunnen verwachten na een verandering van het temperatuurverloop. Hierdoor zijn wijzigingen in de beekgemeenschappen in beeld gebracht.

In het tweede deel is eerst ingegaan op de relaties tussen temperatuur en de verspreiding van macrofauna (hoofdstuk 3). Ook is dieper ingegaan op de biologische reacties van de macrofauna met de temperatuur om inzicht te verkrijgen welke factoren een rol spelen in het achteruitgaan of het verdwijnen van soorten. Tevens is in de literatuur gezocht naar informatie over daadwerkelijke waargenomen veranderingen als gevolg van een nieuw temperatuurverloop in macrofaunagemeenschappen (hoofdstuk 4).

2 Zoekmethode

Voor de literatuurstudie is met behulp van Winspurs 4.0 een zoekactie uitgevoerd in de onderstaande databases:

- CAB Abstracts 1972 – 1998
- CC Search 1996 – 1999
- Biological Abstracts 1989 – 1999
- Econlit 1969 - 1999

Er is gebruik gemaakt van de volgende termen, onderverdeeld in drie categorieën:

- macrofauna, macroinvertebrate, invertebrate, fauna, macro-evertebrate, benthos, zoobenthos
- running water, stream, brook, river, water, stream, lotic, beek
- temperature, verloop, temperatuur

De zoekactie leverde 367 titels op. Van de titels is een nadere selectie gemaakt op basis van abstracts en titels. Deze referenties zijn gebruikt en ook zijn nieuwe titels opgezocht. Daarnaast zijn algemeen bekende werken over bekecosystemen gebruikt als eerste ingang.

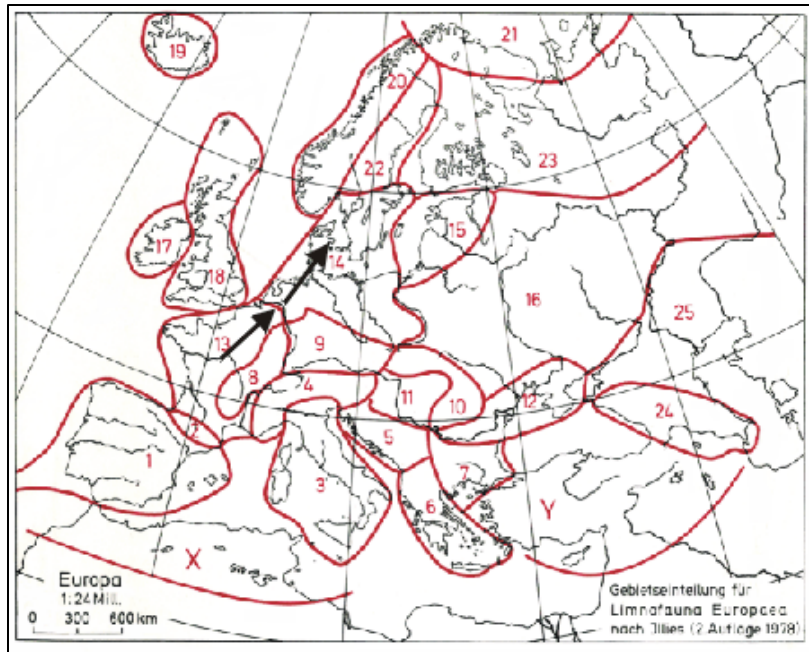
2.1 Limnofauna Europaea

Method

Met behulp van de verspreidingsgegevens van soorten van de ecoregio's naar Illies (1978) is gezocht naar verschillen in voorkomen van fauna van bronnen, beken en rivieren tussen ecoregio 13 ten opzichte van ecoregio 14.

Regio 13 'Westelijk Laagland' beslaat het westelijke deel van Frankrijk en België met als noordgrens de rivieren Maas, Waal en Rijn. Deze ecoregio met de daarbij behorende macrofauna wordt gebruikt als te verwachten fauna na verandering van het temperatuurverloop. Temeer daar deze regio zuidwestelijk en daarmee atlantisch is gelegen. Alleen zuidelijk atlantische soorten zijn in Nederland in de toekomst te verwachten. Ecoregio 14 'Centrale Laagland' omvat Nederland, Noord-Duitsland, Denemarken en Zuid-Scandinavië. Deze ecoregio zal na verandering van het temperatuurverloop noordwaarts verschuiven en naar verwachting uit Nederland verdwijnen. De ecoregio 8 'Westelijk Middelgebergte' (Ardennen, Vogezen, Jura, Eifel) is buiten beschouwing gelaten omdat dit deze regio geomorfologisch niet overeenkomt met Nederland (uitgezonderd Zuid-Limburg) en naast alpiene ook continentale kenmerken bevat.

Illies (1978) heeft het voorkomen van een soorten onderverdeeld in meerdere categorieën, waarvan er vijf worden gebruikt (tabel 2.1). Overige categorieën die door Illies (1978) worden gebruikt geven de mate van onzekerheid van voorkomen aan en worden derhalve niet in deze studie gebruikt.



Figuur 2.1 : Ecoregio's in Europa (Illies, 1978). De pijlen duiden op de verwachte richting van verplaatsing van macrofaunagemeenschappen.

Tabel 2.1: Verklaring van symbolen van voorkomen de ecoregio's (Illies, 1978)

symbool (volgens Illies, 1978)	Verklaring
+	soort komt uitsluitend in deze regio voor (endemisch)
?	soort komt met zekerheid in deze regio voor
?	soort komt niet in deze regio voor maar is met grote waarschijnlijkheid te verwachten
•	soort komt voor in naburige regio's en kan aan de grenzen van de ecoregio aangetroffen worden
-	soort komt met zekerheid niet voor

Om na te gaan welke soorten door een klimaatsverandering uit Nederland zouden kunnen verdwijnen of mogelijk juist koloniseren vanuit zuidelijke regio's zijn criteria geformuleerd die mogelijke overgangen van macrofauna tussen de ecoregio 13 en 14 definiëren (figuur 2.1). In tabel 2.2 zijn de definities van de overgangsklassen gegeven (zie voor de betekenis van de gebruikte symbolen tabel 2.1).

Tabel 2.2: Definities voor overgangsklassen van ecoregio 13 naar 14

overgangsklasse	van voorkomen in ecoregio 14	naar voorkomen in ecoregio 13	omschrijving
A	? / + / ? / •	-	afname / verdwijning
B	-	? / + / ? / •	nieuw voor NL
C	?	?	geen verandering

Uit de lijsten van Illies (1978) zijn soorten geselecteerd die voldoen aan een van de overgangsklassen. Komt een soort voor in overgangsklasse A dan betekent dit dat het voorkomen van de soort door een mogelijke temperatuurverhoging in Nederland zal afnemen of dat de soort zelfs kan verdwijnen. De soorten van overgangsklasse B zijn de 'nieuwe' soorten voor Nederland. In overgangsklasse C komen soorten voor die zowel in ecoregio 13 als 14 voorkomen; er treedt dus geen verandering in areaal op van de betreffende soort.

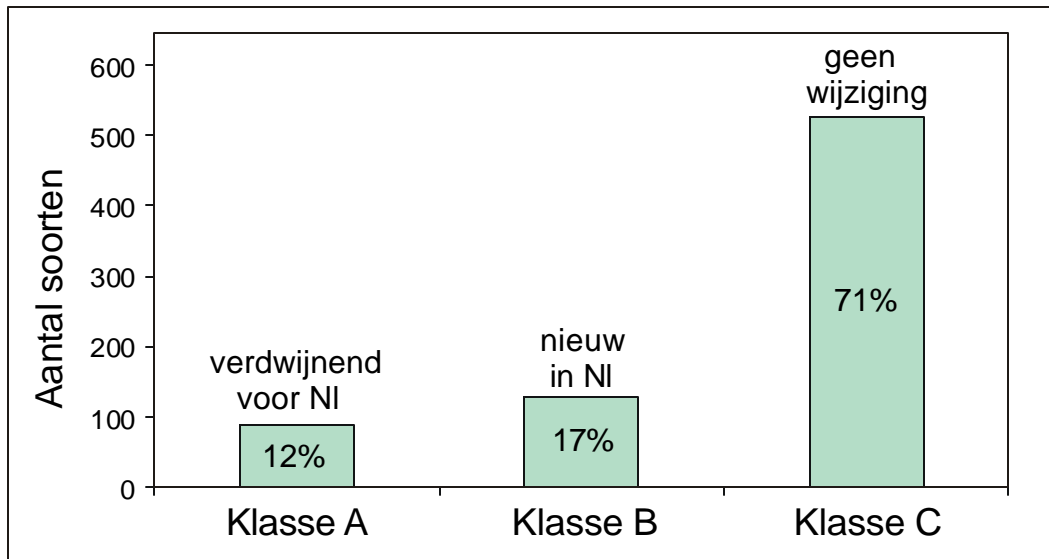
Resultaten

In tabel 2.3 is per taxonomische hoofdgroep aangegeven hoeveel soorten tot een bepaalde overgangsklasse behoren; in bijlage 1 staat de volledige tabel met de geselecteerde soorten. De soorten die geselecteerd zijn voor overgangsklasse C zijn niet met naam vermeld in bijlage 1 maar zijn alleen als aantallen in de subtotaal weergegeven. In tabel 2.3 is ook de procentuele toe- en afname van het aantal soorten gegeven.

Tabel 2.3: Aantal soorten per taxonomische hoofdgroep voor overgangsklasse A, B en C.

Taxonomische hoofdgroep	klasse A	%-A	klasse B	%-B	klasse C	%-C	Som klasse A, B, C
Tricladida	0	0	5	45	6	55	11
Mollusca	2	4	6	13	40	83	48
Hirudinea	0	0	1	9	10	91	11
Oligochaeta	29	44	5	8	32	48	66
Hydracarina	7	6	34	31	68	62	109
Crustacea	1	11	2	22	6	67	9
Odonata	0	0	6	17	29	83	35
Ephemeroptera	0	0	2	7	27	93	29
Plecoptera	0	0	5	36	9	64	14
Heteroptera	0	0	6	23	20	77	26
Megaloptera	0	0	0	25	1	75	4
Coleoptera	2	4	16	36	36	67	54
Diptera (excl.Chironomidae)	13	10	15	11	103	79	131
Chironomidae	33	31	11	10	64	59	108
Trichoptera	1	1	11	12	78	87	90
Lepidoptera	0	0	0	0	1	100	1
totaal	89		127		527		746

Van de fauna voorkomend in beekecosystemen zal ongeveer 12% verdwijnen, 17% zal nieuw zijn voor Nederland en 71% van de fauna zal geen wijziging ondervinden (zie figuur 2.2).

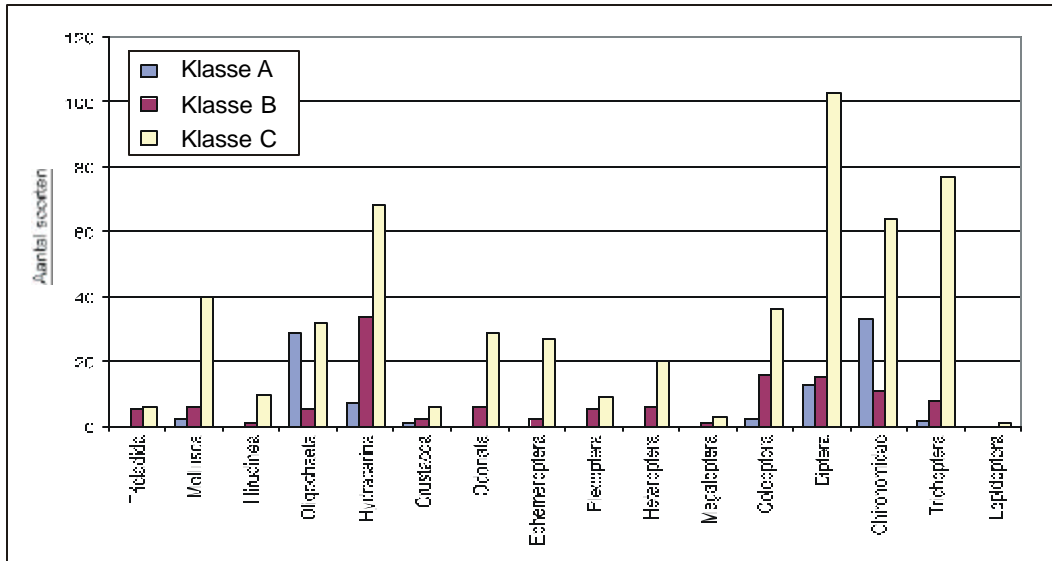


Figuur 2.2: Aantal soorten per overgangsklasse

Voor de soorten geselecteerd voor overgangsklasse B is op basis van in de literatuur nagegaan wat de huidige verspreiding is in ecoregio 13. Van soorten die voorkomen in Noord- en Midden-Frankrijk is een uitbreiding van het areaal naar Nederland te verwachten. Maar voor een mediterrane soort die alleen in Zuid-Frankrijk (behorend tot regio 14) voorkomt, is het voorkomen in Nederland bij een gewijzigd temperatuurverloop niet te verwachten. Deze laatste soorten zijn verwijderd uit overgangsklasse B.

Een aantal soorten in de overgangsklasse B worden al in Nederland aangetroffen. Deze soorten worden niet meegeteld.

Eveneens is per taxonomisch groep bekeken of bepaalde trends (verschuivingen etc.) zichtbaar zijn, dit wordt in figuur 2.3 weergegeven.



Figuur 2.3: Aantal soorten per overgangsklasse per taxonomische hoofdgroep

Overgangsklasse A

Van de soorten die tot overgangsklasse A (soorten waarvan het areaal door een gewijzigd temperatuurverloop afneemt of verdwijnt) behoren opvallend veel tot de Oligochaeta (wormen) en Chironomidae (vedermuggen) in deze overgangsklasse voorkomen. Ongeveer 44% van de Oligochaeta-fauna in beekecosystemen verdwijnt uit Nederland, voor de Chironomidae is dit percentage 31%, waartoe voornamelijk Orthoclaadiinae (vedermuggen) behoren die wereldwijd worden aangetroffen in koude wateren. Het hoge aandeel Oligochaeta kan worden veroorzaakt door het ontbreken van autoecologische en verspreidingsgegevens van deze groep tijdens het opstellen van de Limnofauna Europaea door Illies (1978). Een andere kenmerkende 'verdwijnende' soort is de watermijt *Lebertia dubia*, die voor komt in schone bovenlopen van beken. Opvallend is dat er geen extinctie is van soorten uit andere taxonomische hoofdgroepen voorkomend in stabiele koude bovenlopen van beken. Dit zou wel verwacht kunnen worden voor b.v. Plecoptera (steenvliegen) die vooral voorkomen in koudere beschaduwde bovenlopen van beken. Het zou mogelijk zijn dat kwetsbare steenvliegen door andere oorzaken reeds uit Nederland verdwenen zijn.

Overgangsklasse B

Voor de soorten die nieuw voor Nederland zouden zijn afkomstig van meerdere taxonomische groepen. Verhoudingsgewijs is de uitbreiding van de populaties van Tricladida (platwormen) met 45%, Hydracarina (watermijten) 31%, Plecoptera (steenvliegen) 36% en Coleoptera (kevers) 30% het hoogste van alle taxonomische hoofdgroepen. In mindere geldt dit eveneens voor Odonata (libellen)(17%) en Heteroptera (wantsen)(23%). Opmerkelijk is dat het aantal soorten Plecoptera zich uitbreid, terwijl van deze groep een achteruitgang verwacht werd.

Overgangsklasse C

Voor verreweg de meeste macrofauna is geen verandering te verwachten. Opvallend is de Hirudinea (bloedzuigers) en Ephemeroptera (eendagsvliegen) grotendeels ongewijzigd blijven, respectievelijk voor 91% en 93%. Minder ongewijzigd blijven de groepen Mollusca (weekdieren), Diptera (tweevleugeligen) en Trichoptera (kokerjuffers) waarvan respectievelijk 83%, 79% en 87% van de fauna ongewijzigd blijft.

Een aantal groepen, waaronder de Crustacea (schaaldieren), Megaloptera (elzevliegen), en Lepidoptera (vlinders), zijn in een dermate gering aantal soorten in beekecosystemen vertegenwoordigd dat uitspraken over toe- en afname onbetrouwbaar zijn. Niet van alle taxonomische hoofdgroepen is nader te verifiëren hoe de verspreiding momenteel is. Alleen van de Odonata en Trichoptera is het mogelijk de verspreiding binnen Europa nauwkeuriger te bepalen.

Kolonisatie van Odonata (libellen) uit Noord- en Midden-Frankrijk

Aan de hand van de verspreiding van libellen in Europa (Bos & Wasscher, 1997) is onderzocht welke libellen hun noordelijk areaal in Noord- en Midden-Frankrijk hebben. Er worden alleen soorten geselecteerd die een zuidelijk atlantische verspreiding hebben. Alleen deze soorten zijn bij een nieuw temperatuurverloop in Nederland te verwachten. Om aan dit criterium te voldoen worden soorten geselecteerd die een verspreiding hebben boven de denkbeeldige grens Bordeaux – Geneve maar beneden de Nederlands/Belgische grens. Wanneer de noordgrens van een areaal beneden de denkbeeldige lijn Bordeaux – Geneve gelegen is wordt de verspreiding als mediterraan aangemerkt. Omdat libellen niet strikt voorkomen in beekecosystemen wordt de selectie wordt niet beperkt tot alleen beek- en rivier systemen, maar toegepast op alle zoetwaterecosystemen. Er wordt een onderscheid gemaakt tussen soorten die nu bekend staan als 'zwerfgasten' (z) maar in Nederland geen populatie ontwikkelen, uitgestorven soorten (u), soorten die waarschijnlijk uit Nederland zullen verdwijnen (e = extinctie) en soorten (n) die nog niet eerder zijn aangetroffen in Nederland. De resultaten zijn weergegeven in tabel 2.4.

Tabel 2.4: Wijzigingen in de populaties van Odonata (libellen) in Nederland

Soorten	nieuw (n)	extinctie (e)	zwerfgast (z)	uitgestorven (u)	biotoop (Bos & Wasscher, 1997)
<i>Coenagrion lunulatum</i>		e			Vennen en hoogveen, soms bij leemputten en recent gegraven wateren
<i>Coenagrion mercuriale</i>			z	u	Schone stromende kalkrijke beken
<i>Coenagrion scitulum</i>	n				Beken en stilstaande wateren met rijke submerse vegetatie
<i>Platynemis acutipennis</i>	n				Langzaam stromende beken, kanalen en rivieren en bospoelen.
<i>Platynemis latipes</i>	n				Langzaam stromende beken en rivieren
<i>Aeshna affinis</i>			z		Kleine ondiepe vegetatierijke stilstaande wateren
<i>Aeshna subarctica elisabethae</i>		e			Vennen met drijvend veenmos, hoogveencomplexen

Soorten	nieuw (n)	extinctie (e)	zwerfgast (z)	uitgestorven (u)	biotoop (Bos & Wasscher, 1997)
<i>Boyeria irene</i>	n				Beschaduwde beken en rivieren
<i>Anax parthenope</i>			z		Grotere stilstaande wateren met drijvende vegetatie
<i>Gomphus similimus</i>	n				Langzaam stromende rivieren
<i>Gomphus flavipes</i>	n		(z)		Schone zandige rivieren
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	n		(z)		Snel stromende beken en bovenlopen
<i>Onychogomphus uncatus</i>	n				Schone beken en rivieren met grindbodem
<i>Cordulegaster bidentata</i>	n				Schone bronbeken en bronnen
<i>Oxygastra curtisii</i>	n			(u)	Stromend water en bosrijke oevers
<i>Epithea bimaculata</i>	n				Mesotrofe heldere meren
<i>Orthethrum brunneum</i>			Z		Vegetatie-arme wateren en stromende beken
<i>Orthethrum albistylum</i>	N				Stilstaande, snel opwarmende wateren (plassen en grindgaten)
<i>Sympetrum depressiusculum</i>			Z		Voedselarme vennen
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	N				Stilstaande snel opwarmende grotere wateren
<i>Leucorrhinia dubia</i>		E			Vennen, soms in hoogveen of zandputten
<i>Leucorrhinia rubicunda</i>		E			Hoogvenen en vennen, soms in kleine watertjes in laagveen en in de duinen
Totaal	13	4	7	2	

Volgens tabel 2.4 zijn er 13 soorten Odonata die voldoen aan een zuidelijk atlantische verspreiding. Hiervan komen 10 soorten voor in beek- en rivier-ecosystemen, de overige soorten worden gevonden in stilstaande wateren. Sommige libellen, die als uitgestorven zijn gemeld voor Nederland, komen momenteel nog wel voor in Noord- en Midden-Frankrijk. Ook zijn een aantal soorten bekend als zwerfgasten in Zuid-Nederland. Dit geeft het potentieel aan van een mogelijke uitbreiding van hun areaal wanneer door een nieuw temperatuurverloop geschikte biotopen in Nederland worden gevormd.

De libellen die mogelijk uit Nederland verdwijnen hebben hun habitat in vennen en hoogvenen.

Kolonisatie van Trichoptera (kokerjuffers) uit Noord- en Midden-Frankrijk

Aan de hand van verspreidingkaarten uit Tobias & Tobias (1981) is onderzocht welke Trichoptera (kokerjuffers) een zuidelijk atlantisch areaal hebben. Ook van kokerjuffers kan verwacht worden dat ze bij een nieuw temperatuurverloop hun areaal in noordelijke richting uitbreiden. De criteria om zuidelijk atlantische soorten te selecteren zijn gelijk aan zoals die gebruikt zijn bij de kolonisatie van zuidelijk

atlantische Odonata (libellen). De selectie wordt, evenals bij de Odonata, toegepast op alle soorten die voorkomen in zoetwaterecosystemen.

Er wordt een onderscheid gemaakt tussen nieuwe soorten (n) en soorten die waarschijnlijk uit Nederland verdwijnen (extinctie). Voor een aantal soorten is bekend dat het voorkomen beperkt is tot zeer snel stromende bergbeken. Omdat dit habitat nauwelijks in Nederland aanwezig is (uitgezonderd in Limburg) zijn deze soorten zijn met een 'asterix' gemarkeerd. De resultaten zijn weergegeven in tabel 2.5.

Tabel 2.5: Wijzigingen in de populaties van Trichoptera (kokerjuffers) in Nederland

soorten	nieuwe soort (n)	extinctie (e)	biotoop (Tobias & Tobias, 1981)
<i>Hydroptila angulata</i>	N		rivieren
<i>Allotrichia pallicornis</i>	N		laaglandbeken
<i>Philopotamus variegatus*</i>	N		snel stromende beschaduwde bovenlopen
<i>Diplectrona felix*</i>	N		bronnen en kleine beken
<i>Micrasema longulum</i>	N		stromende wateren
<i>Triaenodes reuteri</i>		E	langzaam stromende en stilstaande plantrijke wateren
<i>Molanna albicans</i>		E	langzaam stromende beken en stilstaande wateren
<i>Ecclisopteryx guttulata</i>	N		stromende wateren
<i>Stenophylax vibex</i>	N		beken
<i>Micropterna testacea</i>	N		stromende wateren
<i>Mesophylax impunctatus</i>	N		stromende wateren
<i>Allogamus ligonifer*</i>	N		snelstromende beken
Totaal	10	2	

Volgens de selectie zijn er (tabel 2.5) tien soorten met een zuidelijk atlantische verspreiding. Alle deze soorten komen voor in stromende wateren. Twee soorten kunnen mogelijk uit Nederland verdwijnen. Deze worden gevonden in langzaam stromende en stilstaande wateren.

Conclusie

Uit de gedefinieerde overgangen tussen ecoregio 13 en 14 van Illies (1978) blijkt dat de grootste uitbreiding van macrofauna van stromende wateren te verwachten is bij de Tricladida (platwormen), Hydracarina (watermijten), Plecoptera (steenvliegen), Odonata (libellen), Coleoptera (waterkevers) en Heteroptera (wantsen). Ongewijzigd blijven de Mollusca (weekdieren), Hirudina (bloedzuigers) en Ephemeroptera (eendagsvliegen). Het voorkomen van Chironomidae (vnl. Orthocladiinae - vedermuggen) in Nederland zou afnemen. Dit komt overeen met de literatuur waaruit bekend is dat veel Orthocladiinae voorkomen in relatief koude stabiele beken en die bij een warmer temperatuurverloop in aantal afnemen (Oswood, 1989, Beckett, 1992, Rossaro, 1991, Milner, 1994). Een veronderstelde afname van Oligochaeta wordt niet vanuit de literatuur ondersteund en vermoed wordt dat er andere factoren een rol spelen.

Aan de hand van nauwkeurige verspreidingsgegevens (Bos & Wasscher, 1997, Tobias & Tobias, 1981) van Odonata (libellen) en Trichoptera (kokerjuffers), waarbij zuidelijk atlantische soorten zijn geselecteerd, blijkt dat er vooral soorten van

stromend water hun areaal noordelijker zouden uitbreiden bij een nieuw temperatuurverloop.

Uit de verspreiding van de libellen blijkt dat er relatief veel soorten (zwerfgasten) aan de zuidgrens van Nederland voorkomen (Bos & Wasscher, 1997). Tot nu toe vestigen deze soorten zich nog niet. Maar het duidt wel op een potentie van soorten om te migreren en een populatie te vormen. Opvallend is dat met behulp van deze methode opvallend meer libellen kunnen worden verwacht in Nederland ten opzichte van de gevolgde methode met Illies (1978). Het is niet onaannemelijk dat dit ook geldt voor andere groepen macrofauna. Ook voor de Trichoptera bestaan er de verschillen tussen beide methodes. Een aantal in Illies (1978) voor ecoregio 13 genoemde soorten komen niet voor in de 'Trichoptera Germanica' van Tobias & Tobias (1981). Ook omgekeerd zijn de via Tobias & Tobias (1981) geselecteerde soorten niet door Illies (1978) vermeld voor ecoregio 13 maar wel voor de aanliggende ecoregio's 8 'Westliches Mittelgebirge' en 4 'Alpen'. Dit duidt aan dat er onzekerheden in taxonomie en verspreidingsgegevens bestaan.

De verschillen tussen beide gevolgde methodes kunnen mogelijk worden veroorzaakt doordat de verspreidingsgegevens van Illies (1978) minder 'up to date' zijn vergeleken met de huidige verspreiding van macrofauna in Nederland. Het geeft aan dat we voorzichtig moeten omgaan met de interpretatie van verspreidingsgegevens.

Geconcludeerd kan worden dat de selectie met behulp van de overgang tussen ecoregio's (Illies, 1978) alleen de contouren van het toe- en afnemen op het niveau van familie of orde schetst. Nauwkeurige verspreidingsgegevens en autoecologische informatie zijn nodig om op soortniveau een beeld te geven van het afnemen in voorkomen, mogelijke extinctie van soorten en het introducties van nieuwe soorten.

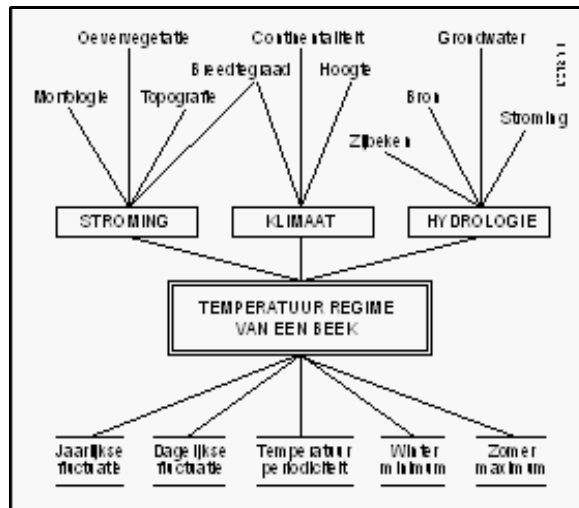
3 Relaties van temperatuur met ruimtelijke en abiotische factoren

3.1 Inleiding

In dit hoofdstuk wordt de invloed van temperatuur op macrofauna belicht. Allereerst worden in §3.2 de hoofdfactoren besproken die de temperatuur en de variatie daarin bepalen. In §3.3 wordt nader ingegaan op de temperatuurgradiënten die bestaan langs de geografische breedtegraden, langs de hoogtelijnen en over de longitudinale gradiënt in de beek zelf (beekorde). Deze gradiënten gaan gepaard met veranderingen in macrofaunagemeenschappen. In §3.4 wordt temperatuur gerelateerd aan factoren en processen op habitatniveau. In §3.5 wordt nader ingegaan op de invloed van de temperatuur op de fysiologische reactie, het aanpassingsvermogen en het gedrag van macrofauna.

3.2 Temperatuurverloop

Wereldwijd is de temperatuur een zeer belangrijke sturende factor in de ecologie van aquatische macrofauna (Kamler, 1965, Hynes, 1970, Ward & Stanford, 1982). De temperatuur in natuurlijke beken kan door zeer veel factoren worden beïnvloed. Op algemene zin zijn drie hoofdfactoren van belang: klimaat, hydrologie en zoninstraling (Ward, 1985). De luchttemperatuur heeft hierbij een directe invloed op de watertemperatuur (Johnson, 1971, Crips & Howson, 1982, Ward, 1985). Op regionale en lokale schaal wordt het temperatuurpatroon, dat door deze drie hoofdfactoren ontstaat, beïnvloed door regionale factoren. Hieruit ontstaat uiteindelijk een patroon met variatie per jaar, per seizoen en per etmaal (figuur 3.1).



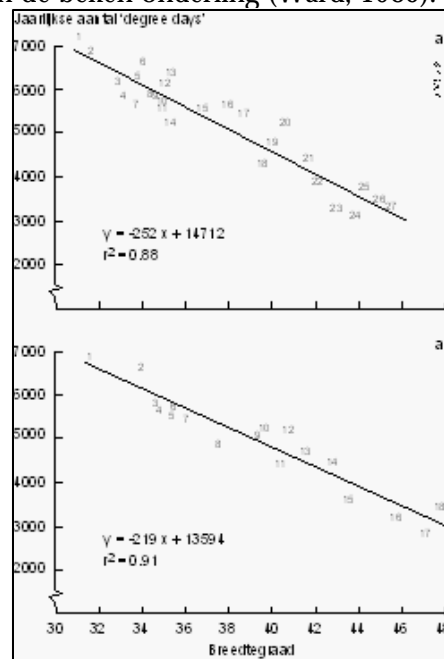
Figuur 3.1: De hoofdfactoren die bepalend zijn voor het temperatuurverloop in een natuurlijke beek (Ward, 1985).

Deze variatie wordt onderdrukt of versterkt al naargelang de lokale of regionale factoren in ruimte en tijd invloed uit kunnen oefenen (Ward, 1985). Indien bijvoorbeeld een relatief groot aandeel grondwater een beek voedt, dan verhoogt deze toevoer de temperatuurconstantie (Mosley, 1982, 1983, Verdonschot *et al.*, 1995). Of als de instraling van de zon sterker is op bijvoorbeeld onbeschaduwde trajecten dan zal temperatuurwisseling toenemen (Hynes, 1970). Omgekeerd onderdrukt beschaduwing fluctuaties in temperatuur (Verdonschot *et al.*, 1995). Deze variatie in temperatuur wordt lokaal en regionaal in ruimte en tijd bepaald, en wordt aangeduid als het temperatuurverloop (Ward, 1985). Uit onderzoek in Nieuw Zeeland bleek dat de geografische breedte tezamen met de hoogte de variatie in de jaarlijkse gemiddelde watertemperatuur voor 73% verklaarden (Mosley, 1982). Dit betekent voor aquatische organismen dat ze worden blootgesteld aan zowel jaarlijkse minimum en maximum temperaturen, de seizoensperiodiciteit en de etmaalfunctuaties. Gezamenlijk levert dat een reactie op het niveau van het organisme, van de populatie en van de levensgemeenschap (Ward & Stanford, 1982). Verder is gebleken dat de veranderingen in temperatuur belangrijker zijn voor de biologische processen dan de absolute maximum temperatuur (Ward, 1985).

3.3 Temperatuurgradiënten

Breedtegraad

De jaarlijkse wisselingen in temperatuur in de gematigde regio's zijn groot. Hierbij overschrijdt de jaarlijkse variatie de dagelijkse fluctuaties. Ook verschilt de mate van wisseling sterk tussen de beken onderling (Ward, 1985).



Figuur.3.2: Jaarlijks aantal 'degree-days' (>0°C) als functie van breedtegraad voor verschillende rivieren in het oosten van de Verenigde Staten. De basisafvoer varieerde voor deze rivieren tussen 1.2 en 4.6 m³s⁻¹ (Vannote & Sweeney, 1980).

De temperatuur kan op meerdere manieren worden uitgedrukt, namelijk:

- in termen van een maximum temperatuur (Jacobsen *et al.*, 1997),
- in het aantal 'degree-days' (Vannote & Sweeney, 1980, Markarian, 1980),
- in de gemiddelde jaarlijkse temperatuur (Hynes, 1970).

Het aantal 'degree-days' is de cumulatieve som van het aantal dagen waarvan de temperatuur een nader te bepalen waarde voor de temperatuur overschrijdt:

formule A:

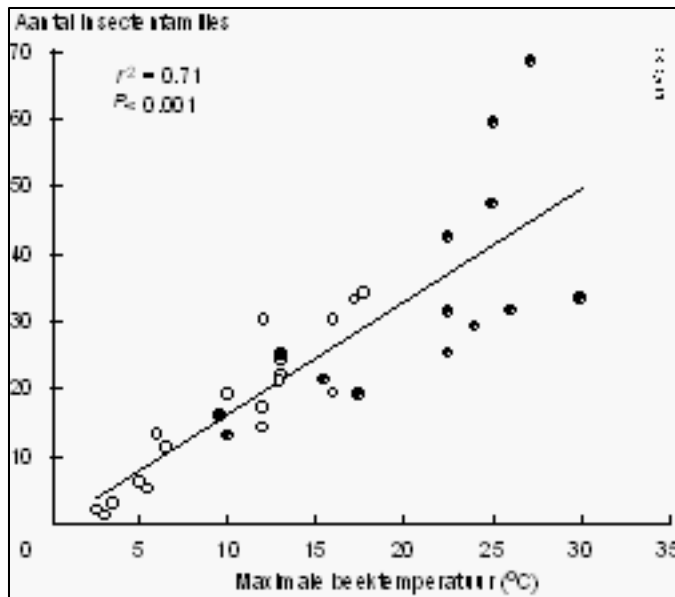
$$K = y(t - a)$$

waarin:

K = aantal degree-days
y = tijd (dagen)
t = actuele omgevingstemperatuur
a = kritische minimum temperatuur waarbij groei van het organisme plaatsvindt

In biologische zin betekent het aantal 'degree-days' het aantal dagen per jaar waarin een organisme groei vertoont.

De verspreiding van aquatische organismen is gerelateerd aan de geografische breedte. De relatie tussen de temperatuur in 'degree-days' (> 0°C) en de geografische breedte is rechtevenredig (figuur 3.2). Jacobsen *et al.* (1997) toonden aan dat de soortenrijkdom op het noordelijk halfrond, uitgedrukt in het aantal families, vertaald naar het aantal families, lineair gerelateerd is aan de maximum beekwatertemperatuur (figuur 3.3).



Figuur 3.3: Regressie-relatie gebaseerd op literatuurgegevens tussen het aantal families van beekinsecten en de maximum temperatuur gemeten op verschillende locaties ($y = 1.60x - 0.18$, $r^2 = 0.71$, $P = 3.65 \cdot 10^{-9}$). ? = gematigde en arctische beken en ? = tropische beken (Jacobsen *et al.*, 1997).

Verder is gebleken dat het aantal soorten per familie in tropische laaglandbeken ongeveer twee tot viermaal zo hoog is ten opzichte van gematigde laaglandbeken.

Gezien enerzijds de gebrekkige taxonomische kennis van de tropische fauna en anderzijds de verschillen in isolatie en specialisatie van soorten en families in de tropen, moet deze relatie met voorzichtigheid worden geïnterpreteerd. Illies (1969) vond dat de Plecoptera-fauna van neotropische beken (5 families / 68 soorten) sterk verarmd is ten opzichte van de Europese Plecoptera-fauna (7 families / 340 soorten). Indien echter continenten met elkaar worden vergeleken, zijn de algemene tendensen wat betreft aquatische insecten (zowel in het aantal families als het aantal soorten) duidelijk (Jacobsen *et al.*, 1997: tabel 3.1).

Tabel 3.1: Aantal families, aantal soorten en soort:familie ratio (S:F) voor aquatische insecten op drie continenten. Data van Zuid-Amerika naar Hurlbert, Rodriguez & Dias dos Santos (1981), data van Europa naar Illies (1978) en data van Noord Amerika naar Merritt & Cummins (1996). Het sterretje duidt aan dat het aantal soorten in tropisch Zuid-Amerika geschat is. Megaloptera omvat tegelijk Neuroptera. Diptera ontbreken wegens gebrek aan kennis.

	Zuid Amerika			Europa			Noord-Amerika		
	Familie	Species	S:F	Familie	Species	S:F	Familie	Species	S:F
Ephemeroptera	10	184	18.4	17	217	12.8	21	599	28.5
Plecoptera	2	100	50.0	7	387	55.3	9	577	64.1
Odonata	19	1491	78.5	10	127	12.7	10	422	42.2
Heteroptera	14	715	51.1	12	129	10.8	18	421	23.4
Megaloptera	4	42	11.5	4	16	4.0	4	70	17.5
Coleoptera	18	1913	106.3	23	967	42.0	18	1214	67.4
Trichoptera	14	1500	107.1	22	895	40.7	23	1385	60.2
Totaal	81	5945	73.4	95	2738	28.8	103	4688	45.5

De soortensamenstelling kan per geografische regio nogal kan verschillen. Zo wordt het aandeel libellen (Odonata) (Corbet, 1980) gaande in de richting van de evenaar groter, terwijl het aandeel van de steenvliegen (Plecoptera) en van de vedermuggen (Orthocladiinae) (Oswood, 1989; Beckett, 1992; Rossaro, 1991; Milner, 1994) afneemt. Jacobsen *et al.* (1997) stellen dat de families van libellen (Odonata), wantsen (Heteroptera), aquatische kevers (Coleoptera) en kokerjuffers (Trichoptera) gaande in de richting van de evenaar talrijker worden. De kokerjuffers (Trichoptera) en eendagsvliegen (Ephemeroptera) daarentegen zijn gelijkmatig over verschillende geografische breedtes verspreid (Ross, 1967, Sweeney, 1978). Volgens Vannote & Sweeney (1980) is deze overeenkomst te verklaren doordat:

- (1) een bepaald temperatuurverloop maar zelden een eigen stroomprofiel ontwikkelt en
- (2) dat de samenstelling en energie-inhoud van het voedsel gelijk is tussen, in afmetingen overeenkomstige, stromende wateren in verschillende geografische regio's.

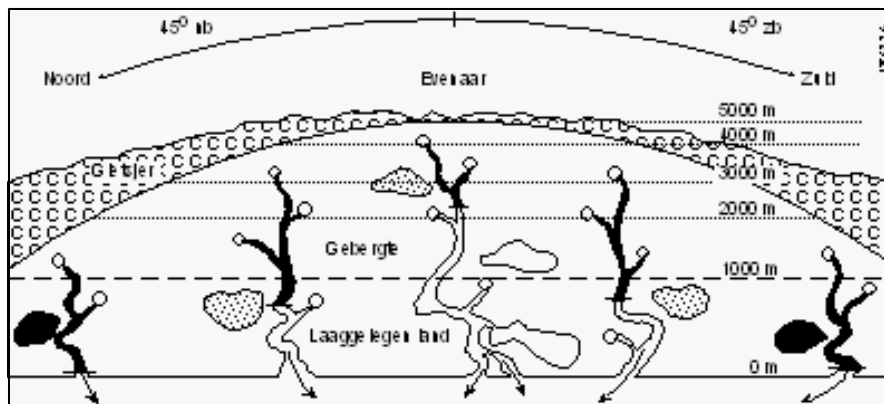
Ook is er een opmerkelijke wereldwijde overeenkomst op genus- en familieniveau tussen gebieden op dezelfde geografische breedtegraad (Jacobsen *et al.*, 1997, Vannote & Sweeney, 1980, Pritchard, 1991, Hauer & Benke, 1991, Beckett, 1992, Saltveit *et al.*, 1994). De verklaring voor deze overeenkomst wordt afgeleid uit de

overeenkomsten in fysische en trofische structuur van de respectieve beken en rivieren.

Hoogte

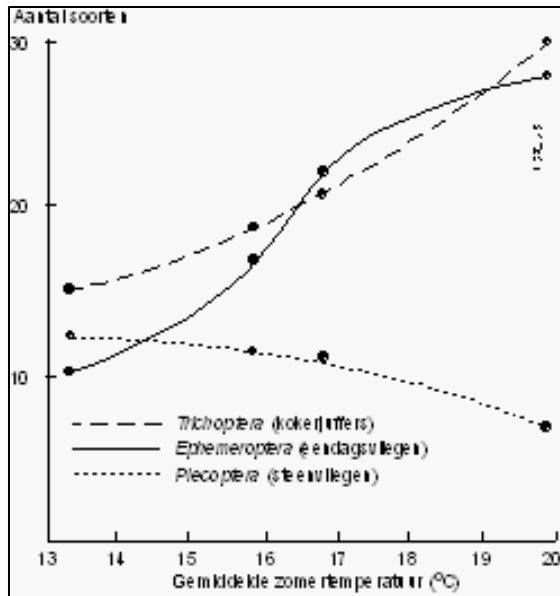
Een ander verspreidingspatroon van macrofauna is zichtbaar langs de hoogtelijnen. Ook langs deze gradiënt is de temperatuur de sturende factor. Deze gradiënt is in hoge mate vergelijkbaar met de longitudinale zonatie die ook aan temperatuur of direct hiermee samenhangende factoren wordt toegeschreven (Hynes, 1970, Stanford & Ward, 1982, Ward & Standford, 1982, Ward, 1985, Hawkins *et al.*, 1997). Met een toename in hoogte neemt de luchttemperatuur en daarmee ook de watertemperatuur af (Ward, 1985). Johnson (1971) vond een exponentieel verband terwijl Walker & Lawson (1977) een lineair verband vonden tussen de jaarlijks gemiddelde watertemperatuur en de hoogte. Hoogteafname is één van de factoren die leidt tot temperatuurveranderingen in stroomafwaartse richting. Op veel plaatsen kunnen echter de overige factoren zoals de stroomsnelheid en de zoninstraling de invloed van de temperatuur maskeren.

De verspreiding van macrofauna is in direct verband gebracht met de hoogte voor onder andere: steenvliegen (Plecoptera) (Kamler, 1965, Nebeker, 1971, Brittain, 1974, Ward, 1982), eendagsvliegen (Ephemeroptera) (Dodds & Hisaw, 1925, Kamler, 1965, Brittain, 1974) en kokerjuffers (Trichoptera) (Dodds & Hisaw, 1925, Ward, 1981). De verspreiding van macrofauna langs de hoogte-gradiënt kan vergeleken worden met de verspreiding langs de breedtegraden. Dit betekent dat de soortensamenstelling die waargenomen wordt op een bepaalde hoogte overeenkomsten vertoont met die op een lagere hoogte maar een hogere breedtegraad (Irons *et al.*, 1994, Marchant *et al.*, 1994, Quinn & Hickey, 1990, Vannote & Sweeney, 1982, Ward, 1985, Hynes, 1970). Zo kan de potamonfauna (de fauna die leeft bij lagere stroomsnelheden, fijner substraat, lagere zuurstoftolerantie en aangepast is aan hogere temperaturen ($> 20^{\circ}\text{C}$)) voorkomen bij een breedtegraad van bij m hoogte, bij de bij m hoogte en bij 45° op zeeniveau (figuur 3.4) (Illies, 1961).



Figuur 3.4: Biozonotische ordening van stromende wateren in relatie tot hoogte en geografische breedtegraad (Illies, 1961).

In hoger gelegen of koudere (hogere breedtegraad) beken is het aandeel van vedermuggen (Orthocladiinae) hoger, terwijl bij lager gelegen of warmere (lagere breedtegraad) beken het aandeel van andere vedermuggen (Chironominae) toeneemt (Lindgaard-Petersen, 1972, Ward & Williams, 1986). De ratio tussen steenvliegen (Plecoptera) en eendagsvliegen (Ephemeroptera), zowel in aantallen individuen als in aantallen soorten, neemt af als de gemiddelde temperatuur toeneemt (figuur 3.5).



Figuur 3.5: Het aantal soorten van drie insectenordes waargenomen als emergerende volwassen individuen op vier locaties met verschillende gemiddelde zomertemperatuur langs een beek in Algonquin Park, Ontario (Sprules, 1947).

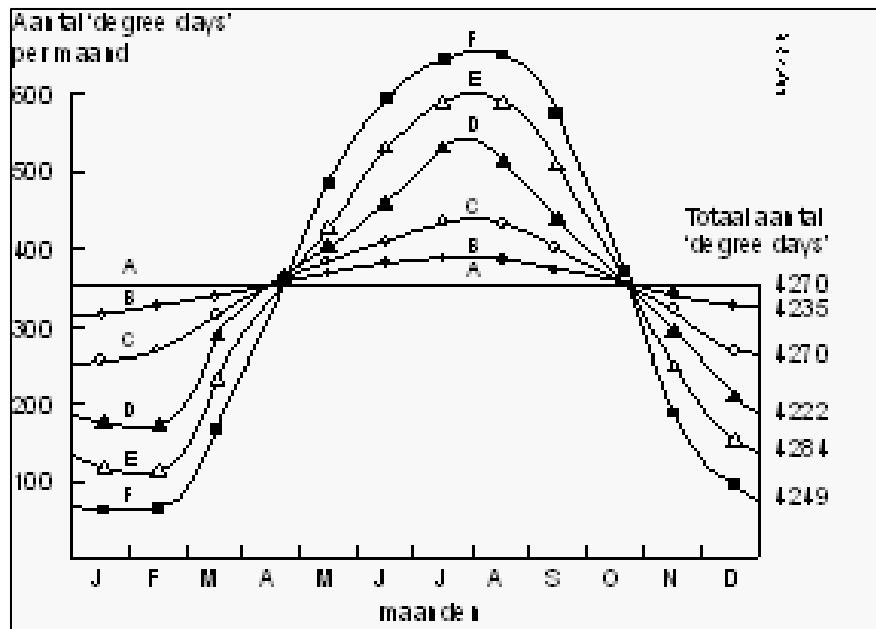
Hoewel deze verspreiding duidelijk is, mag de invloed van hydrologische en trofische factoren en fysiologische reactie van soorten niet veronachtzaamd worden. Een groot deel van de variatie in soortensamenstelling wordt door verschillende auteurs verklaard met behulp van hydrologische factoren (Dodds & Hisaw, 1925, Ward & Stanford, 1985, Hawkins *et al.*, 1997), trofische factoren (Irons *et al.*, 1994) en intraspecifieke competitie (Hynes, 1970). Het verklaarde percentage variatie door temperatuurverschillen langs de hoogtetradiënt is kleiner dan de variatie verklaard door de geografische breedte (Brittain, 1983, Hildrew & Edington, 1979, Ward & Stanford, 1982, Ward, 1983). Mogelijke verklaringen hiervoor zijn;

- de een fysiologische reactie van macrofauna,
- de kleinere ruimtelijke schaal waarover de variatie in hoogte acteert,
- de grotere fluctuaties in watertemperatuur op grotere hoogte (Nebeker, 1971, Ward, 1985).

De effecten van temperatuur in relatie tot hoogte worden verder besproken in § 3.1.3 vanwege de nauwe samenhang met de variatie langs de longitudinale gradiënt.

Lengterichting

In de longitudinale richting van een beek, gaande van de bron tot aan de monding met de zee, zijn zones herkenbaar herkenbaar met eveneens herkenbare macrofaunagemeenschappen (Hynes, 1970). Deze longitudinale zonering van stromende wateren is op verschillende manieren geïnclassificeerd. In veel classificaties hangt de onderverdeling samen met fysieke factoren (temperatuur, stroomsnelheid, substraat, turbiditeit) (Hynes, 1970) en met biologische patronen (viszones, macrofaunagemeenschappen, macrofytengezelschappen) (Illies, 1961, Hynes, 1970, Whitton, 1975). Een algemene classificatie (Horton, 1945; gewijzigd door Strahler, 1957) berust op de hiërarchie in zijbeken of -rivieren (Hynes, 1970, Whitton, 1975). Tot de eerste orde behoren beekjes die geen zijtakken hebben, het samenvloeien van twee eerste orde beken vormen een tweede orde beek, twee tweede orde beken vormen tezamen weer een derde orde beek, en zo gaat het tot aan de monding verder. De longitudinale zonatie is in het River Continuum Concept (Vannote *et al.*, 1980) beschreven als continue gradiënt. Hieraan gingen verschillende vergelijkbare benaderingen en concepten vooraf (Hynes, 1970, Vannote & Sweeney, 1980) en ook daarna werden dezelfde patronen beschreven (Mosley, 1982, Ward & Stanford, 1982, Ward, 1985, Quinn & Hickey, 1990, Ward & Stanford, 1992).



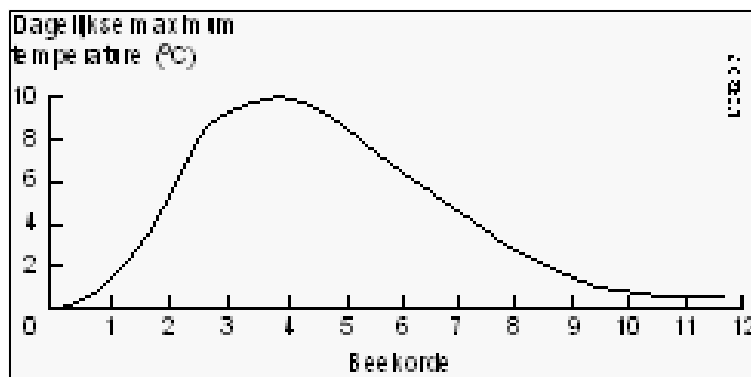
Figuur 3.6: Frequentieverdeling van maandelijks aantal 'degree-days' op verschillende locaties in de White Clay Creek. A = uitdrendend grondwater; B = loofbosbron; C = eerste orde bronbeek; D = tweede orde beek; E = derde orde beek (bovenstrooms traject); F = derde orde beek (benedenstrooms traject) (Vannote & Sweeney, 1980).

De temperatuur vertoont al naargelang de beekorde jaarlijkse, seizoen- en etmaalpatronen. Zo neemt de seizoensvariatie in temperatuur toe met de beekorde (fig. 3.6). De dagelijkse temperatuurfluctuaties neemt toe tot en met orde 4 of 5 en neemt daarna weer af door het gecombineerd effect van toenemend watervolume en dus toenemende hoeveelheid benodigde opwarmingsenergie (Boon & Shires, 1976, Vannote & Sweeney, 1980, Ward & Stanford, 1980, Ward, 1985.). De maximum-

temperaturen nemen toe, gaande van de bron naar de monding van de rivier (fig. 3.7). De jaarlijkse wisselingen worden in de richting van de monding van de rivier groter, maar échte grote rivieren (orde > 6 tot 7) vertonen minder grote jaarwisselingen (Ward, 1985).

De epibentische vedermuggen-gemeenschap (Chironomidae) in de Ohio River veranderde gedurende het jaar. Deze verandering wordt toegeschreven aan de seizoensgebonden veranderingen in temperatuur. Er was een wijziging van Orthocladiinae en Chironominae waarneembaar.

Samenvattend blijkt dat naast hoogte en geografische breedte ook longitudinale richting de gemeenschappen doet veranderen, steeds verklaart uit veranderingen in temperatuur (Beckett, 1992). De relatie tussen beekorde en temperatuur wordt geïllustreerd aan de hand van het temperatuurverloop van een vierde orde rivier op de 39° breedtegraad die een zelfde temperatuurverloop kent als een vijfde orde beek met een temperatuur van 50°C of een tweede orde beek op 30° hoogte (Vannote & Sweeney, 1980). Deze relatie is belangrijk voor het interpreteren van verschuivingen van macrofaunagemeenschappen bij een veranderend temperatuurverloop. Zo bleken de fenologische patronen van vedermuggen (Chironomidae) in de Ohio River in grote mate overeen te komen met die in een Deense laaglandbeek (Lindegaard-Petersen, 1972) ondanks dat de temperatuurrange in de Ohio River (25°C) groter is dan de Deense laaglandbeek (10°C).



Figuur 3.7: Maximum dagelijkse wisseling in temperatuur als functie van beekorde in het gematigde deel van Noord-Amerika. De data zijn afkomstig van niet gepubliceerde onderzoeken in White Clay Creek en waterrapportages van de "United States Geological Survey (U.S.G.S)" (Vannote & Sweeney, 1980).

Een bekend voorbeeld van de longitudinale gradiënt is dat van de verspreiding van de meer en minder stenotherme platwormen *Crenobia alpina*, *Polycelis felina* en *Dugesia gonocephala*. Al in het begin van de 20° eeuw nam Thienneman (1912) in Zuid-Duitsland waar dat *Crenobia alpina* alleen in de bovenstroomse delen van beken voorkomt waar de temperatuur de grens van 13°C niet overschrijdt. Stroomsafwaarts komt *Polycelis felina* voor tot waar de temperatuur niet boven de 15-16°C uit stijgt. Ten slotte wordt *Dugesia gonocephala* (Hynes, 1970) meer benedenstrooms gevonden. Ook uit Wales (Carpenter, 1928) waar *Dugesia gonocephala* ontbreekt en uit Noord-

Duitsland (Illies, 1952) waar *Polycelis felina* ontbreekt, zijn vergelijkbare verspreidingspatronen gemeld.

In de longitudinale gradiënt van beken en rivieren kwam al naar voren dat de temperatuurrange dicht bij de bron kleiner is dan meer stroomafwaarts. De oorzaak hiervan is gelegen in de continue toevoer van grondwater met een constante temperatuur. Een substantieel grotere toevoer van grondwater geeft constantere temperatuurwisselingen (Ward, 1985). Bij het toenemen van de beekorde neemt de invloed van het grondwater af op de totale watermassa af en krijgen andere factoren zoals luchttemperatuur, zinstraling (bij het ontbreken van beschaduwning) en regenval de overhand. De invloed van regenwater is afhankelijk van de temperatuur van het regenwater. Een langdurige regen tijdens de zomer kan zorgen voor een sterke daling van de watertemperatuur (Langford, 1970) terwijl een flinke regenbui tijdens de winter de watertemperatuur juist kan verhogen. In grote rivieren is de invloed van regenwater minimaal: door de grotere watermassa is er veel meer energie nodig om het water op te warmen. De effecten van regenbuien op de temperatuur zijn als tijdelijke, korte gebeurtenissen te beschouwen en zijn ook minder van belang voor de verspreiding van macrofauna dan bijvoorbeeld de continue toevoer van grondwater.

Vannote *et al.* (1980) duiden in het River Continuum Concept aan dat macrofauna zich voorspelbaar hebben gerangschikt langs een continue gradiënt van fysische factoren, waaronder ook het temperatuurverloop. Dit impliceert dat als het klimaat voorspelbaar is, dat veranderingen in de gemeenschappen van macrofauna eveneens voorspelbaar zijn (Ward, 1985).

3.4 Abiotische interacties met temperatuur

Beekmorfologie

Beeksystemen worden op stroomgebiedniveau gevormd door klimatologische en geomorfologische processen. De hydrologie en de hydraulica bepalen de morfologie van een beek of rivier. Plaatselijke beektemperaturen worden sterk gereguleerd door de morfologie van de bedding (Hawkins *et al.*, 1997). Ondiepe of stilstaande delen kennen een grotere variatie in temperatuur terwijl diepere en stromende delen minder gevoelig zijn voor de fluctuaties in de luchttemperatuur (Ward, 1985).

Habitat-variantie

Stromende water zijn op kleine of habitatschaal thermisch heterogeen en macrofauna worden aan deze variatie blootgesteld (Ward, 1985). In kleine stromende wateren bleken de verschillen in temperatuur tussen bodem en oppervlak over een afstand van 1,1 m 4.1°C te bedragen (Morrissy, 1971). Op plekken waar de instraling directe invloed had op het substraat kan de temperatuur van het substraat hoger worden dan die van het water (Bennison, 1975, Beumer, 1980). Ook kleur (donker/licht) oefent invloed uit op de temperatuur van het substraat (Dale & Gillespie, 1977). Factoren zoals wolken en windsnelheid, beïnvloeden het effect van instraling via verdamping en watercirculatie (Dale & Gillespie, 1977).

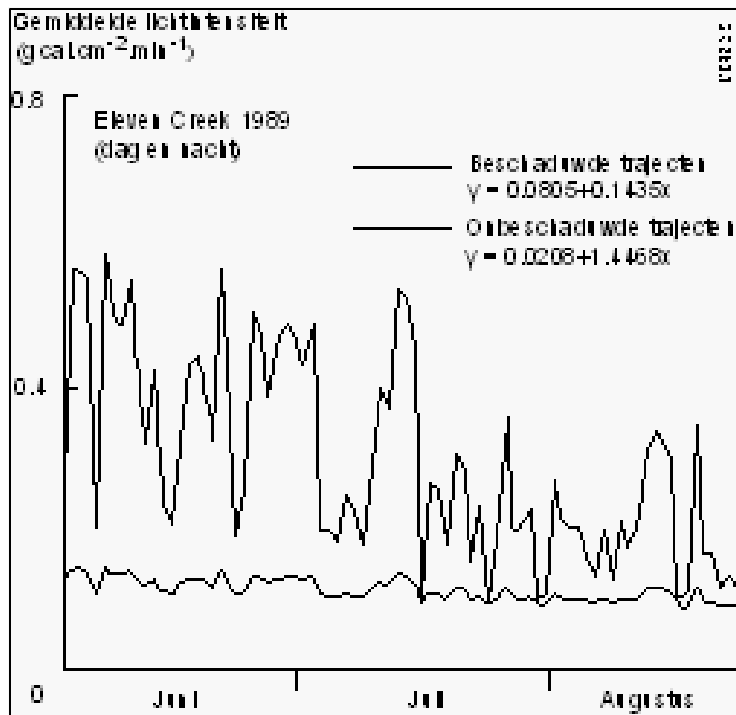
Instraling en beschaduwning

Instraling en beschaduwning hebben een tegenovergesteld effect op de beekwatertemperatuur (Hynes, 1972, Ward, 1985, Ward, 1986, Weatherley & Ormerod, 1990, Verdonshot *et al.*, 1995, Collier, 1995, Hauer & Hill, 1996). Het verliezen of verkrijgen van warmte is de resultante van zoninstraling, verdamping, en afgifte en opname van warmte met de omgeving. De morfologie van een beek, het type substraat en de stroomsnelheid zijn in combinatie met de afvoer eveneens bepalende factoren. De zoninstraling beïnvloedt de watertemperatuur via een complex van factoren. Verschuiving van de intensiteit van de zoninstraling (van beschaduwde naar onbeschaduwde) is belangrijk en veroorzaakt veranderingen op alle trofische niveaus (Beschta *et al.*, 1987). Smalle beschaduwde beken vertonen, onafhankelijk van breedtegraad of hoogte, een kleine jaarlijkse variatie en kleine dagelijkse fluctuaties (2-3°C). Deze fluctuaties zijn in het voorjaar en de zomer groter dan in de herfst en de winter (Ward, 1985). Beschaduwning geeft over het algemeen een stabiel jaarlijks temperatuurverloop (Ward, 1985). Als de beschaduwning wegvalt worden beken blootgesteld aan directe zoninstraling waardoor de watertemperatuur sterker gaat fluctueren (Boon & Shires, 1976, Mosley, 1983, Ward, 1985, Hetrick *et al.*, 1998). Het wegvallen van beschaduwning veroorzaakt een toename van zoninstraling en daarmee een verhoogde primaire productie. Hierdoor neemt ook de secundaire productie toe bij macrofauna en vissen (Hetrick *et al.*, 1998). Bovendien is de toevoer van organisch materiaal in de vorm van bladeren, twijgen en takken minder waardoor een belangrijke voedselbron voor macrofauna wordt aangetast.

Uit verschillende onderzoeken blijkt dat veranderingen optreden in de gemeenschappen van macrofauna door het wegvallen van beschaduwning. In een onderzoek (Collier, 1995) naar de relaties tussen milieuvariabelen en macrofauna op stenen en watervegetatie in 29 beken in Nieuw Zeeland bleek dat de watertemperatuur en soortenrijkdom significant negatief gecorreleerd zijn met het percentage beschaduwning. Hetrick *et al.* (1998) onderzochten gedurende twee jaar de verschillen tussen twee trajecten in de Eleven Creek (1-3 m breed) na het verwijderen van de beschaduwning. Zowel de jaarlijks gemiddelde zoninstraling als de watertemperatuur was in het onbeschaduwde traject significant hoger dan in de beschaduwde delen (figuur 3.8). In het onbeschaduwde traject was de fluctuatie van de watertemperatuur beduidend groter. Als gevolg hiervan bleek de perifytonbiomassa eveneens significant hoger te zijn. Opvallend was dat de weersgesteldheid van het grootste belang was in relatie tot de effecten van het wegnemen van de beschaduwning. Het jaar 1988 had significant meer bewolkte dagen met frequente regenval, terwijl 1989 juist een zonnig en niet-frequente regenval had. Hetrick *et al.* (1998) veronderstellen dat grotere waterafvoer en geringere instraling in 1988 zorgden voor een versnelde warmte-afvoer. Hierdoor waren de temperatuurfluctuaties in 1988 geringer dan in 1989. In 1989 bleek de zoninstraling een regulerende factor voor de watertemperatuur te zijn, zeker in combinatie met lage afvoeren.

Effecten van het wegnemen van beschaduwning kunnen de soortensamenstelling van macrofauna drastisch veranderen. Zo bleek de soortensamenstelling van libellen

(Odonata) door een toenemende bedekking met watervegetatie en een gewijzigd temperatuurverloop sterk te veranderen (Corbet, 1980).



Figuur 3.8: Gemiddelde dagelijkse lichtintensiteit ($g \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) op het wateroppervlak van drie open en drie beschaduwde trajecten in de Eleven Creek gedurende de zomer van 1988 (Hetrick et al., 1998).

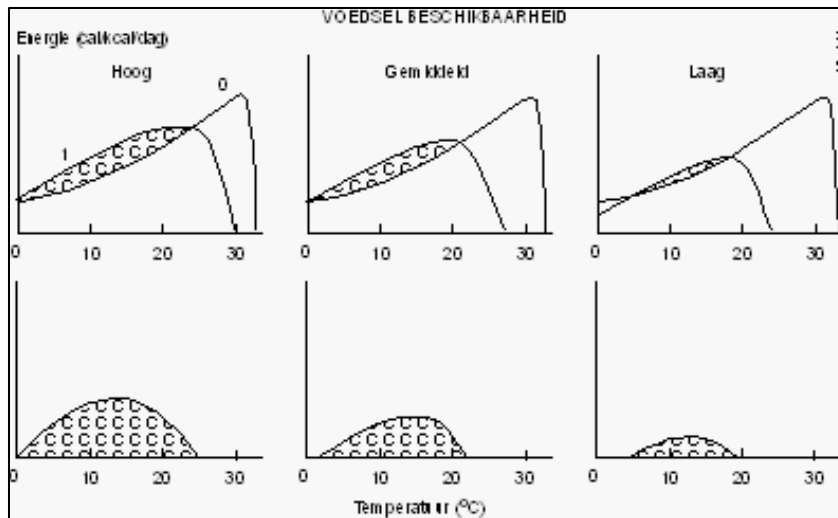
Stroomsnelheid

In een onderzoek in Engeland (Boon & Shires, 1976) bleek dat in habitats met een langzame tot stagnerende stroming de temperatuur tot hogere waarden kan oplopen dan in habitats met een continue of een snelle stroming. Water met lage stroomsnelheid wordt relatief sneller opgewarmd dan water met een hoge stroomsnelheid (Bennison, 1975). De stroomsnelheid bleek ook de dagelijkse fluctuaties te onderdrukken. Cereghino *et al.* (1997) namen waar dat wanneer macrofauna in staat is een hydrologisch verloop te overleven, er een positieve invloed van de temperatuur en een negatieve invloed van hoge stroomsnelheden op larvale groei is. Gallepp (1977) vond dat er veranderingen optraden in het voedingsgedrag van de kokerjuffers *Brachycentrus americanus* en *B. occidentalis* in kunstbeken over een stroomsnelheidsrange van 7 - 26 cm/s. Ook suggereren ze dat deze beide soorten een grenswaarde hebben van 5 cm/s waarboven de groei en de voedingsactiviteiten zijn gerelateerd aan de temperatuur. Ook Hauer & Benke (1991) vonden voor vedermuggen (Chironomidae) in de Ogeechee River (jaarlijks gemiddelde afvoer van 66,8 m³/s met een basisafvoer van circa 30 m³/s) een significante relatie tussen de groeisnelheid en de temperatuur. Echter beneden een afvoer van 20 m³/s bleek de relatie niet meer statistisch significant. Ze vonden dat de voedselkwaliteit tijdens perioden met lage afvoeren (< 20 m³/s) significant lager was. Hogere temperaturen gedurende perioden met lage zomerafvoeren veroorzaken een lagere groeisnelheid (Hauer & Benke,

1991). Zowel Gallepp (1977) als Hauer & Benke (1991) concluderen dan ook dat de interactie tussen temperatuur en voeding belangrijker is dan de invloed van de stroomsnelheid.

Voedselbeschikbaarheid en -kwaliteit

De verspreiding van aquatische macrofauna wordt bepaald door de sleutelfactoren temperatuur en beschikbaarheid van voedsel (Hynes, 1970, Gallepp, 1977). In beken is bovendien de stroomsnelheid en het afvoerpatroon mede bepalend (Verdonschot, 1995, Higler, 1999). Veel auteurs bediscussiëren de vraag welke factor dominant is in de verspreiding van macrofauna (Gallepp, 1977, Sweeney & Vannote, 1986, Rempel & Carter, 1987) en conclusies verschillen. Voedselbeperking speelt vooral in kleine beken (beekorde 1-3) (Cummins *et al.*, 1981), maar ook in andere beekordes kunnen voedseltekorten een rol spelen. Baker & Feltmate (1989) vonden dat de habitatkeuze van de libel *Ischnura verticalis* naast de temperatuur vooral wordt bepaald door de locatie van geschikt voedsel. Indien deze libel het voedsel alleen op de bodem kon verzamelen dan verbleef ze nabij de bodem. Echter wanneer het voedsel door de gehele waterkolom verspreid was dan verbleef de libellenlarve dicht onder het wateroppervlak. Ward & Cummins (1979) vonden dat de invloed van voedselkwaliteit het belangrijker kan zijn voor de groei van muggen dan het effect van temperatuur.



Figuur 3.9: Een benadering van de hypothetische relatie tussen temperatuur en voedsel voor de larve van de kokerjuffer *Brachycentrus*. Boven: groei (gestippeld) uitgedrukt als het verschil tussen energie-opname (I) en energie-afgifte (O) voor verschillende temperatuur en voedsel combinaties. Onder: groeisnelheid (x2) (Gallepp, 1971).

Om het mechanisme achter de interactie tussen temperatuur en beschikbaarheid van voedsel te beschrijven is een theoretisch model (figuur 3.9) opgesteld. Het model kan ook meer inzicht geven in de vraag hoe de verspreiding van macrofauna door deze factoren bepaald wordt (Warren, 1971, Gallepp, 1977). Onder de energie-afgifte wordt verstaan de som van energie besteedt aan respiratie, metabolisme, beweging, excretie en overige activiteiten. De algemene vorm van de energie-afgifte wordt ondersteunt door metingen aan kokerjuffers (*Trichoptera*) (Leader, 1971) en

steenvliegen (Plecoptera) (Heiman & Knight, 1975). Boven ongeveer 30°C is de temperatuur een letale factor, dit verschilt echter per soort maar de algemene vorm is toepasbaar op alle aquatische macrofauna. De energie-opname staat voor de consumptie van energie uit voedsel. In de bovenste drie deelfiguren staat het gearceerde deel tussen opname en afgifte voor de beschikbare energie. Als er minder voedsel beschikbaar is (figuur 3.9; naar rechts) wordt de temperatuurrange eveneens kleiner waarbinnen een dier energie nog kan opnemen. Vooral in kleine beken (beekorde 1-3) kan de beperking van voedsel een limiterende rol gaan spelen (Cummins *et al.*, 1981). Edington & Hildrew (1979) namen waar dat de kokerjufferfamilie Hydropsychidae zich, door 's nachts actief te worden, aanpassen aan de beschikbaarheid van voedsel. 's Nachts is de drift van macrofauna maximaal (voedselbeschikbaarheid), en is de omzetting van geassimileerde energie in weefselgroei het meest effectief (energie-opname). Gedragsaanpassingen kunnen dus de energiehuishouding optimaliseren. De verschillen die bestaan tussen de verschillende macrofauna duidt aan dat iedere soort zo voordelig mogelijk is aangepast aan zijn habitat door de regulerende biotische en abiotische factoren.

3.5 Biologische reactie op temperatuur

Inleiding

Deze paragraaf gaat in op de invloed van temperatuur op processen in of activiteiten van het organisme. De invloed van temperatuur vindt zowel plaats in het lichaam als op het gedrag van een organisme in zijn omgeving. Paragraaf 3.5.2 gaat in op de processen in het organisme zelf. De paragrafen 3.5.3 tot en met § 3.5.8 behandelen de effecten van temperatuur op de levenscyclus. In paragraaf 3.5.3 wordt een algemeen model gegeven van de relatie tussen de temperatuur en de levenscyclus. De daarop volgende paragrafen gaan in op de verschillende stadia in de levenscyclus. Paragraaf 3.5.9 behandelt de invloed van de temperatuur op de activiteiten van aquatische organismen zoals gedrag (§ 3.5.9) en kolonisatie (§ 3.5.10).

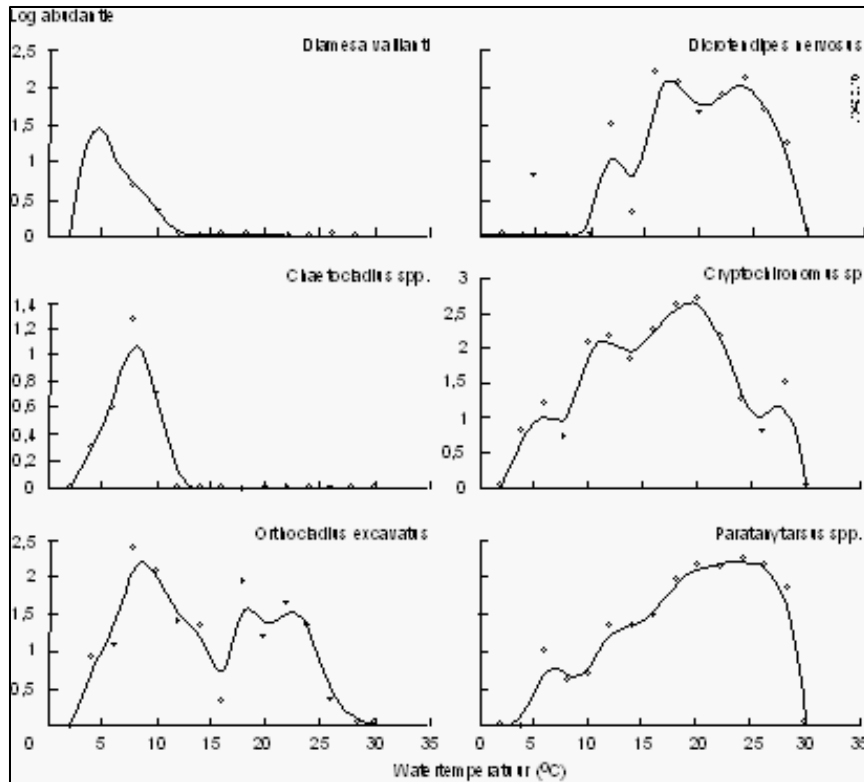
Fysiologische reactie

Aquatische organismen zijn poikilotherme organismen, wat betekent dat ze hun lichaamstemperatuur gelijk schakelen aan de omgevingstemperatuur. Dit heeft gevolgen voor de fysiologische processen in het organisme. Zo zijn bijvoorbeeld enzymatische processen en zuurstofopname afhankelijk van de temperatuur. Toch blijken aquatische organismen door fysiologische aanpassingen een daling of stijging in temperatuur ook te compenseren, vooral wanneer dezelfde groep bij verschillende breedtegraden wordt bekeken (Bullock, 1955, Vannote & Sweeney, 1980). Deze compensatie vindt plaats door:

- (1) verschuiving of wijziging van vorm,
- (2) hormonale effecten,
- (3) enzymatische effecten en
- (4) moleculaire effecten (Bullock, 1955).

Zo blijkt het slakkengenus *Lymnaea* verschillende snelheden in het metabolisme te ontwikkelen door aanpassingen aan de temperatuur (Bullock, 1955). Sommige

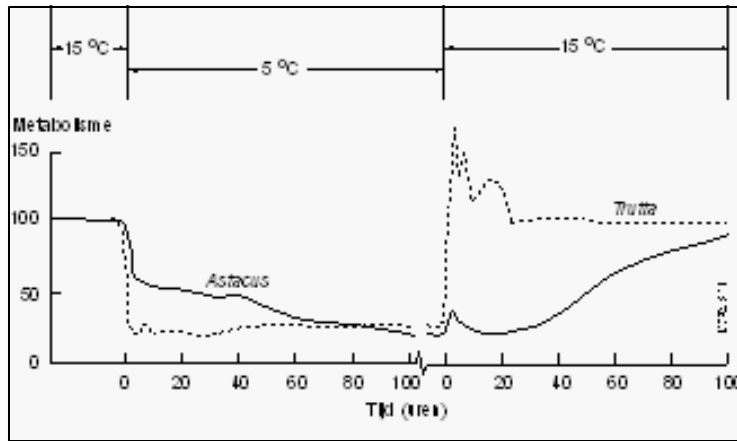
vedermuggen (Chironomidae) hebben, afhankelijk van de plaats van herkomst, bij verschillende temperaturen een optimum (figuur 3.10) (Rossaro, 1991).



Figuur 3.10: Temperatuur responsie curven van enkele Chironomidae (vedermuggen) (Rossaro, 1991).

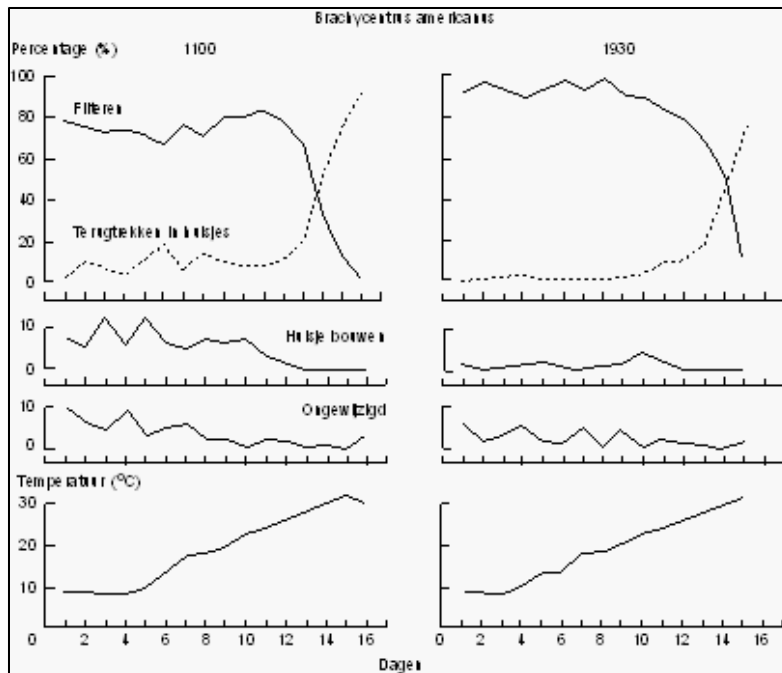
Deze fysiologische aanpassingen verschillen per familie en per soort. De reactie van de rivierkreeft (*Astacus fluviatilis*) ten opzichte van de reactie van de forel (*Trutta iridae*) op een temperatuurverhoging van 10°C blijkt langzamer te verlopen (figuur 3.11). Zo zijn steenvliegen (Plecoptera) aangepast om nog vlak boven nul graden Celsius te kunnen groeien (Markarian, 1990) terwijl libellen (Odonata) in een warme omgeving sneller metaboliseren dan in een koudere omgeving (Bullock, 1955). De kritische maximum temperatuur (CTM – temperatuur waarbij 50% van de individuen overleven of geen reactie meer vertonen op stimuli of desoriëntatie en ongecoördineerde beweging optreedt) blijkt af te hangen van de lichaamsgrootte (Garten & Gentry, 1976).

Markarian (1990) toonde aan dat het groeipatroon van insecten nauw gecorreleerd is met de tijd (seizoen) en de temperatuur, uitgedrukt in 'degree-days'. In zijn onderzoek vertoonden alle soorten een gereduceerde reactie bij lagere temperaturen maar bleven ze wel tot bij het nulpunt duidelijke groei vertonen, met uitzondering van sommige soorten eendagsvliegen (*Diplectroma modesta*, *Paraleptophlebia assimilis*) (Markarian, 1990). Voor veel organismen zijn temperatuur responsiecurven opgesteld (o.a. Rossaro, 1991). Voor een dergelijke curve geldt dat er een minimum-, een optimum- en een maximumwaarde(n) gegeven wordt waarbij, op basis van een bepaalde een bepaalde maatstaf, een organisme groei vertoont.



Figuur 3.11: Reactie op temperatuurverandering tegen de tijd (uren). Het metabolisme voor rivierkreeft en forel, uitgedrukt als percentage ten opzichte van het metabolisme van dieren die enkele dagen bij 15°C verbleven (Buddock, 1955).

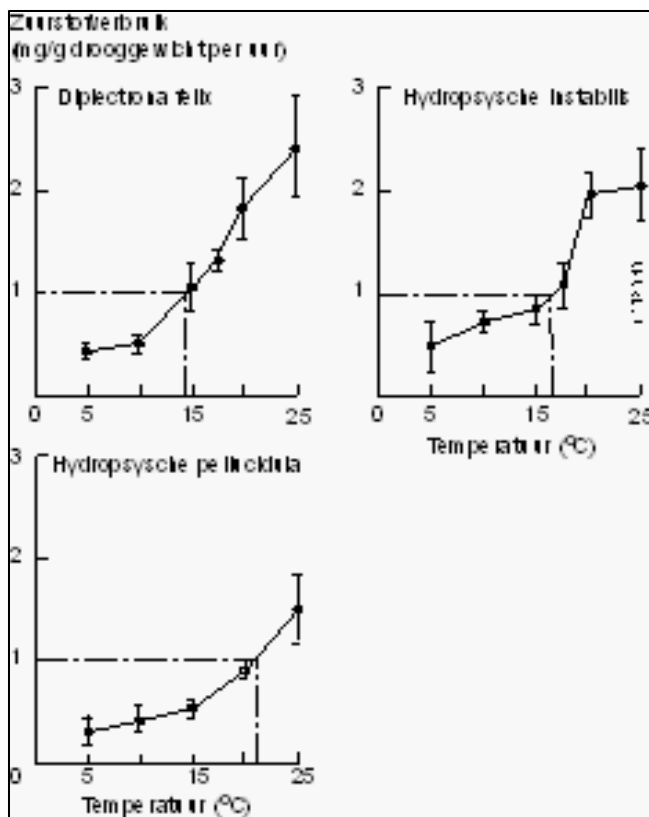
Gallepp (1977) verhoogde, over een periode van 15 dagen, de temperatuur langzaam en onderzocht hierbij de reactie in het gedrag van de kokerjuffers *Brachycentrus americanus* en *B. occidentalis*. Het bleek dat over een temperatuurrange van 4 – 16°C de groeisnelheid en de filtratiesnelheid van het voedsel toenam (figuur 3.12). Boven de 20°C nam de filtratiesnelheid sterk af en trokken veel individuen zich terug in hun huisjes.



Figuur 3.12: Het gedrag van de kokerjufferlarve *Brachycentrus americanus* om 11.00 en 19.30 hr door oplopende temperatuur. Ieder punt geeft de mediane waarde van twee waarnemingen van verschillende groepen van 75 larven (Gallepp, 1977).

Hoewel de larven in staat zijn om een dag bij 32°C te verblijven, blijkt dat in de periode na deze temperatuurverhoging veel larven alsnog dood gaan of dat hun

gedrag ongewone vormen aanneemt. Afhankelijk van de temperatuurverhoging bleek dat larven in staat zijn te overleven bij hogere temperaturen maar dat de aanpassing aan snel dalende temperaturen veel extra energie kost. Hieruit blijkt dat macrofauna, in dit geval kokerjuffers, een optimumtemperatuur hebben die relatief ver verwijderd is van de letale temperaturen (Gallepp, 1977). Letale temperaturen bepalen meestal niet de verspreiding van macrofauna. Dit blijkt onder andere uit een vergelijkend onderzoek tussen *Diplectrona felix* en *Hydropsyche siltalai* die beide een vergelijkbare letale temperatuur hebben maar die wel een waarneembare verschillende verspreiding vertonen (Edington & Hildrew, 1973). De auteurs veronderstellen dat sub-letale effecten de verspreiding bepalen. Uit een onderzoek naar de factoren die verspreiding van Hydropsychidae bepaalt, bleken er opvallende verschillen te bestaan in de relatie tussen de watertemperatuur en de respiratiesnelheid (figuur 3.13). Een versnelde toename van de respiratiesnelheid (het steiler worden van de curve in figuur 3.13), is bij de soorten *Diplectrona felix*, *Hydropsyche instabilis* en *Hydropsyche pellucidula* waarneembaar bij per soort hogere temperaturen. Een metabole snelheid van $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ drooggewicht per uur wordt voor *Diplectrona felix* bij $14,5^\circ \text{C}$, voor *Hydropsyche instabilis* bij 16°C en voor *Hydropsyche pellucidula* bij 21°C bereikt.



Figuur 3.13: Respiratie-snelheid versus temperatuur voor vijfde stadium larven van *Diplectrona felix*, *Hydropsyche instabilis* en *H. pellucidula* (incl. 95% betrouwbaarheidsinterval van het gemiddelde) (Edington & Hildrew, 1979).

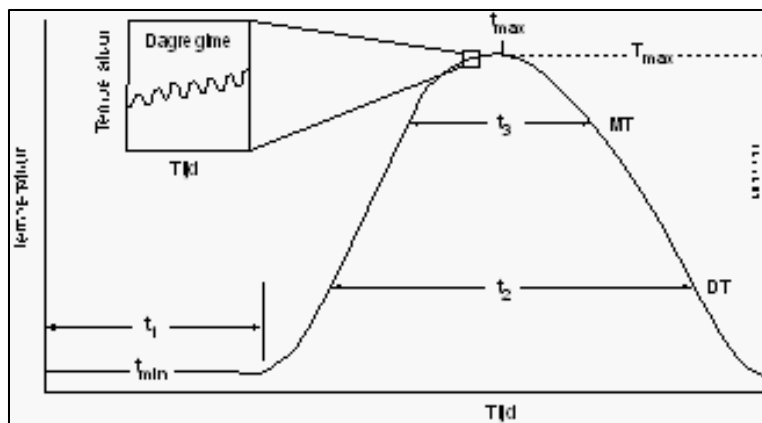
Deze soortspecifieke respiratiesnelheid komt overeen met de waargenomen maximale zomertemperatuur in de River Isk (Zuid Wales) voor elke van de betreffende

soorten (Edington & Hildrew, 1979). Hydropsychidae blijken vooral 's nachts actief te zijn (Elliott, 1968), wanneer drift van macrofauna (het voedsel) maximaal is (Waters, 1972). Dit betekent dat Hydropsychidae zich aan hun omgeving aanpassen om de efficiëntie van het metabolisme te verhogen en om de intensiteit van hun activiteit aan te passen aan de voedselbeschikbaarheid (Edington & Hildrew, 1979).

Levenscyclus

Veel processen worden tijdens de levenscyclus door de temperatuur beïnvloed. Zo stuurt de temperatuur bijvoorbeeld, het uitkomen van de eieren van *Ephemera ignita* (Elliott, 1978), de aanleg van vleugels van insecten (Brinkhurst, 1959), het moment waarop de emergentie van een soort begint (Hynes, 1970) en het aantal generaties per jaar (Angelier *et al.*, 1963, Hynes, 1970, Gislason & Johansson, 1991).

De samenhang tussen deze interacties wordt gekenmerkt door de duur van een bepaalde minimum temperatuur. Om bepaalde processen te doen verlopen moet gedurende een bepaalde tijdsperiode de temperatuur boven een bepaalde waarde liggen (figuur 3.14: t_1 ; t_2 ; t_3 ; DT; MT). De zoetwaterkreeft *Astacus astacus* heeft minimaal 3 zomermaanden nodig met een watertemperatuur van boven de 15°C (Cukerzis, 1988) om te kunnen voortbestaan. Ook de snelheid waarmee het water in het voorjaar opwarmt is belangrijk voor de ontwikkelingssnelheid. Zo is de afwezigheid van *Heptagenia lateralis* in beken in Noord-Engeland te verklaren aan de hand van de temperatuur (Macan, 1960). Deze soort groeit langzaam in de winter en maar heeft ook in het voorjaar een langzame ontwikkelingssnelheid nodig. Wanneer de beken te snel opwarmen en de temperatuur boven de 18°C uitkomt is deze soort niet meer in staat om de ontwikkeling te voltooien (Hynes, 1970). Even zo kunnen er verschillen optreden in emergentieperiode van insecten.



Figuur 3.14: Het jaarlijks temperatuurverloop met daarbij aangegeven de belangrijkste beïnvloedende factoren voor aquatische insecten. T_{min} = temperatuur waarboven de diapauze wordt doorbroken; t_1 = periode van ijsbedekking; DT = overschrijding van ontwikkelingsgrens; t_2 = duur van DT; MT = rijpingsgrens om larvale ontwikkeling te voltooien; t_3 = duur van MT; T_{max} = temperatuur waarboven groei en ontwikkeling stoppen (Ward & Stanford, 1982).

Opvallend is dat individuen van dezelfde soort onder verschillende temperatuurverlopen verschillende reacties vertonen. Zo zijn meerdere kokerjuffer-soorten overwegend stenotherm in de Noord-West Europa en meer eurytherm in

Roemenië (Botosaneanu, 1960). Evenzo komt de napjesslak (*Ancylus fluviatilis*) veel voor op harde substraten in beken en rivieren in West-Europa, maar komt deze zelfde soort in de Transkarpaten in Zuid-Rusland alleen tot ontwikkeling als de temperatuur niet boven de 10°C uit komt. Een ander bekend voorbeeld is de verspreiding van de bronplatworm (*Crenobia alpina*), die in de literatuur als een koudstenotherme soort wordt omschreven. Van deze soort worden geslachtsrijpe individuen aangetroffen in alpine meertjes bij een temperatuur van 22°C, iets wat in beken alleen in de winter gebeurt bij lage temperaturen (Hynes, 1970). Dit geeft aan dat er voorzichtig moet worden betracht met het vergelijken of overnemen van autoecologische informatie van soorten en populaties uit andere geografische regio's.

Veel stadia van de levenscyclus hebben invloed op elkaar. Belangrijk is de periode van eiafzetting en de periode waarin het organisme de larvale groei doormaakt. Een eiafzetting in de late herfst heeft tot gevolg dat de individuen relatief kleiner zullen zijn in vergelijking met een eiafzetting en een daarop volgende ontwikkeling in de zomer. (Vannote & Sweeney, 1980). In de volgende paragrafen worden de verschillende stadia uit de levenscyclus besproken. Het is hierbij belangrijk zich te realiseren dat de genoemde voorbeelden alleen betrekking hebben op de regio waarin de waarnemingen zijn gedaan.

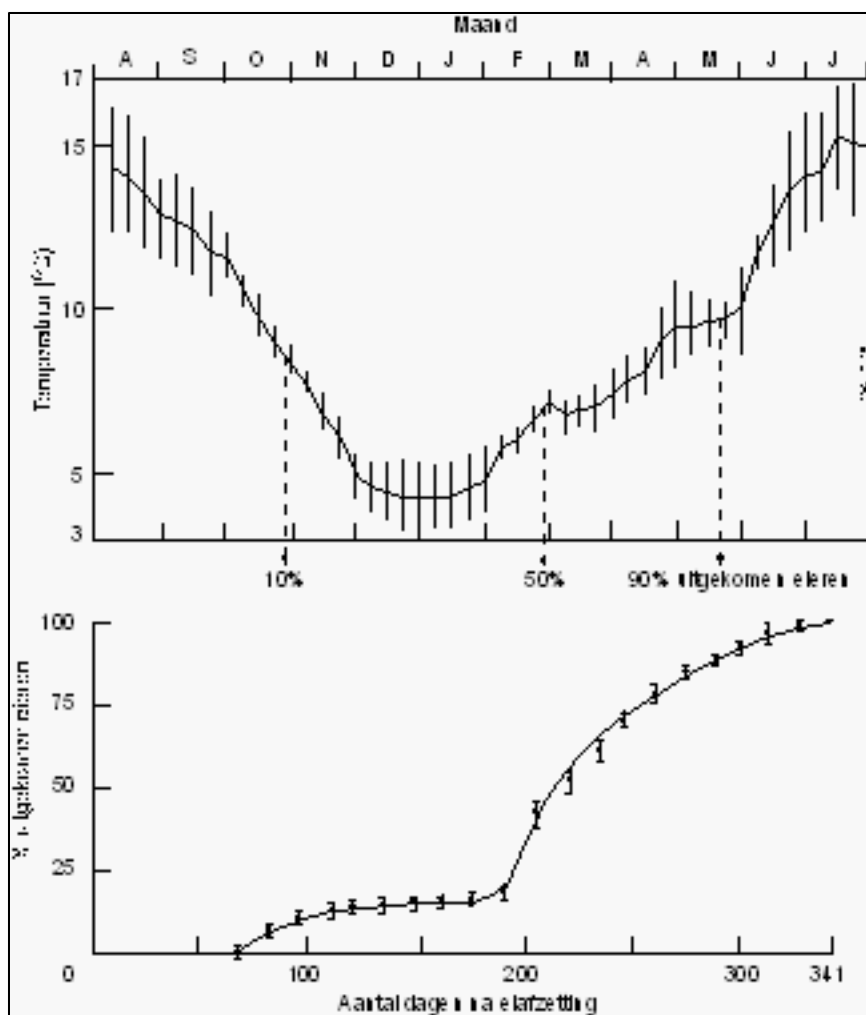
Diapauze

Een diapauze, het overleven van een ongunstige periode door inactief te worden, van insecten kan op twee manieren plaatsvinden, namelijk: in de embryonale (broedperiode) fase of in de larvale fase (Vannote & Sweeney, 1980). Een diapauze tijdens de embryonale fase betreft vaak uni-, bi- of trivoltiene insecten, terwijl de larvale diapauze vaker bij semivoltiene insecten optreedt.

Brittain (1983) stelt dat veel Plecoptera een groeipauze hebben wanneer de temperatuur daalt richting 0°C, toch blijkt dat de minimum groeitemperatuur veelal laag is ($\pm 2-4^\circ\text{C}$). In een review geeft Corbet (1980) aan dat libellen (Odonata) onder slechte voedselomstandigheden, te lage temperaturen of een te korte groeiperiode een extra jaar gebruiken om de levenscyclus te voltooien. Bij een hogere breedtegraad vindt deze uitstel eveneens plaats.

Eiafzetting en embryonale ontwikkeling

De processen van eiafzetting en embryonale ontwikkeling zijn veelvuldig onderzocht (Elliott, 1972, 1978, 1984, 1987, Humpesch, 1978, 1980, Friesen *et al.*, 1979, Voelz *et al.*, 1994, Hogg & Williams, 1996). In beken en rivieren met de wijde seizoenrange voor de temperatuur brengen de meeste insecten één en soms twee generaties voort (Hynes, 1970). De snelheid waarmee de eieren uitkomen hangt sterk af van de temperatuur. Elliott (1972) onderzocht de embryonale ontwikkeling van de eendagsvlieg (*Baetis rhodani*) en vond dat de duur en aanvang van het uitkomen van de eieren nauwkeurig is te voorspellen aan de hand van de temperatuur. Blijft de temperatuur bij 3°C dan duurt de periode van ei-ontwikkeling 34 dagen en van eiafzetting tot het uitkomen van de eieren 17 weken. Bij een temperatuur van 22°C duurt het respectievelijk drie en zeven dagen.



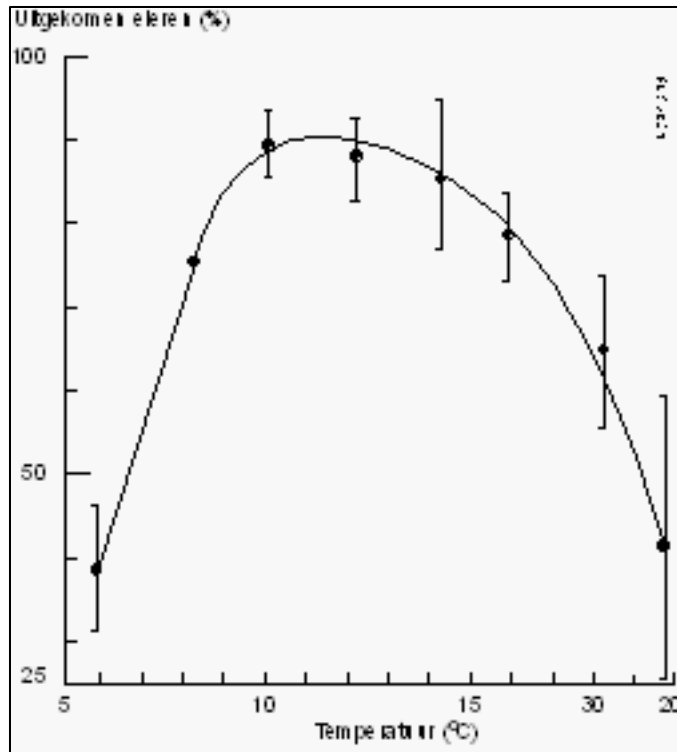
Figuur 3.15: Gemiddelde, maximum en minimum watertemperaturen in "Wilfin Beck" met een voorspelling van de datums waarop 10 %, 50 % en 90 % van de eieren uitkomen (Elliott, 1978).

Er bestaat een direct verband tussen de temperatuur en de lengte van de broedperiode (Friesen, 1979). De broedperiode kan door een te lage temperatuur soms sterke vertraging ondervinden, dit kan tot 295 dagen (Illies, 1952) en 101-339 dagen (Thibault, 1969) oplopen.

Ook hangt het moment waarop de eieren worden gelegd af van de temperatuur (Elliott, 1972, 1978, Friesen *et al.*, 1979). Zo blijkt 85% van de eieren van de eendagsvlieg *Ephemerella ignita* uit te komen binnen een temperatuurrange van 10.0-14.2°C en dit percentage neemt sterk af, tot 39% bij 5.9°C en tot 42% bij 19.9°C (figuur 3.15). Ook bij de steenvliegen *Nemurella pictetii* en *Leuctra nigra* (Elliott, 1984, 1987) en de eendagsvlieg *Hexagenia rigida* (Friesen *et al.*, 1979) is een vergelijkbare reactie waargenomen.

In de cyclus van *Ephemerella ignita* vond Elliott (1978) vanaf oktober - november jonge nymfen. In de daaropvolgende maanden nam het percentage uitgekomen eieren langzaam toe tot in de maanden april - mei, waarin ongeveer 90% van de

eieren was uitgekomen (figuur 3.16). Het effect van de temperatuur op het versnelt uitkomen van de eieren is beperkt tot een aantal maanden van het jaar. Hogere temperaturen in de herfst en winter versnellen het moment van uitkomen, terwijl juist temperaturen hoger dan 14.5°C in de zomer de duur tot het uitkomen verlengen (Elliott, 1978).



Figuur 3.16: Percentage van uitkomende eieren als functie van de temperatuur. Iedere waarde geeft een gemiddelde (met 95 % betrouwbaarheidsinterval) van vier ei-klompen in ieder experiment (Elliott, 1978).

Groei en ontwikkeling

Veel is geschreven over de invloed van de temperatuur op de groei en ontwikkeling van macrofauna (Brittain, 1983, Elliott, 1984, 1987, Friesen *et al.*, 1979, Hauer & Benke, 1991, Hogg & Williams, 1996, Humpesch, 1978, 1981, Hynes, 1970, Markarian, 1980; Rossaro, 1991, Rempel & Carter, 1987; Sweeney & Vannote, 1986, Sweeney *et al.*, 1986; Sweeney *et al.*, 1992, Voelz *et al.*, 1994). Veelal blijkt er een duidelijk exponentieel verband te bestaan tussen de groeisnelheid en de temperatuur (Atkinson, 1994, Elliott, 1984, 1987, Hynes, 1970) maar ook factoren als voeding en competitie bepalen de groei en ontwikkeling (Corbet, 1980, Fahy, 1973, Hauer & Benke, 1991, Ulfstrand, 1969). Belangrijk is dat de parameter 'groeisnelheid' niet bepalend is voor de overleving of verspreiding van macrofauna. Een hoge groeisnelheid wil nog niet direct resulteren in een hoge vruchtbaarheid, hoger competitievermogen of grotere afmetingen (Vannote & Sweeney, 1980, Rempel & Carter, 1987). De temperatuur voor een optimum groeisnelheid is vaak hoger dan de temperatuur voor optimum reproductie (Hauer & Benke, 1991).

De groei wordt bepaald door het aantal 'degree-days', maar is ook seizoensafhankelijk. Uit een onderzoek in een natuurlijke, onbeschaduwde beek in Ierland bleek dat de groei van de eendagsvlieg *Baetis rhodani* juist seizoensafhankelijk is en minder van het aantal degree-days. Terwijl de levenscyclus van *Ephemerella ignita* juist sterker door de temperatuur wordt bepaald (Fahy, 1973). Dit betekent dat *Baetis rhodani* de levenscyclus binnen een grote temperatuurrange kan voltooien. De reactie van veel insecten op een te lage temperatuur of een tekort aan 'degree-days' kan zich op twee manieren vertalen. Of een insect vertoont gereduceerde afmetingen (Atkinson, 1994, Fahy, 1973, Vannote & Sweeney, 1980) of de ontwikkeling wordt uitgesteld naar een volgend seizoen (Corbet, 1980). De invloed van de temperatuur op de levenscyclus van semivoltiene insecten is vaak moeilijk te achterhalen omdat andere omgevingsvariabelen hierbij een grotere rol spelen.

Atkinson (1994) geeft een review van meer dan honderd artikelen, waarin bacteriën, planten en dieren (waaronder 95 artikelen over macrofauna) zijn betrokken, die de relatie tussen temperatuur en organismegrootte bespreken. Opvallend is dat bij 83,5 % van de onderzoeken organismen een gereduceerde groei vertoonden bij een toenemende temperatuur (hoewel groeisnelheid en differentiatie wel toenamen). In een andere review wordt een vergelijkbaar percentage genoemd: 80 % (Ray, 1960). Maar 11,9 % van de onderzoeken laat een groeitoename zien en 4,6 % van de onderzoeken vertoont een wisseling in groeireactie door de temperatuur. Het gaat hier om normale groeitemperaturen waarbij een organisme in staat is zijn levenscyclus te volbrengen. Extreem lage of hoge temperaturen zijn steeds buiten beschouwing gelaten. De grootte-reductie van organismen is niet gebonden aan een bepaalde orde, familie, geslacht, soort of celgrootte (Atkinson, 1994). Nadelig aan een reductie in grootte is dat kleinere individuen minder nageslacht produceren (Vannote & Sweeney, 1980). Experimenten van Humpesch (1978) aan sommige eendagsvliegen (Ephemeroptera) ondersteunen deze conclusie. Het bleek dat het aantal gelegde eieren afhankelijk is van het gewicht van het vrouwelijke individu. Voor aquatische organismen zou de afname van de zuurstofconcentratie in het water bij toenemende temperaturen een beperking kunnen opleveren. Dit kan echter alleen het geval zijn als de zuurstofopname door het organisme groter is dan de zuurstofopname van het water uit de lucht. Atkinson (1994) vergeleek aquatische en terrestrische habitats en het bleek dat de aquatische habitats niet significant meer reducties in organismegrootte kenden dan de terrestrische habitats.

Het blijkt moeilijk te zijn een algemene hypothese te vinden die ten grondslag ligt aan de temperatuur- lichaamsgrootte relatie, maar veel auteurs leggen een relatie met de energiebalans. Factoren zoals geografische positie, competitie, waterbalans, fotoperiodiciteit en seizoenscycli veroorzaken een natuurlijke variatie in lichaamsgrootte waardoor het moeilijk is een éénduidige verklaring te vinden. Atkinson (1994) haalt meerdere hypothesen aan die een verklaring kunnen zijn voor de reductie van grootte. Één daarvan is dat kleinere organismen (< 1 kg) die onderworpen worden aan hun omgevingstemperatuur en bij een te snelle opwarming (als gevolg van dag/nacht cycli) oververhit kunnen raken. Atkinson geeft zelf ook aan dat een kleinere grootte ook juist een voordeel kan opleveren. Sibly *et al.* (1985) suggereren dat een temperatuurverhoging gepaard gaat met een snelle groei die

onvoordelig is voor organismen die afhankelijk zijn van een langzame groei. Een snelle groei brengt hogere energiekosten met zich mee waardoor de uiteindelijke grootte wordt gereduceerd. De effecten van temperatuur op de grootte hangen ook af van het moment in het seizoen. Veel aquatische organismen hebben hun levenscyclus aangepast op de seizoenscyclus. Hogere temperaturen kunnen voor een organisme stress opleveren. Dit dwingt het organisme om een nieuw energetisch evenwicht te zoeken, wat ten koste gaat van energie die anders in de weefselgroei van het organisme wordt gestoken (Atkinson, 1994). Vannote en Sweeney (1980) verklaren de grootte-afname doordat de respiratie van een organisme gewichtsafhankelijk is. Bij een toenemende temperatuur neemt de respiratie sterk toe wat relatief veel energie kost en uiteindelijk in mindering wordt gebracht op de grootte van het organisme. Wanneer bij lagere temperaturen neemt de respiratie afneemt is eveneens de groeisnelheid en de consumptie van energie via voedsel laag. Iedere macrofauna-soort heeft een specifiek temperatuurtraject waarbij de groei en ontwikkeling optimaal zijn en waarbij het vrij besteedbaar energiebudget maximaal is (Gallepp, 1977, Vannote & Sweeney, 1980).

Uit de groeisnelheid blijkt aan welke temperatuurrange soorten zijn aangepast. Veel steenvliegen (Plecoptera) laten boven een temperatuur van 10 – 14 °C een verminderde groei zien (Elliott, 1984, 1987). De variatie in groei van steenvliegen wordt voor 90% bepaald door de watertemperatuur (Brittain, 1983). Heiman & Knight (1975) onderzochten de steenvlieg *Acroneuria californica* en vonden dat de groei afneemt boven de normale watertemperatuur waarin de steenvliegnympf voorkomt. Ook voor libellen (Odonata) geldt dat het aantal jaren ('degree-days') wat nodig is voor het voltooiën van de levenscyclus afneemt bij een lagere breedtegraad (Corbet, 1980). Zo is de libel *Ischnura elegans* bij 43-44°K trivoltien, bij 53-54°K univoltien en bij 57-58°K semivoltien.

Ook het aantal larvale stadia van steenvliegen (Plecoptera) wordt volgens Khoo (1964) beïnvloed door de watertemperatuur. Septon & Hynes (1982) vonden dat een steenvliegsoort in koud stenotherme beken gedurende de tweejarige levenscyclus elf larvale stadia heeft, terwijl dezelfde soort in warmere beken tijdens een éénjarige cyclus tien stadia heeft. Ook Elliott (1984) vindt het daarom aannemelijk dat snelgroeiende univoltine populaties van de steenvlieg *Nemurella pictetii* minder larvale stadia nodig hebben, al werd dit in een laboratoriumexperiment tussen 5,9°C en 12,1°C niet waargenomen.

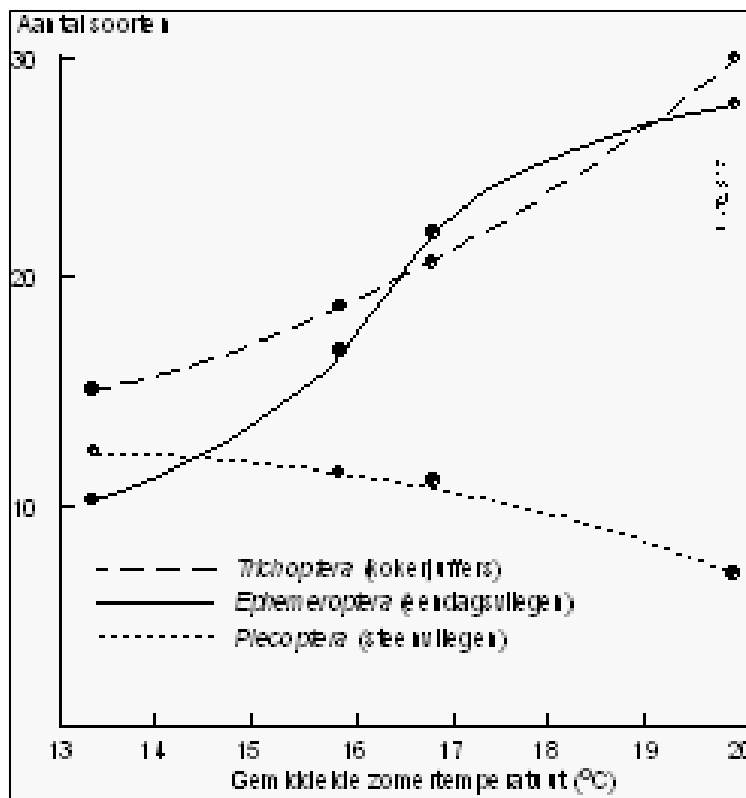
Emergentie

Zowel het moment van als de snelheid waarmee insecten uitvliegen wordt door de temperatuur bepaald (Hynes, 1970, Nebeker, 1971). Ook zijn verschillen zichtbaar tussen de insectenfamilies Trichoptera, Ephemeroptera en Plecoptera (Sprules, 1947) (figuur 3.17). Veel verschillen bestaan ertussen soorten en de patroon van seizoenstemperaturen. De steenvliegen *Nemoura avicularis* en *N. cinerea* hebben gelijke groeisnelheden, leven bij gelijke temperaturen en hebben een gelijk voedselpakket. Toch zijn de levenscycli gescheiden in de tijd, namelijk *N. cinerea* heeft een groeispuurt na het smelten van het ijs, wanneer *N. avicularis* al aan het uitvliegen is (Brittain,

1983). Veel steenvliegen kunnen hun levenscyclus aanpassen aan een temperatuurverandering, het gevolg is dat het uitvliegen eerder of later plaatsvindt.

Aantal generaties

Angelier *et al.* (1963) suggereert, naar aanleiding van een studie naar mijten in de rivier Ceret (Zuid-Frankrijk), dat soorten die in staat zijn om meerdere generaties per jaar te produceren neigen te gaan domineren in warmere wateren, terwijl soorten die één generatie per jaar hebben juist in koudere wateren kunnen domineren. Dit betekent dat koudstenotherme soorten vaker univoltien zullen zijn. Soorten met meerdere generaties per jaar zijn meestal r-strategen, soorten waarvan hun overleving en voortbestaan *niet alleen* afhangt van het aantal geproduceerde individuen maar ook van een hoog aantal 'degree-days'. In warmere wateren wordt vaker aan deze omstandigheid voldaan.



Figuur 3.17: Het aantal soorten van drie insectenordes waargenomen als emergerende dieren op vier locaties met een verschillende gemiddelde zomertemperatuur in de beek "Algonquin Park" Canada (Sprules, 1947).

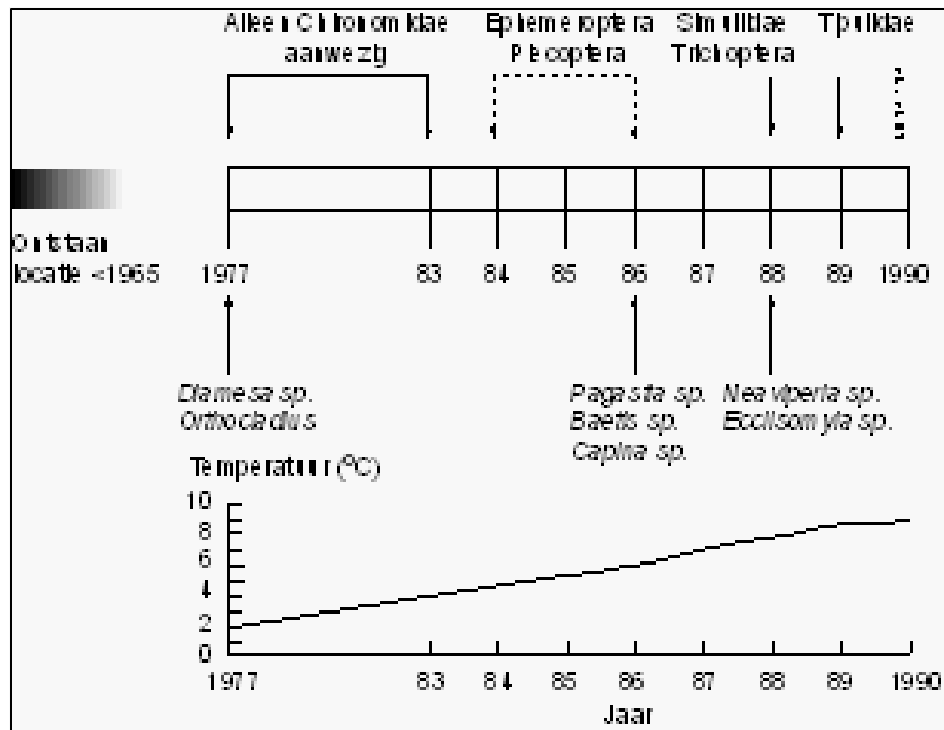
Gedrag

Sommige insecten zoeken plekken die optimaal zijn voor hun metabolisme. Deze activiteit wordt gedragsthermoregulatie genoemd. Deze regulatie interfereert met microdistributie van voedsel en heeft dan vooral betrekking op het forageren. Mocht voedsel niet verkrijgbaar zijn bij de optimale temperatuur dan worden sub-optimale temperatuur-wisselingen geselecteerd (Baker & Feltmate, 1989). Het is bekend dat de langpootmug *Tipula plumis* in een temperatuurgradiënt die specifieke temperatuur

selecteert welke overeenkomt met de voorkeurstemperatuur voor het optimaal voltooiën van de levenscyclus (Kavalier, 1981). Leggot & Pritchard (1986) vonden dat de libellenlarve *Argia vivida* binnen een temperatuurrange van 9–41°C verbleef bij een temperatuur van 23–32°C. Ook van de eendagsvlieg *Cloeon dipterum* is een overeenkomend gedrag bekend (Nagell, 1977). Baker & Feltmate (1989) stellen dat gedragsthermoregulatie soortspecifiek is en dat sommige soorten juist aanpassingsmechanismen hebben om bij een bepaalde temperatuur te verblijven of dat factoren als zuurstofgehalte en lichtintensiteit onder natuurlijke omstandigheden gedrags-thermoregulatie beïnvloeden.

Kolonisatie

Watertemperatuur bleek de meest significante factor te zijn die de jaarlijkse kolonisatie van macrofauna verklaart in een gletsjersbeek. De kolonisatie van verschillende macrofauna vertoont een significante stijging met de stijgende watertemperatuur (figuur 3.18) (Milner, 1994). Uit een onderzoek van Moser & Minshall (1996) blijkt dat de kolonisatie zowel onder kruipende als drijvende soorten seizoenspatronen vertoont. In het voorjaar, bij lage watertemperatuur en hoge afvoer, neemt de kolonisatie vooral onder de drijvende organismen toe. Gedurende de zomer en herfst, bij hogere temperaturen en lage afvoer, is de kolonisationsnelheid gelijk tussen drijvende en kruipende macrofauna.



Figuur 3.18: Opeenvolging van kolonisatie in relatie tot watertemperatuur in "Wolf Point Creek" in de jaren 1977 tot 1990. Pijlen tonen de eerste waarneming van de benoemde soort. --- = waarschijnlijke kolonisatie-periode (Milner, 1994).

4 Invloed temperatuurverloop op verspreiding en overleving van macrofauna

4.1 Inleiding

De veranderingen van temperatuurverloop op aquatische ecosystemen als gevolg van een klimaatsverandering zijn al breed bediscussieerd en de effecten zullen naar verwachting invloed hebben op de dagelijkse, de seizoenen en de jaarlijkse temperatuur- en neerslagpatronen (Firth & Fisher, 1992, Grimm, 1993, Sweeney *et al.*, 1992, Ward & Stanford, 1982). Minder bekend zijn waargenomen effecten van een toenemende temperatuur op levenscycli en dispersie van lokale populaties van macrofauna. Toch geven deze onderzoeken inzicht in de werkelijk te verwachten effecten.

In dit hoofdstuk wordt het huidige biogeografische verspreidingspatroon van macrofauna gecombineerd met kennis van ontwikkeling en voortplanting van betreffende taxa en hiermee worden mogelijke effecten van een temperatuurverhoging in beeld gebracht.

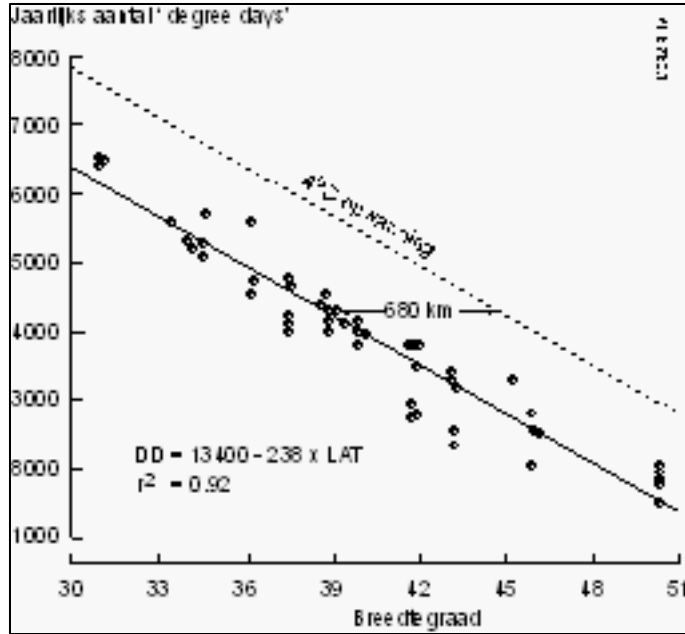
4.2 Effecten van verandering in temperatuurverloop

Wereldwijd worden door klimaatswijzigingen effecten verwacht voor de fauna. Op meerdere niveaus (biogeografisch, lokale populaties, organisme) zal naar verwachting het effect van temperatuurverhoging ingrijpen (Jacobsen *et al.*, 1997, Sweeney *et al.*, 1992, Vannote & Sweeney, 1980). Dit effect wordt grotendeels bepaald door twee factoren: (1) de grootte en de snelheid waarmee een temperatuurverandering optreedt en (2) de genetische structuur die aan de basis ligt van bioenergetische, ontwikkelings- en gedragsmechanismen die een organisme in staat stellen te overleven en nakomelingen voort te brengen (Sweeney *et al.*, 1992). Hogg *et al.* (1995) duiden aan dat de mate waarin aquatische organismen zich aanpassen aan een veranderend temperatuurverloop afhangt van de mate waarin ze zijn aangepast aan lokale omstandigheden, hun verspreidingsmogelijkheden en de genetische diversiteit van een populatie.

Temperatuurverhoging

Wat betreft het veranderend temperatuurverloop voorspellen meerdere klimaatmodellen een temperatuurverhoging van 0.8°C tot 4.1°C over de periode van 1980 tot 2030 (Levine, 1992).

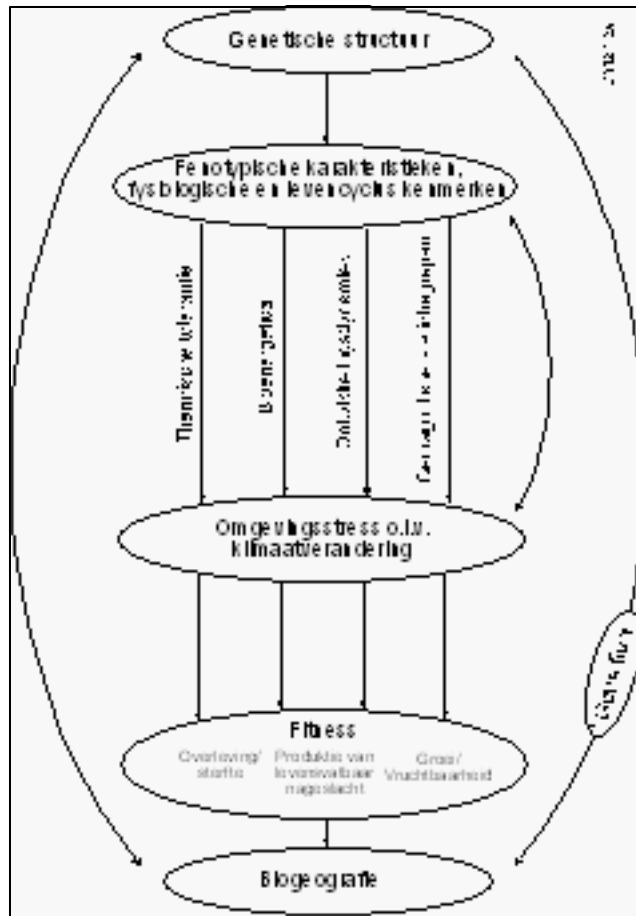
De gevolgen van deze temperatuurverhoging kunnen vanuit biogeografische gezichtshoek groot zijn. Uitgaande van de relatie tussen het aantal 'degree-days' en de geografische breedte (fig. 4.1) veronderstellen Sweeney *et al.* (1992) dat een temperatuurverhoging van 4°C een thermisch verloop van een beek of rivier vergelijkbaar maakt met een beek of rivier 680 km zuidelijker.



Figuur 4.1: Lineaire regressie ($p < 0.001$) tussen geografische breedte van verschillende beken in het oosten van Noord-Amerika en hun jaarlijkse aantal 'degree-days' onder de huidige condities (doorgetrokken lijn) en na een 4°C temperatuurverhoging (onderbroken lijn) (Sweeney et al., 1992).

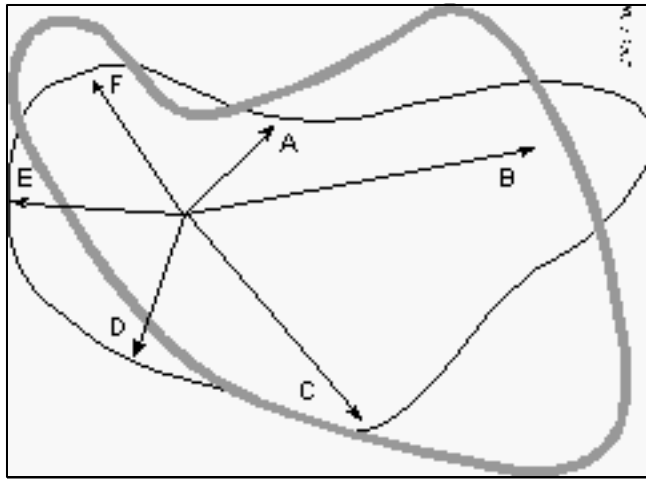
Genetische structuur

De tweede factor is de genetische structuur van macro-invertebrate populatie. Informatie hierover is beperkt tot ruwe gegevens van eigenschappen. Meer is bekend van de expressie van de genetische structuur die wordt afgelezen uit variatie in de levenscyclus (bioenergetica, ontwikkeling, gedrag). Om een biogeografische verandering te begrijpen hebben Sweeney *et al.* (1992) een hiërarchisch model gemaakt waarin de complexe interactie wordt weergegeven tussen genetische structuur, fenotypische kenmerken en omgevingsstress en hun effecten op geschiktheid van een populatie voor een zekere omgeving (fig 4.2).



Figuur 4.2: Model van relaties tussen genetische structuur, fenotypische karakteristieken en omgevingsstress en hun invloed op de conditie van populaties en de biogeografische verspreiding van een aquatisch insect (Sweeney et al., 1992).

Op het laagste niveau worden op basis van expressie van de genetische structuur condities voor omgevingsfactoren gegeven waardoor een optimale groei, ontwikkeling en overleving (fenotypische variatie inbegrepen) van een populatie kan plaatsvinden. Zo kan b.v. een optimale combinatie van de omgevingsfactoren temperatuur en zuurstofconcentratie resulteren in een maximale groeisnelheid. Zo is voor een optimale vruchtbaarheid en productie van nageslacht een andere combinatie van omgevingsfactoren benodigd.



Figuur 4.3: Diagram met hypothetische relaties tussen benodigde omgevingsvectoren (A-F) en 'resource envelope' van de huidige beschikbaarheid (dichte lijn) en na klimaatwijziging (gearceerde lijn) (Sweeney et al., 1992).

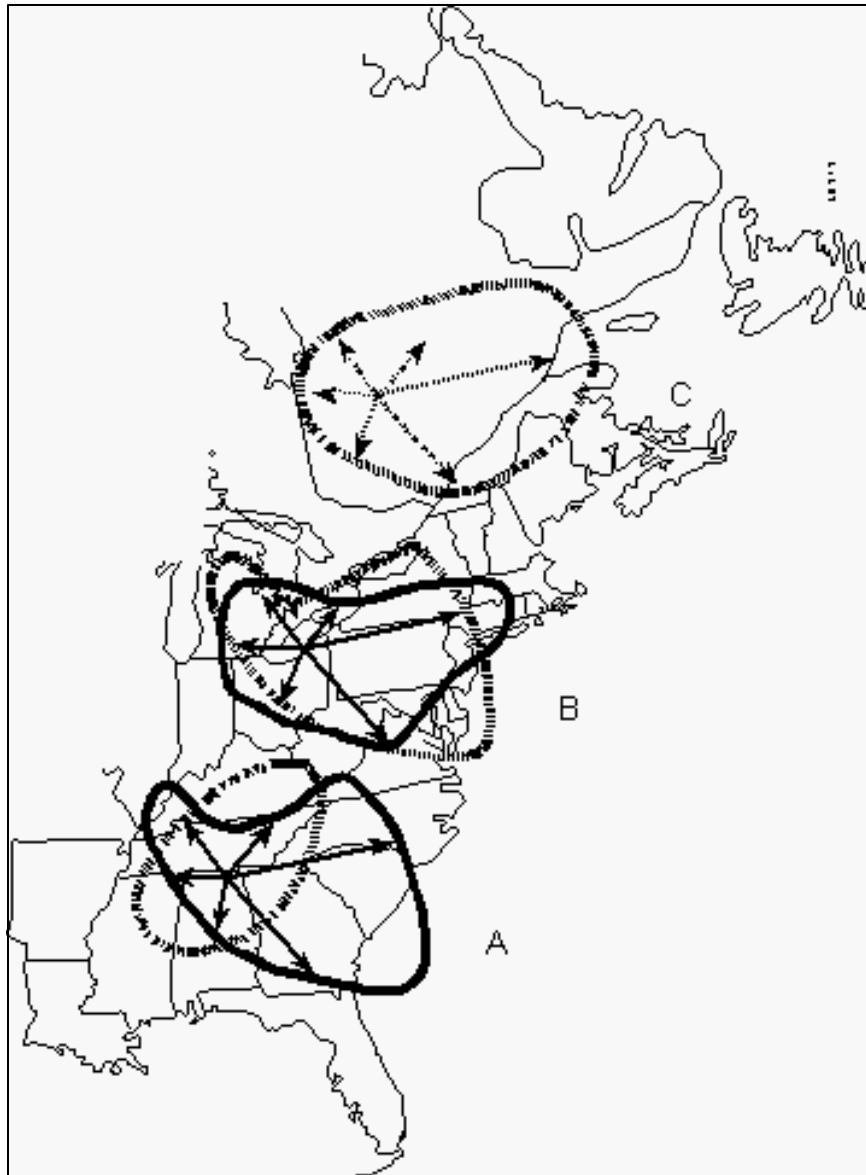
In figuur 4.3 wordt de benodigde omgevingsfactoren weergegeven als vectoren waarin de lengte van de vector een gemiddelde van de populatie weergeeft. Op het tweede niveau wordt de beschikbaarheid van omgevingsfactoren uitgedrukt (gevormd door het huidige thermisch verloop). De beschikbaarheid van de omgevingsfactoren wordt voorgesteld door een omvattende doorgetrokken lijn, de zgn. 'resource envelope'. De populatie ondervindt geen stress van omgevingsfactoren als de vector de 'resource envelope' niet bereikt (vectoren B, E en F), terwijl voor andere omgevingsfactoren de tolerantiegrenzen worden bereikt als een vector de 'resource envelope' raakt (vectoren A, C en D). Overschrijdt een vector de 'resource envelope' dan wordt de populatie door deze omgevingsfactor negatief beïnvloed. Door een klimaatsverandering zal de 'resource envelope' veranderen (in de figuur 4.3 voorgesteld als een gearceerde omvattende lijn). De impact van de klimaatsverandering op de algehele conditie van een populatie hangt volgens Sweeney *et al.* (1992) af van in welke mate de 'resource envelope' wijzigt. Bijvoorbeeld, volgens figuur 4.3 neemt de beschikbaarheid van de vectoren A en F (b.v. hogere temperaturen veroorzaken grotere groeisnelheid en toename vruchtbaarheid) maar door beperking van de omgevingscondities voor de vectoren D en E (b.v. hogere frequentie lethale temperaturen) zal de algehele conditie van de populatie achteruit gaan.

Op het derde niveau worden de reacties van populaties op veranderingen van het thermische verloop samengevat. Deze reacties kunnen bestaan uit wijziging van de allelfrequenties (snelheid waarmee genetische aanpassingen plaats kunnen vinden) of veranderingen van de biogeografische verspreiding (migratiesnelheid van populaties). In geografisch perspectief is de betekenis van dit model voor populatie 'X' samengevat in drie mogelijkheden (fig 4.4):

- Het thermisch verloop zal in ecoregio A de 'resource envelope' sterk wijzigen waardoor de overleving van de populatie 'X' beperkt zal worden tot een gering aantal locaties. Afhankelijk van de snelheid van klimaatwijziging zal de populatie

'X' door middel van genetische adaptaties de benodigde omgevingscondities veranderen om opnieuw optimaal te overleven binnen het nieuwe thermische verloop;

- Meer noordwaarts in ecoregio B zal de 'resource envelope' uitbreiden, echter hier zal de conditie van populatie 'X' zich niet wijzigen doordat de benodigde omgevingscondities binnen de nieuw ontstane 'resource envelope' blijven.
- In ecoregio C zal verder noordwaarts een 'resource envelope' ontstaan waar de populatie 'X' voor de klimaatwijziging nog niet eerder is gevonden doordat de omstandigheden ongeschikt waren. Populatie 'X' zal in dit geval door migratie een plaats binnen ecoregio C kunnen innemen.



Figuur 4.4: Geografisch perspectief van hypothetische vormen van de 'resource envelope' van van de huidige beschikbaarheid (dichte lijn) en na klimaatwijziging (gearceerde lijn) (Sweeney et al., 1992).

Voor een viertal Ephemeroptera (*Ephemerella septentrionalis*, *Leptophlebia cupida*, *Eurylophella verisimilis* en *Siphloplecton basale*) is de genetische diversiteit in relatie tot de verspreiding langs de geografische breedte onderzocht. Hieruit bleek dat de genetische diversiteit afneemt met de breedtegraad. Dit geeft aan dat de genetische variatie vooral voor noordelijke populaties van deze eendagvliegen is gelimiteerd. Maar uit het genetisch onderzoek bleek ook dat de genetische structuur van eendagsvliegpopulaties sterk afhankelijk is van lokale condities in plaats van factoren die gerelateerd zijn aan breedtegraad (b.v. temperatuur). Ook suggereren Sweeney *et al.* (1992) voor *Ephemeroptera* dat toevoer van nieuw genetisch materiaal beperkt zal zijn in genetisch geïsoleerde populaties en dispersie zelden zal leiden tot succesvolle introductie van nieuw genetisch materiaal.

Uitgaande van de voorspelling dat noordelijke breedtes een grotere temperatuurstijging hebben te verwachten (Hengeveld, 1990, Levine *et al.*, 1992) zullen noordelijke populaties met een geringe geno- en fenotypische variatie bij een veranderend temperatuurverloop ook de grootste omgevingsstress ondervinden. Uiteindelijk betekent dit dat deze populaties minder mogelijkheden hebben om te overleven en zal de verspreiding van de populatie uiteindelijk afnemen en slechts overleven in refugia of zal de populatie uitsterven.

4.3 Regulatie van beken / rivieren

Veel auteurs melden effecten op veranderingen van gemeenschappen van macrofauna wanneer beken en rivieren worden gereguleerd, bij deze regulaties wordt het temperatuurverloop veranderd (Boon & Shires, 1976; Cereghino *et al.*, 1991; Collier, 1995; Hubbs, 1972, Voelz *et al.*, 1994; Saltveit *et al.*, 1994; Ridley & Steel, 1975; Ward, 1985 Ward & Stanford, 1979).

Regulaties betreffen vaak dammen in een rivier of waterreservoirs die gedurende een kortere of langere tijd een zekere hoeveelheid relatief warm of koud water afgeven aan een beek of rivier. Deze regulaties bieden inzicht in de veranderingen in macrofauna gemeenschappen wanneer het temperatuurverloop verandert. Wel moet aangetekend worden dat bij deze regulaties alleen de watertemperatuur wordt gewijzigd en dat de omgevingsvariabelen als luchttemperatuur en bewolking onveranderd blijven, factoren die wel kunnen veranderen door een klimaatsverandering. Het verkregen inzicht betreft dan ook alleen of veranderingen kunnen optreden in populaties van macrofauna en hun levenscycli.

In de strekking van deze literatuurstudie is alleen een afgifte van water met een verhoogde temperatuur van belang, gezien een verwachte temperatuurstijging door een klimaatsverandering.

Op basis van veldwaarnemingen suggereren meerdere auteurs dat zelfs door een geringe verhoging van de temperatuur door afgifte uit een waterreservoir dit kan leiden tot een veranderingen in de levenscyclus (Cereghino, 1997, Langford, 1975,

Lehmkuhl, 1972, Nebeker, 1971, Macan, 1958). Deze veranderingen kunnen bestaan uit:

- Eliminatie van insecten in verwarmde trajecten door te vroeg uitvliegen in een lethaal koudere lucht;
- Veranderingen in uitvliegperiodes waardoor een verschuiving optreedt in de voedselketens van vissen;
- Verkorte uitvliegperiodes door het doodgaan van nymfen door te hoge watertemperaturen gedurende zomer (Macan, 1958);
- Verstoorde paringsgedrag door het vergroten van verschillen in uitvliegperiodes van mannetjes en vrouwtjes (Nebeker, 1971) waardoor de paringskans sterk wordt verkleind om dat de uitvliegperiodes van mannetjes niet overeenkomen met die van vrouwtjes;
- Ontbreken van een rustperiode gedurende de winter die nodig is voor sommige soorten om hun levenscyclus te voltooien (Britt, 1962, Nebeker, 1971);

Naast effecten op de levenscycli van macrofauna kan door regulatie ook de populatiedichtheid sterk afnemen (Coutant, 1962, Hogg *et al.*, 1995).

Aan de ene zijde kan een geringe temperatuurverhoging een nadeel opleveren voor het voortbestaan van een soort, maar aan de andere zijde kan een temperatuurverhoging ook weer voordelen opleveren. Zo suggereert Nebeker (1971) dat soorten die de verhoogde watertemperaturen in de winter kunnen verdragen eerder kunnen uitvliegen en zo ontsnappen als voedselbron voor predatoren. Maar ook zijn er onderzoeken waar geen effecten worden waargenomen. Langford (1975) onderzocht de effecten van een temperatuurverhoging door uitlaat van een waterreservoir op de levenscycli van meerdere Ephemeroptera en Trichoptera soorten in de rivier de Severn (Wales). Hij vond geen veranderingen in de levenscyclus en veronderstelt dat macrofauna flexibel kunnen reageren op temperatuurveranderingen door wijzigingen in de levenscyclus. Dit geeft aan dat voorzichtigheid gehandhaafd moeten worden wanneer waargenomen effecten onder laboratoriumcondities naar veldsituaties worden vertaald met het aannemen van nadelige effecten die ook voordeel kunnen opleveren voor insecten.

Het waarnemen van effecten van veranderingen van temperatuurverloop worden doorgaans bemoeilijkt doordat beken en rivieren continue onder druk staan van normalisatie, afvoerregulatie, vervuiling en verwijdering van oevervegetatie en bomen. Om verwachte effecten te kunnen waarnemen is het dan ook belangrijk te weten hoe beken en rivieren functioneren (Grimm, 1977).

Cereghino *et al.* (1997) onderzochten de reacties van zes Trichoptera soorten in de rivier de Oriega (Pyreneeën) wanneer water uit het hypolimnion van de het stuwmeer in de beek werd gelaten. Het effect resulteerde in een relatief constante temperatuur met koele zomermaanden en warme wintermaanden. Zij vonden kleine veranderingen in de groei, uitvliegperiode en eiafzetting van de schietmotten. De auteurs suggereren dat wanneer in de rivier Oriega de wintermaanden relatief warm blijven en de zomermaanden relatief koel zullen zijn, stenotherme soorten hun areaal benedenwaarts zullen uitbreiden ten nadele van de warmwatersoorten. In dit geval

kunnen de seizoenswisselingen sterk worden verkleind waardoor warmwatersoorten, die juist afhankelijk zijn van het warmere zomerseizoen, door het nieuwe temperatuurverloop in aantal achteruit kunnen gaan of areaal verliezen.

4.4 Invloed temperatuurwisselingen als gevolg van seizoen- en dag/nachtcycli

De geografische verspreiding van macrofauna wordt toegeschreven aan verschillen in temperatuurverloop (Vannote & Sweeney, 1980, Ward & Stanford, 1982). Naast deze verspreiding op grotere ruimtelijke (hoogte en breedtegraad) en temporele schaal (jaarlijkse en seizoensfluctuaties), zal elk systeem ook zijn eigen specifieke variatie in vertonen (Webb & Walling, 1986). Deze variatie op kleine schaal van de watertemperatuur hangt sterk samen met dag- en nachtritme's, stroomsnelheid en diepte op elke afzonderlijke locatie. De vraag is in welke mate populaties in staat zijn te overleven binnen deze variatie van de watertemperatuur. Door wijziging van het temperatuurverloop zullen de extreme waarden of een toegenomen variatie meer effecten hebben dan de gemiddelde condities (Walker, 1991, Poff, 1992). Bij wijzigingen in temperatuurverloop zijn de hoge zomertemperaturen kritisch voor het overleven van macrofauna omdat:

1. de biologische productie plaatsvindt wanneer de temperatuur het hoogste is en
2. gedurende de zomermaanden de kritische maximumtemperatuur van beek- en rivierbewoners wordt bereikt (Vannote & Sweeney, 1980, Matthews, 1987, Boon & Shires, 1976).

Ongunstige temperaturomstandigheden worden door organismen gecompenseerd door fysiologische aanpassingen in groei en ontwikkeling (Buddock, 1955). Naast directe temperatuurinvloeden op het fysiologisch functioneren kunnen fysische omstandigheden door een nieuw temperatuurverloop wijzigen. Een bekend voorbeeld is de afnemende oplosbaarheid van zuurstof bij een toenemende temperatuur. Dit betekent dat de kwetsbaarheid van macrofauna die afhankelijk zijn van een hoge zuurstofconcentratie groter wordt bij stijgende maximum watertemperaturen (Grimm, 1993).

Een studie aan de White Clay Creek laat zien dat er veel variatie is in lichaamsgrootte en vruchtbaarheid van meerdere soorten aquatische insecten (Sweeney, 1976a 1976b, 1978, Sweeney & Schnack, 1977, Vannote, 1978). Vannote en Sweeney (1980) herleiden uit deze studie dat de fysiologische variatie een fenotypische reactie is op dagelijkse en seizoensvariatie.

Om de invloed van klimaatwijzigingen op locale schaal te onderzoeken is het van belang de fysiologische reactie van macrofauna te kennen in verhouding tot thermische variatie. In de volgende paragrafen wordt verder ingegaan op de fysiologische reacties op de levenscyclus van macrofauna.

4.5 Effecten van temperatuurveranderingen op de levenscyclus

Effecten op de levenscyclus

De invloed van een veranderend temperatuurverloop heeft meerdere effecten op de levenscyclus van macrofauna (Hogg *et al.*, 1995, Hogg & Williams, 1996). Om de invloed van een verhoogde watertemperatuur op de levenscyclus van macrofauna te meten moet de temperatuur worden uitgedrukt in energie. Uit veel onderzoeken blijkt dat organismen zich aanpassen aan lokale omstandigheden waardoor aannemelijk is dat elk individu in een gegeven habitat een specifiek hoeveelheid energie in de tijd beschikbaar is om tot een optimale ontwikkeling te komen.

Voor het voltooien van een levenscyclus is voor een organisme een bepaald energiebudget benodigd (Cummins, 1975). Een temperatuurverhoging betekent voor de groei en ontwikkeling van macrofauna het instellen van nieuwe energiebalans. Uit veel literatuur (Atkinson, 1994, Sibly *et al.*, 1985, Vannote & Sweeney, 1980) blijkt dat extra energie ingezet moet worden om een temperatuurverhoging te compenseren. Deze compensatie wordt in mindering gebracht op de groei en ontwikkeling van macrofauna, dit kan zich o.a. uiten in een kleinere lichaamsgrootte wat tot gevolg heeft dat er minder nageslacht wordt geproduceerd (Humpesch, 1978, Vannote & Sweeney, 1980). Het beschikbaar budget voor en de flexibiliteit van macrofauna verschilt tussen soorten en families, toch zijn veel gegevens bekend dat kleine veranderingen in temperaturen gevolgen kunnen hebben voor het voltooien van de levenscyclus (Coutant, 1967, Hogg *et al.*, 1995, Hogg & Williams, 1996, Sweeney *et al.*, 1992).

Zo is er veel gerapporteerd over vervroeging van het uitvliegen van insecten door een temperatuurverhoging (Langford, 1975, Lehmkuhl, 1972, Nebeker, 1971). Het vroeger of later uitvliegen is een gevolg van de normale fluctuaties in gematigde streken. Het vervroegde uitvliegen van insecten door een temperatuurverhoging past dan ook binnen de flexibiliteit van insecten (Langford, 1975). Een temperatuurverhoging kan wel lethaal zijn voor koudstenotherme insecten, op plaatsen waar deze soorten in hun larvale stadium een relatief lange ontwikkelingstijd nodig hebben om te volgroeien tot het adulte stadium.

Uit experimenten blijkt dat de levenscyclus van *Leuctra nigra* (steenvlieg) van semivoltien tot univoltien kan veranderen bij een verhoogde temperatuur. Dit gaat echter ten koste van de overlevingskans en de eiproductie die duidelijk afneemt bij een temperatuurverhoging van 12.1°C tot 15.8°C. Bij een temperatuur tussen 23-27°C voltooit 7-10% van de larven de levenscyclus (Elliott, 1987). Ook bij *Baetis rhodani* en *Ephemerella ignita* (eendagsvlieg) hebben univoltiene individuen kleinere afmetingen vergeleken met bivoltiene soortgenoten (Fahy, 1973). In een experiment van Hogg *et al.* (1995) werd een 1^e orde beek in de lengterichting opgedeeld in twee secties en werd een sectie gedurende twee jaar kunstmatig 2,0 – 3,5°C is opgewarmd. Dat om de effecten van een temperatuurverhoging op de levenscyclus van macrofauna te bestuderen. Door deze kleine opwarming bleek dat de totale dichtheid aan macrofauna daalde (o.a. Chironomidae) en het moment van uitvliegen werd vervroegd. Ze verklaren de daling van de dichtheid door een inefficiënt gebruik van

voedselbronnen door een veranderende respiratie / productie verhouding (Hogg & Williams, 1996). Voor drie doelsoorten uit het experiment bleek dat:

- de groeisnelheid van *Nemoura trispinosa* (steenvlieg) toenam terwijl de afmetingen van de volwassen exemplaren geringer waren;
- dat *Hyalella azteca* (vlokreeft) vervroegd eieren afzette;
- en dat de geslachtsratio van *Lepidostoma vernale* (kokerjuffer) bleken te zijn veranderd.

Kleine temperatuurveranderingen blijken ook in populaties van een aantal kokerjuffersoorten (*Hydropsyche instabilis*, *Rhyacophyla occidentalis*, *Rhyacophyla meridionalis*) te resulteren in kleine veranderingen in groeipatroon, vervroegde eiafzetting en een vervroegde uitvliegperiode (Cereghino *et al.*, 1997).

Samenvattend blijkt dat afhankelijk van de soort of het geslacht bij veel macrofauna veranderingen optreden in de levenscyclus bij een temperatuurstijging. Deze veranderingen zijn afhankelijk van de grootte van de temperatuurverhoging. Soorten die hun levenscyclus voltooien binnen een geringe temperatuurvariatie (nauwe bandbreedte) zijn minder in staat om de verhoging te compenseren. Dit heeft gevolgen voor de vruchtbaarheid en de overleving van deze soorten. Soorten die de levenscyclus voltooien in een ruime temperatuurvariatie zijn beter in staat om zich aan de veranderingen aan te passen en zullen beter overleven.

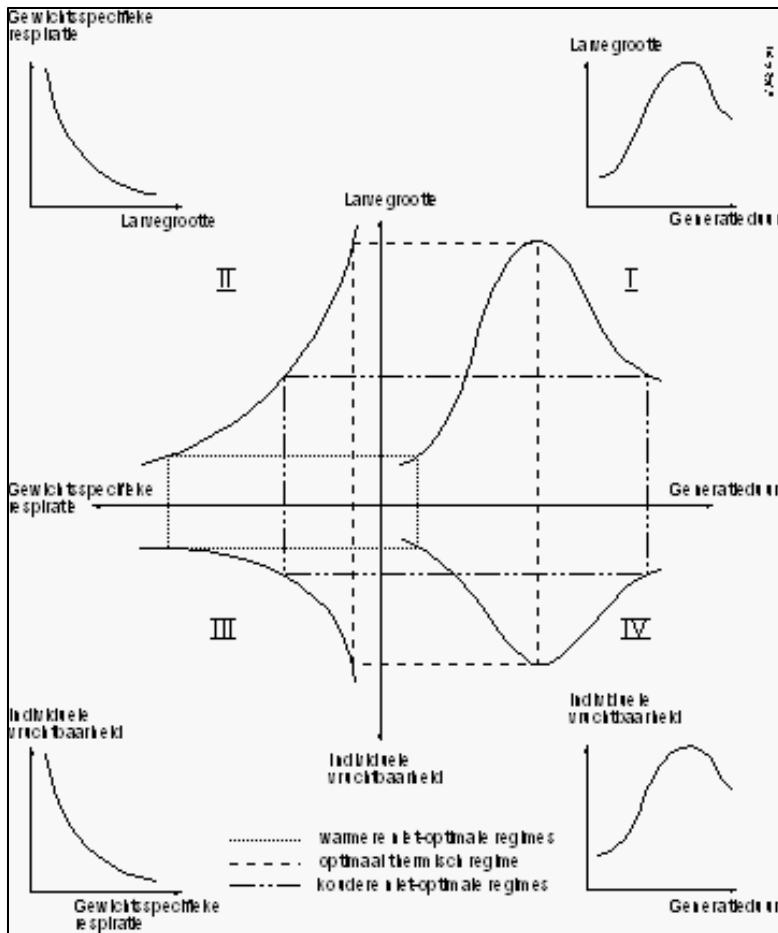
Fysiologische reactie

De fysiologische reactie van macro-invertebraten op een verhoging van temperatuur is uit verschillende bronnen bekend. In veel gevallen betreffen het experimenten die op een of meerdere soorten of families zijn uitgevoerd. Ook zijn fysiologische reacties van macrofauna bekend uit beken en rivieren die thermisch zijn beïnvloed door afgifte van water uit een stuwmeer.

Martin & Gentry (1974) vonden dat nymfen van het genus *Libellula* (libellen) in een thermisch veranderde beek een grotere temperatuurtolerantie bezitten vergeleken met dezelfde soort uit een ongewijzigde beek. Ze suggereren dat libellen zich aanpassen aan een nieuw temperatuurverloop. Ook van Ephemeroptera (Whitney, 1939) en Chironomidae (Walshe, 1947) is bekend dat ze acclimatiseren aan de omgeving, in beide gevallen bleek dat individuen die leven in langzaam stromende beken (grotere temperatuurvariatie en hogere maximumtemperaturen) een hogere tolerantie bezitten vergeleken met dieren in sneller stromend water. Heiman & Knight (1972) melden voor steenvliegnympfen (*Paragnetica media*) geen verband tussen lichaamsgrootte en tolerantie gedurende de zomer en herfst, alleen in de winter bleek dat grotere steenvliegen toleranter waren dan kleinere individuen. Leggott & Pritchard (1985) vonden dat populaties van *Argia vivida* (libel) in habitats met een grote dagelijkse en jaarlijkse fluctuatie een grotere groeisnelheid en een beter aanpassingsvermogen hadden dan populaties van dezelfde soort onder meer constanter temperatuurverloop.

De kritische maximum temperatuur of letale temperatuur van een organisme zegt op zichzelf genomen niet veel over het functioneren van macrofauna als een

temperatuurverhoging van gemiddeld 5°C plaatsvindt. Het functioneren wordt meer bepaald door de interactie van sleutelfactoren temperatuur, voedselbeschikbaarheid en hydrologische parameters (Gallepp, 1977). De kritische maximum temperatuur maakt wel duidelijk dat soorten die aangepast zijn aan een kouder en meer constant temperatuurverloop, zoals Plecoptera (steenvliegen) Orthocladiinae (vedermuggen), een lager kritische maximum hebben. Ook uit onderzoek naar Crustacea blijkt dat stenotherme soorten minder tolerant zijn voor hoge temperaturen dan soorten die leven in wateren met grotere variatie in temperatuur (Hazelwood & Hazelwood, 1985).



Figuur 4.5: Een thermisch evenwichtsmodel, gebaseerd op experimentele data van de White Clay Creek, die de populatie interacties tussen bioenergetische (groei en metabole snelheid) en ontwikkelings (vruchtbaarheid en generatieduur) parameters weergeeft voor aquatische insecten waargenomen in optimale en niet-optimale thermische verloop. De relaties van de individuele componenten worden weergegeven in de afzonderlijke kwadranten, o.a. de inverse relatie tussen gewichtsspecifieke respiratie en larvale lichaams grootte in kwadrant II. Voor verdere verklaring zie tekst. (Vannote & Sweeney, 1980).

Vannote & Sweeney (1980) hebben een model opgezet om fysiologische reactie van macrofauna door een temperatuurverhoging te leren begrijpen. Het gaat dan om de relaties tussen temperatuur, individuele groei, metabolisme, reproductie potentieel en generatieduur van een sub-populatie binnen een geografische range. In figuur 4.5

worden deze relaties weergegeven. De hypothese van Vannote & Sweeney is dat de stabiliteit (mogelijkheid tot herstel door meerdere reducties van de populatie door verstoring of fluctuaties) van een sub-populatie optimaal is wanneer het lichaamsgewicht en de vruchtbaarheid is gemaximaliseerd. Ze veronderstellen hiermee dat een geografische regio waar het lichaamsgewicht en de vruchtbaarheid zijn gemaximaliseerd samenvalt met de locatie met de hoogste populatiebiomassa (optimaal thermisch verloop - lijn b figuur 4.5). Regio's die zijn verwijderd van het optimum gebied (lijn a en c figuur 4.5) zijn geassocieerd met temperatuurgebonden veranderingen in de efficiëntie waarmee de energie wordt gebruikt en ontwikkelingsprocessen en generatieduur worden uitgevoerd.

In een optimaal thermisch verloop (lijn b) is de larvale lichaamsgrootte gemaximaliseerd en geassocieerd met relatief laag gewichtsspecifieke respiratie, hoge vruchtbaarheid en intermediaire generatieduur. In koudere niet-optimale gebieden (lijn c) is de generatieduur gemaximaliseerd maar zijn lichaamsgrootte, gewichtsspecifieke respiratie en vruchtbaarheid intermediair. Juist in warmere gebieden (lijn a), eveneens niet-optimaal, is de gewichtsspecifieke respiratie (door hogere temperatuur) hoog, wat resulteert in korte generatieduur en juist kleinere individuen en lagere vruchtbaarheid.

Fysiologische gezien heeft elke factor die inwerkt op de grootte van een aquatisch insect gevolgen voor de vruchtbaarheid en de populatiedichtheid. Deze relatie geldt voor veel aquatische insecten (Vannote & Sweeney, 1980).

Sub-populaties in niet optimale gebieden worden gekarakteriseerd door een lage populatiedichtheid, kleine individuen met een gereduceerde vruchtbaarheid. De mogelijkheden van zulke populaties om gebieden te bevolken en te overleven is gereduceerd omdat door de kleinere lichaamsgrootte de vruchtbaarheid is afgenomen. Ook het competitievermogen met andere sub-populaties kan hierdoor afnemen. Theoretisch kan een sub-populatie uit een lokaal gebied verdwijnen als de vruchtbaarheid beneden een kritische waarde daalt die nodig is om natuurlijke fluctuaties in het abiotisch milieu en competitie te overleven.

Gezien vanuit de fysiologische reacties van macrofauna zullen vooral soorten en families die aangepast zijn aan koude, stabiele wateren minder kans om te overleven bij een ander temperatuurverloop. Macrofauna die vooral voorkomen in gebieden waarvan de temperatuur dynamischer is en grotere fluctuaties vertonen zullen beter een temperatuurverandering kunnen overleven.

4.6 Invloed verandering temperatuurverloop op verspreiding macrofauna

Bij een veranderend temperatuurverloop zijn er voor de verspreiding van macrofauna vier mogelijkheden:

- 1 Soorten die door een ongunstige omgeving in abundantie afnemen en worden teruggedrongen in refugia (Ward, 1976; Lehmkuhl, 1972a; Weatherley & Ormerod, 1990; Ward & Stanford, 1979);
- 2 Extinctie van soorten door het ontbreken van een geschikt temperatuurverloop (Hogg *et al.*, 1995);
- 3 Soorten die onder een veranderend temperatuurverloop geen grote wijzigingen vertonen (indifferente soorten);
- 4 Kolonisatie van nieuwe soorten uit andere ecoregio's omdat door een nieuw temperatuurverloop een nieuw habitat is ontstaan;

De verspreidingsmogelijkheden worden bij insecten die een kort adult stadium hebben of organismen die voor hun verspreiding zijn aangewezen op het water, beperkt. Ook door antropogeen landgebruik, resulterend in sterk versnipperde natuurlijke habitats, hebben populaties een beperkte verspreiding. Voor geïsoleerde lokale populaties met een hoog gedifferentieerde genetische variatie en geringe verspreidingsmogelijkheden hebben een hoog risico in bepaalde regio uit te sterven (Hogg *et al.*, 1995, Hogg & Williams, 1996). Ook soorten die op de grenzen leven van hun verspreidingsgebied hebben over het algemeen een kleinere genetische variatie en hebben daardoor een groter risico uit te sterven (Hogg *et al.*, 1995).

Voor macrofauna is het moeilijk om aan te geven welke barrières er liggen om vanuit beekecosystemen om nieuwe gebieden te koloniseren. Groepen met een groot vliegvermogen, zoals Odonata, kunnen grote afstanden afleggen, maar van macrofauna (Plecoptera, Trichoptera, Ephemeroptera) die sterk gebonden zijn aan b.v. kleinere beeksystemen, is te weinig informatie beschikbaar om de verspreidingsmogelijkheden te aan te geven. Ook is er nog weinig bekend over de snelheid van mogelijke verandering van temperatuurverloop en welke invloed dit heeft op de verspreiding van macrofauna, zowel in Nederland (waar het voorkomen van macrofauna zou kunnen afnemen tot extinctie) als in Noord- en Midden-Frankrijk van waaruit de macrofauna zouden kunnen koloniseren.

5 Conclusies

Door een veranderend klimaat kunnen grote veranderingen optreden in de levensgemeenschappen van beekmacrofauna. Als de gemiddelde jaarlijkse watertemperatuur stijgt zal in de milieu's van bronnen en grondwater afhankelijke bovenlopen de temperatuur van het uittredende grondwater stijgen.

Aan de ene kant wordt duidelijk dat macrofauna die hun levenscycli voltoeien binnen relatief geringe temperatuurwisselingen het meest kwetsbaarst zijn. Tot dergelijke kwetsbare soorten behoren Plecoptera (steenvliegen) en Orthocladiinae (vedermuggen). Deze worden vooral gevonden in beschaduwde bovenlopen. Vaak zijn deze populaties genetisch hoog gedifferentieerd en leven geïsoleerd en hebben daardoor weinig kansen om zich fysiologisch aan te passen aan een nieuw temperatuurverloop. Doordat deze populaties zijn aangepast aan stabiele koude milieu's en hierin overleven zijn ze ook minder aangewezen op verspreidingsmechanismen (o.a. vliegvermogen). Bij een stijging van de gemiddelde jaarlijkse watertemperatuur hebben ze minder mogelijkheden om andere gebieden te bereiken om te overleven. Dit betekent dat ook al zou de verandering van het temperatuurverloop geleidelijk verlopen dat de kwetsbare soorten door een gering aanpassingsvermogen toch niet in staat zijn om de populatie in stand te houden.

Soorten die leven in milieu's met een grote temperatuurvariatie zijn genetisch hieraan aangepast. Meestal hebben deze soorten goed ontwikkelde verspreidingsmechanismen om bij extreme watertemperaturen geschikte habitats te zoeken. Bij een veranderend temperatuurverloop hebben deze populaties een veel grotere kans om te overleven.

Aan de andere kant wordt duidelijk dat een verandering in temperatuurverloop niet hoeft te betekenen dat kwetsbare soorten geheel uitsterven. Uit de literatuur blijkt dat door wijzigingen in het temperatuurverloop de levenscycli van veel soorten veranderen. Dit kan zowel positieve als negatieve gevolgen hebben. Door een warmer klimaat zullen insecten een hogere groeisnelheid hebben en eerder uitvliegen. Een hogere groeisnelheid resulteert in een afname van het aantal nakomelingen per generatie. Deze afname kan gecompenseerd worden als door een verlengd groeiseizoen een extra generatie per jaar wordt voortgebracht. Wanneer voor kwetsbare soorten gedurende de zomer letale temperaturen worden bereikt en hierdoor een extra generatie uitblijft, kan het leiden tot extinctie van deze soorten.

Minder kwetsbare soorten, waaronder Coleoptera (kevers), Ephemeroptera (eendagsvliegen), Odonata (libellen) en Trichoptera (kokerjuffers), zullen tot de in aantallen uitbreidende families behoren.

Geconcludeerd kan worden dat autoecologische gegevens over de levenscycli en de temperatuurtolerantie veel inzicht kan geven over de overleving of het uitsterven van soorten in beekecosystemen. Populaties die genetisch zijn aangepast aan habitats met

een geringe temperatuurvariatie zullen in voorkomen afnemen, terwijl populaties die weinig eisen stellen aan een zekere temperatuurvariatie mogelijkheden hebben om te overleven en zelfs het voorkomen uit te breiden. Echter, voor veel macrofauna is deze kennis niet volledig of slecht voorhanden waardoor het moeilijk is aan te geven welke soorten in Nederland in voorkomen zullen afnemen of uitsterven. In tabel 5.1 is de uitsterfkans van macrofauna onder een warmer temperatuurverloop samengevat.

Tabel 5.1: *Uitsterfkans van macrofauna in relatie tot genetische differentiatie en temperatuurrange*

genetische differentiatie	temperatuurrange	
	stenotherm	polytherm
homogeen	++	+
heterogeen	-+	--

Als het temperatuurverloop in Nederland na een klimaatwijziging gelijk wordt aan het huidige verloop heersend in ecoregio 13 en soorten ook daadwerkelijk kunnen migreren dan is de grootste uitbreiding te verwachten bij de Tricladida (platwormen), Hydracarina (watermijten), Plecoptera (steenvliegen), Odonata (libellen), Coleoptera (kevers) en Heteroptera (wantsen). Kolonisatie van nieuw ontstane geschikte leefgebieden in Nederland vanuit Noord- en Midden –Frankrijk is sterk afhankelijk van het migratievermogen van iedere afzonderlijke soort. Aan de waarneming van zwerggasten blijkt dat Odonata een groot potentieel hebben om nieuwe leefgebieden te koloniseren en nieuwe populaties te vormen. Soorten met een minder groot vliegvermogen (b.v. Coleoptera) kunnen op lange termijn worden verwacht terwijl van soorten met een slecht vliegvermogen of een sterke binding aan stromende wateren het maar de vraag is of ze binnen bepaalde tijd Nederlandse leefgebieden kunnen bereiken. Ook soorten in Noord- en Midden-Frankrijk kunnen genetisch geïsoleerde populaties vormen en ook in deze ecoregio worden genetisch geïsoleerde populaties blootgesteld aan een nieuw temperatuurverloop dat de overleving in gevaar kan brengen. Migratie naar nieuw ontstane geschikte leefgebieden in Nederland wordt hierdoor bemoeilijkt. In tabel 5.2 is de kolonisatie van macrofauna bij een warmer temperatuurverloop samengevat.

Tabel 5.2: *Kolonisatiemogelijkheden van macrofauna in relatie tot vliegvermogen in het huidige en een nieuw temperatuurverloop.*

vliegvermogen	temperatuurverloop	
	huidig	nieuw
laag	--	-+
hoog	+	++

Een moeilijk te bepalen probleem is de snelheid waarmee een nieuw temperatuurverloop gaat intreden. Echter, door allerlei ingrepen in beekecosystemen en bedreigingen van de habitats van macrofauna kan er reeds een verandering hebben plaatsgevonden van levensgemeenschappen. Uit de literatuur blijkt o.a. dat het verwijderen van de beschaduwing of veranderingen in het hydrologisch verloop grote gevolgen kan hebben voor beekpopulaties. Ook in Nederland zijn de afgelopen

tientallen jaren beekcosystemen sterk aangetast (Verdonschot *et al.*, 1995) die geresulteerd kunnen hebben in nieuwe temperatuurvariaties *met als* gevolg een andere samenstelling van beekpopulaties. Deze veranderingen kunnen de (langzame) effecten van een nieuw temperatuurverloop camoufleren of zelfs overheersen.

Literatuur

- Angelier *et al.*, 1963. Les Hydracariens du Ceret; etude systematique et ecologique. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 98.
- Atkinson D., 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1-58.
- Baker R.L., Feltmate B.W., 1989. Depth selection by larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae): effects of temperature and food. *Freshwater Biology*, 22: 169-175.
- Barnes J.R., Minshall G.W., 1983. Stream ecology. Application and testing of general ecological theory. Plenum Press. New York / London.
- Beckett, 1992. Phenology of the larval Chironomidae of a large temperate nearctic river. *Journal of Freshwater Ecology*, 7(3): 303-316.
- Bennison G.L., 1975. An ecological method of classification of the Coal River in south-east Tasmania. Honours thesis, Univ. Tasmania, 1-184p.
- Beschta R.L., Bilby R.E., Brown G.W., Holtby L.B., Hofstra T.A., 1987. Stream temperature and aquatic habitat: fisheries and forestry interactions. In: *Streamside management: forestry and fisheries interactions*. Salo E.O., Cundy T.W. (ed)., University of Washington, Contribution 57.
- Beumer J.P., 1980. Hydrology and fish diversity of a North Queensland tropical stream. *Aust. J. Ecol.*, 5: 68-75.
- Boon P.J., Shires S.W., 1976. Temperature studies on a river system in north-east England. *Freshwater Biology*, 6: 23-32.
- Bos, F., Wasscher M., 1997. *Veldgids libellen*. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Botosaneanu L., 1960. Sur quelques regularites observees dans le domaine de l'ecologie des insectes aquatiques. *Ibid*, 56: 370-377.
- Brinkhurst R.O., 1959. Alary polymorphism in the Gerroidea. *J. Anim. Ecol.*, 28: 211-230.
- Britt N.W., 1962. Biology of two Lake Erie mayflies, *Ephoron album* (Say) and *Ephemera simulans* (Walker)(Ephemeroptera). *Bull. Ohio Biol. Surv.*, 1: 1-72.
- Brittain J.E., 1983. The influence of temperature on nymphal growth rates in mountain stoneflies (Plecoptera). *Ecology*, 64: 440-446.

- Brittain J.E., 1974. Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of southern Norway. *Nor. Entomol. Tiddsskr.*, 21: 135-154.
- Brown G.W., 1969. Predicting temperatures of small streams. *Water Resources Research*, 5: 68-75.
- Bullock T.H., 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 30: 311-42.
- Carpenter K.E., 1928. On the distribution of freshwater Turbellaria in the Aberystwyth district, with especial reference to two ice-age relicts. *Ibid.*, 16: 105-122.
- Carpenter S.R., Fisher S.G., Grimm N.B., Kitchell J.F., 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 119-139.
- Cereghino R., Boutet T., Lavandier P., 1997. Abundance, biomass, life history and growth of six Trichoptera species under natural and hydropeaking conditions with hypolimnetic releases in a Pyrenean stream. *Arch. Hydrobiol.*, 138(3): 307-328.
- Cobb D.G., Flannagan J.F., 1990. Trichoptera and substrate stability in the Ochre River, Manitoba. *Hydrobiologia*, 206: 29-38.
- Cobb D.G., Galloway T.D., Flannagan J.F., 1992. Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1788-1795.
- Collier K.J., 1995. Environmental factors affecting the taxonomic composition of aquatic macroinvertebrate communities in lowland waterways of Northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 29: 453-465.
- Corbet P.S., 1980. Biology of Odonata. *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 189-217.
- Coutant C.C., 1962. The effect of a heated water effluent upon the macroinvertebrate fauna of the Delaware River. *Proc. Penn. Acad. of Science*, 36: 58-71.
- Coutant C.C., 1967. Effect of temperature on the development rate of bottom organisms. In: *Biological effects of thermal discharges*, Ann. Rep. pg 11-12., Pacific N.W. Lab. U.S. Atomic Energy Comm.
- Crisp D.T., Howson G., 1982. Effect of air temperature upon mean water temperature in streams in the north Pennines and English Lake District. *Freshwater Biology*, 12: 359-367.
- Crisp D.T., Matthews A.M., Westlake D.F., 1982. The temperatures of nine flowing waters in southern England. *Hydrobiologia*, 89: 193-204.

- Cukerzis J.M., 1988. *Astacus astacus* in Europe. In: *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London. 309-340p.
- Cummins K.W., 1975. Macroinvertebrates. In: *River Ecology*. Whitton B.A. (ed)., University of California Press, Los Angeles.
- Cummins K.W., Sedell J.R., Swanson F.J., Minshall G.W., Fischer S.G., Cushing C.E., Petersen R.C., 1981. Organic matter budgets for stream ecosystems: problems in their evaluation. In: *Stream ecology. Application and testing of general ecological theory*. Barnes J.R., Minshall G.W. (ed)., Plenum Press. New York / London.
- Dale H.M, Gillespie T., 1977. Diurnal fluctuations of temperature near the bottom of shallow water bodies as affected by solar radiation, bottom color and water circulation. *Hydrobiologia*, 55: 87-92.
- Dodds G.S., Hisaw F.L., 1925. Ecological studies on aquatic insects. IV Altitudinal range and zonation of mayflies, stoneflies and caddisflies in the Colorado Rockies. *Ecology*, 6: 380-390.
- Edington J.M., Hildrew A.G., 1973. Experimental observations relating to the distribution of net-spinning Trichoptera in streams. *Verh. Int. Ver. Limn.*, 18: 1549-1558.
- Elliott J.M., 1978. Effect of temperature on the hatching time of eggs of *Ephemerella ignita* (Poda) (Ephemeroptera: Ephemerellidae). *Freshwater Biology*, 8: 51-58.
- Elliott J.M., 1987. Temperature-induced changes in the life cycle of *Leuctra nigra* (Plecoptera: Leuctridae) from a Lake District stream. *Freshwater Biology*, 18: 177-184.
- Elliott J.M., 1972. Effects of temperature on the time of hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). *Oecologia*, 9: 47-51.
- Elliott J.M., 1968. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. *Journal of Animal Ecology*, 37: 615-625.
- Elliott J.M., 1984. Hatching time and growth of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae) in the laboratory and a Lake District stream. *Freshwater Biology*, 14: 491-499.
- Ernst M.R., Beitnger T.L., Stewart K.W., 1984. Critical thermal maxima of nymphs of three Plecoptera species from an Ozark foothill stream. *Freshwater Invertebrate Biol.*, 3: 80-85.
- Fahy E., 1973. Observations on the growth of Ephemeroptera in fluctuating and constant temperature conditions. *Proc. R. Ir. Acad. Sect. B*, 73: 133-149.

Firth P., Fischer S.G. (ed), 1992. Global climate change and freshwater ecosystems. Springer-Verlag, New York.

Friesen M.K., Flannagan J.F., Lawrence S.G., 1979. Effects of temperature and cold storage on development time and viability of eggs of the burrowing mayfly *Hexagenia rigida* (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Can. Entomol.*, 111: 665-673.

Gallepp G.W., 1977. Responses of caddisflies larvae (*Brachycentrus* spp.) to temperature, food availability and current velocity. *Am. Midl. Nat.*, 98: 59-84.

Garten C.T., Gentry J.B., 1976. Thermal tolerance of dragonflies nymphs. II. Comparison of nymphs from control and thermally altered environments. *Physiol. Zool.*, 49: 206-213.

Gislason G.M., Johannson V., 1991. Effects of food and temperature on the life cycle of *Simulium vittatum* Zett. (Diptera: Simuliidae) in the river Laxa, N-Iceland. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 2912-2916.

Grimm N.B., 1993. Implications of climate change for stream communities. In: Biotic interactions and global change, Kareiva P.M., Kingsolver J.G., Huey R.B. (ed), Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Hauer F.R., Benke A.C., 1991. Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 10(2): 154-164.

Hauer F.R., Lamberti G.A. (ed), 1996. Methods in stream ecology. Academic Press, London.

Hawkes H.A., 1975. River zonation and classification. In: River Ecology, B.A. Whitton (ed), University of California Press.

Hawkins C.P., Hogua J.N., Decker L.M., Feminella J.W., 1997. Channel morphology, stream temperature, and assemblage structure of stream insects. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 16(4): 728-749.

Hazelwood D.H., Hazelwood S.E., 1985. The effect of temperature on oxygen consumption in four species of freshwater fairy shrimps (Crustacea: Anacostraca). *Freshw. Invert. Biol.*, 4(3): 133-137.

Heiman D.R., Knight A.W., 1972. Upper lethal temperature relations of the nymphs of the stonefly, *Paragnetica media*. *Hydrobiologia*, 39: 479-493.

Heiman D.R., Knight A.W., 1975. The influence of temperature on the bioenergetics of the carnivorous stonefly nymph, *Acroneura californica* Banks (Plecoptera: Perlidae). *Ecology*, 56: 105-116.

Hengeveld H.G., 1990. Global climate change: implications for air temperature and water supply in Canada. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119: 176-182.

Hetrick H.J., Brusven M.A., Meehan W.R., Bjorn T.C., 1998. Changes in solar input, water temperature, periphyton, accumulation, and allochthonous input and storage after canopy removal along two small salmon streams in Southeast Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(6): 859-875.

Higler L.W.G., 1999. De relatie tussen de macrofauna in beken en de sleutelfactoren temperatuur, substraat en hydraulica. Climate change and the vulnerability of small natural riverine ecosystems, Interim report I3.

Hildrew A.G., Edington J.M., 1979. Factors facilitating the coexistence of hypsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. *J. Anim. Ecol.*, 48: 557-576.

Hoffman A.A., Blows M.W., 1993. Evolutionary genetics and climate change: will animals adapt to global warming? In: *Biotic interactions and global change*, Ed: Kareiva P.M., Kingsolver J.G., Huey R.B., Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Hogg I.D., Williams D.D., 1996. Response of stream invertebrates to a global-warming thermal regime: an ecosystem-level manipulation. *Ecology*, 77(2): 395-407.

Hogg I.D., Williams D.D., Eadie J.M., Butt S.A., 1995. The consequences of global warming for stream invertebrates: a field simulation. *Journal of Thermal Biology*, 20: 199-206.

Hubbs C., 1972. Some thermal consequences of environmental manipulations of water. *Biol. Conserv.*, 4: 185-188.

Humpesch U.H., 1978. Preliminary notes on the effect of temperature and light conditions on the time of hatching in some Heptageniidae (Ephemeroptera). *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 20: 2605-2611.

Humpesch U.H., 1981. Effect of temperature on larval growth of *Ecdyonurus dispar* (Ephemeroptera: Heptageniidae) from two English lakes. *Freshwater Biology*, 11: 441-457.

Humpesch U.M., 1980. Effect of temperature on the hatching time of eggs of five *Ecdyonurus* spp. (Ephemeroptera) from Austrian streams and English streams, rivers and lakes. *Journal of Animal Ecology*, 49: 317-333.

Humpesch U.M., 1980. Effect of temperature on the hatching time of parthenogenetic eggs of five *Ecdyonurus* spp. and two *Rhithrogena* spp (Ephemeroptera) from Austrian streams and English rivers and lakes. *Journal of Animal Ecology*, 49: 927-937.

- Humpesch U.M., Elliott J.M., 1980. Effect of temperature on the hatching time of eggs of three Rhydrops spp. (Ephemeroptera) from Austrian streams and an English stream and river. *Journal of Animal Ecology*, 49: 643-661.
- Hynes H.B.N., 1974. *The biology of polluted waters*. Liverpool University Press.
- Hynes H.B.N., 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, 1-555p.
- Illies J., 1952. Die Molle. Faunistisch-okologische Untersuchungen an einem Forellenbach in Lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, 46: 424-612.
- Illies J., 1969. Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects, especially those from running waters. In: Fittkau E.J. *et al.* (eds), *Biogeography and Ecology in South America*, W. Junk, The Hague: 685-708.
- Illies J., 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 46: 205-213.
- Illies J., 1959. Retardierte Schlupfzeit von Baetis-Gelegen (In.s, Ephem.). *Naturwissenschaften*, 46: 119-120.
- Irons J.G. III., Oswood M.W., Stout R.J., Pringle C.M., 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, 32: 401-411.
- Jacobsen D., Schultz R., Encalada A., 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38: 247-261.
- Johnson F.A., 1971. Stream temperatures in an alpine area. *J. Hydrol.*, 14: 322-336.
- Kamler E., 1965. Thermal conditions in mountain water and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae. *Ekol. Pol. Ser. A.*, 13: 377-414.
- Kavalier M., 1981. Rhythmic thermoregulation in larval crane fly (Diptera: Tipulidae). *Canadian Journal of Zoology*, 59: 555-558.
- Khoo S.G., 1964. *Studies on the biology of stoneflies*. Unpublished Ph.D. thesis, Univ. Liverpool., Liverpool.
- Knoben R.A.E., Peeters E.T.H.M. (eds), 1997. *Eco-atlas van waterorganismen. Deel V: macrofauna: insekten*. STOWA, 97.41.
- Langford T.E., 1970. The temperature of a British river upstream and downstream of a heated discharge from a power station. *Hydrobiologia*, 35: 353-375.

Langford T.E., 1975. The emergence of insects from a British river, warmed by a power station cooling-water. *Hydrobiologia*, 47: 91-113.

Leader J.P., 1971. Effect of temperature, salinity, and dissolved oxygen concentration upon respiratory activity of the larvae of *Philanisus plebeius* (Trichoptera). *J. Insect Physiol.*, 17: 1917-1924.

Leff L.G., Vaun McArthur V., 1989. Notes on the use of wood refugia by *Physella heterostrophia* (Say) in a thermally disturbed swamp. *J. Therm. Biol.*, 14(4): 179-182.

Leggott M., Pritchard G., 1985. The effect of temperature on rate of egg and larval development in populations of *Argia vivida* Hagen (Odonata: Coenagrionidae) from habitats with different thermal regime. *Can. J. Zool.*, 63: 2578-2582.

Lehmkuhl D.M., 1974. Thermal regime alteration and vital environmental physiological signals in aquatic organisms. In: *Thermal Ecology*, Ed: Gibbons J.W., Sharitz R.R. I. National Tech Inf. Service, Conf 730505: 216-222.

Lehmkuhl D.M., 1972. Changes in the thermal regime as a cause of reduction of benthic fauna downstream of a reservoir. *J. Fish. Res. Board. Hydrobiol.*, 29: 1329-1332.

Levine J.S., 1992. Global climate change. In: *Global climate change and freshwater ecosystems*. F. P., Fischer S.G. (ed), Springer-Verlag.

Lindegaard-Petersen C., 1972. An ecological investigation of the Chironomidae (Diptera) from a Danish lowland stream (Linding A.). *Arch. Hydrobiol.*, 69: 465-507.

Macan T.T., 1960. The occurrence of *Heptagenia lateralis* (Ephem.) in streams in the English Lake District. *Wett. Leben.*, 12: 231-234.

Macan T.T., 1958. Causes and effects of short emergence periods in insects. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 13: 845-849.

Marchant R., Barmuta L.A., Chessman B.C., 1994. Preliminary study of the ordination and classification of macro-invertebrate communities from running waters in Victoria, Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 45: 945-962.

Markarian R.K., 1990. A study of the relationship between aquatic insect growth and water temperature in a small stream. *Hydrobiologia*, 75: 81-95.

Martin W.J., Gentry J.B., 1974. Effect of thermal stress on dragonfly nymphs. In: *Thermal ecology*. Gibbons J.W., Sharitz R.R. (ed), USAEC Symp. Ser. Conf. Springfield. 133-145p.

Matthews W.J., 1987. Physiochemical tolerance and selectivity of stream fishes as related to their geographic ranges and local distributions. In: Community and evolutionary ecology of North American stream fishes. Matthews W.J., Heins D.C. (ed.), University of Oklahoma Press. Norman 111-120p.

Milner A.M., 1994. Colonization and succession of invertebrate communities in a new stream in Glaciers Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology*, 32: 387-400.

Mohrig W., 1969. Die Culiciden Deutschlands. Untersuchungen zur taxonomie, biologie und ökologie der einheimischen stechmücken. Parasitologische Schriftenreihe. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 1-260p.

Morrissy N.M., 1971. Temperature relationships in small bodies of fresh water with special reference to trout streams in South Australia. *Bull. Aust. Soc. Limnol.*, 4: 8-20.

Moser D.C., Minshall G.W., 1996. Effects of localized disturbance on macro-invertebrate community structure in relation to mode of colonization and season. *The American Midland Naturalist*, 135(1): 93-101.

Mosley M.P., 1982. New Zealand river temperature regime. *Water and Soil Miscellaneous Publ. No.36*, Wellington, New Zealand. 1-87p.

Mosley M.P., 1983. New Zealand river temperatures in the braided Ashley and Rakaia rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.*, 17: 331-342.

Moulton II S.R., Beitinger T.L., Stewart K.W., Currie R.J., 1993. Upper temperature tolerance of four species of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *J. Freshw. Ecol.*, 8: 193-198.

Mutch R.A., Pritchard G., 1984. Development rates of eggs of some Canadian stoneflies (Plecoptera) in relation to temperature. *J.N.Am. Benthol. Soc.*, 5: 272-277.

Nagell B., 1977. Phototactic and thermotactic responses facilitating survival of *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) larvae under winter anoxia. *Oikos*, 29: 342-347.

Nebeker A.V., 1973. Temperature requirements and life cycle of the midge *Tanytarsus dissimilis* (Diptera: Chironomidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, 46: 160-165.

Nebeker A.V., 1971. Effect of temperature at different altitudes on the emergence of aquatic insects from a single stream. *J. Kans. Entomol. Soc.*, 44: 26-35.

Nebeker A.V., 1971. Effect of high winter water temperatures on adult emergence of aquatic insects. *Water Res.*, 5: 577-583.

Nebeker A.V., Lemke A.E., 1968. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to heated waters. *J. Kans. Ent. Soc.*, 41: 413-418.

- Oswood M.W., 1989. Community structure of benthic invertebrates in interior Alaskan (USA) streams and rivers. *Hydrobiologia*, 172: 97-110.
- Poff, 1992. Why disturbances can be predictable: a perspective on the definition of disturbance in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 11: 86-92.
- Pritchard G., 1991. Insects in thermal springs. *Mem. Ent. Soc. Can.*, 155: 89-106.
- Quinn J.M., Hickey C.W., 1990. Characterisation and classification of benthic invertebrate communities in 88 New Zealand rivers in relation to environmental factors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 24: 387-409.
- Quinn J.M., Steele G.L., Hickey C.W., Vickers M., 1994. Upper thermal tolerances of twelve New Zealand stream invertebrate species. *New Zealand J. of Marine and Freshwater Research*, 28: 391-397.
- Ray C., 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *J. Morphol.*, 106: 85-108.
- Regier H.A., Holmes J.A., 1990. Influence of temperature changes on aquatic ecosystems: an interpretation of empirical data. *Trans. of the Am. Fish. Soc.*, 119: 374-389.
- Rempel R.S., Carter J.C.H., 1987. Temperature influences on adult size, development, and reproductive potential of aquatic Diptera. *Can. J. of Fish. Aquat. Sc.*, 44: 1743-1752.
- Ridley J.E., Steel J.A., 1975. Ecological aspects of river impoundments. In: *River Ecology*, B.A. Whitton (ed), University of California Press.
- Robinson C.T., Minshall G.W., 1993. Seasonal trends and colonization patterns of macro-invertebrate assemblages in two streams with contrasting flow regime. *The Great Basin Naturalist*, 53(4): 321-331.
- Ross H.H., 1967. The evolution and past dispersal of the Trichoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 12: 169-206.
- Rossaro B., 1991. Chironomics and water temperature. *Aq. Insects*, 13(2): 87-98.
- Saltveit S.J., Bremnes T., Brittain J.E., 1994. Effect of a changed temperature regime on the benthos of a Norwegian regulated river. *Regulated rivers: research & management*, Vol 9., 93-102.
- Sephton D.H., Hynes H.B.N., 1982. The numbers of nymphal instars of several Australian Plecoptera. *Aquatic Insects*, 4: 153-166.

Sibly R.M., Calow P., Nichols N., 1985. Are patterns of growth adaptive? *J. Theor. Biol.*, 112: 553-574.

Sprules W.M., 1947. An ecological investigation of stream insects in Algonquin Park, Ontario. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, 56.

Stanford J.A., Ward J.V., 1983. Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. In: *Stream ecology. Application and testing of general ecological theory.* Barnes J.R., Minshall G.W. (ed.), Plenum Press. New York / London.

Sutcliffe D.W., Carrick T.R., Willoughby L.G., 1981. Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*. *Freshwater Biology*, 11: 133-214.

Sweeney B.W., 1976a. A diurnally fluctuating thermal system for studying the effect of temperature on aquatic organisms. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 758-763.

Sweeney B.W., 1976b. The response of aquatic insects to thermal variation. Ph.D. Thesis. University of Pennsylvania, Philadelphia.

Sweeney B.W., 1978. Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 461-477.

Sweeney B.W., Jackson J.K., Newbold J.D., Funk D.H., 1991. Climate change and the life histories and biogeography of aquatic insects. In: *Global climate change and Freshwater Ecosystems*, Firth P. & Fisher S.G. (eds), Springer-Verlag. New York.

Sweeney B.W., Schnack J.A., 1977. Egg development, growth and metabolism of *Sigara alternata* (Say) (Hemiptera: Corixidae) in fluctuating thermal environments. *Ecology*, 58: 265-277.

Sweeney B.W., Vannote R.L., 1986. Growth and production of a stream stonefly: influences of diet and temperature. *Ecology*, 67(5): 1396-1410.

Sweeney B.W., Vannote R.L., 1978. Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science*, 200: 444-446.

Sweeney B.W., Vannote R.L., Dodds P.J., 1986. The relative importance of temperature and diet to larval development and adult size of the winter stonefly, *Soyedina carolinensis* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology*, 16: 39-48.

Thibault M., 1969. Le developpement des ephemeropteres semivoltins et univoltines d'un ruisseau du Pays Basque Francais. Doctorat these Univ. Paris, 78p.

Thienemann A., 1912. Der Bergbach des Sauerland. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. Suppl., 4(2): 1-125.

Thompson D.J., 1978. Toward a realistic predator-prey model: the effect of temperature on the functional response and life history of larvae of the damselfly *Ischnura elegans*. J. Anim. Ecol., 47: 757-767.

Tobias W., Tobias D., 1981. Trichoptera Germanica. Bestimmungstabellen für die Deutschen Köcherfliegen. Teil I: Imagines. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Frankfurt.

Ulfstrand S., 1969. Ephemeroptera and Plecoptera from River Vindealven in Swedish Lapland. Ent. Tidskr. Arg., 90(3-4): 145-164.

Van den Hoek, Tj.H., Verdonschot P.F.M., Kalkman V., Reemer M., 2001. Aanzet tot codering van de Nederlandse aquatische macrofauna (nog niet gepubl.).

Vannote R.L., 1978. A geometric model describing a quasi-equilibrium of energy flow in populations of stream insects. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75: 381-384.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E., 1980. The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 130-137.

Vannote R.L., Sweeney B.W., 1980. Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the the effect of natural and modified thermal regime on aquatic insects. American Naturalist, 115: 667-695.

Vannote R.L., Sweeney B.W., 1985. Larval feeding and growth rate of the stream crane fly *Tipula abdominalis* in gradients of temperature and nutrition. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 137: 119-128.

Verdonschot P.F.M., 1998. Micro-distribution of oligochaetes in a soft-bottomed lowland stream (Elsbeek; the Netherlands). unpublished.

Verdonschot P.F.M. (red), 1995. Beken stromen. Leidraad voor ecologisch beekherstel. STOWA / Werkgroep Ecologisch Waterbeheer, subgroep Beekherstel., 95-03 / WEW-06.

Voelz N.J., Poff N.L., Ward J.V., 1994. Differential effects of a brief thermal disturbance in caddisflies (Trichoptera) in a regulated river. A. Midl. Nat., 132: 173-182.

Walker K.F., Lawson J.D., 1977. Natural stream temperature variation in a catchment. Wat. Res., 11: 373-377.

Walshe B.M., 1947. The oxygen requirements and thermal resistance of chironomid larvae from flowing and from still waters. J. Exp. Biol., 25: 35-44.

Ward G.M., Cummins K.W., 1979. Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology*, 60: 57-64.

Ward J.V., 1976. Effects of thermal constancy and seasonal temperature displacement on community structure of stream macroinvertebrates. See Ref., 54: 302-307.

Ward J.V., 1982. Altitudinal zonation of Plecoptera in a Rocky Mountain stream. *Aq. Insects*, 2: 105-110.

Ward J.V., 1985. Thermal characteristics of running waters. *Hydrobiologia*, 25: 31-46.

Ward J.V., Stanford J.A., 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 97-117.

Ward J.V., Stanford J.A., 1979. Ecological factors controlling stream zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams. See Ref., 37: 35-55.

Ward J.V., Williams D.D., 1986. Longitudinal zonation and food of larval chironomids (Insecta: Diptera) along the course of a river in temperate Canada. *Holarct. Ecology*, 9: 48-57.

Warren C.E., 1971. *Biology and water pollution control*. W.B. Saunders Company, Philadelphia 434p.

Waters T.F., 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17: 253-272.

Weatherley N.S., Ormerod S.J., 1990. Forests and the temperature of upland streams in Wales: a modelling exploration of the biological effects. *Freshwater Biology*, 24: 109-122.

Webb, B.H., Walling D.E., 1986. Spatial variation of water temperature characteristics and behaviour in a Devon river system. *Freshwater Biology*, 16: 585-608.

Whitney R.J., 1939. The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. *J. Exp. Biol.*, 16: 374-386.

Whitton B.A. (ed), 1975. *River ecology*. University of California Press, Los Angeles.
Williams D.D., 1990. A field study of the effects of water temperature, discharge and trout odour on the drift of stream invertebrates. Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada.

Winterbourn M.J., 1969. Water temperature as a factor limiting the distribution of *Potamopyrgus antipodorum* (Gastropoda-Prosobranchia) in the New Zealand thermal region. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 3: 453-458.

Wirtz H.P., Ruhm W., Oellerich J., 19?? Zur Populationsdynamik palaarktischer Kriebelmückenarten (Dipt., Simuliidae): entwicklungsdauer und driftverhalten der erstlarven. *Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, FRG.*

Wood J.R., McElravy E.P., Resh V.H., 1996. Thermal-shock tolerance of three species of aquatic insects in a northern California, geothermally influenced stream. *Pan-Pacific Entomologist*, 72(4): 227-234.

Bijlagen

1. Soorten van overgangsklasse A, B en C
2. Legenda watertypen Bijlage 1 (volgens Illies (1978))

Bijlage 1 Soorten van overgangsklasse A, B en C.

In bijlage 2 is legenda gegeven van de aanduiding met cijfers van het watertype,

Taxonnaam	Overgangsklasse A	Overgangsklasse B	Overgangsklasse C	Watertype (zie bijlage 2)
Tricladida				
<i>Amyadenium vandeli</i>		X		3
<i>Fonticola albissima</i>		X		2,3
<i>Fonticola bosniaca</i>		X		2,3
<i>Dendrocoelum collini</i>		X		1-3
<i>Dendrocoelum remyi</i>		X		2,3
<i>subtotaal</i>	0	5	6	
Mollusca				
<i>Bythinella abbreviata</i>		X		2-3
<i>Bythinella americana</i>		X		3
<i>Bythinella ferussaci</i>		X		2
<i>Bythinella bicarinata</i>		X		2
<i>Bythinella moulinsi</i>		X		2-3
<i>Marstoniopsis scholzi</i>	X			2-5
<i>Bythinella moulinsi</i>		X		2-3
<i>Pisidium hibernicum</i>	X			2-6
<i>subtotaal</i>	2	6	40	
Hirudinea				
<i>Trocheta subviridis</i>		X		1-3
<i>subtotaal</i>		1	10	
Oligochaeta				
<i>Aelosoma headleyi</i>	X			0
<i>Aelosoma tenebrarum</i>		X		0
<i>Aelosoma variegatum</i>	X			0
<i>Aelosoma tenebrarum</i>		X		0
<i>Chaetogaster palustris</i>	X			0
<i>Amphichaeta leydigii</i>	X			0
<i>Paranais frici</i>				0
<i>Homochaeta naidina</i>	X			0
<i>Specaria josinae</i>	X			0
<i>Uncinaiis uncinaiis</i>				0
<i>Nais pseudoptusa</i>	X			0
<i>Nais simplex</i>	X			0
<i>Vejdovskiiella intermedia</i>	X			0
<i>Arcteonais lomondi</i>	X			0
<i>Piquetiella blanci</i>	X			0
<i>Dero nivea</i>	X			0
<i>Pristina aequiseta</i>	X			0
<i>Pristina amphibiotica</i>	X			0
<i>Pristina bilobata</i>		X		0
<i>Pristina foreli</i>	X			0
<i>Pristina idrensis</i>	X			0
<i>Pristina menoni</i>	X			0
<i>Pristina rosea</i>	X			0
<i>Tubifex ignotus</i>	X			0
<i>Ilyodrilus templetoni</i>	X			0
<i>Limnodrilus claperedeianus</i>	X			0
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	X			0
<i>Spirosperma ferox</i>	X			0-5
<i>Spirosperma velutinus</i>	X			0
<i>Pelosclex velutinus</i>		X		0

Taxonnaam	Overgangsklasse A	Overgangsklasse B	Overgangsklasse C	Watertype (zie bijlage 2)
<i>Potomothrix hammoniensis</i>	X			0
<i>Potomothrix moldaviensis</i>	X			0-4
<i>Rhyacodrilus falciformis</i>	X			0
<i>subtotaal</i>	29	5	32	
Hydracarina				
<i>Protzia larrioui</i>		X		2
<i>Zschokkea oblonga</i>	X			3,5
<i>Tartarothyas romanica</i>	X			2,3
<i>Sperchon brevisstris</i>		X		3
<i>Sperchon longissimus</i>		X		3
<i>Nilotonia borneri</i>		X		2
<i>Lebertia bisbisetosa</i>		X		3
<i>Lebertia bracteata</i>	X			2
<i>Lebertia dubia</i>	X			2,3,5
<i>Lebertia duricoria</i>		X		3
<i>Lebertia fimbriata</i>		X		3
<i>Lebertia maglioi</i>		X		3
<i>Lebertia minutipalpis</i>		X		3
<i>Lebertia obesa</i>	X			2,3
<i>Lebertia sparsicapillata</i>		X		3
<i>Torrenticola aberrata</i>		X		3
<i>Torrenticola andrei</i>		X		1,3
<i>Torrenticola barsica</i>		X		3
<i>Torrenticola elliptica</i>		X		3
<i>Torrenticola similis</i>		X		3
<i>Torrenticola stadleri</i>		X		3
<i>Torrenticola ungeri</i>		X		3,1
<i>Hygrobates falcilaminatus</i>		X		3
<i>Atractides acutirostris</i>		X		3,1
<i>Atractides fluviatilis</i>		X		3
<i>Atractides glandulosus</i>		X		3
<i>Atractides loricatus</i>		X		3,2,1
<i>Atractides lunipes</i>		X		3
<i>Atractides nodipalpis robustis</i>		X		3
<i>Atractides polyporus</i>		X		3,2
<i>Feltria conjuncta</i>		X		1,3
<i>Feltria minuta</i>		X		2,3
<i>Feltria rubra</i>		X		3,2
<i>Nautarachna crassa</i>	X			3
<i>Ljania macilentia</i>		X		1,3
<i>Aturus fontinalis</i>	X			2,3
<i>Aturus oudemansi</i>		X		3
<i>Aturus villosus</i>		X		3
<i>Kongsbergia largaiollii</i>		X		3
<i>Momonía falcipalpis</i>		X		3,5
<i>Arrenurus munchbergi</i>		X		3
<i>subtotaal</i>	7	34	68	
Crustacea				
<i>Gammarus tigrinus</i>	X			3-6,8
<i>Orchestia gammarellus</i>		X		3,8,13
<i>Orchestia platensis</i>		X		3,4,8
<i>subtotaal</i>	1	2	6	
Odonata				
<i>Platynemis acutipennis</i>		X		3,4
<i>Boyeria irene</i>		X		3
<i>Gomphus pulchellus</i>		X		3,4
<i>Macromia splendens</i>		X		3
<i>Orthethrum brunneum</i>		X		3,5
<i>Crocothemis servilia</i>		X		3,5
<i>subtotaal</i>		6	29	

Taxonnaam	Overgangsklasse A	Overgangsklasse B	Overgangsklasse C	Watertype (zie bijlage 2)
Ephemeroptera				
<i>Metreletus hessei</i>		X		3
<i>Habrophlebia lauta</i>		X		2,3
subtotaal		2	27	
Plecoptera				
<i>Amphinemura triangularis</i>		X		3
<i>Protonemura preacox</i>		X		3
<i>Leuctra digitata</i>		X		3,4
<i>Leuctra inermis</i>		X		3,4
<i>Leuctra occitana</i>		X		3
subtotaal		5	9	
Heteroptera				
<i>Sigara venusta</i>		X		3,8
<i>Hebrus montanus</i>		X		3,13
<i>Naucoris conspersus</i>		X		3,5,6
<i>Naucoris maculatus</i>		X		3,5,6
<i>Notonecta mediterranea</i>		X		3,5,6
<i>Ochterus marginatus</i>		X		3
subtotaal		6	20	
Megaloptera				
<i>Sialis lutaria</i>			X	2,3
subtotaal			1	
Coleoptera				
<i>Hydroporus ferrugineus</i>		X		1,2,3
<i>Hydroporus obsoletus</i>		X		3
<i>Stictonectus lepidus</i>		X		3
<i>Potamonectus depressus</i>	X			3,4
<i>Agabus brunneus</i>		X		3
<i>Hydraena carbonaria</i>		X		3
<i>Hydraena cordata</i>		X		3
<i>Hydraena excisa</i>	X			1,2,3
<i>Hydraena rufipes</i>		X		3
<i>Hydraena subjuncta</i>		X		3
<i>Ochtebius difficilis</i>		X		3,8
<i>Ochtebius lobicollis</i>		X		3
<i>Ochtebius semisericeus</i>		X		3
<i>Limnebius fureatus</i>		X		3,5
<i>Elodes elongata</i>		X		2,3
<i>Dupophilus brevis</i>		X		3
<i>Limnius occidentalis</i>		X		3
<i>Oulimnius rivularis</i>		X		3
subtotaal	2	16	36	
Diptera (excl. Chironomidae)				
<i>Tipula couckeii</i>	X			3
<i>Thaumastoptera calceata</i>	X			2
<i>Pedicia rivosa</i>	X			2
<i>Pedicia straminea</i>	X			2
<i>Tricyphona schummeli</i>	X			2
<i>Dicranota subtilis</i>	X			3,13
<i>Dactylolabis transversa</i>		X		1,3,12
<i>Eloephila trimaculata</i>	X			3,13
<i>Gonomyia dentata</i>	X			3,13
<i>Symplecta hybrida</i>	X			3,13
<i>Symplecta stictica</i>	X			3,9
<i>Symplecta pilipes</i>	X			3
<i>Ormosia hederiae</i>	X			3
<i>Pericoma manicata</i>		X		2
<i>Pericoma undulata</i>		X		2,3
<i>Clytocerus saccai</i>		X		2

Taxonnaam	Overgangsklasse A	Overgangsklasse B	Overgangsklasse C	Watertype (zie bijlage 2)
<i>Aedes pullatus</i>		X		2,6,10
<i>Prosimulium avernense</i>		X		3
<i>Greniera fabri</i>		X		3
<i>Cnetha cryophila</i>	X			3
<i>Eusimulium subexcisum</i>		X		2
<i>Wilhelmia mediterranea</i>		X		3
<i>Wilhelmia salopiensis</i>		X		3
<i>Obuchovia aurocoma</i>		X		3
<i>Odagnia variegata</i>		X		3
<i>Bezzia fenestrata</i>		X		2
<i>Bezzia spinulosa</i>		X		3
<i>Palpomyia mutabilis</i>		X		2,3,6
subtotaal	13	15	103	
Chironomidae				
<i>Ablabesmyia longistyla</i>	X			3,5
<i>Krenopelopia nigropunctata</i>	X			2,3
<i>Macropelopia aducta</i>	X			2,10
<i>Macropelopia notata</i>	X			2,3
<i>Tanytus kraatzi</i>	X			3,5,6
<i>Trissopelopia longimana</i>	X			2,3,4
<i>Zavrelimyia barbatiipes</i>	X			2,3
<i>Chaetocladius dentiforceps</i>	X			2
<i>Chaetocladius suecicus</i>	X			2,3
<i>Chaetocladius vitellinus</i>	X			2
<i>Corynoneura antennalis</i>	X			3,5
<i>Cricotopus decorus</i>		X		3,5
<i>Cricotopus inserpens</i>		X		3,5
<i>Cricotopus pilitarsis</i>	X			3,5,8
<i>Diamesa insignipes</i>	X			2,3
<i>Eukiefferiella brevicarlar</i>	X			3,4
<i>Eukiefferiella clypeata</i>	X			3,4
<i>Eukiefferiella devonica</i>	X			3
<i>Eukiefferiella discoloripes</i>	X			3
<i>Eukiefferiella hospita</i>	X			3,5
<i>Heleniella ornaticollis</i>	X			3,4
<i>Heterotrissocladus marcidus</i>	X			2-5,10
<i>Heterotanytarsus apicalis</i>	X			3,5,10
<i>Limnophyes interruptus</i>		X		2,3
<i>Mesosmittia flexuella</i>		X		3,5
<i>Odontomesa fulva</i>	X			3
<i>Orthocladus fuscimanus</i>	X			3
<i>Parametriochnemus stylatus</i>	X			3
<i>Potthastia longimana</i>	X			3,5
<i>Psectrocladius pallidipes</i>		X		3
<i>Rheocricotopus effusus</i>	X			2,3,4,5
<i>Smittia pratorum</i>		X		3,13
<i>Thienemannia gracilis</i>				2-4,18
<i>Metriochnemus distylus</i>		X		2
<i>Microcricotopus bicolor</i>		X		3
<i>Cryptochironomus rostratus</i>	X			3,4
<i>Microtendipes tarsalis</i>		X		3,4,5
<i>Polypedilum albicorne</i>	X			3,5
<i>Stictochironomus maculipennis</i>	X			3,4,30
<i>Micropsectra subviridis</i>		X		2,3
<i>Paratanytarsus austriacus</i>	X			2,3,5
<i>Rheotanytarsus muscicola</i>	X			3
<i>Rheotanytarsus photophilus</i>	X			3
<i>Stempellinella saltum</i>		X		2,5
<i>Tanytarsus miriforceps</i>	X			3
subtotaal	33	11	64	
Trichoptera				
<i>Rhyacophila munda</i>		X		3

Taxonnaam	Overgangsklasse A	Overgangsklasse B	Overgangsklasse C	Watertype (zie bijlage 2)
<i>Rhycophila occidentalis</i>		X		3
<i>Glossosoma boltoni</i>		X		3
<i>Wormaldia occipitalis</i>	X			2,3
<i>Allotrichia pallicornis</i>		X		3
<i>Philopotamus variegatus</i>		X		3
<i>Plectrocnemia geniculata</i>		X		2,3
<i>Stenophylax mucronatus</i>		X		3
<i>Stenophylax vibex</i>		X		3
<i>Micropterna testacea</i>		X		3
<i>Allogamus auricollis</i>		X		3
<i>Allogamus ligonifer</i>		X		3
<i>Sericostoma flavicorne</i>		X		3
<i>subtotaal</i>	<i>1</i>	<i>11</i>	<i>78</i>	
Lepidoptera				
<i>subtotaal</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	
totaal	89	127	527	

Bijlage 2 Legenda watertypen van Bijlage 1 (volgens Illies (1978))

Soorten die het overgrote deel van hun ontwikkelingscyclus vrij doorbrengen:

- 0 algemeen in zoetwater zonder specialisatie;
- 1 grondwater, grotten;
- 2 bronnen;
- 3 boven- en middenlopen van beken (rithron);
- 4 grote laaglandbeken tot grote rivieren (potamon);
- 5 meren (stilstaande wateren algemeen);
- 6 kleine temporaire wateren, plassen en vijvers;
- 7 plantenrijke wateren;
- 8 brakwater, estuaria;
- 9 binnendijkse brakke wateren;
- 10 moerassen;
- 11 thermische wateren;
- 12 hygropetrische zones;
- 13 sompige, vochtige aarde;
- 14 diversen;

Soorten met een overwegend parasitische ontwikkelingscyclus:

- 20 algemeen ectoparasitisch
- 21 ektoparasitisch op schaaldieren;
- 22 ektoparasitisch op weekdieren;
- 23 ektoparasitisch op insecten en overige daartoe behorende dieren;
- 24 ektoparasitisch op vissen;
- 25 ektoparasitisch op volgens en overige hogere dieren;
- 26 endoparasitisch in weekdieren;
- 27 endoparasitisch in geleedpotigen en overige daartoe behorende dieren;
- 28 endoparasitisch in vissen;
- 29 ektoparasitisch in vogels en overige hogere dieren;
- 30 ektoparasitisch (minerend) in blad en stengels van waterplanten
- 31 op blad of stengels van waterplanten

