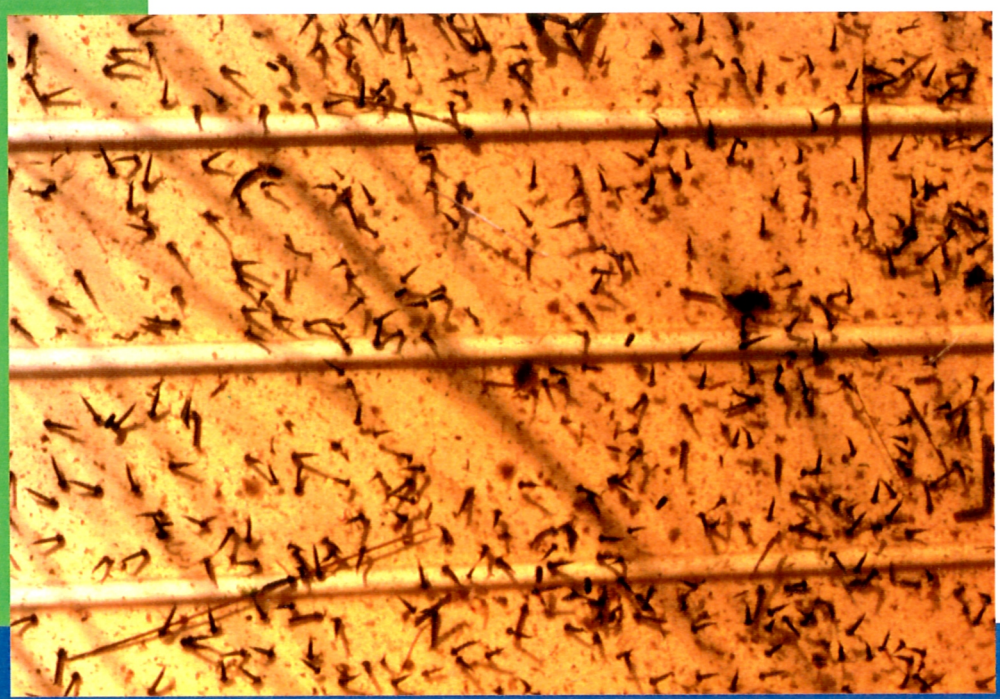
ALTERRA

RIZA

Literatuuronderzoek naar de mogelijkheden van het ontstaan van plagen door steekmuggen

L.W.G. Higler



Alterra-rapport 208, ISSN 1566-7197

WAGENINGENUR

Literatuuronderzoek naar de mogelijkheden van het ontstaan van plagen door steekmuggen

Rapport in opdracht van RIZA, afdeling WSE

Literatuuronderzoek naar de mogelijkheden van het ontstaan van plagen door steekmuggen

L.W.G. Higler

Alterra-rapport 208

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

REFERAAT

L.W.G. Higler, 2001. *Literatuuronderzoek naar de mogelijkheden van het ontstaan van plagen door steekmuggen.* Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 208. 46 blz. 1 tab.; 1 fig.; 71 ref.

Het rapport behandelt de mogelijkheden voor het ontstaan van plagen door steekmuggen (Culicidae) en knutten (Ceratopogonidae), waarbij de nadruk valt op de omstandigheden in de beneden-Delta, de uiterwaarden van de Nederlandse grote rivieren en het IJsselmeergebied. Er wordt een overzicht gegeven van de biologie van de larven en adulten. Plaagvorming wordt veroorzaakt door ongestoorde ontwikkeling van grote aantallen larven en de bereikbaarheid door adulten van de slachtoffers. Er is veel ervaring met de bestrijding van plaagvorming door steekmuggen, maar met betrekking tot knutten is bijzonder weinig bekend. Het literatuuronderzoek heeft zich daarom vooral op deze groep gericht. Er zijn tot heden 110 soorten voor de Nederlandse fauna vermeld, waarvan alleen de soorten van het geslacht Culicoides (15 soorten) mensen en vee steken. Vragen over de verblijfplaatsen en ontwikkelingsmogelijkheden van knuttelarven zijn nog niet bevredigend opgelost. De larven kunnen zowel in vochtige (veen)bodems als in oppervlaktewateren voorkomen. De adulten worden vooral als hinderlijk ondervonden in rietmoerassen en laagveenplassen. Zij verspreiden in Nederland geen ziektes, in tegenstelling tot de situatie in (sub)tropische gebieden.

Trefwoorden: Certatopogonidae, Culicidae, Knutten, Plaagvorming, Steekmuggen

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 30,00 over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 208. 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.

Alterra is de fusie tussen het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC). De fusie is ingegaan op 1 januari 2000.

Projectnummer 070-10415 [Alterra-rapport 208/IS/01-2001]

Inhoud

Samenvatting 7

1 Inleiding 9

2 Methode 11

3 Resultaten van het literatuuronderzoek 13
3.1 Steekmuggen 13
3.2 Ceratopogonidae 21

4 Verspreiding en bestrijding 33

5 Discussie 35
5.1 De kans op plagen in natuurontwikkelingsprojecten 35
5.2 Maatregelen die de kans op plagen doen afnemen 37

6 Opzet vervolgonderzoek 39

Literatuur 41

Samenvatting

Toename van het aantal natte natuurontwikkelingsprojecten in het beheersgebied van de Regionale Directie Zuid-Holland en dat van de Regionale Directie IJsselmeerpolders heeft de vraag opgeworpen of daardoor meer kans op de vorming van plagen door steekmuggen en knutten zal ontstaan. Daarom is een literatuurstudie verricht naar gegevens over plaagvorming, waarbij uitsluitend steekmuggen (Culicidae) en knutten (Ceratopogonidae) zijn betrokken. In het rapport zijn steekmuggen en knutten apart behandeld. Over steekmuggen is veel literatuur voorhanden; over knutten bleek bijna niets in Nederland bekend.

Het onderzoek geeft een overzicht van de bestaande kennis over steekmuggen en over de omstandigheden die plaagvorming doen ontstaan en waar plagen kunnen voorkomen. Knuttenlarven blijken zowel in vochtige bodems als vrijlevend in het water voor te komen. De larven zijn moeilijk te determineren, zodat de koppeling tussen larven en adulten meestal niet gemaakt kan worden. De vrouwelijke knutten van het geslacht *Culicoides* steken mensen, vogels en zoogdieren. In (sub)tropische streken brengen ze ziektes over, maar in Noord-West Europa is dat niet het geval. De larven van *Culicoides* kunnen zowel terrestrich als aquatisch leven. Er zijn geen officiele berichten over plaagvorming door knutten in Nederland, maar in moerassige streken zoals Noord-West Overijssel en het Vechtplassengebied kunnen ze erg hinderlijk zijn.

Bij de inrichting van natte natuurontwikkelingsprojecten kan door gerichte maatregelen massale ontwikkeling van steekmuggen voorkomen worden. Deze maatregelen betreffen het vermijden van plas-dras situaties in de buurt van woonkernen, zorgen voor doorstroming en het scheppen van leefomstandigheden voor predatoren van steekmuggenlarven, zoals vissen, waterkevers en hun larven.

De maatregelen om massale ontwikkeling van steekmuggen te voorkomen zijn vermoedelijk ook afdoende tegen knutten, hoewel er zeer weinig bekend is over het voorkomen in vochtige terrestrische omstandigheden. Om klachten van omwonenden van natte natuurontwikkelings-projecten in de toekomst afdoende te kunnen behandelen is nader onderzoek naar het voorkomen van knutten van het geslacht *Culicoides* in Nederland daarom gewenst.

1 Inleiding

Er worden in de beneden-Delta, de uiterwaarden van de Nederlandse grote rivieren en het IJsselmeergebied steeds meer natte en semi-natte natuurontwikkelingsprojecten uitgevoerd. Dit betreft zowel zoete als brakwatergebieden. Vooral bij moerasgebieden, waar diepe en ondiepe poelen en periodiek droogvallende wateren worden gerealiseerd, bestaat er een grote kans op voor insekten gunstige omstandigheden. Het optreden van plaagvormende insekten kan daarbij een hinderlijk nevenverschijnsel zijn.

Plaagvorming kan optreden door het massaal uitvliegen van dansmuggen (Chironomidae), die vooral voor het verkeer tot overlast kunnen zorgen, maar ook door stekende muggen en vliegen. Het is deze latste vorm van overlast die in dit rapport aan de orde komt.

Enkele directies van Rijkswaterstaat hebben hun zorg geuit over het eventueel optreden van plagen door steekmuggen in hun gebied, als er natuurontwikkelingsprojekten zullen worden uitgevoerd, waarbij voor steekmuggen (Culicidae) en knutten (Ceratopogonidae) gunstige biotopen worden gemaakt. Een bijkomende zorg is de eventuele terugkeer van malaria in Nederland. Hieraan zal in deze rapportage geen aandacht worden besteed, omdat uit onderzoek van de Landbouw Universiteit Wageningen in opdracht van de Directie Zuid-Holland van Rijkswaterstaat is gebleken dat de kans hierop, ondanks het creëren van brakwater natuurgebieden, nagenoeg nihil is (Jetten & Takken 1994, Takken et al. 1999).

Het onderzoek richt zich op de in de literatuur aanwezige gegevens over plaagvorming door steekmuggen en knutten, en de kans hierop in het beheersgebied van de Regionale Directie Zuid-Holland en eventueel in dat van de Regionale Directie IJsselmeerpolders.

2 Methode

Methode van onderzoek

Het betreft een literatuurrecherche, waarbij uitsluitend onderzoek wordt verricht naar de families Culicidae en Ceratopogonidae. Bij ALTERRA is al veel kennis en literatuur over het voorkomen, de plaagvorming en de maatregelen tegen plaagvorming van Culicidae. Deze kennis wordt in het eerste deel van dit verslag aangevuld met recente literatuur. Het zwaartepunt van het literatuuronderzoek zal zich richten op Ceratopogonidae, de knutten. Hoewel deze zeer kleine vliegjes enorm lastig kunnen zijn, is er buitengewoon weinig over bekend. De resultaten van het onderzoek zullen met betrekking tot deze groep daarom een inventariserend karakter hebben.

Databases

Er heeft een zoekactie plaatsgevonden door de bibliotheek van ALTERRA in de bestanden van ASFA, BIOSIS CCOD en AGRALIN. Zoektermen waren hierbij: Culicidae, steekmuggen, Ceratopogonidae, knutten, knazen, no-see-ums (de engelse benaming van knutten), plaag, bestrijding, uiterwaarden, temporaire wateren, West-Europa.

De respons op deze zoekactie was overweldigend. Er werden vele honderden titels gevonden. De voor ons onderzoek bruikbare bleken helaas een zeer kleine minderheid te vormen. Er was gekozen voor opgave met een korte samenvatting, zodat aan de hand hiervan een keuze kon worden gemaakt van aan te vragen artikelen met een maximum van 150.

Omdat er in de ALTERRA archieven al veel publikaties over Culicidae waren, is de aandacht voornamelijk uitgegaan naar artikelen over Ceratopogonidae en dan met name over de omstandigheden waarin de larven leven.

Andere bronnen

Er is in algemene handboeken over insekten en taxonomische werken gezocht naar gegevens over knutten. Daarnaast is de meest recente lijst van in Nederland voorkomende insekten (Orde 4) geraadpleegd om de Nederlandse soorten van Culicidae en Ceratopogonidae te vinden. Omdat er in de literatuur ook verouderde namen van soorten uit deze groepen worden gebruikt, is het overzicht in Kloet en Hincks (1976) geraadpleegd, waarin synoniemen voor de Engelse soorten worden vermeld. Deze lijst is voor de meeste soorten ook goed bruikbaar voor Nederland.

Door de North American Benthological Society wordt ieder jaar een overzicht gegeven van literatuur, gerangschikt per insektengroep. Deze opgaven van de laatste 10 jaar zijn eveneens doorgenomen voor de Ceratopogonidae. Er werden per jaar 50 à 60 publikaties genoemd en op basis hiervan hebben we eveneens aanvragen verzonden. Het betrof helaas vaak in Nederlandse bibliotheken moeilijk te verkrijgen tijdschriften, zodat deze actie betrekkelijk weinig heeft opgeleverd. Bovendien is

meer dan 95% van de artikelen van gezondheidshygiënische aard. Dit komt omdat de volwassen dieren in tropische en subtropische regionen ziektes over kunnen brengen, op mensen, maar vooral op vee. De algemene gegevens over de biologie in deze artikelen waren soms wel te gebruiken.

Ervaringen met voorgaand onderzoek

Er is veel ervaring bij ALTERRA met de bestrijding van plagen door Culicidae. Deze ervaring is toegepast bij plaagbestrijding in natuurgebieden zoals de Engbertsdijkvenen in Kloosterhaar (Verdonschot et al. 1988, Schmidt & van Haren 1988, van Haren & Verdonschot 1990, Schot & Verdonschot 1993, Verdonschot et al. 1994) en in een aantal gevallen bij vragen door gemeentes zoals Ommen, Arnhem, Zutphen (mondelinge adviezen door P. Verdonschot) en Nieuw Velp (Schmidt & ten Cate 1989). De vragen die door de gemeentes werden gesteld waren eensluidend: omwonenden klagen over overlast door steekmuggen en de gemeente wordt gevraagd om daar wat tegen te doen. Vervolgens werd aan ALTERRA het probleem voorgelegd, waarop een veldbezoek ter plaatse werd afgelegd of er werd in algemene termen advies gegeven. De resultaten van de ervaringen met het bestrijden van muggenplagen zijn vastgelegd in rapporten, die in de bibliotheek van ALTERRA te raadplegen zijn. Het is gebleken, dat bestrijding van de plagen in het algemeen door hydrologische maatregelen uitgevoerd kon worden. Daarvoor is behalve literatuuronderzoek ook veel veldwerk verricht. Het is van groot belang om ter plekke de soorten te vangen en te determineren. Er bestaat namelijk geen algemene remedie tegen alle soorten en de maatregelen die genomen moeten worden, zijn afhankelijk van de soort(en), hun vliegtijden, het milieu waarin de larven opgroeien, het aantal generaties per jaar, de afstand tot bewoning en de inrichting van de terreinen met betrekking tot het type vegetatie en watervoorziening.

3 Resultaten van het literatuuronderzoek

Er zal onderscheid worden gemaakt tussen steekmuggen en knutten. Over steekmuggen is veel meer bekend en daarom kan hierover een samenhangend verhaal worden gemaakt. Bij knutten zijn de gegevens veel meer anekdotisch en er ontbreekt veel informatie. We volstaan daar met een opsomming van wat er wel gevonden is.

3.1 Steekmuggen

Nederlandse soorten van Culicidae	
Anopheles atroparvus	van Thiel,1927
Anopheles melanoon	Hackett,1934
Anopheles messeae	Falleroni,1926
Anopheles plumbeus	Stephens,1828
Anopheles claviger	Meigen,1804
Anopheles maculipennis	Meigen,1818
Anopheles algeriensis	Theobald,1903
Mansonia	Blanchard,1901
Mansonia richiardii	Ficalbi,1889
Aedes	Meigen,1818
Aedes annulipes	Meigen,1830
Aedes detritus	Haliday, 1833
Aedes excrusians	Walker, 1856
Aedes cantans	Meigen,1818
Aedes caspius	Pallas,1771
Aedes cinereus	Meigen,1818
Aedes communis	de Geer,1776
Aedes nemorosus	Meigen,1818
Aedes dorsalis	Meigen,1830
Aedes geniculatus	Olivier,1791
Aedes flavescens	Muller,1764
Aedes leucomelas	Meigen,1804
Aedes punctor	Kirby in Richardson,1837
Aedes rusticus	Rossi,1790
Aedes sticitus	Meigen,1838
Aedes vexans	Meigen,1830
Culiseta	Felt,1904
Culiseta alakaensis	Ludlow, 1906
Culiseta annulata	Schrank,1776
Culiseta annulata subochrea	Edwards,1921
Culiseta ochroptera	Peus, 1935
Culiseta fumipennis	Stephens,1825
Culiseta morsitans	Theobald,1901
Culex	Linnaeus,1758
Culex pipiens	Linnaeus,1758
Culex pipiens pipiens	Linnaeus, 1758
Culex pipiens molestus	Forskal,1775
Culex territans	Walker, 1856
Culex torrentium	Martini, 1925
Culex modestus	Ficalbi,1890

De plaats van de verschillende geslachten van steekmuggen in de systematiek van het dierenrijk is hieronder weergegeven (Mohrig 1969). Iedere soort hoort tot een bepaald geslacht (genus). De soortsnaam wordt geschreven als de geslachtsnaam met daarachter de naam van de soort. De auteur van een soort wordt in de officiële literatuur achter de soortsnaam gezet met daarbij het jaartal waarin de soort is beschreven. *Culex pipiens* Linnaeus, 1758 betekent derhalve, dat Linnaeus in 1758 een publikatie heeft geschreven, waarin hij deze soort voor het eerst heeft omschreven en onderscheiden van andere soorten van het geslacht *Culex*. De geslachten worden ondergebracht in families, of soms subfamlies, die weer in subordes of ordes zijn samengevoegd. In het geval van *Culex pipiens* is de hogere indeling die van de subfamilie Culicini, die samen met de subfamilie Anophelini de familie Culicidae vormen. Alle zogenaamde steekmuggen horen tot deze familie. Het zijn muggen (de suborde Nematocera), die met de vliegen de grote orde van de Diptera vormen. Er komen zo'n 3000 soorten vliegen en muggen in Nederland voor, die tesamen tot de subklasse der insekten horen. Het is gebruikelijk om de namen van de geslachten en soorten cursief te schrijven.

Classificatie volgens Mohrig (1969).

Klasse	Arthropoda (geleedpotigen)
Subklasse	Insecta (insekten)
Orde	Diptera (muggen en vliegen)
Suborde	Nematocera (muggen)
Familie	Culicidae (steekmuggen)
Subfamilie	Anophelini
Genus	*Anopheles*
Subfamilie	Culicini
Genera	*Culex*
	Aedes
	Culiseta
	Mansonia

Inleiding

De familie der Culicidae komt over de hele wereld voor en is met ongeveer 3000 soorten vertegenwoordigd (WHO 1967). In heel Europa komen 92 soorten voor, ongeveer 3.5 % van het totale soortenbestand (Illies 1978) en in Nederland zijn 35 soorten waargenomen volgens het meest recente overzicht van Orde 4 (1999). Het onderzoek aan culiciden richtte zich in de eerste helft van deze eeuw op de relatie tussen de autecologie van massaal voorkomende culiciden en de verspreiding van ziekten, met name malaria en gele koorts (Wesenberg-Lund 1920/21, Marshall 1938, Natvig 1948). Later heeft het onderzoek aan culiciden zich vooral gericht op het massaal voorkomen van de steekmuggen (daarmee het ontstaan van plagen) en de bestrijdingsmethoden (Service 1971a, Franz & Krieg 1972, Peus 1975, Havelka 1978, Fritz & Heimer 1981, Kriegerowski 1980). In de gematigde zone zijn de Aedes-soorten de belangrijkste plaagvormende steekmuggen (Mohrig 1969, Service 1971a). Om te begrijpen hoe een steekmuggenplaag ontstaat is kennis nodig van de relatie tussen het milieu en de ecologie van de veroorzakende soort(en) en wel van elk stadium: ei, larf, pop en adult (WHO 1967, Service 1971a). Volgens de WHO is informatie nodig over tijdreeksen met aantallen eieren, larven, poppen en adulten in relatie tot de milieuvariabelen. Veranderingen in aantallen kunnen dan worden

gerelateerd aan veranderingen in het milieu (WHO 1967), een correlatieve benadering. De levenscyclus van steekmuggen omvat een aquatische en een terrestrische fase. Steekmuglarven en -poppen leven vrijzwemmend in de waterkolom. De adulten vliegen en leven terrestrisch. Voor de eieren is dat per groep verschillend. De eieren worden op het wateroppervlak afgezet als drijvende vlotjes (genera *Mansonia, Culiseta annulata, Culex*) of afzonderlijk (genus *Anopheles*). De eieren kunnen ook semi-aquatisch of terrestrisch worden afgezet (genus *Aëdes, Culiseta* (subgenus *Culicella*)). Ecologisch geldt in het algemeen dat culiciden zich in kleine, stilstaande, ondiepe wateren ontwikkelen.

Adulten

- Gedrag

Bij het gedrag van de volwassen muggen speelt visuele waarneming een hoofdrol. Dit heeft betrekking op de respons op lichtsterkte en lichtintensiteit en de localisatie van objecten. Bovendien is visuele waarneming zowel van belang bij de paring, de verspreiding, de voedselvlucht, de locatie van een nectarbron of een gastheer, als ook bij het vinden van plaatsen om te rusten, om eieren af te zetten en om te overwinteren. In het bijzonder worden migratie, verspreiding en voedselvlucht begonnen als respons op verschillen in lichtintensi-teitniveaus, terwijl de orientatie bepaald wordt door visuele localisatie (Allan et al. 1987).

- Voeding

De adulten (beide seksen) voeden zich met nectar, met name in koudere perioden om te kunnen overleven (Wesenberg-Lund 1920/21, Natvig 1948). Consumptie van nectar verlengt het leven van de individuen (Wesenberg-Lund 1943).

- Paring

Voorafgaand aan de paring kunnen mannelijke adulten (soortspecifieke) zwermen vormen. Elke soort zwermt ruimtelijk gescheiden van andere soorten. De oriëntatie vindt plaats in relatie tot een zogenaamd baken, bijvoorbeeld een boom of bosrand (Downes 1969). Het zwermen vindt plaats nabij de larvale habitat, aangezien de mannelijke adulten geen grote afstanden afleggen (Peus 1951a). De mannelijke adulten produceren een soortspecifieke geslachtsgeur en een specifieke vliegtoon die de vrouwelijke adulten aantrekt (Peus 1951a). De paring vindt plaats in de lucht als de vrouwelijke adult een zwerm invliegt en duurt slechts enkele seconden. Paringen zonder zwermen komen echter ook voor (Peus 1951a). De vrouwelijke adult paart één (Marshall 1938) of meer malen (Clements 1963). Na de paring sterven de mannelijke adulten (Peus 1951a); ze hebben daardoor een kortere levensduur dan de vrouwelijke (Wesenberg-Lund 1943).

- Steekactiviteit

Steekmuggen ontlenen hun naam aan het feit dat de vrouwelijke adulten mens en dier steken om bloed te zuigen. De vrouwelijke adulten zuigen een of meer malen bloed van een gastheer. Het bloed is nodig voor de rijping van de eieren (Marshall 1938, Natvig 1948, Peus 1951a, Mohrig 1969). Peus (1951a) noemt dit temporair parasitisme. Niet bij alle soorten is een bloedmaaltijd een strikte vereiste voor de eirijping (Marshall 1938, Mohrig 1969). Pas twee tot drie weken nadat de vrouwtjes zijn uitgekomen wordt bloed gezogen (Wesen-berg-Lund 1920/21). Er wordt bloed gezogen van zoogdieren, reptielen en jonge vogels (Natvig 1948, Service 1968). Bij het steken wordt speekselkliersecreet in de huid gebracht. De reactie hierop varieert van geen reactie,

bult- of blaasvorming van variabele duur tot langdurig oedeem. Aard en sterkte van de reactie kunnen met leeftijd van de gastheer en per steek variëren (Peus 1951a).
Vrouwelijke adulten zijn meestal actief in de schemering en nacht, in open en bedekt terrein (Service 1971b, Franke 1981). Bepalende factoren zijn hierbij lichtsterkte, windsnelheid, temperatuur en luchtvochtigheid (Dix 1972b, Franke 1981). Windsnelheden van 1,5 m/s beperken het vliegen, bij 3 m/s wordt niet meer gevlogen (Skierska 1965). De steekactiviteit is vooral hoog op dagen met hoge luchtvochtigheid, hoge temperatuur en (min of meer) lage luchtdruk (Wesenberg-Lund 1920/21). Vrouwelijke adulten benaderen hun gastheer na visuele waarneming. Andere zintuigen spelen pas een belangrijke rol op het moment dat de adulten in de directe omgeving van een gastheer zijn. Dit blijkt onder andere uit hoge activiteit van vrouwelijke adulten bij volle maan (Moncadsky 1951, Skierska 1965). Vermoedelijk is de zichtbaarheid van de gastheer (en gastvrouw) dan groter dan op donkere avonden en nachten. Service (1971b) onderstreept de rol van geurstimuli bij de localisatie van een gastheer. Volgens Hocking (1971) verhoogt een combinatie van visuele stimuli met andere aanwijzingen zoals geur, warmte en vocht, het attractieniveau en bevordert dit het landen op een slachtoffer en de initiatie van bloedzuiggedrag. De attractiviteit van de mens wordt naast lichaamstemperatuur en geurstoffen ook bepaald door het uitgeademde kooldioxide (Voorhoeve 1969). Kleuren met een lage intensiteit zijn aantrekkelijk: blauw, zwart en rood. Wit en geel zijn minder aantrekkelijk (Allan et al. 1987).

- Habitat (rustplaats)

Overdag is het steekgedrag in hoofdzaak beperkt tot bedekte terreinen (bossen en kleine kreupelbosjes) waar de adulten rusten tussen de vegetatie. Enkele soorten rusten meer in open grasland (Service 1971b). Bij de selectie van rustplaatsen overdag is er een voorkeur voor donkere oppervlakken: andere belangrijke factoren zijn temperatuur, vochtigheid, openheid van het landschap (wind) en de positie ten opzichte van de larvale habitats (Skierska 1965, Allan et al. 1987).

- Ovipositie

De eiafzetting vindt plaats op het wateroppervlak of aan de rand van de larvale habitat in de modder en/of strooisellaag (Service 1971a). In het laatste geval wordt de keuze van de lokatie beïnvloed door licht, vegetatie, vochtigheid en chemische samenstelling van het substraat (Clements 1963). Het aantal eieren varieert sterk van enkele tot circa 300. Dit is afhankelijk van de soort, de grootte van de vrouwelijke adulten en de hoeveelheid bloedvoeding. Deze factoren bepalen het totaal aantal eifollikels in de ovaria en het aantal rijpende follikels voor een legsel (Marshall 1938).
Direct na ovipositie zijn de eieren eerst wit, maar verkleuren in ongeveer 40 minuten tot zwart. De eerste zes tot acht dagen na ovipositie zijn de eieren, afgezet op een vochtige bodem, gevoelig voor verdroging (Mohrig 1969). Daarna doorstaan deze tot op zekere hoogte droogte (Service 1971 a).
Afhankelijk van de klimatologische omstandigheden kan het eistadium van de op vochtig tot droge bodem afgezette eieren variëren van enkele weken tot enkele jaren (Mohrig 1969, Kriegerowski 1980). Deze eieren kunnen in diapauze gaan (Service 1971a). Dit gebeurt bij univoltiene soorten reeds in de zomer en duurt tot aan het volgend voorjaar. De plurivoltiene soorten hebben synchrone generaties daar het water vaak over grotere oppervlakken gelijktijdig stijgt (stijgende waterstand, neerslagrijke periode). Hierdoor begint de eiontwikkeling gelijktijdig en wordt de

populatie gesynchroniseerd. De eieren komen uit als ze gedurende voldoende tijd, meestal enkelen dagen, in contact zijn geweest met water (Marshall 1938). Het eistadium van de drijvend afgezette eieren duurt enkele dagen (Peus 1951). Deze snelle ontwikkeling geldt voor de plurivoltiene soorten die als vrouwtje of als larve de winter zijn doorgekomen.

- Fenologie

De plaatselijke soortensamenstelling is meer een gevolg van de (toevallige) keuze van de ovipositielocatie dan van de overlevingsmogelijkheden van de larven (Macan 1961, Clements 1963). De atmosferische condities van een jaar zijn van beslissende invloed op de abundantie van de onderzochte populatie, de structuur en de periode van voorkomen in het seizoen (Skierska 1965). In natte zomers kunnen adulten langer blijven leven, zodat voorjaarssoorten in augustus nog kunnen voorkomen (Wesenberg-Lund 1920/21). Het aantal generaties per jaar varieert van één tot meer (onder andere Mohrig 1969, Peus 1951a). Bij plurivoltiene soorten zijn de generaties niet gesynchroniseerd behalve bij soorten uit het geslacht *Mansonia.* Bij univoltiene en soorten uit het geslacht *Aedes* lopen de generaties wel synchroon. Overwintering van een soort kan plaats vinden als adult, larve of ei (Peus 1951a, Mohrig 1969, Service 1971a). Veel *Aedes*-soorten overwinteren facultatief als ei of larve. Voor de larvale ontwikkeling is de totale neerslag in de winter belangrijk indien als ei wordt overwinterd (Federova 1976).

Larven

- Gedrag

De larven zijn zeer tolerant voor variaties in de chemische samenstelling van het water. De belangrijke milieufactoren zijn pH (zuurgraad), saliniteit en concentraties van organische stoffen (Clements 1963, Mohrig 1969). De larven hebben vier stadia, elk eindigend met een vervelling (Wesenberg-Lund 1920/21, Mohrig 1969, Peus 1951a). De plurivoltiene soorten voltooien deze ontwikkeling onder gunstige omstandigheden in twee tot drie weken . De duur van het larvale stadium is afhankelijk van de soort, de temperatuur, de hoeveelheid water en de aanwezige voeding in het habitat (Peus 1951a, Ameen & Iversen 1978). De larven zijn zwaarder dan water (Peus 1951a) en moeten daarom actief naar het wateroppervlak bewegen. Bij verstoring laten ze zich zinken.

Vanaf het tweede stadium ademen de larven door middel van een sifon (ademhoorntje) atmosferische lucht, met uitzondering van Mansonia., die zuurstof onttrekt aan de luchtkanalen van waterplanten (Mohrig 1969, Peus 1951a). Lage zuurstofgehalten beïnvloeden de larven dan ook niet of nauwelijks (Kriegerowski 1980). In het eerste stadium is de larve wel gevoelig omdat dan huidademhaling wordt toegepast.

- Voeding

De voeding van de larven bestaat uit micro-organismen, afgestorven planten-resten (detritus) (Kriegerowski 1980) of algen (Fritz & Heimer 1981). Larven van *Anopheles, Culiseta* (subgenus *Culicella*) en *Culex* hangen aan het wateroppervlak of waterplanten en filtreren met de mondborstels partikels (zwevend dierlijk en plantaardig plankton) uit het water ('filter feeding') (Wesenberg-Lund 1920/21, Wallace & Merritt 1980). Larven van *Aedes* en *Culiseta* (subgenus *Culiseta*) verzamelen het voedsel door stevig substraat (bijvoorbeeld de bodem of een plantenstengel) af te borstelen ('browsers') (Surtees

1959). Verschillende soorten van een genus in eenzelfde habitat voeden zich met hetzelfde materiaal (Hinman 1930, Ameen & Iversen 1978).

- Habitat

Door onder andere luchtademhaling zijn culiciden aangepast aan een grote dynamiek van milieuvariabelen (bijvoorbeeld temperatuurswisseling, uitdroging, organische verontreiniging, wisselend zuurstofgehalte, wisselend chloridegehalte) in tegenstelling tot veel potentiële predatoren. Culiciden zijn daardoor typisch voor storingsmilieus. Dit betekent dat culiciden in het algemeen een lage concurrentiekracht bezitten. Hun snelle ontwikkeling in afwezigheid van predatoren duidt op een r-strategie. Een ander kenmerk van deze r-strategen is de mogelijkheid tot massale ontwikkeling. Culicidenpopulaties kunnen tot grote dichtheden uitgroeien, tot meer dan 50.000 larven per vierkante meter (Kriegerowski 1980). Typische habitats zijn sloten, greppels, poelen, moerassen, tonnen en met water gevulde boomgaten (Service 1971a). De watermassa is in de regel beperkt. De temperatuur bereikt snel hoge waarden die de larvale ontwikkeling versnellen, zodat onder gunstige omstandigheden verschillende generaties per jaar kunnen optreden (Peus 1975). De larven zijn zeer gevoelig voor stroming (Fritz & Heimer 1981). Tabel 1 geeft een indeling naar habitat. Naast een simpele indeling in brak en zoet water (Mol 1984) is een verder gaande indeling in habitats volgens Illies (1967) opgenomen. Dit geeft een gedifferentieerd beeld van de plaatsen waar de verschillende soorten van steekmuggen bij voorkeur verblijven. Er blijkt ook uit dat sommige soorten zoals *Culex pipiens* in zeer verschillende habitats gevonden kunnen worden, terwijl andere zoals *Aedes geniculatus* een zeer gespecialiseerde levenswijze hebben. Bijna alle soorten kunnen bij natuurontwikelingsprojecten verwacht worden: sommige alleen bij brakwater projecten zoals *Anopheles atroparvus, Aedes dorsalis* en *Culiseta annulata subochrea.*

Tabel 1. Nederlandse culiciden met een habitat-indicatie

	Mol 1984	Illies 1967
Àedes annulipes	4	6a,10a,13,15
Atroparvus	2/4	6,8,9,13
Cantans	4	6,10,13,14a
Caspius	2/4	6a,8,9,13,15
Cinereus	4	6,10a,13,14a,15
Claviger	4	2,3,6,13,14
Communis	4	6a,13
Dorsalis	2/4	8,9
Flavescens	2/4	6,8,9,10a,13,15
Geniculatus	4	7
Leucomelas	2/4	6a,9,13,15
Maculipennis	4	6,10a,13,14a
Melanoon	4	6,10,13a,14a
Messeae	4	6,10a,13,14a
Plumbeus	4	7
Punctor	4	6a,10,13
Rusticus	4	6,13
Stictus	4	6a,15
Vexans	4	6a,13,15
Anopheles atroparvus	2/4	6, 8, 9, 13
Claviger	4	2, 3, 6, 13, 14
Maculipennis	4	6, 10a, 13, 14a
Melanoon	4	6, 10, 13a, 14a
Messeae	4	6, 10a, 13, 14a
Plumbeus	4	7
Mansonia richardii	4	6b,10a,14
Culex modestus	4	6,13
Pipiens	4	3b,6,8,9,10a,13,14,15,17,18
Culiseta annulata	4	3b,6,8,9,10a,13,14,15,17,18
Fumipennis	4	6,10a,13
Morsitans	4	6,10a,13
Annulata subochrea	2/4	8,9
Silvestris/ochroptera		10,13

Legenda: Mol 1984:
2: brak water
4: stilstaand zoet water (eventueel langzaam stromend)

Legenda: Illies 1967:
3b: overblijvende plassen in droogvallende beken en rivieren
6a: kleine temporaire wateren (poeltjes, putten, sporen,greppels)
6b: grotere temporaire wateren (poelen, sloten, vijvers)
7: 'fytotelmen' (plantenwateren zoals boomholten)
8: brakke kustwateren, estuaria
9: stagnante brakke binnenwateren
10a: eu- tot mesotrofe veenmoerassen
10b: oligo- tot dystrofe veenmoerassen
13: dras-moeras, met vrijstaand water
14a: open verlandingszone van plassen en meren
14b: riet-, biezen-, lisdodde-zones van plassen en meren
15: overstromingsplassen in beek- en rivierdalen

16: 'lithotelmen' (restplasjes op rotsen)
17: anthropogene waterpartijen (regentonnen, blikjes, autobanden, dakgoten, enz.)
18: organisch verontreinigde wateren

Poppen

- Gedrag

De poppen zijn lichter dan water waardoor ze meestal tegen het wateroppervlak hangen en daar atmosferische lucht ademen met behulp van ademhoorntjes op de thorax, met uitzondering van *Mansonia* sp. die zuurstof onttrekt aan luchtkanalen van waterplanten. Bij verstoring vluchten ze actief (in tegenstelling tot de larven) naar diepere waterlagen; na korte tijd verschijnen de poppen echter weer aan het wateroppervlak (Peus 1951a). De poppen zijn niet bestand tegen stroming (Fritz & Heimer 1981). De duur van het popstadium varieert van drie tot vijf dagen (Wesenberg-Lund 1920/21,1938) en kan verlengd worden tot tien dagen (Marshall 1938) of meer dan drie weken (Wesenberg-Lund 1920/21) als gevolg van lage temperaturen.

- Voeding

De poppen voeden zich niet.

- Habitat

Voor het habitat geldt hetzelfde als beschreven bij de larven.

- Emergentie

De adulten emergeren (ontpoppen) aan het wateroppervlak uit de opengebarsten pophuid. Dit duurt zeven tot acht minuten. Een voorwaarde hierbij is een onbeweeglijk wateroppervlak zonder golfslag (Peus 1951a). Wanneer het larvale habitat bijna is uitgedroogd, kunnen de adulten nog op de vochtige bodem uit de pophuid emergeren (Fritz & Heimer 1981). De mannelijke adulten emergeren een tot twee dagen voor de vrouwelijke (Mohrig 1969) en zijn na 12 tot 24 uur in staat tot paring (Marshall 1938). Voor de uitharding en rijping zijn echter volgens Peus (1951a) enkele dagen nodig. Op de tweede dag na de emergentie is de steeksnuit van de vrouwelijke adulten voldoende uitgehard (Marshall 1938).

Ecologische relaties

Culiciden vormen een wezenlijk deel van de levensgemeenschap in kleine en ondiepe wateren. Zij voeden zich met voornamelijk particulair organisch materiaal en worden gegeten door allerlei predatoren. Omdat er veel eieren gelegd worden, kunnen culiciden zich in grote aantallen ontwikkelen bij afwezigheid van predatoren. Dit gebeurt in omstandigheden die voor veel andere soorten ongeschikt zijn omdat het water droogvalt of te sterke wisselingen van zuurstof, zoutgehalte of zuurgraad optreden. Predatoren in een permanent water of een permanent water in verbinding met een relatief klein temporair water houden de populatie van steekmuglarven klein (Havelka 1978). Predatoren zijn vissen, amfibieën, waterwantsen zoals Hydrometridae, Notonectidae en Gerridae, waterkevers van de familie Dytiscidae, andere muggen en vliegen, kreeftachtigen (Wesenberg-Lund 1920/21, Kriegerowski 1980) en vogels die de volwassen muggen eten, bijvoorbeeld de kwikstaart (Fritz & Heimer 1981). Dolichopodidae (roofvliegen) prederen op emergerende adulten, spinnen op adulten (Service 1972). Iversen (1971) vond als belangrijkste predator op *Aedes communis*, de kever *Colymbetes fuscus*.

In het algemeen is de mortaliteit bij de aquatische stadia hoog. Het opdrogen van de larvale habitat is waarschijnlijk een belangrijke mortaliteitsfactor, maar milieufactoren kunnen niet alleen verantwoordelijk zijn voor de zeer hoge mortaliteit. Mogelijk spelen hier inter-specifieke factoren (predatie) een rol (Wiberg-Larsen 1978).

3.2 Ceratopogonidae

In het overzicht zijn, in tegenstelling tot het overzicht van Culicidae, opmerkingen over het habitat en het voedsel van de adulten opgenomen. Omdat er zo weinig bekend is van de meeste soorten wordt dit hier per soort vermeld.

Nederlandse soorten van Ceratopogonidae

Ceratopogonidae	beschreven door	literatuur over habitat of prooi	larvenhabitat	prooi van de adulten
Macropeza	Meigen,1818			
Macropeza albitarsis	Meigen,1818			
Probezzia	Kieffer,1906			
Probezzia venustus	Meigen,1818			
Probezzia seminigra	Panzer,1798	Poepperl	beek	
Bezzia	Kieffer,1899			
Bezzia albipes	Winnertz,1852			
Bezzia annulipes	Meigen,1830	Lindner	stistaande/langzaam stromende wateren.	
		Poepperl	beek	
Bezzia bicolor	Meigen,1804			
Bezzia brehmiana	Kieffer,1924			
Bezzia curtiforceps	Goetghebuer, 1929			
Bezzia danica	Kieffer,1915	Lindner		
Bezzia xanthocephala	Goetghebuer,1911	Lindner	greppels/meerlitoraal	
Bezzia flavicornis	Staeger,1839	Poepperl	beek	
Bezzia gracilis	Winnertz,1852			
Bezzia winnertziana	Kiefer,1919			
Bezzia nobilis	Winnertz,1852			
Bezzia ornata	Meigen,1830	Lindner	stailstaande/langzaam stromende wateren	
Bezzia rubiginosa	Winnertz,1852			
Bezzia signata	Meigen,1804	Lindner	moerasoever	
Bezzia solstitialis	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	flab, oeverzone op Potamogeton,	
		Lindner	littoraal van meren en venen	
		Caspers	oever van bosbeekje	
Palpomyia	Meigen,1818	Lindner	stilstaand/langzaam stromend water, meeroevers, bronnen, brak water	
Palpomyia aterrima	Goetghebuer,1921			
Palpomyia distincta	Haliday,1833	Havelka & Caspers	bronnen (mos), beek, natte bodem	
		Caspers		
Palpomyia edwardsi	de Meijere, 1946			
Palpomyia flavipes	Meigen,1804	Havelka & Caspers	bronnen, beken, plassen, sloten,	Neuroptera, Ephemeroptera
		Lindner	meren.	
		Poepperl	beek.	
		Caspers	oever van bosbeekje	
Palpomyia semifumosa	Goetghebuer,1922	Colyer & Hammond		Ephemeroptera

Palpomyia fulva	Macquart,1826			
Palpomyia laticollis	Goetghebuer,1922			
Palpomyia lineata	Meigen,1804	Lindner	poelen en sloten	
Palpomyia csikii	Remm,1981			
Palpomyia longicornis	Kieffer,1919			
Palpomyia nigripes	Meigen,1830			
Palpomyia quadrispinosa	Goetghebuer,1920			
Palpomyia rufipes	Meigen,1818			
Palpomyia serripes	Meigen,1818	Havelka & Caspers	sloten, plassen, poelen, beken,	
		Caspers	bosbeekoever	
Palpomyia spinipes	Panzer,1806			
Palpomyia tibialis	Meigen,1818			
Serromyia	Meigen,1818			
Serromyia atra	Meigen,1818			
Serromyia femorata	Meigen,1804	Havelka & Caspers	stromende en stil-staande wateren/mos oever van bosbeekje	insekten, Chironomidae
		Caspers		
Serromyia morio	Fabricius,1775	Havelka & Caspers	bron- en bodemmos voorkeur stilstaand w oever van bosbeekje	
		Caspers		
Serromyia nitens	Goetghebuer, 1920			
Serromyia spinosipes	Kieffer, 1919			
Sphaeromias	Curtis,1829			
Sphaeromias candidatus	Loew,1856			
Sphaeromias fasciatus	Meigen,1804	Lindner	mos in vijvers	
		Poeperl	beek	
Sphaeromias goetghebueri	Meijere,1946			
Sphaeromias miricornis	Kieffer, 1919			
Sphaeromias pictus	Meigen,1818			
Mallochohelea	Wirth,1962			
Mallochohelea inermis	Kieffer,1909			
Mallochohelea nitida	Macquart, 1826			
Clinohelea	Kieffer,1917			
Clinohelea unimaculata	Macquart,1826			
Stilobezzia	Kieffer,1911			
Stilobezzia flavirostris	Winnertz,1852			
Stilobezzia gracilis	Haliday,1833	Havelka & Caspers; Lindner	krenal en rhitral; bronnen, soms sterk ijzerhoudend	Chironomiden
		Caspers	oever van bosbeekje	
Stilobezzia ochracea	Winnertz,1852			
Monohelea	Kieffer,1917			
Monohelea copiosus	Winnertz, 1852			
Monohelea leucopeza	Meigen,1804	Havelka & Caspers	meerlittoraal, rhitral, sloten, vijvers	bloemen, insekten?
		Caspers	oever van bosbeekje	
Ceratopogon	Meigen,1803			
Ceratopogon communis	Meigen,1804			
Ceratopogon crassinervis	Goetghebuer,1920			
Culicoides	**Latreille,1809**			**gewervelden**
Culicoides chiopterus	Meigen,1830	Havelka & Caspers	stilstaande en stromende wateren: slijk. Bosbeekje	gewervelden bv koeien
		Caspers Boorman		vee en schapen april-oktober
Culicoides fascipennis	Staeger,1839	Boorman		mei-september
Culicoides impunctatus	Goetghebuer,1920	Havelka &	bronnen, beken,	schaap, koe en

		Caspers	moeras, venen	vooral
			oever van bosbeekje	**mensen**
		Caspers		
		Boorman		mei-oktober
		Kettle	Sphagum	
		Stuart et al.	algemeenste soort in Schotland	
		Blackwell & King	hoogveenbodem in de bovenste 2-5 cm	
Culicoides nubeculosus	Meigen,1830	Colyer & Hammond; Lindner	zout water in het binnenland	paarden
		Boorman		mei-oktober
		Mair & Blackwell	agarische gebieden	**mensen**
		Stuart et al.	Schotland	vee
Culicoides obsoletus	Meigen,1818	Havelka & Caspers; Lindner	rottende planten, paddestoelkweken, boomholten, moerassen, vijvers, bronnen, beken	alle soorten gewervelden. **Mensen**. veroorzaakt paardenziekte
		Caspers	oever van bosbeekje	
		Boorman		maart-december
Culicoides festivipennis	Kieffer,1914	Lindner	laaglandbeekje	
Culicoides kibunensis (synoniem van C. cubitalis)	Tokunaga, 1937	Havelka & Caspers	bronnen, beken, plassen	vogels, andere gewervelden mensen??
		Caspers	oever van bosbeekje	paarden,
		Boorman		vogels
				april-september
Culicoides arcuatus	Winnertz,1852			
Culicoides pictipennis	Staeger,1839	Lindner	poelen	
		Boorman		vogels/maart-september
Culicoides pulicaris	Linnaeus,1758	Havelka & Caspers; Lindner	venen, vijvers, meer-littoraal, beekbodem, brak en zout water	runderen, paarden **mensen**
		Caspers	oever van bosbeekje	
		Boorman		april-november
Culicoides minutissimus	Zetterstedt,1855	Boorman		juni-juli
C. pallidicornis komt niet op de Nl lijst voor: wel Nl?	Kieffer, 1919	Havelka & Caspers	stromende en stilstaande wateren	koeien,minder agressief voor **mensen**
			oever van bosbeekje	
		Caspers		
Culicoides pumilus	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	bronnen, beken, riviertjes en efemere watertjes	waarschijnlijk niet op mensen
			oever van bosbeekje	
		Caspers		
Culicoides punctatidorsum	Kieffer,1924	Lindner	zoute sloten	
Culicoides punctatus	Meigen, 1804	Boorman		april-november
Culicoides salinarius	Kieffer,1914	Lindner	zoute sloten en	
		Boorman	bronnen	mei-augustus
Culicoides vexans	Staeger,1839	Boorman		april-juli
Dasyhelea	Kieffer,1911			
Dasyhelea aestiva	Winnertz,1852			
Dasyhelea coarctata	Kieffer,1914			
Dasyhelea communis	Kieffer,1919			
Dasyhelea dufouri	Laboulbene,1869			
Dasyhelea flaviventris	Goetghebuer,1910			

Dasyhelea flavoscutellata	Zetterstedt,1850			
Dasyhelea obscura	Winnertz,1852			
Dasyhelea palustris	Meigen,1804			
Dasyhelea sericata	Winnertz,1852			
Dasyhelea brevitibialis	Goetghebuer,1919			
Dasyhelea versicolor	Winnertz,1852	Fürst v.Lieven	eik, kastanje, iep, populier	sap van bomen
Atrichopogon	Kieffer,1906			
Atrichopogon brunnipes	Meigen,1804			
Atrichopogon fuscus	Meigen,1804			
Atrichopogon haesitans	Kieffer,1922			
Atrichopogon forcipatus	Winnertz,1852			
Atrichopogon hamifer	Goetghebuer,1920			
Atrichopogon lucorum	Meigen,1818	Havelka & Caspers	goten, holle bomen, mieren-nesten, bronnen, beken, meeroevers	parasiteert op Eusphalerum minutum (kortschild-kever)
		Caspers	oever van bosbeekje	
Atrichopogon minutus	Meigen,1830	Havelka & Caspers	rottende bladeren, meeroevers, vijvers, sloten, rhitraal v. beken	bloemen; in gangen van veldmuizen
		Caspers	oever van bosbeekje	
Atrichopogon pavidus	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	alkalische wateren; hygropetrisch	bloemen
		Caspers	oever van bosbeekje	
Atrichopogon psilopterus	Kieffer,1919			
A. oedemarum. Wordt niet genoemd in de Nl. lijst, maar zou qua verspreiding wel Nl moeten zijn	Stora, 1939	Havelka & Caspers	bossen, weiden, vochtige oevers van	insekten
		Caspers	een bosbeekje	
Atrichopogon rostratus	Winnertz,1852			
Forcipomyia	Meigen,1818			
Forcipomyia alacris	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	alkalische sloten en vijvers; rhitraal beken	onbekend
		Caspers	oever van bosbeekje	
Forcipomyia bipunctata	Linnaeus,1761	Havelka & Caspers	mest, boomschors etc. maar ook rhitral	
		Caspers	oever van bosbeekje	
		Fürst v. Lieven	boomschors (dood)	
Forcipomyia brevipennis	Macquart,1826	Havelka & Caspers	idem	
		Caspers	oever van bosbeekje	
Forcipomyia ciliata	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	rottende vruchten, planten, rhitral beken	
		Caspers	oever van bosbeekje	
Forcipomyia divaricata	Winnertz,1852			
Forcipomyia titillans	Winnertz,1852	Poeperl	beek	
Forcipomyia frutetorum	Winnertz,1852			
Forcipomyia fuliginosa	Meigen,1818	Havelka & Caspers	beken	ongewervel-den. Missch. mensen??
		Caspers	oever van bosbeekje	
Forcipomyia kaltenbachii	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	boomschors etc, ook rhitral van beken	
		Caspers	oever van bosbeekje	
Forcipomyia murina	Winnertz,1852			
Forcipomyia nigra	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	rottend blad/hout, bronnen, beken	

			oever van bosbeekje	
		Caspers		
Forcipomyia pallida	Winnertz,1852	Havelka & Caspers	grens water/land, krenal, rhitral, blad	vlinders
		Caspers		
Forcipomyia picea	Winnertz,1852			
Forcipomyia pulchrithorax	Edwards,1924	Havelka & Caspers	boomholtes en rhitral oever van bosbeekje	
		Caspers		
Forcipomyia sphagnophila	Kieffer, 1925	Havelka & Caspers	hoogveen en rhitral van beken oever van bosbeekje	
		Caspers		
Forcipomyia tenuis	Winnertz, 1852	Havelka & Caspers	rhitral van beken oever van bosbeekje	
		Caspers		
Forcipomyia velox	Winnertz,1852			
Kolenohelea	de Meillon & Wirth,1981			
Kolenohelea sharpi	Edwards,1929			
Kolenohelea fusca	Goetghebuer,1932			

Inleiding

De taxonomische positie van Ceratopogonidae is de laatse decennia onderwerp van verschillende verschuivingen geweest. Oorspronkelijk werden ze als onderdeel van de Chironomidae beschouwd. Vervolgens werden ze als nauwe verwanten van Culicidae vermeld. Er zijn ook stromingen die ze als vliegen en niet als muggen beschouwen. Knutten of knazen zijn 1 tot 5 mm grote vliegjes met een gewelfde thorax en spaarzaam geaderde vleugels, die over elkaar worden gelegd (Colyer & Hammond 1951, Mumcuoglu & Rufli 1980). De kop is klein, naar achteren afgerond en draagt twee lange voelsprieten met 15 leden. De steekbuis van de wijfjes is klein en krachtig (Colyer & Hammond 1951, Mumcuoglu & Rufli 1980).

Er zijn een paar typen larven, die binnen het type zeer veel op elkaar lijken (Fig. 1). Er bestaan determinatietabellen waarmee de larven van sommige groepen te onderscheiden zijn, maar de meeste larven lijken zeer veel op elkaar. Poppen zijn in een aantal gevallen beter te onderscheiden, maar de koppeling tussen larven, poppen en adulten kan in veel gevallen niet gemaakt kan worden (Lindner 1934).

Knutten komen in alle streken op aarde voor, ook in de Arctis en Antarctis. Van de 3900 soorten, die wereldwijd bekend zijn komen er 700 in Europa voor (Mumcuoglu & Rufli 1980).

In de (sub)tropen worden ziektes overgebracht op vee, vooral paarden. Berucht is de blue tongue ziekte bij paarden. In gematigde streken zijn de stekende wijfjes verschrikkelijk lastig voor mens en vee, maar brengen geen ziektes op de mens over (Hase 1934, Mumcuoglu & Rufli 1980, Stuart et al. 1996).

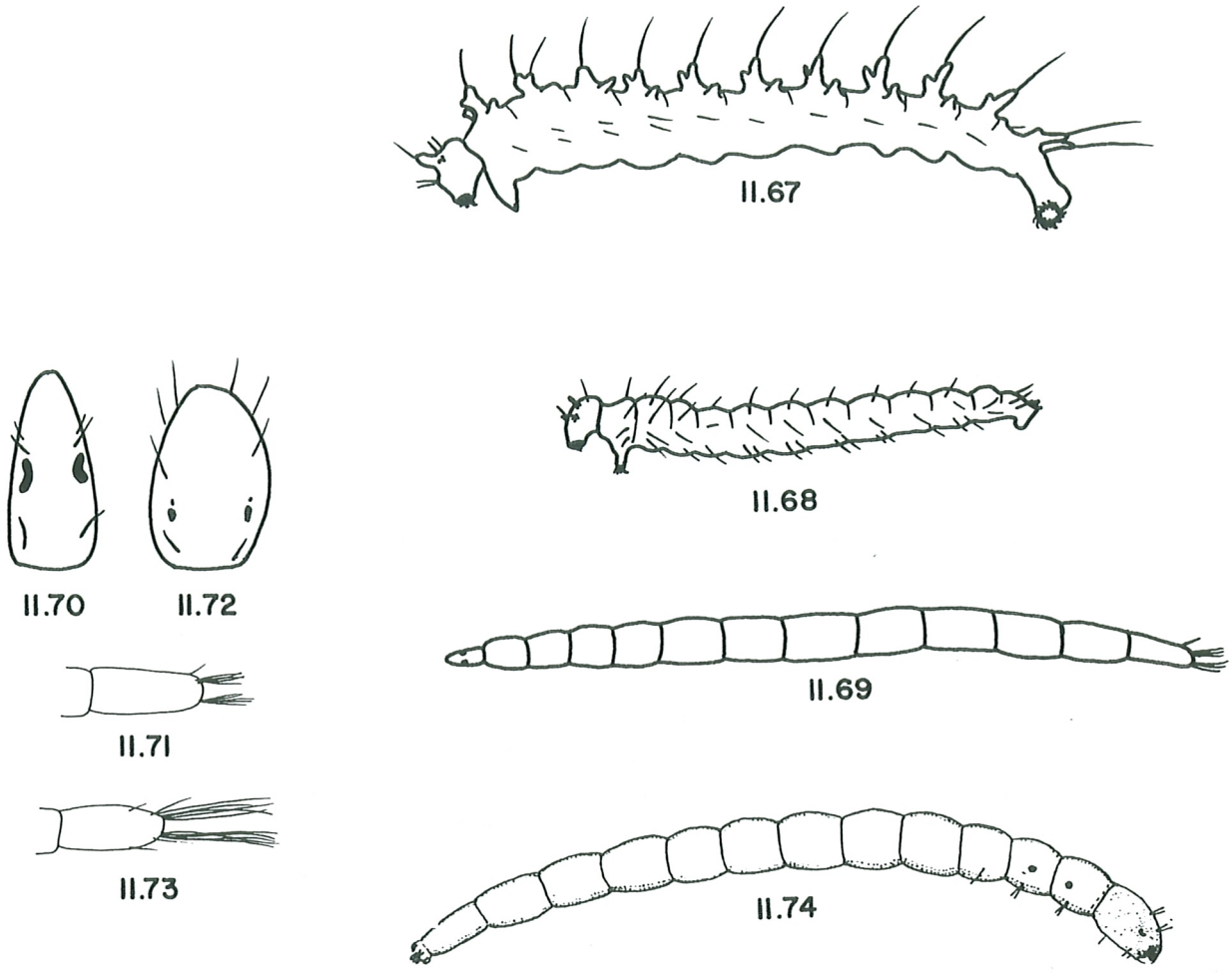


Fig. 1 Voorbeelden van larvale kenmerken van Ceratopogonidae (uit Webb & Brigham, 1982). 11.67 Atrichopogon, 11.68 Forcipomyia, 11.69 Palpomyia complex larva, 11.70 idem, kop, 11.71 idem, anaal segment, 11.72 Culicoides, kop, 11.73 Alluaudomyia, anaal segment, 11.74 Dasyhelea.

Adulten

- Gedrag

Er werden nogal tegenstrijdige berichten gevonden
De imago's worden in de buurt van de plaats waar ze uitgekomen zijn aangetroffen. Ze vormen zwermen in de maanden mei tot augustus, meest alleen van vrouwtjes (Mumcuoglu & Rufli 1980). Volgens Mair & Blackwell (1996) zijn het juist de mannetjes die zwermen, in ieder geval bij *C. nubeculosus*. Vermeende aquatische soorten zoals Culicoides hebben één generatie per jaar: terrestrische zoals *Forcipomyia* drie of nog meer. Maar, *Culicoides* is niet altijd aquatisch en *C. impunctatus* heeft twee generaties (Stuart et al 1996).

- Voeding

De vrouwtjes van *Culicoides* (ook NL) en *Leptoconops* zuigen bloed van zoogdieren en mensen (Colyer & Hamond 1951, Mumcuoglu & Rufli 1980). Andere genera parasiteren op insekten, wormen en kikkers. *Forcipomyia velox* die van mei tot augustus (soms tot in oktober) wordt gevonden, parasiteert bij voorkeur op verschillende soorten amfibieën. Soms worden de mannetjes na de paring gegrepen en leeggezogen (Mumcuoglu & Rufli 1980). Knutten worden aangelokt door de grootte van de prooi, niet door de kleur (Humphreys & Turner 1973). Zie voor prooien verder de tabel aan het begin van deze paragraaf.
De mannetjes leven van nectar.

- Paring

Vrouwtjes van *Culicoides nubeculosus* hebben een sex-feromoon, dat de mannetjes aantrekt; de maximale emissie treedt op na 2 dagen. De mannetjes nemen dat waar met organen op hun antennen. Als de vrouwtjes eenmaal bevrucht zijn wordt het verspreiden van het feromoon minder en proberen ze de mannetjes van zich af te houden tot alleen de volhouders nog een kans krijgen. De mannetjes zouden aan de concentratie kunnen herkennen of vrouwtjes nog maagd zijn of niet. De mannetjes brengen een spermatofoor in. De mannetjes zouden bij deze soort zwermen, maar er vindt ook paring plaats zonder zwermen; vaak op donkere natte plekken of op de huid van een slachtoffer. De spermatofoor wordt meestal door het mannetje teruggehouden (Mair & Blackwell 1996).
Bij *C. melleus* vrouwtjes daalt de ontvankelijkheid. Van 0-4 uur oud zijn ze alleen ontvankelijk (Linley & Adams 1972). De mannetjes beëindigen meestal de paring (ook bij *C. nubeculodus*). Hoe ouder mannetjes worden, hoe langer de paring duurt. Bij een leeftijd van zo'n honderd tot 120 uur wordt er niet meer gepaard.
In gevangenschap kunnen ze gehouden worden bij vochtige donkere omstandigheden en kunstmatige voeding. Ze kunnen bloed opnemen in een periode van een paar uur tot 72 uur, als de omstandigheden gunstig zijn: vochtig, donker, bij een temperatuur van 13 $\pm$ 4 ^{0}C en bij aanwezigheid van water. Deze gegevens komen uit experimenten in laboratoria. Als de wijfjes in de natuur ook nog drie dagen na hun uitkomen bloed kunnen zuigen, kunnen ze een flinke afstand afleggen voor ze de eerste keer bloed zuigen (Blackwell et al. 1996).

- Steekactiviteit

Mensen worden in het algemeen buiten aangevallen, hoewel knutten ook wel in huizen waargenomen worden. Ze steken op warme dagen (dus bij hogere temperaturen dan in de laboratoriumexperimenten waarbij de temperatuur constant rond 13 ^{0}C werd gehouden) of bij zonsondergang en 's avonds. Ze steken vooral op

de huid in de buurt van kleding zoals in de nek, bij de hoedrand of bij de manchetten. Het is niet duidelijk waarom er een voorkeur voor dergelijke plaatsen is. Misschien is er meer bloed dicht onder het huidoppervlak door de knelling van de kleding. Er wordt 3 tot 9 minuten gezogen (Mayer 1943, Martini 1946). *Culicoides*-plagen komen (in het centraal-Duitse gebergte) veel voor bij meren en badgelegenheden (Mayer 1955). In midden-Europa komen knutten vooral voor in moerassen en vochtige bossen (Mumcuoglu & Rufli 1980). De steek geeft na een paar minuten een blaas/bult van 3-6 mm. Het is pijnlijk en het jeukt erg. De pijnlijke bulten van *Culicoides pulicaris* (ook NL) zijn na een dag verdwenen (Jobling 1928, Galli-Valerio 1930). De bulten van *C. vexans* (ook NL) en *C. obsoletus* zijn na een week nog zichtbaar (Jobling 1928).

- Habitat (rustplaats)

Voornamelijk in de vegetatie langs oevers. Ze worden door licht aangetrokken (Mumcuoglu & Rufli 1980, Boorman 1986).

- Ovipositie

Eieren worden afgezet na een bloedmaaltijd. De eieren zijn bruin of zwart ovaal of hoefijzervormig (geslacht *Dasyhelea*: ook NL) en worden als plakkaten of snoeren aan elkaar gekleefd. Het wijfje laat de eisnoeren in het water vallen (Mumcuoglu & Rufli 1980), of zet eieren af op stengels of drijvende algen (Webb & Brigham 1982).
Eieren worden afgezet in grotere en kleine wateren, stromend of stilstaand, in holtes in bomen, in 'kommetjes' met water in planten, in potten waar water in staat of in modder.
Bij sterkere luchtbeweging vliegen ze niet: op winderige dagen heb je er dan ook geen last van (Mumcuoglu & Rufli 1980).

Larven

- Gedrag

De larven komen na 3 tot 11 dagen uit en leven tot 7 maanden als larve. Ze overwinteren als larve (Mumcuoglu & Rufli 1980). De larven van het Bezzia-type zijn naaldvormig. De lengte is maximaal 12mm. Ze hebben een sterk gechitiniseerd, donker kopje. Volgens Webb & Brigham (1982) hebben herbivore larven een korte dikke kop met ventraal gelegen monddelen en carnivore soorten een lang, smal kopje met monddelen aan de voorkant. Sommige soorten zijn detritivoren en die hebben geen duidelijke stompe of spitse kop. Alle larven hebben retractiele draadvormige kieuwen caudaal aan het laatste abdominaal segment.
Aquatische larven kunnen goed zwemmen.

- Voeding

Ze voeden zich met schimmels, algen, protozoën, maar ook door kannibalisme (Mumcuoglu & Rufli 1980). Volgens Wesenberg-Lund (1943) voeden ze zich voornamelijk met de larven van chironomiden en andere muggen. Dit geldt dan uitsluitend voor de aquatische carnivore soorten van het *Bezzia*-type.

- Habitat

Larven worden behalve in zoet (en zout) water ook gevonden in slijk, vochtig zand en in vochtige bladpakketten in het bos (de subfamilie Forcipomyiinae is terrestrisch-hygrofiel (Havelka & Caspers, 1981)), in paddestoelen en onder vochtig boomschors. De aquatische soorten worden gevonden in modder of zand van de oeverzone van meren, vijvers of beken.

Caspers (1980) vond in de vochtige oevers van een bosbeekje 53 soorten die 7% resp. 5% van het totaal aantal soorten in twee onderzoeksjaren uitmaakten. In een rivier, de Black River in Missouri, kwamen Ceratopogonidae voor in riffles en pools in een verhouding 2.3/3.5 per m^2. Dit bevestigt, dat de larven ook in sneller stromende wateren kunnen leven (Hynes 1970). In hetzelfde boek wordt een voorbeeld uit Europa aangehaald, waarin Ceratopogonidae niet in gletscherbeken, beken in hoge gebergtes of bosbeken voorkomen, maar wel beken van lagere gebergtes. Het lijkt er op dat vooral beken in het laagland en het voorgebergte geschikte habitats vormen. In een ander voorbeeld uit Afrika toont Hynes (1970) aan, dat Ceratopogonidae tot een hoogte van 2.000 meter in stromende wateren gevonden werden en niet in hoger gelegen waterlopen. Vermoedelijk gaat het in deze voorbeelden om larven van *Bezzia* en *Probezzia.*
Hynes (1970) citeert Ford (1962) die de larven van Ceratopogonidae vond op een diepte van 20 cm in de modder van een rivierbodem. Moller Pillot (1971) vond larven van het *Bezzia*-type in allerlei beken in Noord-Brabant. Hij meldt een top in het voorkomen bij (licht) verontreinigde wateren. Dit komt overeen met een studie van Hynes (1971) waar de aantallen Ceratopogonidae in een riviertje, de Welsh Dee, vertienvoudigden nadat een verontreiniging was opgetreden. Hynes (1971) vermeldt ook dat de samenstelling van de fauna in een riviertje in New York, na een verontreiniging met zout water (tussen 1 en 4 % NaCl) volledig veranderde in de fauna van zoute wateren. Naast allelei organismen die typisch zijn voor zoute wateren, verschenen er ook *Culicoides* soorten.
Vooral in de vochtige bodem van efemere wateren komen ze veel voor. Rietmoerassen zijn beruchte broedplaatsen (mondelinge mededeling D.R. Lammertsma, ALTERRA). De opgaven zijn zeer divers. Het probleem is, dat als er larven worden gevonden, het niet bekend is tot welke soort ze horen. Het lijkt wat onwaarschijnlijk dat de larven van een en dezelfde soort in stromend en stilstaand water, in bosbodem, veenbodem, paddestoelen en mesthopen voor zouden komen. Bij het Schotse onderzoek aan de zeer veel voorkomende *Culicoides* soorten, werden de meeste larven in de (hoog) veenbodem gevonden (Blackwell et al. 1994, Blackwell & King 1997).

Poppen

- Gedrag

De poppen lijken op die van Culicidae. Zij hebben ook twee trompetachtige siphons, waarmee ze aan het wateroppervlak lucht opnemen. Ze hangen 2 tot 5 dagen bewegingloos aan het oppervlak (Mumcluoglu & Rufli 1980). Over de terrestrische poppen is geen informatie gevonden. Het is makkelijker om poppen te determineren dan larven (Lindner 1934).

Ziekten

In (sub)tropische gebieden worden ziektes overgebracht door Ceratopogonidae. *Culicoides obsoletus* en *C. pulicaris* brengen parasieten over op paarden. Dit is ook in gematigde streken geconstateerd (Colyer & Hammond 1951, Boorman 1986).

In Florida komt bij paarden bij overgevoeligheid voor de beten van *Culicoides* het schuren van vacht, manen en staart veel voor. De jeuk wordt van jaar tot jaar erger.

Door infectie krijgen ze dermatitus (McFarland 1988). In Nederland zijn evenwel geen gevallen bekend van het overdragen van ziektes op mens of dier.

Culicoides

Vooral door tientallen jaren onderzoek in Schotland (Blackwell et al. 1996, Blackwell & King 1997, Blackwell et al. 1998, Mair & Blackwell 1996, 1998, Stuart et al. 1996) is er relatief veel bekend over dit geslacht. Het is het enige geslacht in Nederland dat mensen steekt. In Schotland is het een plaag voor de toeristen-industrie en is ook in economisch opzicht schadelijk doordat bijvoorbeeld bosarbeiders zozeer gehinderd worden, dat ze nauwelijks hun werk meer kunnen doen. Het volgende citaat in Colyer & Hammond (1951) is te mooi om niet weer te geven: 'At some seaside resorts during the holiday season, when, in accordance with popular custom, the human anatomy is much exposed, the Biting Midges seize the opportunity of taking a heavy toll' De volgende gegevens komen uit Stuart et al. (1996). De larven komen voor in zoete en zoute moerassen, modder, faecaliën, hoogveen en paddestoelen. De larven zijn in enkele gevallen te determineren aan de hand van pharyngeale structuren, maar in het algemeen is er weinig van bekend (Lindner 1934). Het is zelfs niet mogelijk de larven te onderscheiden van andere geslachten (Lindner 1934). De poppen zijn echter beter te determineren. De habitatkenmerken zijn daarom deels op de vondsten van poppen gebaseerd (Lindner 1934). De vliegafstand is ongeveer 80 m.

Bestrijding vond in Schotland plaats met DDT, gammexane, dieldrin, chlordane en een organo-fosfor-verbinding malathion. Dit had alleen positieve resultaten in de herfst, wanneer de regen het insecticide door het mos naar het veen, waar de larven zaten, spoelde. DDT, dieldrin en chlordane werkten het best. Vooral DDT, een overigens al lang verboden middel! De resultaten op de populatie waren teleurstellend bij veldexperimenten.

CO_2 werkt goed als lokstof (Boorman 1986). Pheromonenonderzoek begint bij enkele soorten vrucht af te werpen (Linley & Adams 1972, Mair & Blackwell 1998). Afweermiddelen zijn dimethyl phthalaat en diethyl toluamide. Citronella en Eucalyptus olie zijn effectief, maar beter nog is Gagel olie (Stuart et al. 1996). Dit werkt ook beter dan DEET. Fijn gewreven blad van gagel wordt door de bewoners van knut-rijke streken gebruikt als afweermiddel tegen bijtende insekten (eigen ervaring in Kortenhoef). Analyse van de samenstellende delen van gagelolie wees uit dat het totaal beter werkt dan de afzonderlijke componenten. Blackwell et al (1997) hebben hier uitgebreide experimenten aan gedaan.

C. impunctatus (ook in Nederland voorkomend) is bivoltien. Voor de eerste eiafzetting is geen bloed nodig, voor latere wel. De larven van het eerste legsel ontwikkelen zich in 5-6 weken, van het tweede legsel in 8-10 maanden tot vierde (laatste) instar. De meest voorkomende prooien zijn vee, herten en schapen. Deze soort is tevens degene die het meest mensen aanvalt.

De Schotse (en Nederlandse) knutten brengen geen ziektes over op de mens. Wereldwijd worden wel ziektes op dieren overgebracht. *C. nebeculosus*, die ook in Nederland voorkomt, is een vector van exotische pathogenen.

Larven van aquatische mijten zijn parasieten, die de populatie van knutten aardig kunnen decimeren .

Blackwell et al. (1994) vonden de larven vooral in natte terrestrische bodems met een hoog organisch stofgehalte bij een vegetatie met *Juncus acutiflorus*, *J. articulatus* en *Molinia coerulea*. Ze vonden geen invloed van de pH en ogenschijnlijk ook geen grote affiniteit met *Sphagnum*, zoals Kettle (1951) beweert. Wellicht moeten daarvoor diepere bodemmonsters gestoken worden (bij 25-30 cm werden wel meer larven gevonden).

Brown et al. (1997) beschrijven de kolonisatie van nieuwe wetlands. De aantallen Ceratopogonidae nemen enigszins toe gedurende drie jaren en zijn hoger dan van andere Diptera.

Conclusies over Ceratopoginidae

Er is weinig bekend over de verspreiding en de levenswijze van knutten in Nederland. Daarom is voornamelijk buitenlandse literatuur gebruikt. De larven kunnen in allerlei terrestrische en aquatische biotopen gevonden worden. Er is één geslacht, *Culicoides*, waarvan de volwassen vrouwtjes bloed zuigen bij zoogdieren en mensen. Aangezien de larven niet of nauwelijks te onderscheiden zijn van de larven van sommige andere geslachten, is het moeilijk een relatie te leggen tussen het voorkomen van larven en de aanwezigheid van (stekende) adulten. In Schotland werden larven van *Culicoides* voornamelijk in terrestrische, vochtige (hoog)veenbodems gevonden. In Nederland is weinig onderzoek gedaan naar de aanwezigheid van larven in bodems. *Culicoides* adulten zijn gevangen met vallen, die opgesteld waren in rietmoerassen (vochtig terrestrisch). De larven die tot *Culicoides* kunnen behoren (het zogenaamde *Bezzia*-type) worden regelmatig in stromende en stilstaande wateren gevangen. Het is niet onwaarschijnlijk dat de stekende adulten in laagveenplas-gebieden als larven zowel vrij in het water als in de veenbodem leven.Voor zover bekend, treedt plaagvorming door knutten in Nederland vooral op in laagveenmoerassen. Er worden in Nederland geen ziektes overgebracht.

4 Verspreiding en bestrijding

Steekmuggen komen overal voor waar ondiep stilstaand water is. Op dergelijke plaatsen worden in het algemeen geen routinebemonsteringen gehouden, zoals door waterbeherende instanties als waterschappen en hoogheemraadschappen periodiek worden uitgevoerd. De kennis over de verspreiding is daarom zeer gebrekkig. Er is alleen informatie over het voorkomen van steekmuggen op regelmatig bemonsterde plaatsen, en dus niet op typische broedplekken voor steekmuggen. Bij het onderzoek naar de mogelijke broedplaatsen van *Anopheles atroparvus* als overbrenger van malaria is in duidelijk gedefinieerde brakwaterplasjes geïnventariseerd welke muggenlarven aanwezig waren. Bij vergelijkbare vraagstellingen in verband met klachten over steekmuggen werd eveneens een inventarisatie van muggenlarven en adulten, gericht op de biotopen waarvan bekend is dat er muggenlarven kunnen leven, verricht. Alleen in dergelijke gevallen komt een beeld van de mogelijke plaagvormende populaties in zicht. Het is daarom zonder gerichte inventarisatie onmogelijk voor gedefinieerde gebieden iets te zeggen over de kans op plaagvorming door steekmuggen. Veldonderzoek naar mogelijke broedplaatsen is een eerste stap en inventarisatie van klachten van omwonenden, liefst vergezeld van de vangst van adulten, geeft eveneens goede aanwijzingen.

De verspreiding van knutten is zeer slecht bekend. Er zijn op een aantal plaatsen in Nederlandse rietmoerassen in Noord-West-Overijssel en het Vechtplassengebied emergentievallen gezet om de uitkomende insekten op te vangen. Hierbij worden ook Ceratopogonidae geïdentificeerd. Het betreft in alle gevallen terrestrische bemonsteringsplaatsen. Nader onderzoek naar de resultaten van deze inventarisaties is zinvol, omdat het eventuele aandeel van *Culicoides* hierbij aan het licht kan komen. De conclusie voor de beoogde gebieden in zuid-west Nederland en het IJsselmeergebied moet vooralsnog zijn dat er vrijwel niets bekend is over de verspreiding en het voorkomen van plaagvormende muggen en vliegen.

De bestrijding van plagen door steekmuggen heeft inmiddels een korte, maar succesvolle geschiedenis. In de meeste gevallen is het mogelijk door beheersmaatregelen de plagen te verminderen of te voorkomen. Hieruit zijn algemene regels af te leiden.

1. Bestrijding met insektendodende middelen heeft in het algemeen weinig succes.
2. Situaties met afwisselend natte en droge perioden zijn gunstig voor steekmuggen en waarschijnlijk ook voor knutten.
3. Ondiepe plasjes, sloten, greppels en bospoelen zijn ideale larvale habitats. Uitdiepen, zodat er steeds water staat kan massale ontwikkeling van steekmuglarven voorkomen, o.a. doordat er predatoren in voor kunnen komen.
4. Drooglegging van drassige situaties in de periode april-augustus is een goede maatregel in bossen (indien mogelijk) en weilanden.
5. Doorstroming van wateren voorkomt de ontwikkeling van steekmuglarven.
6. Sloten en greppels dienen goed geschoond te worden en er mag geen (huishoudelijk) afvalwater op geloosd worden.

7. De afstand van menselijke behuizing tot wateren waar muggelarven in kunnen voorkomen moet minimaal enkele honderden meters zijn.
8. Open gebieden en dijken zijn plaatsen waar dikwijls meer windwerking is. Dit vormt een barriere voor de volwassen muggen.
9. Isolatie van broedgebieden door bosjes en ander opgaande begroeiing voorkomt overlast op grotere afstand. Begroeiing in de richting van bewoning werkt daarentegen averechts (Alma 1996).
10. Sommige soorten bevinden zich graag bij huizen. De larven leven in regentonnen, tuinvijvers en verstopte dakgoten. Daar kan men zelf maatregelen tegen nemen door te zorgen voor doorstroming van dakgoten en het legen van potjes en kruiwagens waar water in is blijven staan. In tuinvijvers kunnen vissen en/of waterkevers goede bestrijders van muggenlarven zijn.

De aanbeveling voor deze maatregelen is een gevolg van onderzoek in natuurreservaten, vooral in de Engbertsdijkvenen, en een logische beoordeling van de milieuomstandigheden, waarin muggen het goed doen. Toepassing van de aanbevelingen heeft de plaagvorming in de Engbertsdijkvenen en in een aantal andere gevallen drastisch verminderd.

Waarschijnlijk worden door de hierboven vermelde maatregelen ook knutten bestreden, maar het voorkomen van de larven in vochtige (veen)bodems maakt de bestrijding erg ingewikkeld.

5 Discussie

5.1 De kans op plagen in natuurontwikkelingsprojecten

Natuurontwikkelingsprojecten in (laag) Nederland hebben momenteel en zullen in de toekomst vooral te maken hebben met water-natuur. Op dit moment gaat het bijvoorbeeld om inrichting van de uiterwaarden, waarbij vooral de uitgangspunten 'ruimte voor de rivieren' en 'water als leidend principe' een hoofdrol spelen. Daarnaast wordt de kans op brakwaternatuur in de nabije toekomst groter. Hierbij wordt uiteraard vooral aan de kansen op malaria gedacht. Bij de verwachte klimaatverandering zullen de rivieren meer (regen)water in een kortere periode af moeten voeren. Dit kan oplopen tot een afvoer van wellicht 18.000 m^3 per seconde van de Rijn bij Lobith. Momenteel wordt rekening gehouden met een verhoging tot 16.000 m^3 per seconde (Ruimte voor Rijntakken). De hoogte van de dijken is hierop niet berekend en zoals tegenwoordig algemeen geaccepteerd wordt is steeds verder ophogen geen optie. De oplossingen worden gezocht in verruimen van de uiterwaarden en de opvang van water binnendijks. Er zijn al 23 projecten langs de riviertakken, die binnen de dijken extra natuur creëren. Hierbij gaat het niet alleen om aangetakte geulen, maar ook om plassen, die, soms tijdelijk, hoog water opvangen. Zolang er sprake is van stromend water is er geen groot risico voor plagen door steekmuggen of knutten. De plassen, die voorzien zijn, kunnen echter wel een broedplaats voor muggen vormen. Het gaat hierbij vaak om ondiepe plassen of plassen met een glooiende oever. Een bijkomend aspect van de klimaatverandering is, dat er in de zomer minder water dan nu door de rivier afgevoerd wordt. De gevolgen hiervan worden (nog) niet in de prognoses meegenomen. Het betekent dat er in het voorjaar langer water in plassen en poelen in de uiterwaarden blijft staan, maar dat 's-zomers de kans op uitdroging door de hogere temperaturen vergroot wordt. Bij uitdrogende poelen met glooiende oevers is er een groot oppervlak voor muggenlarven aanwezig. Ditzelfde geldt ook voor binnendijkse retentiebekkens en eventuele binnendijkse stromende berging. De tijdelijk opvang is gunstig voor de veiligheid, maar er kunnen ideale omstandigheden voor het ontstaan van steekmugplagen ontstaan.

Naast het feit dat er door klimaatverandering 's zomers minder water door de rivieren afgevoerd gaat worden heeft de klimaatverandering ook nog andere effecten, zoals zeespiegelrijzing tot gevolg.

Zeespiegelrijzing heeft tenminste twee effecten, waar in het kader van dit rapport rekening mee gehouden moet worden.

1. Het aflaten van water uit de rivieren, maar ook uit polders langs de kust en het IJsselmeer heeft een kortere periode beschikbaar bij eb. De problemen die ontstonden met de beperkte polderuitslag bij de extreme regenval van enkele jaren geleden zijn bekend. Het betekent dat er in de toekomst meer opvang van water in polders nodig is. Naar verwachting zal dit echter geen problemen met

muggen opleveren, omdat de ontwikkeling van de larven pas later in het seizoen begint.

2. Het binnendringende zoute water via kwel en in de rivieren zal meer brakke situaties in de uiterwaarden en in polders langs de kust veroorzaken. Dergelijke situaties zijn gunstig voor de ontwikkeling van biotopen voor *Anopheles atroparvus* en andere brakwater minnende muggen en knutten. Daarnaast wordt ook bewust de overgang van zout naar zoet bevorderd. Deze brakwater-natuurontwikkeling heeft vergelijkbare mogelijkheden voor de ontwikkeling van muggen en knutten ten gevolge.

De opvang van regenwater buiten het rivierengebied, die al even genoemd is, zal zeker tot natuurontwikkelingsprojecten leiden. Hier kan men denken aan polders die voor de opvang van water ingericht worden. De vraag is, of dergelijke polders permanent water moeten bevatten als nat natuurgebied of dat er juist een droge en diepe polder moet zijn, die alleen in extreme omstandigheden voor de opvang van water gebruikt wordt. In beide gevallen komt het erop aan dat plas-dras situaties gunstig kunnen zijn voor een goede ontwikkeling van steekmuggen en knutten.

De moderne tendens om de zoet-zout overgangen weer een geleidelijker karakter te geven, leidt tot het ontstaan van brakke situaties. Dit vergroot, ook onder de muggen de mogelijkheden tot ontwikkeling van brakwatersoorten. Zoals al eerder is betoogd wordt de kans op malaria hierdoor niet groter, zoals al eerder is betoogd. Wanneer de oevers zacht glooiend zijn, is er een kans op gunstige omstandigheden voor de ontwikkeling van muggenbestanden. Deze veronderstelling wordt gebaseerd op het feit dat veel soorten een voorliefde hebben voor ondiepe nat/droog situaties.

Natuurontwikkelingsprojecten, die moerassen moeten doen ontstaan, kunnen een gunstig biotoop vormen voor steekmuggen en knutten. Dit is al het geval in bestaande moerassen. Er zijn geen voorbeelden in de literatuur van het voorkomen van steekmuggen- of knuttenplagen in laagveenmoerassen. Wel zijn er ervaringsfeiten. Acceptatie is in veel gevallen een reden om geen speciale ruchtbaarheid via artikelen te verspreiden. Vermoedelijk is vooral het gevaar van de massale ontwikkeling van knutten een moeilijk beheersbare zaak, omdat de larven zich in een veelvoud van habitats kunnen ontwikkelen, die van natte veenbodems tot open water reiken. Moerassen hebben qua definitie een groot aantal mogelijke habitats voor knutten.

Vliegen en muggen vormen een essentieel onderdeel van natuurlijke systemen. De larven leven van particulair organisch materiaal, schimmels, algen, protozoën en soms van elkaar (kannibalisme). Aquatische larven van knutten eten ook de larven van ander muggen. Omdat steekmuggenlarven en knuttenlarven vaak in ondiepe en/of tijdelijke wateren leven waar weinig andere insekten voor kunnen komen, zijn ze de belangrijkste organismen, die organisch materiaal omzetten in biomassa (levend materiaal) in dit soort wateren. Ze vormen ook voedsel voor veel gewervelde en ongewervelde dieren. In wateren waar predatoren kunnen leven, worden de larven o.a. gegeten door keverlarven, libellelarven, volwassen kevers en vissen. Omdat ze in grote aantallen voor kunnen komen, is de betekenis in de voedselketen aanzienlijk.

De uitvliegende muggen worden door schaatsenrijders (Gerridae) gevangen en rondvliegende muggen zijn vaak eeen prooi voor spinnen en vogels. In de voedselketen zijn ze zowel herbivoor en detritivoor, soms carnivoor, als voedsel voor carnivoren op verschillende trofische nivoos.

5.2 Maatregelen die de kans op plagen doen afnemen

Natuurontwikkelingsprojecten worden in het algemeen ondernomen in gebieden die niet pal aan bebouwing grenzen. Dat betekent dat bij ontwikkeling van plaaginsekten pas hinder optreedt als het gebied door mensen bezocht wordt. Ook nu is het zo dat bezoek aan bepaalde natuurgebieden in bepaalde tijden van het jaar (april-augustus) gepaard kan gaan aan hinder door stekende vliegen en muggen. Dit geldt vooral voor hoogveengebieden, laagveenmoerassen en vochtige bossen. Het betreft steekmuggen, knutten en dazen. Buitenlandse ervaringen in ooibossen (Hongarije) met culiciden doen de vraag rijzen of de aanleg van ooibossen langs de Nederlandse rivieren niet eveneens een massa-ontwikkeling van steekmuggen bevordert. Tot heden zijn daar geen aanwijzingen voor (Alma 1996).

Een eerste advies is derhalve om natuurontwikkelingsprojecten niet dicht bij menselijke bewoning te situeren. Een afstand van tenminste enkele honderden meters is meestal voldoende (Alma 1996).

In plassen, poelen en sloten waarin vissen en andere predatoren van steekmuglarven leven, wordt de populatie van steekmuggen zo kort gehouden dat er van overlast nauwelijks sprake kan zijn. Daarvoor moet er regelmatig door het hele jaar water staan.

Zorg voor wateren, die regelmatig aangetakt zijn met stromend water zodat predatoren de kans krijgen de plassen en poelen binnen te trekken.

Stroming en regelmatige golfslag voorkomt de ontwikkeling van populaties van steekmuggen.

Maak bij natuurontwikkeling langs de rivieren zo veel mogelijk gebruik van doorstroming; hetzij permanent, hetzij regelmatig.

Steekmuggen en knutten ontwikkelen zich vooral in situaties met afwisselend natte en (relatief) droge omstandigheden. Deze situaties komen veel voor in vochtige bossen, in moerasgebieden en in zacht glooiende, begroeide oevers van plassen.

6 Opzet vervolgonderzoek

- De aanwezigheid van steekmuggen is door inventarisatie goed vast te stellen. Als er maatregelen nodig zijn om overlast te voorkomen is dat door beheersmaatregelen goed mogelijk. Daarvoor moet ter plekke de situatie geïnventariseerd worden. Mogelijke broedplaatsen moeten worden onderzocht op de (massale) aanwezigheid van larven, adulten moeten worden gevangen en gedetermineerd en afhankelijk van de gevangen soorten kan een advies worden gegeven over de bestrijding. Bij de aanleg van natuurontwikkelingsprojecten kan rekening gehouden worden met de toekomstige situatie, zodat zo min mogelijk potentiële broedplaatsen aangelegd worden. Behalve het nemen van generieke maatregelen zoals hiervoor aangeduid, zal het meestal noodzakelijk zijn de specifieke situatie te verkennen en maatwerk te leveren, omdat er veel soorten in aanmerking komen, die nogal verschillende eisen aan hun milieu stellen.
- De resultaten met betrekking tot levenswijze, overlast en bestrijding van knutten zijn uit de literatuurrecherche volstrekt onvoldoende. De meest waardevolle informatie is afkomstig uit jarenlang onderzoek uit Schotland, waar vooral de overlast in hoogveengebieden en langs de kust onderzocht is. Met betrekking tot de Nederlandse situatie is buitengewoon weinig bekend. Verder onderzoek zou zich moeten richten op gebieden waarvan bekend is dat er regelmatig overlast door knutten plaats heeft (rietmoerassen In N.-W.-Overijssel en het Vechtplassengebied). Interviews met de plaatselijke bevolking kunnen aanwijzingen geven over de perioden van het jaar waarin de overlast optreedt (Alma 1996). De adulten kunnen dan eenvoudig verzameld en gedetermineerd worden. Een volgende stap is het opsporen van de larven. Zijn er veel wateren, waarin larven voorkomen; is er veel vochtige grond, waarin ze leven? Een dergelijk onderzoek zou zich primair moeten richten op gebieden die lijken op reeds uitgevoerde of geplande natuurontwikkelingsprojecten in Zuid-west Nederland. Er moeten al ervaringen zijn met rivierbegeleidende projecten (Blauwe Kamer, Gelderse Poort). Het is uit eigen ervaring bekend, dat in de Kortenhoefse plassen grote overlast op kan treden, die volgens de plaatselijke bevolking na 21 juni verdwijnt. Welke soort(en) zijn dat; wanneer begint de plaag; is het elk jaar hetzelfde? Hierdoor kunnen aanwijzingen gevonden worden over de situatie, waarin de larven leven. In eigen onderzoek naar de fauna op krabbescheerplanten werden gemiddeld 13 larven per m^2 blad van krabbescheer gevonden (Higler, 1977). In slotenonderzoek in de provincie Utrecht werden in 55% van de monsters Ceratopogonidae larven aangetroffen (Higler & Semmekrot, 1999). Het is onmogelijk deze larven te determineren, maar bij nieuw onderzoek kunnen ze wel uitgekweekt worden. De vraag kan dan worden beantwoord of het om *Culicoides* gaat of dat het inderdaad *Bezzia* is, zoals ze meestal genoemd worden bij gebrek aan onderscheidende kenmerken. Verder zal in de natte veenbodem van de moerasgebieden onderzoek moeten worden verricht en ook daarvan moeten de larven worden uitgekweekt. Het is de enige manier om er achter te komen hoe plaagvorming bij knutten optreedt en of er überhaupt iets tegen te doen is.

- Er dient onderzocht te worden waar in Nederland *Culicoides* is gevonden in terrestrische emergentievallen. Er zijn in het verleden waarnemingen gedaan in rietmoerassen in het Vechtplassengebied en in Noord-West Overijssel. De gegevens zijn niet gepubliceerd. In het natuurreservaat 'de Brand' ten noorden van Udenhout werd in 1990 een uitgebreide inventarisatie met behulp van een malaiseval verricht. Hierbij werden 24 soorten Ceratopogonidae verzameld, waarvan zes soorten van het geslacht *Culicoides*. Twee soorten bleken nieuw voor de Nederlandse fauna (van Zuijlen et.al. , 1990).
- Nader literatuuronderzoek in de officiële literatuur, gericht op de gebruikte trefwoorden, heeft op dit moment waarschijnlijk weinig zin, omdat er te grote onduidelijkheid is over het larvale voorkomen in relatie tot het optreden van plaagvorming.
- Het is wel zinvol om in de grijze literatuur van (studenten)rapporten en in publikaties over Nederlandse wateren te inventariseren waar Ceratopogonidae larven zijn gevonden, onder welke omstandigheden van fysische, chemische en ecologische aard, in wat voor aantallen en daarbij een relatie te leggen met eventuele droogvalling, aanwezigheid van predatoren en beheer van de wateren. Ook hierbij blijft weliswaar het probleem dat er geen link met de adulten valt te leggen, maar het kan aanwijzingen over bijzondere omstandigheden opleveren die nader veldonderzoek succesvoller kunnen maken. In dit literatuuronderzoek is primair naar basisgegevens over het voorkomen en de levenswijze van steekmuggen en knutten gezocht omdat er, vooral met betrekking tot knutten, weinig gegevens voorhanden waren. De verspreiding van steekmuggen en vooral knutten in Nederland is anekdotisch.
- In tegenstelling tot landen als Schotland en Duitsland is er in Nederland tot nu toe bijzonder weinig aandacht voor knutten. De hierboven geschetste aanpak zal een beter beeld van de verspreiding en potentiële plaagvorming door steekmuggen en knutten opleveren. Om vragen en klachten van omwonenden van natte natuurgebieden in de toekomst afdoende te kunnen behandelen verdient de onzekerheid over verspreiding en maatschappelijke implicaties van knuttenoverlast extra aandacht en is nader onderzoek hiernaar gewenst.

Literatuur

Allan, S.A., J.F. Day & J.D. Edman, 1987. Visual ecology of biting flies. Ann. Rev. Entomol. 32: 297-316.

Alma, R., 1996. Muggenplagen in natuurontwikkelingsgebieden? Ontwerprichtlijnen voor inrichtingsplannen van natuurontwikkelingsgebieden langs de grote rivieren ter voorkoming van muggenplagen. RIZA stage; werkdocument 96.201x: 76 pp.

Ameen, M. & T.M. Iversen, 1978. Food of Aëdes larvae (Diptera, Culicidae) in a temporary forest pool. Arch. Hydrobiol. 83: 552-564.

Blackwell, A., M.R. Young & W. Mordue, 1994. The microhabitat of Culicoides impunctatus (Diptera: Ceratopogonidae) larvae in Scotland. Bull. Entomol. Res., 84: 295-301.

Blackwell, A, P.S. Mellor & W. Mordue, 1996. Methods for enhancing the blood feeding response of field-collected Culicoides impunctatus (Diptera: Ceratopogonidae). J. Med. Entomol., 33: 504-506.

Blackwell, A. & F.C. King, 1997. The vertical distribution of Culicoides impunctatus larvae. Medical and Veterinary Entomology, 11: 45-48.

Blackwell, A., L.J. Wadhams & W. Mordue, 1997. Electrophysiological and behavioural studies of the biting midge, Culicoides Impunctatus Goetghebuer (Diptera, Ceratopogonidae): interactions between some plant-derived repellent compounds and a host-odour attractant, 1-octen-3-ol. Physiol. Entomol., 22: 102-108.

Boorman, J., 1986. British Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae): notes on distribution and biology. Entomologist's Gazette 37: 253-266.

Brown, S.C., K. Smith & D. Batzer, 1997. Macroinvertebrate response to wetland restoration in northern New York. Envir. Entomol., 1997. 26: 1016-1024.

Caspers, N., 1980. Die Emergenz eines kleinen Waldbaches bei Bonn. Decheniana, Beihefte 23: 1-175.

Clements, A.N., 1963. The physiology of mosquitos. The MacMillan Co., New York. 393 pp.

Colyer, C.N. & C.O. Hammond, 1951. Flies of the British Isles. The Wayside and Woodland Series. Frederick Warne & Co Ltd. London & New York.

Dix, V., 1972a. Beiträge zur Stechmückenfauna der Landschaften zwischen Unterharzhochfläche, Unstrutniederung und mittlerer Elbe. Hercynia 9: 69-74.

Dix, V., 1972b. Beiträge zur Stechmückenfauna (Diptera, Culicidae) der Landschaften zwischen Unterharzhochfläche, Unstrutniederung und mittlere Elbe. Hercynia 9: 423-436.

Downes, J.A., 1969. The swarming and mating flight of Diptera. Ann. Rev. Entomol. 14: 271-298.

Federova, V.G., 1976. Changes in the fauna and intensity of mosquito attacks under the influence of territory drainage in the Novgorod region. Med. parasitol. 45: 568-573.

Ford, J.B., 1962. The vertical distribution of larval Chironomidae (Dipt.) in the mud of a stream. Hydrobiologia 19: 262-272. (in Hynes 1970).

Franke, J., 1981. Faunistisch-Ökologischen Untersuchungen an Stechmücken (Diptera, Culicidae) des Bezirks Erfurt unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Aëdes. Hercynia 18: 65-86.
Franz, J.M. & A. Krieg, 1972. Biologische Schädlungsbekämpfung. Verlag Paul Parey, Berlin. 208 pp.
Fritz, H.G. & W. Heimer, 1981. Steckmückenbrutplätze im Naturschutzgebiet 'Kühkopf-knoblochsauce'. Untersuchungen zur Begleitfauna, Möglichkeiten einer Minderung der Stechmückenplage. Natur und Landschaft 56: 80-84.
Fürst v. Lieven, A., 1998. Functional morphology and phylogeny of the larval feeding apparatus in the Dasyheleinae and Forcipomyiinae (Diptera, Ceratopogonidae). Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Dtsch. entomol. Z. 45: 49-64.
Galli-Valerio, B., 1930. * Observations sur les Culicidés, les Tabanidés, les Simulidés et les Chironomidés. Zentralbl. Bakt. l. Abt. Org. 116: 220-224.
Hase, A., 1934. * Über heftige, blasige Hautreaktionen nach Culicoidesstichen. Zschr. Parasitenkr. 6: 119-128.
Havelka, P., 1978. Rheinschnaken (Culiciden) Bekämpfung in rechtsseitigen Rheintal zwischen Karlsruhe und Mannheim im Jahr 1977 Culiciden-Brutplätze. Veröff, Naturschutz Landschafspflege Bad-Württ. 47/48: 433-441.
Havelka, P. & N. Caspers, 1981. Die Gnitzen (Diptera, Nematocera, Ceratopogonidae) eines kleinen Waldbaches bei Bonn. Emergenz 1976/1977. Decheniana, Beihefte 25: 1-100.
Higler, L.W.G. , 1977. Macrofauna-cenoses on Stratiotes plants in Dutch broads. Verhandeling 11. Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Proefschrift.
Higler, L.W.G. & S. Semmekrot, 1999. Verkennende studie graadmeter natuurwaarde laagveenwateren.Werkdocument 1999/05 Natuurplanbureau onderzoek. IBN-DLO/RIVM.
Hinman,, E.H., 1930. A study of the food of mosquito larvae (Culicidae). Am. J. Hyg. 12: 238-270.
Hocking, B., 1971. Blood-sucking behaviour of terrestrial arthropods. Ann. Rev. Entomol. 16: 1-26.
Humphreys, J.G. & E.C. Turner, 1973. * Blood-feeding activity of female Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae). J. Med. Ent. 10: 79-83.
Hynes, H.B.N., 1970. The ecology of running waters. Liverpool University Press.
Hynes, H.B.N., 1971. The biology of polluted waters. Liverpool University Press.
Illies, J., 1978. Limnofauna Europaea. 2de editie. Fisher Verlag, Stuttgart.
Iversen, T.M., 1971. The ecology of a mosquito population (Aëdes communis) in a temporary pool in a Danish beech wood. Arch. Hydrobiol. 69: 309-332.
Jetten, T.H. & W. Takken, 1994. Anophelism without malaria in Europe. A review of the ecology and distribution of the genus Anopheles in Europe. Wageningen Agricultiral University Papers 94-5, 69 pp.
Jobling, B.,1928. * Structure of head and mouthparts in Culicoides pulicaris. Bull. Ent. Res. 18: 211-236.
Kettle, D.S., 1951. The spatial distribution of Culicoides impunctatus Goet. under woodland and moorland conditions and its flight range through woodland. Bull. Entomol. Res., 42: 239-291.
Kloet and Hinks, 1976. A check list of British Insects. Part 5: Diptera and Siphonaptera. Handbooks for the identification of British insects, Vol. 11, Part 5.

Kriegerowski, L., 1980. Die Dezimierung von Stechmücken mit landschafsgestaltenden Massnahmen am Beispiel eines (West-)Berliner Feuchtgebietes. Natur und Landschaft 55: 291-295.
Lindner, E., 1934 Die Fliegen der palaearktischen Region. Lief. 78. Schweizerbart, Stuttgart.
Linley, J.R. & G.M. Adams, 1972. A study of the mating behaviour of Culicoides melleus (Coquillet) (Diptera, Ceratopogonidae). Trans. R. Entomol. Soc. Lond, 124: 81-121.
Macan, T.T., 1961. Factors that limit the range of freshwater animals. Biol. Rev. 36: 151-198.
Mair, J. & A. Blackwell, 1996. Mating behaviour of Culicoides nubeculosus (Diptera: Ceratopoginidae). J. Ned. Entomol. 33: 856-858.
Mair, J. & A. Blackwell, 1998. Effect of age and multiple mating on the mating behaviour of Culicoides nubeculosus (Diptera: Ceratopogonidae). J. med. entomol., 35: 996-1001.
Marshall, J.F., 1938. The British mosquitos. London, 341 pp.
Martini, E., 1946. * Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Gustav Fischer, Jena.
Mayer, K., 1943.* Die Gnitzen (Heleidae) und ihre Bekämpfung. Ztschr. angew. Zool. 35: 41-46.
McFarland, C., 1988. Scratching an itch. The equine athlete: the equine sports medicine news journal, pp. 10,12,13 en 16.
Mohrig, W., 1969. Die Culiciden Deutschlands. Parasitol. Schr. 18. 216 pp.
Mol, A.W.M., 1984. Limnofauna Neerlandica. Een lijst van meercellige ongewervelde dieren aangetroffen in binnenwateren van Nederland. Nieuwsbrief European Invertebrate Survey Nederland, nummer 15.
Moller Pillot, H.K.M., 1971. Faunistische beoordeling van de verontreiniging in laaglandbeken. Pillot-Standaard Boekhandel, Tilburg.
Moncadsky, A.S., 1951. Culicinae larvae of blood sucking mosquitos in the USSR and neighbouring countries. Natbeh. Moskva.
Mumcuoglu, Y & Th. Rufli, 1980. Ceratopogonidae/Gnitzen. Schweiz. Rundschau Med. (PRAXIS) 69: 383-386.
Natvig, L.R., 1948. Contributions to the knowledge of the Danish and Fennoskandian mosquitos Culicini. Norsk Entomol. Tidsskrift. 567 pp.
Peus, F., 1951a. Stechmücke. Märk Tierw. 1: 113-121.
Peus, F., 1975. Die 'Rheinschnaken' (Diptera, Culicidae) Arten, Lebensweise, Ökologie, Massenentfaltung, Gegenwehr. Zeitschr. für angewandte Zoologie 62: 231-242.
Poepperl, R, 1999. Emergence pattern of Diptera in various sections of a northern German lowland stream. Limnologica 29: 128-136.
Service, M.W., 1969. Observations on the ecology of some British mosquitos. Bull. ent. Res. Res. 59: 161-194.
Service, M.W., 1971a. Conservation and the control of biting flies in temporate regions. Biological Cons. 3: 113-122.
Service, M.W., 1971b. The daytime distribution of mosquitos resting in vegetation. J. Med. Ent. 8: 271-278.
Skierska, B., 1965. Ecological studies of the occurrence and distribution of Culicinae fauna in the coastal forest belt. Ekologia Polska 13: 527-571.

Stuart, A.E., A. Evans, C. Brooks, M.J.A. Simpson, J.B. Cloughley, D.F. McIntosh, C.L.E. Stuart, A. Blackwell, D.S. Kettle, 1996. The biting midge of the West Highlands: fifty years of research. Scot Med J 41: 143-146.

Surtees, G., 1995. Functional and morphological adaptations of the larval mouthparts in the sub-familiy Culicinae (Diptera) witha review of some related studies by Montschadsky. Proc. Roy. Ent. Soc., London 34: 7-16.

Takken, W, P.A. Kager & H.J. van der Kaay, 1999. Terugkeer van endemische malaria in Nederland uiterst onwaarschijnlijk. Ned. Tijdsch. Geneeskd, 143: 836-838.

Voorhoeve, C.G., 1969. Ecology and biology of mosquitos: report of my practical stage at Monks Wood Experimental Station. L.U. Wageningen. 40 pp.

Wallace, J.B. & R.W. Merrit, 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. Ann. Rev. Ent. 25: 103-132.

Wesenberg-Lund, C., 1920/21. Contributions to the biology of the Danish Culicidae. Kongel. Danske Videnskab. Selsk. Skrifter, Naturvidensk Mathem. Afd. 8. 210 pp.

Wesenberg-Lund, C., 1943. Biologie der Süsswasserinsekten. Kopenhagen, 682 pp.

Wiberg-Larsen, P., 1978. Species composition, succession of instars and mortality among the immature stages of Aëdes spp. inhabiting some Danish forest ools. Arch. Hydrobiol. 84: 180-198.

World Health Organisation, 1967. Mosquito ecology. W.H.O. Technical Report Ser. 368 pp.

Zuijlen, J.W.A. van, T.M.J. Peeters, P.S. van Wielink, A.P.W. van Eck & E.H.M. Bouvy (red.). Brand-stof. Een inventarisatie van de entomofauna van het natuurreservaat 'De Brand' in 1990. Tilburg: Insektenwerkgroep KNNV-afdeling Tilburg.

Verklarende woordenlijst

Abdomen:	achterlijf
Adult:	volwassen dier
Anthropogeen:	door mensen gemaakt
Bivoltien:	met twee generaties per jaar
Caudaal:	aan de kant van het lichaams-uiteinde
Diapuze:	rusttoestand waarin geen groei optreedt
Diptera:	tweevleugeligen (vliegen en muggen)
Efemeer:	tijdelijk water bevattend
Eifollikels:	de aanleg van eieren in de ovaria
Emergentievallen:	op het water of op de bodem geplaatste vallen waarin uitkomende insekten gevangen worden
Facultatief:	naar keuze
Fenologie:	de wetenschap van het optreden in de tijd (bijv. eerste verschijningsdatum)
Feromoon:	soortgebonden geurstoffen om bijv. leden van het andere geslacht te lokken
Habitat:	karakteristiek milieu
Hygrofiel:	met een voorliefde voor water
Malaiseval:	meestal grote gazen val voor vliegende insekten
Oviposition:	het leggen van eieren
Pharyngeaal:	behorend tot de pharynx, het begin van de darm na de mond
Plurivoltien:	met meer generaties per jaar
Retractiel:	terugtrekbaar
R-strategen:	organismen met een groot aantal eieren en een exponentiële ontwikkeling
Saliniteit:	zoutgehalte
Spermatophoor:	pakketje met zaadcellen van mannelijke dieren
Univoltien:	een generatie per jaar