

INVLOED VAN INUNDATIE VAN GRASLANDEN OP TERRESTRISCHE DANSMUGGEN (DIPTERA: CHIRONOMIDAE)

Henk Moller Pillot

Vroeger liepen graslanden regelmatig onder water. Tegenwoordig wordt het waterpeil sterk gereguleerd, waarbij de wenselijkheid van periodieke overstroming in het natuurbeheer ter discussie staat. De ongewerveldenfauna wordt zelden in deze discussie betrokken. In dit artikel wordt de invloed van overstroming op de larven van dansmuggen (ook wel vedermuggen genoemd) besproken, op basis van de ervaringen van de auteur. Vrijwel elke soort blijkt een ander gedrag te vertonen, waarbij zowel jaargetijde als ruimtelijke variatie in het grasland een belangrijke rol spelen.

INLEIDING

Vroeger waren graslanden niet geëgaliseerd en gedraineerd en was er geen sprake van verlaagde slootpeilen in de winter. In het winterhalfjaar kwamen daardoor op allerlei laag gelegen plaatsen plassen voor (fig. 1). Het ligt voor de hand dat de ongewervelden van graslanden op verschillende manieren op dergelijke inundaties reageren en dat dit voor veel soorten bodemorganismen van invloed is op de onderlinge concurrentieverhoudingen. Onze kennis hierover vertoont echter nog vele leemten en het doel van dit artikel is een beeld te geven van de gevolgen van inundatie op de in grasland levende Chironomidae (dans- of vedermuggen) (fig. 2).

Er is echter nog een belangrijker reden om hieraan aandacht te besteden. Inundatie van graslanden is de laatste jaren volop in discussie. Enerzijds is er voortdurend op gewezen dat in beek- en rivierdalen inundatie een normaal optredend verschijnsel is, anderzijds vrezen natuurbeheerders voor eutrofiëring van schrale graslanden en besmetting met schadelijke stoffen als zware metalen. Het is wel al duidelijk, dat in verschillende bodemtypen en verschillende vegetaties de gevolgen van inundatie niet dezelfde zijn. De ongewervelde fauna wordt tot op heden echter zelden in de discussies betrokken.

In dit artikel wordt informatie uit diverse eigen onderzoeken en allerlei andere bronnen

gecombineerd, zonder dat het mogelijk was om dit steeds met basisgegevens te staven. Omdat er zo weinig informatie over dit onderwerp beschikbaar is, leek het toch wenselijk om de ideeën van de auteur op deze manier samen te vatten. Hopelijk levert dit aanzetten op voor nieuw onderzoek.

METHODE VAN ONDERZOEK

Om een beeld te krijgen van de invloed van inundatie op Chironomidae werden voornamelijk twee methoden toegepast. Allereerst werden voor, tijdens en na inundatie bodemmonsters genomen, waaruit de volwassen mugjes werden opgekweekt. Daarnaast werden op allerlei plaatsen met een handnet larven verzameld in het op het grasland staand water (dus niet uit de bodem) en werden waarnemingen gedaan aan deze larven. Hierbij werd het gedrag van de larven in water onder de binoculair bekeken. Tenslotte werden vele andere gegevens benut, voornamelijk verkregen uit watermonsters in allerlei biotopen, zowel van mijzelf als van anderen.

ALGEMENE WAARNEMINGEN EN LITERATUURGEGEVENS

Wanneer een grasland na één of meer forse regenbuien geheel of gedeeltelijk onder water staat, zie je heel vaak dat diverse vogelsoorten hierdoor



Figuur 1. Stagnatie van water in een grasland bij Udenhout (NB). Foto Henk Vallenduuk.

Figure 1. Water stagnation in grassland near Udenhout (province of Noord Brabant). Photo Henk Vallenduuk.

worden aangetrokken. Zelfs voor de mens zijn met het blote oog vaak vluchtende en verdrinkende dieren waarneembaar, zoals regenwormen en allerlei insecten. Springstaarten (*Collembola*) kunnen talrijk zijn en, als de inundatie mede veroorzaakt is doordat een sloot buiten zijn oevers is getreden, zie je ook vaak watervlooien (*Cladocera*), mosselkreeftjes (*Ostracoda*) en roeipootkreeftjes (*Copepoda*).

Het is algemeen bekend dat mollen en muizen zo snel mogelijk een grasland verlaten, wanneer dit onder water komt te staan. Bij de meeste soorten sprinkhanen ontwikkelen de eieren zich niet of sterven de uitgekomen jonge dieren als laat in het voorjaar nog inundatie optreedt (Suhling & Kratz 1999). In deze en dergelijke gevallen moet herbevolking optreden vanaf de hogere delen. Regenwormen kunnen een langdurig verblijf onder water uitstekend overleven (Edwards & Lofty 1972). Toch ontvluchten veel wormen overstroomde delen en komen sommige soorten, zoals *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758, niet in overstromingsvlakten voor. Andere soorten zijn hier vrij algemeen en *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) wordt zelfs als semi-aquatisch beschouwd. Enigszins vergelijkbare verschillen treden ook op bij oribatide mijten. Veel soorten van

overstromingsvlakten hebben hier echter een facultatieve diapauze of quiescence (Siepel 1995).

Loopkeversoorten die in overstromingsvlakten leven hebben als regel zomerlarven en diverse soorten verplaatsen zich reeds in het najaar naar hogere delen (Palmén 1945, Krogerus 1948, Zulka 1994). Voor een aantal soorten is echter ook submerse overwintering mogelijk.

Larven van terrestrisch levende chironomiden zijn nog maar net met het blote oog zichtbaar, maar vooral larven van *Limnophyes* Eaton, 1875 en *Metriocnemus* Van der Wulp, 1874 kun je nog wel zien kruipen, vooral als je bijvoorbeeld een witte bak in zo'n plas met water steekt. Deze larven worden 3 tot 8 millimeter lang en drijven aan het oppervlak of kruipen traag over het drijvende materiaal. Dichtheden van honderd of meer larven per m² zijn niet zeldzaam, dus met een netje is het niet moeilijk een groot aantal larven te verzamelen. Sommige soorten, zoals de donkerviolette (bijna zwartgekleurde) *Paralimnophyes hydrophilus*, zijn semi-aquatisch en zwemmen een deel van de tijd rond.

Herhaal je de bemonstering na een of twee weken, dan zijn de larven van *Limnophyes* en *Metriocnemus* nog steeds aanwezig. Drijvende larven zie je dan alleen nog als mensen of dieren



Figuur 2. Een aquatische chironomide. De mannetjes zijn herkenbaar aan de pluimvormige antennes. Foto Roy Kleukers.
Figure 2. An aquatic chironomid. The males can be recognised by the plume shaped antennae. Photo Roy Kleukers.

het materiaal omgewoeld hebben. De meeste larven kruipen nu over dode bladeren, rottende grassprietten of algen. Plassen die een aantal maanden staan leveren bij bemonstering van de waterlaag met een netje vaak vrijwel geen terrestrische chironomiden meer op.

Een belangrijk aspect is dat regendagen in de winter gevolgd kunnen worden door een vorstperiode. Van aquatische chironomiden is bekend dat bij bevroering aanzienlijke sterfte kan optreden, maar dat veel larven het ook kunnen overleven, onder andere door dieper in de bodem te kruipen (Gostkowski 1935, Danks 1971). Na bevroering van regenplassen vond ik relatief veel dode dieren, niet alleen chironomiden, maar ook bijvoorbeeld kleine kreeftachtigen, mijten en larven van steltmuggen (Limoniidae). Chironomiden van de geslachten *Limnophyes* en *Metriocnemus* waren vaak dood, maar een enkele larve leefde nog en begon, vooral bij verhoging van de temperatuur, weer te kruipen. Het is nog de vraag of de sterfte niet grotendeels veroorzaakt wordt door mechanische beschadiging door het uitzettende ijs. Wellicht speelt dit in de bovenste bodemlaag nog sterker dan in de waterlaag van een regenplas. Bevroering van drogere bodems levert voor de chironomiden geen probleem op.

Na de vorstperiode beginnen de larven alweer te kruipen, terwijl de onderlaag nog bevroren is.

AANPASSINGEN BIJ CHIRONOMIDAE-LARVEN

De belangrijkste problemen voor ongewervelden bij inundatie van grasland zijn zuurstoftekort en het opzwellen van de dieren door wateropname (Dunger 1974). Om deze redenen ontvluchten allerlei ongewervelden het stijgende water. Soorten kunnen zich hiertegen ook wapenen door overleving op plaatsen waar het water niet kan komen (bijvoorbeeld in luchtbellens in de grond), sterke uitscheiding van water, door een lipoidlaag op de cuticula of door dichte beharing. Als kleine dieren als mijten en springstaarten in een luchtbel overleven, kan na lange tijd wel verhongering optreden. In de zomer is de wateropname sterker, doordat bij hogere temperatuur de doordringbaarheid van de buitenlaag van het dier groter is; ook neemt het zuurstoftekort in de bodem dan sneller toe.

Terrestrische Chironomidae blijken diverse overlevingsstrategieën te vertonen. In Nederlandse graslanden gaat het hierbij om enige tientallen soorten, waarvan sommige uiterst algemeen voorkomen. Tot op heden is hierover vrijwel niets

TERRESTRISCHE DANSMUGGEN

Terrestrische dansmuggen leven als larve niet in het water, maar in meest vochtige tot natte bodem in allerlei biotopen, zoals graslanden, akkers en bossen. Een deel van de soorten is te vinden aan de oevers van wateren, maar sommige andere leven vooral in droge bodems, bijvoorbeeld op heidevelden en in duinen, waar zij voor hun ontwikkeling afhankelijk zijn van regenwater. Veel soorten hebben een diapauze in de winter of in de zomer. In Nederland zijn tot op heden ongeveer 60 soorten aangetroffen.

gepubliceerd. Chironomiden kunnen door wateropname lethargisch worden. Dergelijke larven vind je bij bemonstering van geïnundeerd grasland meestal weinig, veel minder dan bij Tullgren-monsters. Hierbij wordt een monster binnenshuis geleidelijk uitgedroogd, waarbij de larven in een bakje leidingwater terechtkomen. Onbeweeglijke larven zijn buiten natuurlijk moeilijker te vinden, maar het kan ook met de temperatuur binnenshuis of met de osmotische waarde van leidingwater te maken hebben. Zowel bij *Smittia* als bij *Limnophyes* liggen altijd wel enkele larven onbeweeglijk op de bodem. Zij beginnen weer langzaam te bewegen, als je hen op het droge brengt. *Smittia* en *Pseudosmittia* vind je relatief weinig door met een netje het water af te schep- pen. Deze larven leven meer op en in de bodem. De larven van *Smittia* hebben hun optimum in wat drogere bodem en zijn dus wellicht ook wat minder aangepast aan inundatie. Larven van *Chaetocladius piger* gaan vrijwel altijd op het water drijven. Deze larven hebben ook een opvallend vette huid. Ook *Limnophyes* drijft nogal eens op het water. Het lijkt logisch dat dergelijke larven door windbewegingen gemakkelijk aan de oever belanden. Larven van *Metriocnemus tristellus*, een

soort die volledig gespecialiseerd is op het leven in nat grasland, kruipen over grote afstanden en bereiken zo gemakkelijk hun optimale plekjes. Zeer hoge dichtheden van onder andere *Limnophyes* worden vooral aangetroffen in de natte zone net buiten de waterlijn. Gezien het bovenstaande lijkt dit ten dele te berusten op actieve (en soms ook passieve) verplaatsing. In het algemeen kan men vaststellen dat lage plekken in graslanden, die vrijwel de hele winter onder water staan, arm aan chironomiden zijn.

BESPREKING VAN DE BELANGRIJKSTE TAXA

De verschillende soorten vertonen grote verschillen in gedrag bij inundatie. Ook fysiologische verschillen beïnvloeden de sterftekansen. Niet onder water komende delen kunnen voor sommige soorten een rol spelen als 'vluchtheuvels'. Nattere en drogere delen kunnen ook voor soorten met minder mobiele larven beurtelings als refugium dienen. In het hiernavolgende worden de soorten en groepen besproken in een volgorde met toenemende voorkeur voor natte omstandigheden. Bij ieder taxon wordt het karakteristieke milieu vermeld.

Bryophaenocladius Thienemann, 1934 droog, vooral mosvegetaties

Dit genus is schaars in grasland. De meeste soorten bewonen mosvegetaties in zeer droog milieu. In kweken sterven zij snel bij toevoeging van teveel water. Ook in de natuur werd na inundatie eenmaal massale sterfte vastgesteld, maar wellicht speelde hier echter ook bevrozing na de inundatie een rol. Tenminste *B. subvernalis* (Edwards, 1929) leeft soms onder de water- spiegel aan oevers (Strenzke 1950). Larven van *Bryophaenocladius* komen soms in groot aantal in potvallen terecht. Zij kruipen kennelijk over grote afstand.

Smittia Holmgren, 1869

vrij droog, grasland

In Nederland komen zes soorten van dit geslacht regelmatig en vaak talrijk in grasland voor. In het winterhalfjaar bewonen de larven vooral de hogere delen van de graslanden, in de zomer meer de lagere. Bij droogte overleven zij in dormantie tenminste een aantal weken. Bij inundatie kruipen zij veel minder dan *Limnophyes* en *Metriocnemus* in de waterlaag rond. Waarschijnlijk wordt de ontwikkeling bij inundatie aanzienlijk vertraagd door wateropname van de larven. Overigens vliegen de imago's in Nederland de gehele winter door en kan men op sommige winterdagen ook zwermen waarnemen. De populatiegrootte wisselt sterk door de wisselende weersomstandigheden en is sterk afhankelijk van de permanente aanwezigheid van geschikte locaties. Over de (relatief kleine) ecologische verschillen tussen de soorten is een publicatie in voorbereiding.

Metriocnemus fuscipes (Meigen, 1818)

vrij droog, mosvegetaties

Metriocnemus fuscipes behoort tot de kleine groep soorten waarvan de larven mos eten. In grasland met mossen zijn zij vrijwel altijd aanwezig, hoewel nooit erg talrijk. Bij inundatie zijn zij vrijwel niet in de waterlaag te vinden. Zij komen trouwens voornamelijk in de iets minder natte delen van graslanden voor en het is niet duidelijk of zij inundatie langer dan enige weken overleven.

Metriocnemus picipes (Meigen, 1818)

vochtig, grasland

Een in vochtig grasland algemene soort, gewoonlijk in geringe dichtheid (één tot enkele larven per dm²). De larven behoren tot het *M. terrester* aggregaat. De larven verdragen langdurige inundatie uitstekend, maar komen het meest voor in de minder laaggelegen delen. Bij inundatie blijven

zij vermoedelijk op of in de bodem rondkruipen. Zie Langton & Moller Pillot (1997) voor verdere ecologische gegevens.

Limnophyes minimus (Meigen, 1818)

vrij nat, 'ubiquist'

Een van de talrijkste Chironomidae in Nederland. De larven leven zowel in water als (meer algemeen) in vochtige tot natte bodem. De imago's kunnen uitvliegen in de waterfase, maar de grootste aantallen worden toch gevonden in niet door water bedekte bodem (Schleuter 1985). Op zeer natte bodem is *Limnophyes* vrijwel steeds dominant ten opzichte van andere terrestrische soorten (Strenzke 1950). Steinhart (1998) stelde vast, dat de verwante *L. punctipennis* zowel in het water als op vochtige bodem eitjes afzet. Dit geldt ongetwijfeld ook voor *L. minimus*.

De larven blijven na inundatie in de winter wekenlang in de waterlaag op stengels en blaadjes rondkruipen, maar sommige larven drijven aanvankelijk aan het oppervlak. Aan de randen van waterplassen kunnen tijdelijk dichtheden van meer dan 100 larven per dm² voorkomen. Delettre (1986) toonde aan dat verdroogde terreinen weer snel herbevolkt worden vanuit vochtiger plaatsen.

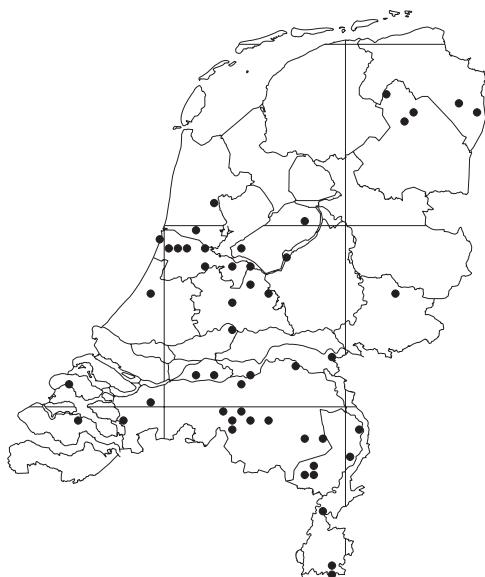
De mannetjes zwermen dicht bij de grond, vooral in open gebieden (Gibson 1945). Bij deze soort komt veel parthenogenese voor (zie ook *L. punctipennis*).

Limnophyes punctipennis

(Goetghebuer, 1919)

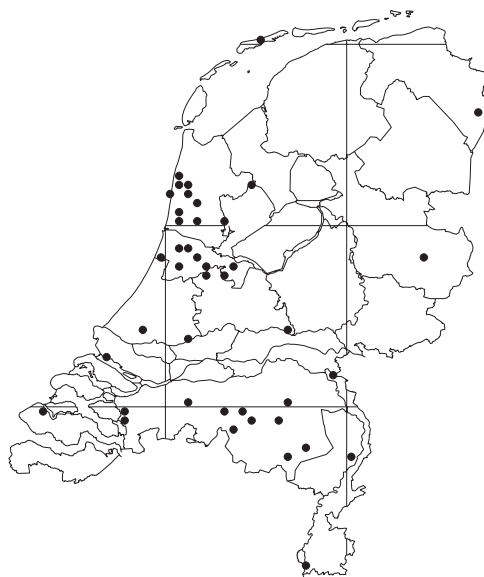
vrij nat, 'ubiquist'?

Limnophyes punctipennis is een parthenogenetische soort, die niet altijd goed van *L. minimus* te onderscheiden is en wellicht niet de status van soort verdient. De larven komen vaak tussen die van *L. minimus* voor en hebben waarschijnlijk dezelfde ecologie.



Figuur 3. Vindplaatsen van *Metriocnemus inopinatus* in Nederland.

Figure 3. Records of *Metriocnemus inopinatus* in the Netherlands.



Figuur 4. Vindplaatsen van *Metriocnemus tristellus* in Nederland.

Figure 4. Records of *Metriocnemus tristellus* in the Netherlands.

Limnophyes natalensis (Kieffer, 1914)

vrij nat, 'ubiquist'?

De larven van *L. natalensis* lijken dezelfde ecologie te hebben als die van *L. minimus*, maar bij *L. natalensis* komt waarschijnlijk geen parthenogenese voor en de mannetjes zwermen meer aan de randen van struikgewas en bomen. In open grasland is de soort beslist veel schaarser dan *L. minimus*.

Metriocnemus inopinatus Strenzke, 1950

vrij nat, grasland

Een soort die merkwaardigerwijze sinds de beschrijving in 1950 op grond van Duits materiaal alleen in Nederland is gevonden. De larven zijn in nat grasland vrij algemeen en kruipen bij inundatie actief rond, zoals de overige soorten van het genus. De stippen op de verspreidingskaart (fig. 3)

zijn door toepassing van zeer verschillende verzamelmethoden verkregen. In aquatische monsters wordt de soort zelden aangetroffen (Nijboer & Verdonchot 2001).

Paraphaenocladus impensus (Walker, 1856)

nat, moerasvegetaties

De larven van *P. impensus* leven ongeveer op dezelfde plaatsen als die van *Pseudorthocladus*, maar zij worden iets vaker gevonden in natte weilanden, zowel onder invloed van kwel of regen als door inundatie. Door hun geringe beweeglijkheid en hun verblijf op of in de bodem worden zij moeilijk opgemerkt. Andere soorten van dit geslacht zijn niet in graslanden te verwachten, of het zou vlak langs oevers moeten zijn. Volwassen wijfjes werden enkele malen verzameld, terwijl zij laag over grasland vlogen.

Pseudorthocladius Goetghebuer, 1932
nat, moerasvegetaties

Larven van *Pseudorthocladius* worden regelmatig op de bodem van wateren aangetroffen, zelfs op een halve meter diepte. Toch leven zij merendeels in moerasige vegetaties op vochtige tot natte bodem. Strenzke (1950) constateerde zelfs dat zij, in vergelijking met *Limnophyes*-larven, een niet al te natte bodem prefereren. In tegenstelling tot *Limnophyes* blijven zij bij inundatie vermoedelijk de bodem bewonen. De larven zwemmen niet. Zij zijn alleen gevonden in enkele natte graslanden met veel zeggen en moerasplanten (Strenzke 1950).

Pseudosmittia Goetghebuer, 1932
nat, pioniervegetaties

Dit is verreweg het soortenrijkste geslacht van de terrestrische chironomiden. Waarschijnlijk komen in Nederland 15 à 20 soorten voor. De larven van de meeste soorten lijken bij inundatie op de bodem te overleven. In de regel vliegen zij pas uit na droogvallen, maar wellicht is bij waterbedekking voor alle soorten ook verpopping en uitvliegen mogelijk, zoals Schleuter (1985) vaststelde voor *P. angusta* (Edwards, 1929).

Limnophyes asquamatus Andersen, 1937
zeer nat, oevers

De larven van *L. asquamatus* worden gevonden in temporaire poelen (Dettinger-Klemm & Bohle 1996), overstromingsvlakten van rivieren (Steinhart 1998) en aan oevers van (vooral voedselarme) sloten en plassen (Moller Pillot 2003). In laboratoriumstudies werden de eitjes vooral afgezet op vochtige tot natte bodem, maar ook vaak aan oeverranden (Dettinger-Klemm 2003). De verpopping vindt vermoedelijk niet onder water plaats. In natte graslanden is de soort in Nederland overal te vinden, waarbij de grootste talrijkheid

optreedt aan randen van plassen (soms meer dan 100 larven per dm²). Tenminste in het winterhalfjaar blijven de larven wekenlang rondkruipen in de waterlaag van ondergelopen delen. Het staat wel vast dat de eitjes ook worden afgezet wanneer geen open water aanwezig is. Bij droogte in de zomer verdwijnt de soort uit het grasland. Hoewel de soort niet midden in de winter lijkt te vliegen zal herbevolking door vliegende wijfjes waarschijnlijk ieder najaar plaatsvinden. Voor verdere gegevens zie Dettinger-Klemm (2003).

Metriocnemus tristellus Edwards, 1929
zeer nat, grasland

Geen enkele chironomide is waarschijnlijk zó kenmerkend voor nat grasland als *M. tristellus*. Mede omdat deze soort waarschijnlijk een zomerdiapauze heeft, zijn de gegevens over de verspreiding in Europa schaars en is hij bijvoorbeeld niet bekend uit België. In Nederland werden larven gevonden van september tot eind april, poppen en volwassen dieren van september tot begin mei. Als men met een netje in de wintermaanden plassen op grasland bemonsterd, blijken de larven, poppen en exuviae vaak talrijk te zijn. Hierdoor is komen vast te staan, dat *M. tristellus* in Noord-Brabant algemeen is (fig. 4). Henk van der Hammen verzamelde zo ook vele larven rond Amsterdam. De meeste waarnemingen in de provincie Noord-Holland zijn echter op andere wijze tot stand gekomen. Gert van Ee vond namelijk ook vele chironomiden in vangpotten voor loopkevers in natte graslanden in de maand oktober. In grote meerderheid bleek het hier te gaan om *M. tristellus* (in één geval zelfs 288 larven in een enkele vangpot). Beide verzamelmethode zijn voor chironomiden-onderzoekers ongebruikelijk. Het blijkt nu dat de soort zeer algemeen voorkomt. Waarschijnlijk geldt dit voor geheel Europa. Ik vond *M. tristellus* in elk geval ook in Wit-Rusland (Hlupin, 26.iv.2003, 2 mannetjes, coll. Moller Pillot), terwijl er nog geen enkele Oost-Europese vindplaats gepubliceerd is.

De larven blijken op zand, veen en klei voor te komen, waarschijnlijk het meest op kleibodem. Kennelijk zijn de voor chironomiden extreme zomerse condities op kleigraslanden niet ongunstig en gaat het er alleen maar om dat het 's winters goed nat is. Plaatselijk zijn 100 larven per dm² gevonden, wellicht mede door lokale ophoping. De larven blijken zeer actieve kruiers te zijn, die wellicht zo nodig een aantal meters kunnen afleggen, zodat zij regenplassen snel kunnen verlaten. Ook de poppen kruipen actief en komen pas boven de waterspiegel tot rust. De volwassen dieren komen althans in kweken zonder zwermgedrag tot paring op de bodem, hetgeen in winterse omstandigheden een voordeel kan zijn. Zelfs in een glazen pot paren zij en worden eitjes afgezet, in klompjes van 20 tot 30 eieren.

Rond Tilburg is de soort schaars na droge winters. Een enkele keer worden larven, poppen of imago's gevonden aan de oevers van stilstaande of langzaam stromende wateren. Dergelijke plaatsen doen zeker ook dienst als refugia.

***Metriocnemus eurynotus* (Holmgren, 1833)**
sensu Saether, 1995

= *M. obscuripes* (Holmgren, 1869)
zeer nat, oevers

Hier ligt een systematisch probleem. *Metriocnemus eurynotus* omvat namelijk twee soorten, die als imago niet te onderscheiden zijn, maar ecologisch sterk verschillen. Als larve behoren zij respectievelijk tot *M. hirticollis* aggregaat en *M. hygroetricus* aggregaat sensu Moller Pillot (1984). Elk van deze aggregaten omvat echter twee soorten. Beide aggregaten worden in geïnundeerd grasland nu en dan aangetroffen en tenminste een deel van de gevallen behoort tot *M. eurynotus*. De larven van *M. hirticollis* aggregaat leven vaak aquatisch op waterplanten en aan de oevers van sloten. In een kweek werden de poppen boven de waterspiegel in een slijmohuls gevonden.

Paralimnophyes hydrophilus
(Goetghebuer, 1921)
zeer nat, oevers

Een bewoner van vooral voedselarme, kleine wateren en moerassen (Moller Pillot & Buskens 1990). De larven zwemmen goed, maar zijn vooral aan de oever te vinden. In grasland lijken de wijfjes alleen eitjes af te zetten wanneer er ergens een plasje water staat. Dettinger-Klemm (2003) nam ei-afzetting in het laboratorium waar langs de oever en soms ook direct op het wateroppervlak. De larven groeien in nat tot vochtig grasland zonder problemen op zolang de bodem niet echt uitdroogt. Voor verdere gegevens zie Dettinger-Klemm (2003).

***Chaetocladius piger* (Goetghebuer, 1913)**
zeer nat, kwelsituaties

De larven van *C. piger* leven semi-aquatisch, vooral aan de oevers van wateren. Vooral oudere larven worden vaak ook in dieper water gevonden. Het is nog altijd niet bekend of de eitjes boven of onder de waterspiegel worden afgezet. In graslanden worden de larven voornamelijk gevonden op hellingen, waar enig kwelwater uittreedt. Toch is het voorkomen in min of meer vlak grasland hier en daar vastgesteld, bijvoorbeeld in De Mortelen nabij Oirschot, waar de larven leefden in een nat gedeelte, waar het echte kwelwater niet tot het maaiveld kwam.

AQUATISCHE SOORTEN

Er is geen scherpe grens te maken tussen aquatische en terrestrische chironomiden. In geïnundeerd grasland kan men ook echt aquatisch levende soorten vinden. Dit is voornamelijk het geval, wanneer de inundatie het gevolg is van overstrooming van een rivier, beek of sloot. Sommige aquatisch levende soorten zijn in staat na het wegtrekken van het water in vochtige bodem als larve te overleven en/of uit te vliegen (Steinhart 1998).

Een zeer specifieke soort voor overstromingsgebieden is *Hydrobaenus lugubris* Fries, 1830. De paring van deze soort vindt plaats op een rustig wateroppervlak. De volwassen dieren vliegen nauwelijks en hebben gereduceerde palpen en antennen en korte dikke poten (Saether 1976). Zij vliegen in het vroege voorjaar uit en de larven hebben een ruststadium in de zomer (Steinhart 1998). In het overstromingsgebied van de Oder werden vaak honderden larven per m² aangetroffen. In Nederland is *H. lugubris* slechts zeer lokaal verzameld, vooral in sloten en plassen langs de rivieren. Waarschijnlijk is het waterregime in onze uiterwaarden te onregelmatig voor deze soort. Ook in graslanden, die enige tijd grote of kleinere plassen vertonen van kwel- of regenwater, vindt men aquatische soorten, zoals *Psectrotanypus varius*. In dit kader zal hierop niet nader worden ingegaan.

DISCUSSIE

In de regel zijn na enkele weken inundatie nog vele larven in de waterlaag te vinden, maar bij een bemonstering in september 1998 werden reeds na één dag geen larven meer aangetroffen. Hier kan het jaargetijde een rol spelen, bijvoorbeeld doordat de dieren in winterrust een betere beschermingslaag bezitten of dat bij lagere temperaturen minder snel zuurstofgebrek optreedt. Het komt maar weinig voor dat in de zomer regenplassen op een grasland dagenlang blijven staan. Het gevaar van wateropname door de larven is in de zomer groter dan in de winter (Dunger 1974). Merkwaardig is dan wel, dat dit geen probleem vormde bij een monster van 29 april 1994, toen het water ook sterk door de zon werd opgewarmd. Volgens Dunger is het probleem temperatuurafhankelijk, maar hij geeft toch geen duidelijke verklaring. Zuurstofgebrek in een warmere bodem of opgewarmd water lijkt geen rol te spelen bij bijvoorbeeld *Metriocnemus*-larven die ik zelfs in vrijwel zuurstofloos water aan het oppervlak vond. Frouz (1994) vond bij larven van *Smittia* in natte grond in de winter in Tsjechië een hoge mortaliteit en

wijdt dit ook aan zuurstofgebrek. *Smittia*-larven leven meer in vrij droge bodem en gemiddeld ook dieper in de bodem dan *Limnophyes* en *Metriocnemus*. Hij heeft echter in het geheel geen rekening gehouden met mechanische beschadiging, hoewel hij vermeldt dat de betreffende bodem vaak bevroor. Mijn ervaring is dat *Smittia*-larven zich weliswaar wat minder in de waterlaag begeven, maar zo lang het niet vriest lijkt het ontwijken van zuurstofarme plekjes in de winter geen probleem.

Het gedrag van vogels kan ook een aanwijzing geven betreffende de gedragingen van ongewervelden. Vaak ziet men dat vogels onmiddellijk afkomen op plotseling geïnundeerd grasland, wat wijst op een groot voedselaanbod. Ongewervelden lijken zich in de winter beter te kunnen wapenen tegen overstroming en ze blijven daarom naar verwachting ook langer in de waterlaag. Als gevolg daarvan zouden vogels in de winter langer kunnen blijven foerageren, maar dit is bij mijn weten nooit onderzocht. Wel is inmiddels vastgesteld, dat terrestrische chironomiden-larven ondanks hun geringe afmetingen ook voor steltlopers incidenteel een belangrijke voedselbron kunnen zijn. Voor de grotere steltlopers is deze groep echter niet belangrijk wegens de geringe afmetingen van de larven. Het is wel duidelijk, dat een variatie aan weidevogels (met hun verschillende foerageermethoden) alleen mogelijk is in ruimtelijk gevarieerd grasland. Verschillen in de mate van inundatie veroorzaken in ieder geval lokale talrijkheid van bepaalde ongewervelde prooidieren.

Tot welke overwegingen leidt het bovenstaande nu als het gaat om de wenselijkheid van inundatie in natuurterreinen?

Hierbij moeten we het natuurlijk niet speciaal hebben over de chironomiden. Het gaat om de ongewervelden in totaal, zelfs niet alleen de bodemfauna. Een aantal algemene zaken valt op:

- Zowel bij de chironomiden als bij andere groepen zijn er grote onderlinge verschillen tussen de soorten. Er zijn soorten die zelfs

van maandenlange inundatie geen nadeel ondervinden.

- Bij allerlei groepen vind je soorten die voor- namelijk (of uitsluitend) overleven in de hogere delen van het grasland. In volledig geëgaliseerd grasland is dit niet mogelijk. Het is dus belangrijk dat er hoogteverschillen bestaan, groter dan de stijghoogte van de waterspiegel.
- Niet alle jaren zijn hetzelfde. De combinatie van inundatie en vorst is wellicht het meest funest voor veel soorten. Hierbij moet worden aangetekend dat voor sommige groepen juist een hoge wintertemperatuur met veel schimmelontwikkeling nadelig kan zijn.
- Inundatie in een geaccidenteerd grasland kan massale ontwikkeling veroorzaken van bepaalde soorten, zeker bij de chironomiden. Dit is bijvoorbeeld voor het voedselaanbod van vogels van belang.
- Inundatie in het zomerhalfjaar is voor een groot deel van de fauna zeer schadelijk.

We weten nog te weinig over de toe- en afname van 'gewenste' en eventueel 'ongewenste' dieren. Meer aandacht voor de invloed van inundatie op ongewervelden is dus wenselijk. Dit zou ook meer kennis over de ecologie en verspreiding van diverse soorten opleveren. De specialisten van diverse groepen van ongewervelden kunnen hiertoe waardevolle informatie leveren. Daarnaast is een groter opgezet wetenschappelijk onderzoeksprogramma wenselijk.

DANKWOORD

Ronald Buskens wordt bedankt voor het kritisch doornemen van het manuscript en Henk Vallenduuk voor het ontwerpen van de minitraps, waarin larven werden opgekweekt.

LITERATUUR

Danks, H.V. 1971. Overwintering of some north temperate and arctic Chironomidae. 11. Chironomid Biology. – The Canadian

Entomologist 103: 1875-1910.

Delettre, Y.R. 1986. La colonisation de biotopes multiples: une alternative á la résistance in situ aux conditions mésologiques défavorables. Cas de *Limnophyes minimus* (Mg.), Diptère Chironomidae à larves édaphiques des landes armoricaines.

– Revue d'écologie et de biologie du sol 23: 29-38.

Dettinger-Klemm, P.-M.A. 2003. Chironomids (Diptera, Nematocera) of temporary pools - an ecological case study. – Dissertation Marburg/Lahn.

Dettinger-Klemm, P.-M.A. & H.W. Bohle 1996. Überlebensstrategien und Faunistik von Chironomiden (Chironomidae, Diptera) temporärer Tümpel. – Limnologica 28: 403-421.

Dunger, W. 1974. Tiere im Boden. – Die neue Brehm-Bücherei 327: 1-265.

Edwards, C.A. & J.R. Lofly 1972. Biology of earthworms. – Chapman & Hall, London.

Frouz, J. 1994. Influence of soil water regime on the larval development of terrestrial chironomid *Smittia nudipennis* (Diptera, Chironomidae). – Biologia, Bratislava 49: 229-234.

Gibson, N.H.E. 1945. On the mating swarms of certain Chironomidae (Diptera). – Transactions of the Royal Entomological Society of London 95: 263-294.

Gostkowski, S. 1935. Die Bodenfauna und das Trockenlegen der Teiche. – Verhandlungen des Internationalen Vereins für Limnologie 7: 423-431.

Krogerus, H. 1948. Ökologische Untersuchungen über Uferinsekten. – Acta Zoologica Fennica 53: 1-308.

Langton, P.H. & H. Moller Pillot 1997. The pupa and biology of *Metriocnemus picipes* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). – Entomologist's Gazette 48: 178-180.

Moller Pillot, H.K.M. 1984. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera). 1 B: Orthoclaadiinae sensu lato. – Nederlandse Faunistische Mededelingen 1B: 1-175.

Moller Pillot, H.K.M. 2003. Hoe waterdieren zich handhaven in een dynamische wereld. – Stichting Noordbrabants Landschap, Haaren.

Moller Pillot, H.K.M. & R.F.M. Buskens, 1990. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera). 1C: Autoökologie en verspreiding. – Nederlandse Faunistische Mededelingen 1C: 1-87.

- Nijboer, R. & P. Verdonchot (red.) 2001. Zeldzaamheid van de macrofauna van de Nederlandse binnenwateren. – Werkgroep Ecologisch Waterbeheer Themanummer 19: 1-77.
- Palmén, E. 1945. Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischen Uferkäfer. – Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 11: 22-34.
- Saether, O.A. 1976. Revision of *Hydrobaenus*, *Trissocladius*, *Zalutschia*, *Paratrisocladius* and some related genera (Diptera: Chironomidae). – Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 195: 1-187.
- Saether, O.A. 1995. *Metriocnemus* van der Wulp: Seven new species, revision of species and new records (Diptera: Chironomidae). – Annales de Limnologie 31: 35-64.
- Schleuter, A. 1985. Untersuchung der Makroinvertebratenfauna stehender Kleingewässer des Naturparkes Kottenforst-Ville unter besonderer Berücksichtigung der Chironomidae. – Universität Bonn. [Dissertation]
- Siepel, H. 1995. Applications of microarthropod life-history tactics in nature management and ecotoxicology. – Biology and Fertility of Soils 19: 75-83.
- Steinhart, M. 1998. Einflüsse der saisonalen Überflutung auf die Chironomidenbesiedlung (Diptera) aquatischer und amphibischer Biotope des Unteren Odertals. – Shaker Verlag, Berlin. [dissertation]
- Strenzke, K. 1950. Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. – Archiv für Hydrobiologie, Supplement 18: 207-414.
- Suhling, F. & R. Kratz 1999. Veränderungen der Heuschrecken-Lebensgemeinschaft (Saltatoria) norddeutschen Niedermoor-Grünlandes nach einem lang andauernden Überstau. – Braunschweiger Naturkundliche Schriften 5: 869-881.
- Zulka, K.P. 1994. Carabids in a Central European floodplain: species distribution and survival during inundations. – In: Desender, K. et al. (eds.), Carabid beetles: Ecology and Evolution. Kluwer: 399-405.

SUMMARY

Influence of flooding on terrestrial chironomids in grassland (Diptera: Chironomidae)
Although flooding is an important factor for the invertebrate fauna of grassland, not much is published on this topic. As in other groups the different species of terrestrial Chironomidae display different reactions during flooding. Some larvae will move to drier parts, others remain on the spot. All species can survive for some time submerged in water, but the uptake of water can be a problem, especially in summer time. Some species are more or less characteristic for very wet grassland (like *Metriocnemus tristellus*), but nearly all species depend on the presence of drier parts of the grassland for maintenance of the population.

H.K.M. Moller Pillot
Leyparkweg 37
5022 AA Tilburg

