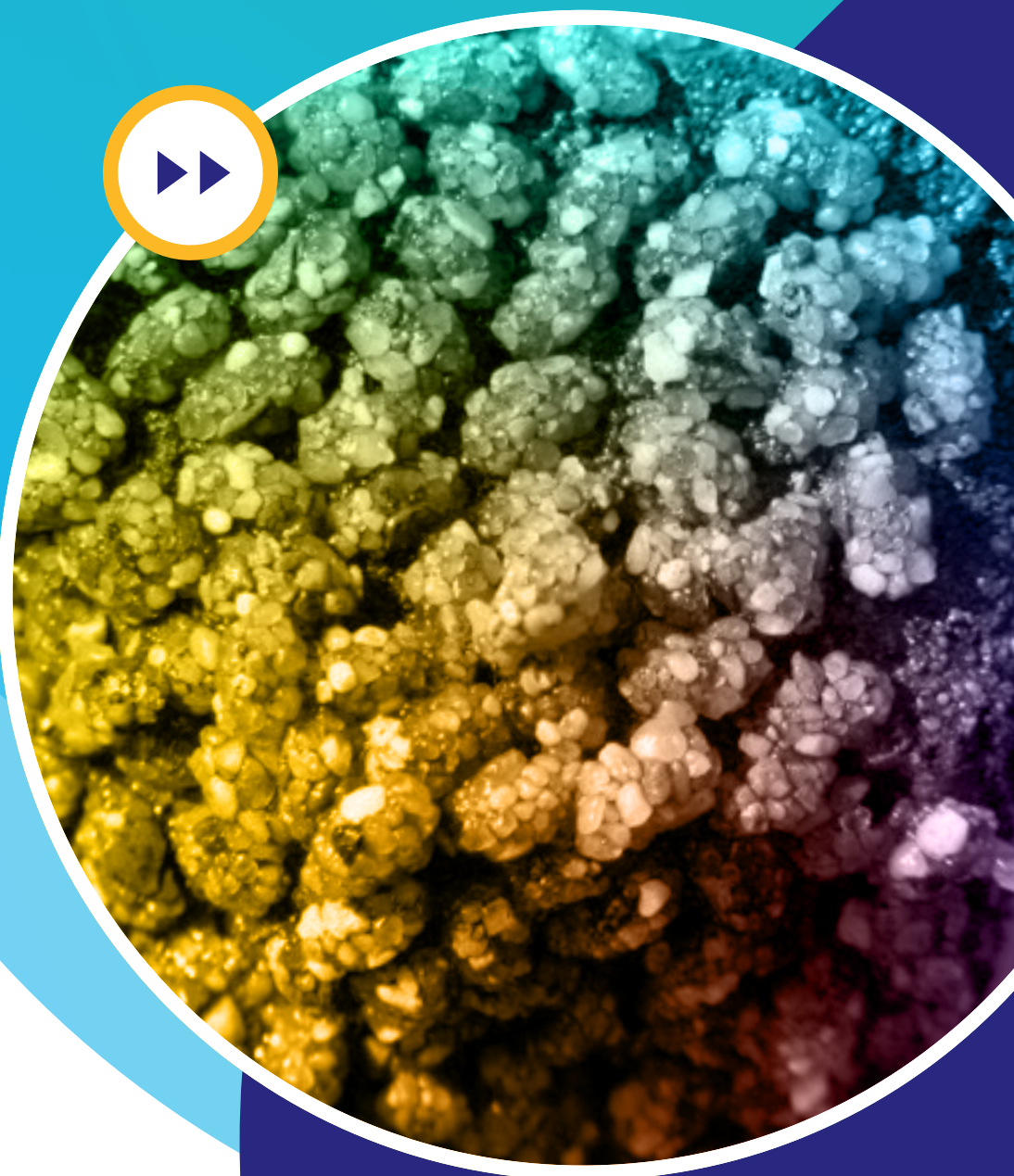


# BIOTISCHE INTERACTIES IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

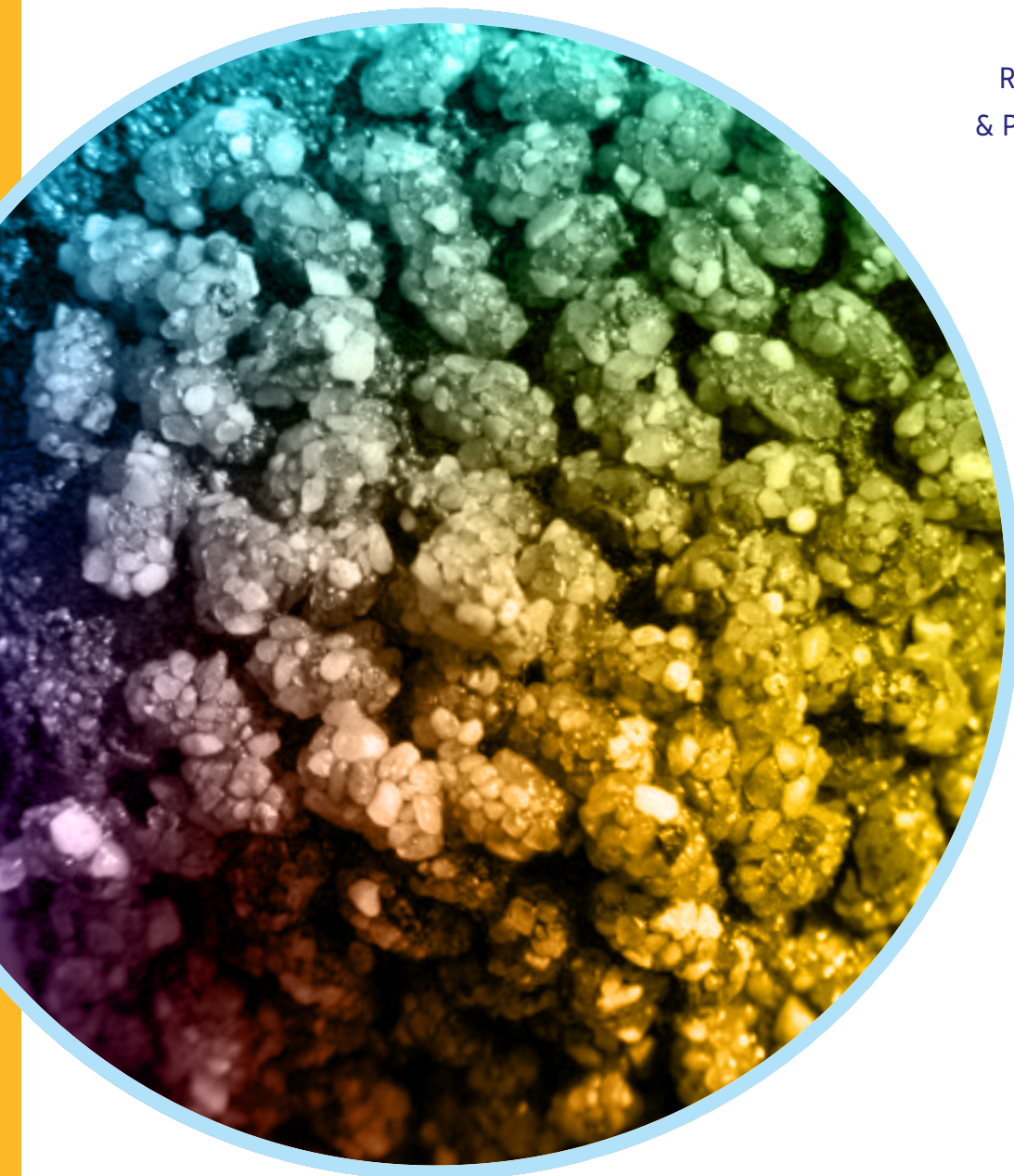
▶▶ KIWK 2022-12



# BIOTISCHE INTERACTIES IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

▶▶ KIWK 2022-12

Annalieke M. Bakker,  
Jip de Vries,  
Ralf C.M. Verdonschot  
& Piet F.M. Verdonschot



## ▶▶ KIWK IN HET KORT

---

Dit rapport is geschreven in het kader van het project **Systeemkennis ecologie en waterkwaliteit** van de Kennisimpuls Waterkwaliteit.

In de Kennisimpuls werken Rijk, provincies, waterschappen, drinkwaterbedrijven en kennisinstituten aan meer inzicht in de kwaliteit van het grond- en oppervlaktewater en de factoren die deze kwaliteit beïnvloeden. Daarmee kunnen waterbeheerders en andere partijen de juiste maatregelen nemen om de waterkwaliteit te verbeteren en de biodiversiteit te vergroten.

In het programma brengen partijen bestaande en nieuwe kennis bijeen, en maken ze deze kennis (beter) toepasbaar voor de praktijk. Hiermee verstevigen ze de basis onder het waterkwaliteitsbeleid. Het programma is gestart in 2018 en duurt vier jaar. Het wordt gefinancierd door het ministerie van Infrastructuur en Waterstaat, STOWA, waterschappen, provincies en drinkwaterbedrijven.

**Kennisimpuls Waterkwaliteit.**

**Beter weten wat er speelt en wat er kan.**

## ▶▶ COLOFON

---

<b>Opdrachtgever</b>	Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK)
<b>Auteurs</b>	Bakker A.M., de Vries, J., Verdonschot R.C.M. & Verdonschot P.F.M. (correspondentie: <a href="mailto:annalieke.bakker@wur.nl">annalieke.bakker@wur.nl</a> )
<b>Gebruikerscommissie Kennisimpuls waterkwaliteit Systemekennis ecologie en waterkwaliteit</b>	
Rijkswaterstaat/WVL	Marjoke Muller
HH De Stichtse Rijnlanden (vrz)	Nikki Dijkstra
Ws Amstel, Gooi en Vecht/Waternet	Gerard ter Heerdt
Ws De Dommel	Ineke Barten
Ws Vechtstromen	Gertie Schmidt
Ws Hunze en Aa's	Hermen Klomp
Ws Rivierenland	Arnold Osté
HH Hollands Noorderkwartier	Sandra Roodzand
PBL	Peter van Puijenbroek
Ws Limburg	Esther de Jong
Hoogheemraadschap van Delfland	Roger Meijs
STOWA	Bas van der Wal
<b>Leesgroep</b>	Nikki Dijkstra, Bas van der Wal
<b>Vormgeving</b>	Shapeshifter.nl   Utrecht
<b>Beeldmateriaal</b>	Cover: Aggregatie van larven van de kokerjuffer <i>Agapetus fuscipes</i> (Ralf Verdonschot). Figuren Jip de Vries.
<b>STOWA-rapportnummer</b>	2022-12
<b>ISBN</b>	978.94.6447.099.4
<b>DOI</b>	<a href="https://doi.org/10.18174/563396">https://doi.org/10.18174/563396</a>
<b>Wijze van citeren</b>	Bakker A. M., de Vries, J., Verdonschot P.F.M. & Verdonschot R.C.M. (2022). Biotische interacties in aquatische ecosystemen. Kennisdocument Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 48 pp.
<b>Trefwoorden</b>	Biotische interacties, mutualisme, facilitatie, ecosysteembouwers, biotische resistentie, invasieve soorten
<b>Copyright</b>	De informatie uit dit rapport mag worden overgenomen, mits met bronvermelding. De in het rapport ontwikkelde, dan wel verzamelde kennis is kosteloos verkrijgbaar.
<b>Disclaimer</b>	Deze uitgave is met de grootst mogelijke zorg samengesteld. Niettemin aanvaarden de auteur(s) en de uitgever geen enkele aansprakelijkheid voor mogelijke onjuistheden of eventuele gevolgen door toepassing van de inhoud van dit rapport.

## ▶▶ VOORWOORD

---

Geachte lezer,

Voor het beoordelen van de kwaliteit van een oppervlaktewater, het stellen van een diagnose van de oorzaken van verstoringen in een oppervlaktewater en het evalueren van uitgevoerde maatregelen om bijvoorbeeld Kaderrichtlijn Water doelen te bereiken wordt steeds vaker gebruik gemaakt van de milieu-eisen die organismen stellen. De milieu-eisen van aangetroffen soorten informeren over de toestand van het milieu ter plekke. Naast de milieu-eisen zijn er echter nog andere processen en biotische interacties die een rol spelen bij het aan- en afwezig zijn van soorten. Verschillende voedsel en niet-voedsel relaties, de verspreidingsmogelijkheden van soorten en de rol van bronpopulaties spelen soms zelfs een doorslaggevende rol bij het wel of niet voorkomen van een soorten. Daarom is het van groot belang de biologische interacties te betrekken in het ecologisch waterbeheer.

Het doel van dit rapport was om de nieuwste inzichten over het belang van biologische processen en interacties tussen soorten, relevant voor het waterbeheer, bij elkaar te brengen. Het rapport beschrijft de achtergrond en 'state of the art' van deze biologische interacties en vormt een basis voor toekomstige instrumenten voor ecologische beoordeling, diagnose en evaluatie.

**Dr. Nikki Dijkstra (Hoogheemraadschap De Stichtse Rijnlanden)**

*Voorzitter gebruikerscommissie 'Systeemkennis en Ecologie' Kennisimpuls Waterkwaliteit*

## ▶▶ INHOUD

---

	<b>Kennisimpuls Waterkwaliteit in het kort</b>	2
	<b>Voorwoord</b>	4
	<b>Samenvatting</b>	7
<b>1</b>	<b>INLEIDING</b>	9
<b>2</b>	<b>VORMEN VAN BIOTISCHE INTERACTIES</b>	11
2.1	Verplichte (obligate) biotische interacties	11
2.2	Mogelijk facultatieve biotische interacties	12
<b>3</b>	<b>DE ROL VAN BIOTISCHE INTERACTIE IN GEMEENSCHAPSVORMING</b>	13
3.1	Stochastische en deterministische samenstelling van de gemeenschap	13
3.2	Omgevingsfilters en biotische interacties	15
3.3	Omgevingsstress en verstoringen	15
3.4	Ruimtelijke effecten van biotische interacties	16
3.5	Successie en temporele effecten	17
<b>4</b>	<b>BIOTISCHE INTERACTIES IN AQUATISCHE HABITATS</b>	18
4.1	Context-afhankelijke interacties	18
4.2	Negatieve interacties	20
4.3	Positieve interacties	23
<b>5</b>	<b>BIOTISCHE INTERACTIES EN HERSTEL VAN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN</b>	29
5.1	Biotische weerstand	29
5.2	Positieve biotische interacties	30
5.3	Introductie van soorten	30
5.4	Het herkennen, kwantificeren en toepassen van biotische interacties	31
5.5	Biotische interacties als indicatoren	32
<b>6</b>	<b>CONCLUSIES EN VERVOLG</b>	34
<b>7</b>	<b>LITERATUUR</b>	35



## ►► SAMENVATTING

---

Het succes van genomen maatregelen om herstel van watersystemen te bevorderen is afhankelijk van veel factoren. Het type maatregelen en hun ruimtelijke en temporele schaal van toepassing, dispersie en connectiviteit van doelsoorten, stochastische (willekeurige) of deterministische (voorspelbare) processen en de keuze van herstellocaties spelen hierbij een rol. Of herstel plaatsvindt, uitgedrukt in de aanwezigheid van doelsoorten, is mede of soms zelfs in belangrijke mate afhankelijk van de biotische processen en interacties tussen soorten.

Biotische interacties zijn interacties tussen organismen. Ze bestaan uit negatieve en positieve interacties, maar kunnen ook opgedeeld worden in verplichte en facultatieve interacties. Verplichte interacties zijn interacties die noodzakelijk zijn in de levenscyclus van een soort. Facultatieve interacties zijn geen essentieel onderdeel van de levenscyclus van een soort. Negatieve interacties bestaan uit competitie, amensalisme en antagonisme. Deze interacties hebben ofwel een netto negatief effect op beide partijen (competitie, -/-) ofwel een netto negatief effect op één van de partijen (amensalisme, 0/-). Daarnaast heeft antagonisme (+/-) een positief effect op één van de partijen en een negatief effect op de andere partij. Hieronder vallen predatie, herbivorie en parasitisme.

Positieve interacties bestaan uit mutualisme en commensalisme, waarbij mutualisme een voordeel oplevert voor beide partijen (+/+) en commensalisme een voordeel voor één partij oplevert (0/+). Voorbeelden van deze interacties zijn opgenomen in figuur 1. Wanneer een gemeenschap gevormd wordt bepalen abiotische factoren gedeeltelijk tot geheel de aan- en afwezigheid van soorten. Abiotische factoren zijn milieukeurmerken van een leefomgeving, waar soorten een bepaalde voorkeur (preferentie) of tolerantie (fysiologische randvoorwaarden) voor kunnen hebben. Biotische interacties spelen echter ook een grote rol. Door biotische interacties, zoals facilitatie, kunnen soorten ook voorkomen waar zij op het eerste gezicht, wanneer alleen wordt uitgegaan van de abiotische factoren, afwezig zouden zijn. Ook tijdens verstoringen en bij omgevingsstress kan een vermindering van de stress optreden door biotische interacties. Tijdens successie en op ruimtelijke en temporele schaal kunnen de effecten van biotische interacties direct andere soorten en hun aan- en afwezigheid beïnvloeden. De verschillende biotische interacties die aquatische systemen in grote mate beïnvloeden zijn context-afhankelijk. Abiotische en biotische factoren bepalen welk type en met welke intensiteit een interactie plaatsvindt. Deze interacties vinden binnen en tussen alle trofische niveaus en tussen inheemse en uitheemse soorten plaats.

Bij het beoordelen en diagnosticeren is kennis van de rol van biotische interacties nodig om de juiste milieu-indicatiewaarden toe te kunnen kennen aan soorten. Bij het herstellen van waterlichamen kan resistentie optreden. Daarbij zorgen de nog aanwezige soorten in het verstoorde waterlichaam ervoor dat gevoelige soorten zich niet kunnen vestigen, zelfs als onder de gecreëerde abiotische omstandigheden de soorten dit fysiologisch wel zouden kunnen. Daardoor kan het voorkomen dat kolonisatie van de gewenste soorten erg lang duurt, of zelfs achterwege blijft. Er zijn verschillende strategieën om dit te voorkomen, bijvoorbeeld door facilitators te faciliteren (bijvoorbeeld ontwikkeling bepaalde plantensoorten) tijdens het herstel, zodat gevoelige soorten bescherming kunnen zoeken tegen predatie, waardoor gewenste taxa wellicht sneller een waterlichaam koloniseren. Ook de introductie van soorten zou dit proces kunnen doorbreken, maar dit is nog weinig onderzocht.

Bij beoordeling en diagnose kunnen biotische interacties dienen als bio-indicator, om een indicatie te geven van de ecologische toestand. Zo zou een sterk verhoogd aantal positieve biotische interacties onder specifieke omstandigheden kunnen duiden op verstoring voordat er daadwerkelijk soorten verdwijnen. Daarnaast kunnen parasitaire interacties als bio-indicator dienen, omdat deze interacties vaak afhankelijk zijn van de gezondheid van de gastheer.

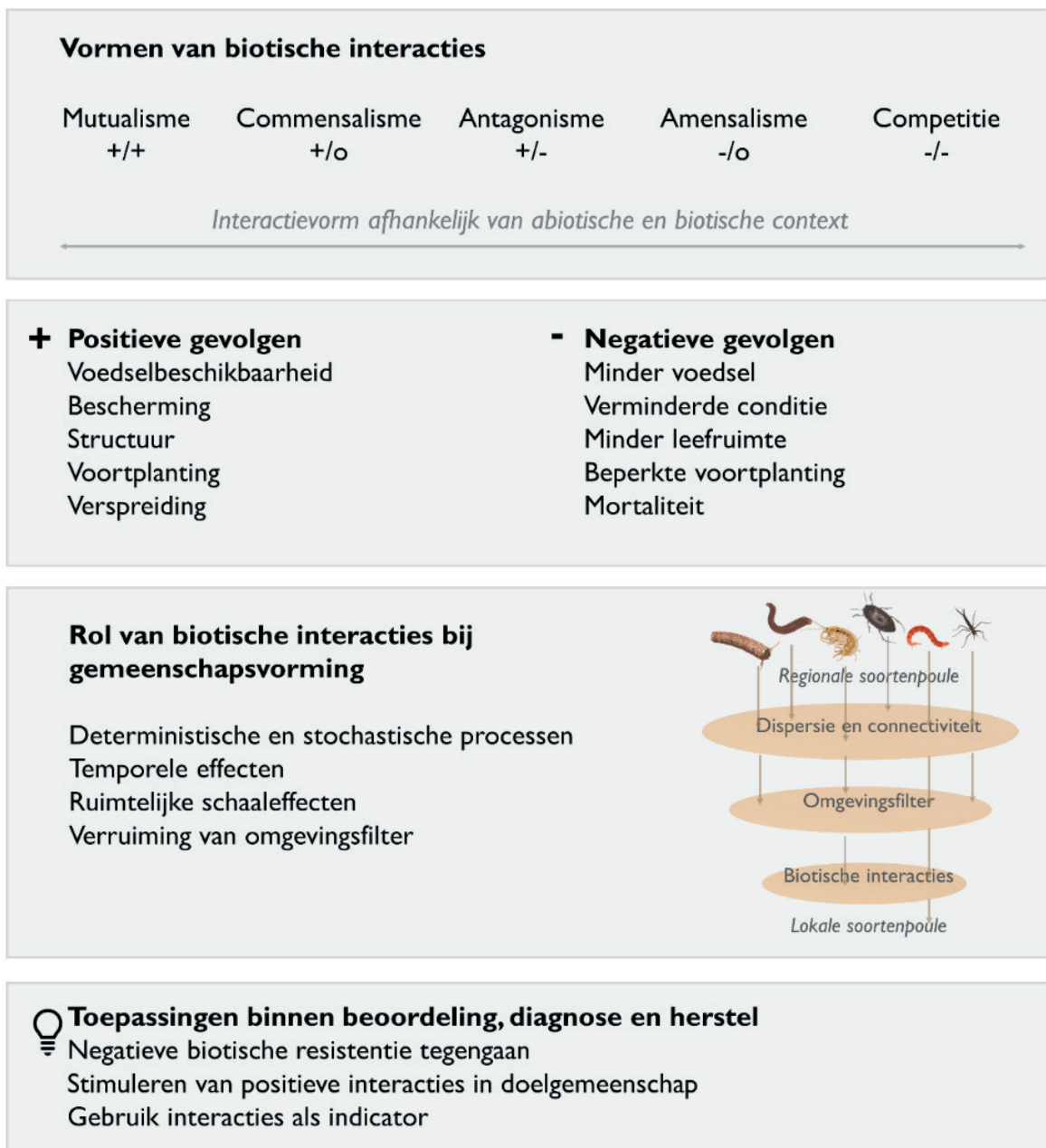
Voor het herstel van waterlichamen zou het herkennen, kwantificeren en meenemen van biotische interacties, bijvoorbeeld door het gebruik van co-existentiemodellen, kunnen verduidelijken welke soorten (verplichte) interacties aangaan. Op basis van die kennis kunnen herstelprojecten beter worden toegespitst en kan kolonisatie na herstel worden bevoor-

derd. Echter is de huidige kennis op dit vlak nog niet voldoende onderbouwd om deze aanpak ook daadwerkelijk te implementeren bij het herstel van aquatische systemen.

Biotische interacties zijn sterk context-afhankelijk en worden in hoge mate beïnvloed door de geografische positie, het watertype en de mate van stress. Hierdoor is de potentiële vorming van gemeenschappen complex te duiden. Desalniettemin is het nodig om deze processen mee te nemen in de analyse (beoordeling, diagnose) van (verstoorde) ecosystemen en in het ontwerp van herstelmaatregelen. Echter vragen de huidige kennisbiaten om een nadere uitwerking, zodat in de toekomst de toepasbaarheid in specifieke aquatische systemen vergroot kan worden.

### FIGUUR 1

Schematische samenvatting van de rol van biotische interacties tussen soorten in aquatische ecosystemen en de toepassing ervan binnen het waterbeheer. Een interactie tussen soorten kan voordeel opleveren (+), nadelig zijn (-) of geen effect hebben (o) op één of beide partijen.





## ►► 1 INLEIDING

Om de ecologische status van oppervlaktewateren te herstellen worden er vaak verschillende ingrepen gedaan. Voorbeelden daarvan zijn herinrichting van beken en rivieren, het verwijderen van de organische laag in vennen en het saneren van overstorten. Het type maatregelen dat wordt genomen verschilt per waterlichaam. Of maatregelen het gewenste effect hebben op een ecosysteem is afhankelijk van veel factoren, waaronder de schaal waarop de maatregelen worden genomen, het type maatregel en de aanwezigheid van nog aanwezige niet aangepakte stressoren (Leps *et al.*, 2016; González-Ortegón *et al.*, 2015; Verdonschot & Nijboer, 2002).

Maatregelen richten zich op het aanpassen van het milieu, zodat het geschikt wordt voor de terugkeer van soorten. Vaak worden milieu-eisen van soorten dan ook aangedragen als reden voor de aan- en afwezigheid van soorten. Deze zijn een belangrijk onderdeel bij de verklaring van voorkomen van soorten (Silveira *et al.*, 2018; Messyasz & Rybak, 2011; Carver *et al.*, 2009). Met enkel deze abiotische voorwaarden kan de fundamentele niche van een soort worden omschreven (Bruno *et al.*, 2003; Hutchinson, 1957). Echter, afhankelijk van (zowel negatieve als positieve) biotische interacties kan daaruit vervolgens gerealiseerde niche worden omschreven, die vaak een kleinere bandbreedte heeft.

Naast de milieu-eisen zijn er nog andere processen en biotische interacties die een rol spelen in de aan- en afwezigheid van soorten. Zo is de gemeenschapssamenstelling afhankelijk van stochastische (zoals willekeurige mortaliteit) en deterministische processen (zoals abiotische en biotische interacties) die tegelijkertijd een rol kunnen spelen (Chase *et al.*, 2009). Ook is de samenstelling van de gemeenschap afhankelijk van dispersie vanuit en connectiviteit tussen andere populaties en de regionale soortenpoule (Sarremejane *et al.*, 2021; D'Amen *et al.* 2018; Muetter *et al.*, 2007; Cottenie & De Meester, 2004). Ook in successie spelen biotische interacties een rol en beïnvloeden voor een groot deel het voorkomen en de abundantie van soorten (Wisz *et al.*, 2013; Jones *et al.*, 1994; Connell & Slayter, 1977). Biotische interacties kunnen worden opgedeeld in negatieve en positieve interacties, waarbij de negatieve interacties bestaan uit parasitisme, amensalisme, competitie, predatie en herbivorie. De positieve interacties bestaan uit mutualisme, commensalisme en facilitatie (Bruno *et al.*, 2003; Holomuzki *et al.*, 2010). Deze interacties hebben verschillende effecten op de betrokkenen (Silknetter *et al.*, 2020; Tabel 1).

**TABEL 1**

*Biotische interacties en definitie van de effecten op de betrokkenen.*

Interactie	Effect	Beschrijving effect
Negatieve interacties		
Antagonisme (predatie, herbivorie en parasitisme)	(+/-)	Een positief effect op de consumerende of parasiterende partij en een negatief effect op de geconsumeerde of geparasiteerde partij.
Amensalisme	(0/-)	Een netto negatief effect op één van de partijen.
Competitie	(-/-)	Een netto negatief effect voor beide partijen.
Positieve interacties		
Mutualisme	(+/+)	Een netto positief effect op beide partijen.
Commensalisme/facilitatie	(0/+)	Een netto positief effect op één van de partijen.

Sinds de jaren 70 van de vorige eeuw wordt er vaker onderzoek gedaan naar de rol van biotische interacties bij de aan- of afwezigheid van soorten (Holomuzki *et al.*, 2010). In de beschikbare (aquatische) literatuur is echter een groot deel van de biotische interacties die worden beschreven negatief en voornamelijk gericht op predatie en herbivorie (Silknetter *et al.*, 2020; Holomuzki *et al.*, 2010). Ook niet-trofische biotische interacties, dus interacties niet direct gerelateerd aan het voedselweb, kunnen grote invloed hebben op het de samenstelling van de gemeenschap (Borst *et al.*, 2019).

## LEESWIJZER

Dit rapport bevat achtergrondinformatie ten behoeve van het Kennisdocument “Indicatiewaarden van aquatische organismen” (Verdonschot & Verdonschot, 2021), waarbij voornamelijk wordt ingegaan op de relevantie en complexiteit van biotische interacties in aquatische systemen.

De indeling van het rapport is als volgt. Eerst worden de vormen van biotische interacties beschreven ([Hoofdstuk 2](#)), waarna de rol van deze biotische interacties in gemeenschapsvorming wordt besproken ([Hoofdstuk 3](#)). Daarna worden voorbeelden van bekende interacties binnen aquatische ecosystemen beschreven ([Hoofdstuk 4](#)), die vervolgens worden gerelateerd aan het herstel van ervan ([Hoofdstuk 5](#)).

## ▶▶ 2 VORMEN VAN BIOTISCHE INTERACTIES

Hoewel abiotische factoren vaak worden beschreven in de gemeenschapssamenstelling, vormen ook biotische interacties een belangrijk bepalend onderdeel voor de samenstelling van een gemeenschap (Power *et al.*, 1988). Op alle trofische niveaus en tussen trofische niveaus vinden biotische interacties plaats. Sommige interacties zijn uitgebreid bestudeerd, zoals predatie, herbivorie en parasitisme (Holomuzki *et al.*, 2010). Ook kunnen interacties tussen verschillende taxa veranderen over tijd (Wisz *et al.*, 2013). Het is lastig om te bepalen hoe groot de rol van abiotische factoren ten opzichte van biotische interacties is, maar aan de hand van verschillende studies wordt een overzicht gegeven van hoe groot de rol van biotische interacties in specifieke situaties kan zijn.

### 2.1 VERPLICHTE (OBLIGATE) BIOTISCHE INTERACTIES

Ten eerste is een deel van de biotische interacties biologisch verplicht. Dit betekent dat de begunstigde (soort) van de interactie niet kan overleven of reproducere als de gastheer niet aanwezig is (Wang *et al.*, 2019). Soms zijn deze verplichte interacties gerelateerd aan een specifieke soort als gastheer. Wallin *et al.* (1992) beschreven de verplichte mutualistische interactie tussen de geelvinwinde (*Notropis lutipinnis*) en de blauwkopvoorn (*Nocomis leptcephalus*). De individuen van de geelvinwinde produceerden alleen embryo's als de blauwkopvoorn aanwezig was én een nest aan het bouwen was. De embryo's werden vervolgens in het nest van de blauwkopvoorn geplaatst. De blauwkopvoorn onderhield het nest door het verwijderen van slib en stenen. Als eieren van de geelvinwinde in nesten van blauwkopvoorns werden gelegd, maar de blauwkopvoorns uit de kunstbeken werden gehaald, overleefden de eieren ondanks de aanwezigheid van hun ouders niet. Dit duidt op een verplichte biotische interactie, in dit geval om te kunnen reproducere. De auteurs speculeerden dat de interactie mutualistisch is door het gedeelde nest, wat de kans op predatie verkleint omdat er meer individuen aanwezig zijn.

Een voorbeeld van een (meer) generalistische verplichte biotische interactie is te vinden bij de bittervoorn (*Rhodeus amarus*) (Smith *et al.*, 2004). De larven van de bittervoorn bevinden zich in een mossel, vaak wordt als voorbeeld de zwanenmossel (*Anodonta cygnea*) aangehaald, maar ook andere taxa kunnen worden gebruikt (vooral van de familie Unionidae, maar ook Margaritiferidae). De vrouwelijke bittervoorn ontwikkelt een lange legbuis (*ovipositor*), waarmee de eieren door de uitademende sifon in de kieuwen van de mossel worden gelegd. De mannelijke bittervoorn bevrucht de eieren door spermacellen uit te scheiden bij de mossel, die via de inademende sifon van de mossel in de kieuwen de eieren bevruchten. Waarschijnlijk is de interactie tussen de bittervoorn en de mossels parasitair, omdat de mossels door de aanwezigheid van de larven in de kieuwen minder goed zuurstof op kunnen nemen (Reichard *et al.*, 2006). Er zijn in de literatuur meer voorbeelden van vissen die mosselen als verplichte ei-afzetplaats gebruiken (Kitamura *et al.*, 2009; Kitamura, 2006).

Ook de soorten binnen de Trichomycetes (polyfyletische groep, vaak schimmels) gaan verplichte interacties aan met verschillende aquatische insecten (Grossart *et al.*, 2019). Vooral binnen de orde Diptera worden veel interacties gevonden. De larven nemen de sporen op en in het maag-darm kanaal van aquatische insecten vindt reproductie van de Trichomycetes plaats, waar de sporen of trichosporen (Harpellales) vervolgens worden uitgescheiden. Vaak is deze verplichte interactie commensalistisch (Tabel 1), echter in vrouwelijke volwassenen van Simuliidae worden de eieren soms vervangen door cystes van de schimmel, die daardoor extra sporen kan vormen. Waarom deze interactie omslaat naar een parasitaire interactie, is niet bekend (McCreadie *et al.*, 2011).

Verplichte biotische interacties kunnen dus positieve, neutrale of negatieve effecten hebben op de gastheer. In deze situaties is de relatieve rol van biotische interacties zeer groot omdat via de interactie de aanwezigheid van een soort direct verbonden is met de overleving of reproductie van een andere soort.

Positieve verplichte interacties komen echter niet veel voor. In een meta-analyse van 340 studies werd in 1% van de studies een verplichte positieve interactie gevonden (Albertson *et al.*, 2020). Bij parasitisme zijn verplichte interacties waarschijnlijk een groter onderdeel van de totale interacties die worden aangegaan (Sures *et al.*, 2017; Yarwood, 1956). Ook het gebied

waarin een soort zich kan verspreiden is gebonden aan de aard van de interactie; verplicht of facultatief. Door de sterke afhankelijkheid bij verplichte interacties zijn milieu-eisen van één van de soorten vaak bepalend voor het verspreidingsgebied van de andere partij in de interactie. Facultatieve interacties kunnen dit verspreidingsgebied juist vergroten (Stephan *et al.*, 2021).

## **2.2 MOGELIJK FACULTATIEVE BIOTISCHE INTERACTIES**

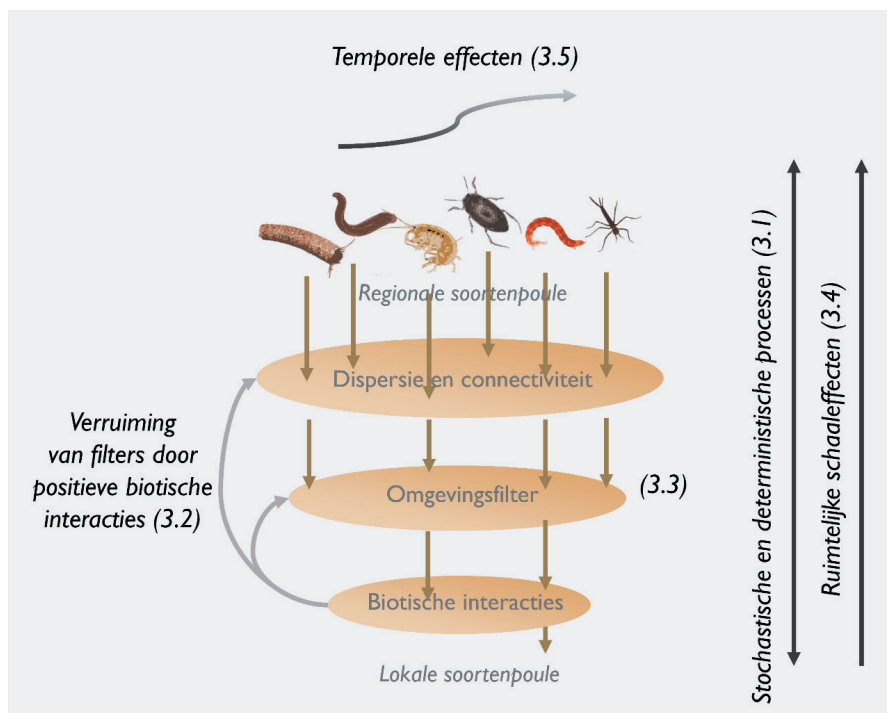
Facultatieve interacties zijn geen essentieel onderdeel van een levenscyclus en verzorgen dus ook geen essentiële diensten (Miller *et al.*, 2007). Uit de meta-analyse van Albertson *et al.* (2020) bleek 99% van de positieve biotische interacties facultatief te zijn. Negatieve interacties blijken minder vaak facultatief, omdat bijvoorbeeld predatie gelinkt is aan het voedselweb en daarmee vaak essentieel is voor het voortbestaan van het individu. Wel kunnen soorten switchen tussen verschillende negatieve facultatieve interacties, bijvoorbeeld als een soort die meestal via predatie voedingsstoffen binnenkrijgt een optie heeft tot facultatief parasitisme (Luong & Mathot, 2019). In facultatieve interacties kunnen meerdere taxa onderdeel zijn van de interactie, waarvan de deelnemers variëren over tijd (Miller, 2007). Bijvoorbeeld binnen de terrestrische ecologie zijn deze interacties met meerdere partners bestudeerd bij bomen en de mierensoorten die daarop voorkomen, waarbij de boom als gastheer diende en de mierensoort die werd gefaciliteerd verschilde naarmate de boom hoger werd (Palmer *et al.*, 2010).

## ►► 3 DE ROL VAN BIOTISCHE INTERACTIE IN GEMEENSCHAPSVORMING

In de volgende paragrafen wordt de rol van biotische interacties in gemeenschapsvorming besproken en wordt de relatie met andere processen die hierop invloed uitoefenen beschreven, aan de hand van de relevante gemeenschapsfilters (dispersie-, omgevings- en biotische filters; [Figuur 2](#)).

### FIGUUR 2

*Gemeenschapsvorming als functie van dispersie-, omgevings- en biotische filters (gemeenschapsfilters) en de relatie met verschillende processen die deze gemeenschapsvorming beïnvloeden. Aangepast naar De Vries (2021).*



### 3.1 STOCHASTISCHE EN DETERMINISTISCHE SAMENSTELLING VAN DE GEMEENSCHAP

Processen die vormend zijn voor een gemeenschap worden ingedeeld in stochastische of deterministische processen. Chase *et al.* (2007) omschreef stochastische processen als willekeurige geboortes, sterfgevallen, kolonisatie en uitsterven. Ook onvoorspelbare verstoringen horen bij stochastische gebeurtenissen (Engen *et al.*, 2011). Deterministische factoren zijn het samenspel van milieufactoren en biotische interacties, zoals competitie, predatie en mutualisme, die een populatie of gemeenschap beïnvloeden (Stegen *et al.*, 2012).

Aan de hand van de  $\beta$ -diversiteit van gemeenschappen (de plek-tot-plek variatie van gemeenschappen in soortensamenstelling) kan worden bepaald welke processen leidend zijn (geweest) bij het tot stand komen van de soortensamenstelling (Chase *et al.*, 2009). Bij een hoge  $\beta$ -diversiteit hebben vooral stochastische processen de soortensamenstelling bepaald. Dit wordt dan gekenmerkt door een hoge variatie tussen gemeenschappen onder dezelfde (abiotische) omstandigheden. Als deterministische processen de soortensamenstelling van gemeenschappen bepalen bij gelijke omgevingsomstandigheden, dan treedt er dan een lage  $\beta$ -diversiteit op; een lage variatie van soortensamenstelling tussen gemeenschappen. Of de samenstelling van een gemeenschap voornamelijk stochastisch of deterministisch wordt gedreven, is afhankelijk van verschillende factoren.

Eén van de stochastische processen die leiden tot een andere samenstelling van de gemeenschap is ecologische drift. Dit is het proces waarbij willekeurige fluctuaties in aantallen binnen populaties leiden tot het verdwijnen van soorten waardoor de diversiteit in een gemeenschap afneemt en wanneer gemeenschappen met elkaar worden vergeleken de verschillen tussen gemeenschappen toenemen, zeker in soortenarme gemeenschappen waarin de kans op het toevallig verdwijnen van soorten groter is. In een experiment met verschillende soorten planten, die waren verdeeld over verschillende “populaties/patches” van verschillende groottes, werden de soortensamenstelling en abundantie gedurende 3 generaties met elkaar vergeleken (Gilbert & Levine, 2017). Zoals verwacht bij ecologische drift, veranderden kleine gemeenschappen meer over tijd vergeleken met de grotere gemeenschappen. In de kleinste gemeenschappen daalde het aantal taxa het meest. Door de verschillen die optraden tussen kleine gemeenschappen werd de diversiteit tussen gemeenschappen hoger. Deze resultaten duiden erop dat in kleine gemeenschappen stochastische processen, zoals drift, een grotere rol spelen en een lokale extinctie van soorten kunnen veroorzaken. Mogelijk spelen in grotere gemeenschappen deterministische processen zoals biotische interacties een grotere rol.

Een samenspel van deterministische en stochastische processen bepaalde ook in moerassen (wetlands) de samenstelling van de gemeenschappen van vogels, macroinvertebraten en macrofyten, afhankelijk van de kenmerken van de aanwezige waterlichamen (Daniel *et al.*, 2019). De tijdelijke moerassen hadden een lagere alfa- (soortensamenstelling levensgemeenschap op één plek) en gamma-diversiteit (de totale soortenpoule van alle plekken samen), vergeleken met permanente moerassen, waarschijnlijk door de belemmerende milieukenmerken van een tijdelijk moeras die de draagkracht voor het aantal soorten verkleinen. Dit verschil in diversiteit is dus deterministisch, door de kenmerken van de poelen. Opvallend was dat de  $\beta$ -diversiteit (de plek-tot-plek variatie van gemeenschappen in soortensamenstelling) van macroinvertebraten hoger was in de tijdelijke moerassen, omdat meer unieke combinaties in de samenstelling van de gemeenschappen aanwezig waren. Dit werd mogelijk veroorzaakt door stochastische processen zoals drift. Echter, omdat de  $\beta$ -diversiteit hoger was dan wat verwacht zou worden bij alleen stochastische processen, concludeerden de auteurs dat ook hier deterministische processen een rol spelen in de samenstelling van de gemeenschappen. De auteurs beargumenteren dat in permanente moerassen met name deterministische processen een rol spelen en dat in tijdelijke moerassen stochastische processen een grotere rol spelen, omdat die moerassen ieder jaar opnieuw worden gekoloniseerd en de gemeenschappen opnieuw moeten worden opgebouwd. Vaak spelen echter beide processen een rol en bepalen specifieke kenmerken van de waterlichamen hoe groot die rol is.

Ook bij de kolonisatie van beken kunnen beide processen een rol spelen. Brown & Milner (2012) bestudeerden bijvoorbeeld de kolonisatie van beken in Alaska door macroinvertebraten na het wegsmelten van een gletsjer. De functionele diversiteit van de aanwezige soorten (traits of eigenschappen) in de net gekoloniseerde beken was laag vergeleken met de voorspelde functionele diversiteit gezien de aanwezige regionale soortenpoule. Na successie leek de soortensamenstelling op de voorspelde stochastische samenstelling van de gemeenschap. De functionele diversiteit was echter nog steeds lager dan de voorspelde functionele diversiteit. Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt door de omgevingsfilters, die soorten selecteren op kenmerken als effectieve kolonisatie, reproductie en overleving (deterministisch proces). Volgens de auteurs impliceren de resultaten dat stochastische en deterministische processen tegelijkertijd een rol speelden in het ontstaan van de soortensamenstelling van de gemeenschap.

Lepori & Malmqvist (2009) vonden op basis van een kleinschalig experiment dat een veldsituatie nabootste (microcosm) dat deterministische processen vooral bij matige stress de grootste invloed hebben op de samenstelling van de gemeenschap (lage  $\beta$ -diversiteit). Bij lage of hoge stress waren stochastische processen van grotere invloed.

De relatieve verdeling tussen de invloed van stochastische en deterministische processen op de soortensamenstelling van een gemeenschap kan ook worden beïnvloed door menselijk handelen. Zo concludeerden Larsen & Ormerod (2014) dat menselijke verstoringen in beken het relatieve aandeel van stochastische en deterministische processen kunnen beïnvloeden. In beken met menselijke verstoringen werd de ruimtelijke verdeling van macroinvertebraten-taxa meer bepaald door stochastische processen. Ter vergelijking, in beken met weinig menselijke verstoringen leek de ruimtelijke verdeling meer deterministisch bepaald. Soorten die onder deterministische omstandigheden samen voorkwamen waren in de



meer stochastische omstandigheden ruimtelijk meer verdeeld. Mogelijk leiden menselijke verstoringen dus tot minder of andere biotische interacties.

Samenvattend bepalen stochastische en deterministische processen in veel gevallen de gemeenschapssamenstelling. Het type waterlichaam, de mate van stress en de mate van menselijke verstoringen kunnen een meer stochastisch of meer deterministisch gedreven soortensamenstelling tot gevolg hebben. Kennis van de invloed van stochastische en deterministische processen helpen bij het interpreteren van de waargenomen soortensamenstelling.

### 3.2 OMGEVINGSFILTERS EN BIOTISCHE INTERACTIES

In het proces van het vormen van een gemeenschap, de zogenoemde “*community assembly*”, wordt naast stochastische en deterministische processen vaak het samenspel tussen de niche en de omgevingsfilters als bepalende factor beschouwd (Bruno *et al.*, 2003; Pulliam, 2000; Hutchinson, 1957). De fundamentele niche beschrijft waar een soort zich kan vestigen op basis van abiotische randvoorwaarden (Bruno *et al.*, 2003; Hutchinson, 1957). De fundamentele niche aangevuld met de begrenzing van biotische interacties vormt de gerealiseerde niche. In dit samenspel worden abiotische omstandigheden vaak als leidraad genomen voor waar een soort zich vestigt en waar niet.

Bulleri *et al.* (2016) stelde echter dat de niche van soorten door positieve biotische interacties (met de nadruk op facilitatie) wordt verbreed en dat daardoor het originele beeld van een niche, met abiotische factoren als leidraad, moet worden losgelaten. Bovenal kan facilitatie de stress van allerlei abiotische stressoren mitigeren, bijvoorbeeld door facilitatie van habitatheterogeniteit door ecosysteembouwers. Hierdoor wordt de aanwezigheid van deze biotische interactie bepalend voor de aan- en afwezigheid van soorten op een specifieke plek. Anderzijds kunnen soorten die aangepast zijn aan hoge stress door facilitatie van andere soorten juist meer te maken krijgen met competitie en daardoor in aantal afnemen. In beide situaties is de abiotische niche niet bepalend voor de aan- en afwezigheid van soorten. Dit is een complicerende factor bij het vaststellen van milieuomstandigheden-soort-relaties aan de hand van de op een plek aanwezige soorten, zoals milieu- en habitatpreferenties. Voor een goede weerspiegeling van de realiteit moeten daarom positieve biotische interacties worden meegenomen.

Anderson *et al.* (2017) rapporteerden dat in niche-modellen vooral facilitatie en amensalisme (0/-) meegenomen moeten worden, omdat deze een effect hebben op de populatie op een grotere schaal. Voor andere interacties zoals mutualisme, competitie, parasitisme en predatie is in veel gevallen de complexiteit van de interacties nog niet onderzocht, waardoor het in deze studie niet kon worden bepaald welke interacties bepalend waren en welke niet.

Abiotische factoren worden daarnaast vaak gebruikt om soortenverspreidingsmodellen te maken. Boulangeat *et al.* (2012) bespreken aan de hand van een experiment dat ook dispersie en biotische interacties een grote rol kunnen spelen. Net zoals in bovenstaande studies werd bij het meenemen van biotische interacties en dispersie in het model de abundantie en de aan- en afwezigheid beter voorspeld op een grotere ruimtelijke schaal.

### 3.3 OMGEVINGSSTRESS EN VERSTORINGEN

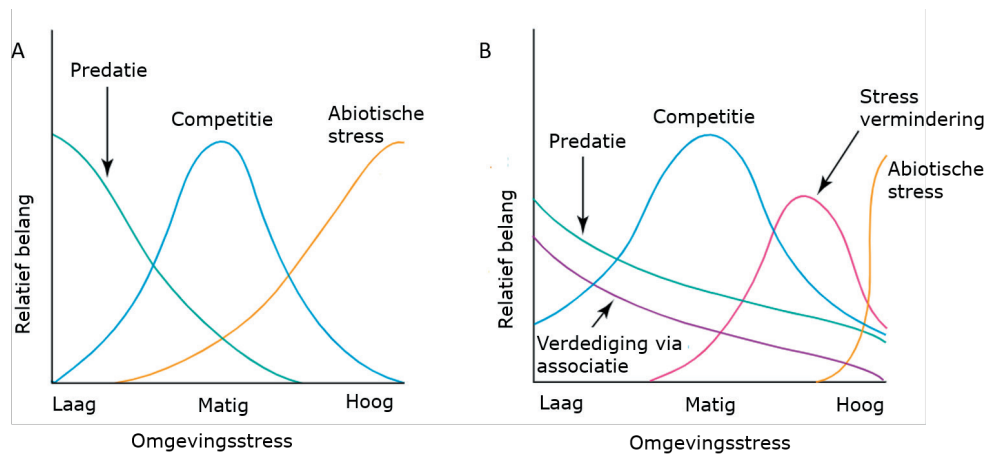
Milieuomstandigheden en de verstoringen daarin die organismen ondervinden kunnen de intensiteit en het type biotische interacties veranderen. Er zijn verschillende theorieën over de combinatie van een omgeving met hoge stressniveaus en biotische interacties. In de studie van Michalet *et al.* (2015) werd beschreven dat biotische interacties, zoals facilitatie en competitie, de grootste impact hebben bij middelmatige stress op een gradiënt van omgevingsstress en dat de kleinste impact optrad bij de afwezigheid van stress. Bij erg hoge stress was het impactniveau intermediair. In dit model werd de mate van stress gebaseerd op de maximale groeisnelheid van een vegetatie (Grime, 1973). Binnen de aquatische ecologie zijn de omgevingsstress en verstoringen nog niet gemodelleerd aan de hand van positieve interacties.

Echter werden deze observaties eerder ook onderschreven in een modelstudie (Bruno *et al.*, 2003), waarin vooral bij middelmatige en hoge omgevingsstress facilitatie in de vorm van verdediging door associatie en stress vermindering een relatief groot aandeel bleken te hebben. Verdediging door associatie betreft interacties met soorten die niet worden

gepredeerd of predatoren afweren, waardoor een prooi soort minder predatie ondervindt. Stress vermindering betreft interacties waarbij bijvoorbeeld habitat wordt gefaciliteerd. Bij zeer hoge stress heeft facilitatie en habitatverandering door organismen geen effect meer (Figuur 3). Dit resulteert meestal in een afname van de abundantie, maar treedt bij veel hogere stressniveaus op dan wanneer facilitatie of habitatverbetering niet aanwezig is.

### FIGUUR 3

Het Menge-Sutherland model zonder facilitatie (A) en met interspecifieke facilitatie (B). Facilitatie is in twee vormen toegevoegd, door middel van stressvermindering of via verdediging door associatie. Aangepast naar Bruno *et al.* (2003).



Deze hypothese wordt ook wel de stress-gradiënthypothese genoemd. Daarin zou een gradiënt van toenemende omgevingsstress zorgen voor een shift van negatieve naar positieve interacties (Callaway *et al.*, 2002; Bertness & Callaway, 1994). Fugère *et al.* (2012) onderzochten deze hypothese bij aquatische invertebraten, waarbij detrivoren in de beek verschillende soorten bladeren aangeboden kregen, van aflopende kwaliteit. Daarbij bestudeerden ze de biotische interacties van detrivoren. Naarmate de kwaliteit van de bladeren slechter werd, gingen de interacties over van negatief naar netto neutraal. Bij een hoge kwaliteit bladeren werd significant minder geconsumeerd door de detrivoren als ze samen in het experiment voorkwamen ten opzichte van een monocultuur. Welke negatieve interactie dit effect veroorzaakte, is niet onderzocht. Als de bladeren van mindere kwaliteit waren, was het geconsumeerde gewicht vergelijkbaar met dat in de monocultuur.

McKie *et al.* (2008) vonden juist een shift naar negatieve interacties in microcosms waar de omgevingsstress toenam. Beide studies vonden een verandering in interacties bij een gradiënt van omgevingsstress, maar de verschillen in richting van veranderingen geven aan dat het proces wellicht ook afhankelijk is van andere variabelen. In tegenstelling tot de stress-gradiënt-hypothese bespraken Matthaei *et al.* (2004) dat bijna alle beschreven biotische interacties plaatsvonden in stromende, laag dynamische wateren. Ze formuleerden de hypothese dat het mogelijk is dat bij veel verstoringen of in hoog-dynamische wateren de impact van biotische interacties relatief klein is. Echter worden alleen verstoringen en niet de eventuele omgevingsstress of een mogelijke stress-gradiënt besproken in deze studie, waardoor het onduidelijk blijft wanneer biotische interacties nu het vaakst voorkomen.

Samenvattend spelen waarschijnlijk in situaties met weinig tot middelmatige stress biotische interacties een grote rol, terwijl bij veel verstoringen en een hoge omgevingsstress biotische interacties een lagere impact hebben.

### 3.4 RUIMTELIJKE EFFECTEN VAN BIOTISCHE INTERACTIES

Rond de vraag over het aan- en afwezig zijn van een soort vindt steeds meer onderzoek plaats over de rol van dispersie, biotische factoren en connectiviteit (D'Amen *et al.*, 2018).

In waterlichamen met een hoge connectiviteit, zoals natuurlijke beken en rivieren en mariene systemen, bepalen abiotische en biotische interacties voor een groot deel de soortensamenstelling. In meer geïsoleerde wateren, zoals meren en plassen, bepalen de dispersiemogelijkheden per soort een groot deel van de soortensamenstelling (Heino *et al.*, 2015). Cottenie & De Meester (2004) deden een experiment waaruit bleek dat dispersie een grote rol speelde in de structuur van een aquatische gemeenschap. Als dispersie niet limiterend was, bepaalden biotische interacties voor een groot deel de structuur van de zoöplanktongemeenschap, door predatie en facilitatie. Ook in het onderzoek van Holt *et al.* (2004) bepaalden voornamelijk biotische interacties de aan- en afwezigheid van soorten, ook in een heterogeen habitat. Hierbij speelde dispersie ook een rol: wanneer er geen dispersie mogelijk was vond meer lokale uitsterving (extinctie) plaats als gevolg van interacties tussen soorten.

De effecten van biotische interacties kunnen zich over een grote ruimtelijke schaal uitstrekken wanneer het migrerende soorten betreft. Vooral bij sterk migrerende soorten, zoals vogels, hebben biotische interacties over grotere afstanden (honderden kilometers) een direct effect op de lokale soortensamenstelling (Gotelli *et al.*, 2010). In de aquatische literatuur worden grotere biotische effecten van migrerende vissen, zoals zalm, wel geduid maar niet gekwantificeerd (Hay *et al.*, 2004; Helfield & Naiman, 2001).

Een voorbeeld van migrerende soortinteractie is de verplichte parasitaire biotische interactie die de larven van de beekparelmossel (*Margaritifera margaritifera*) aangaan met de forel (*Salmo trutta*). De interactie bestaat uit larven die in de vis leven en daardoor over grotere afstanden kunnen migreren (Österling & Larsen, 2013). In een studie naar de verspreiding en dispersie van *Margaritifera margaritifera* in een rivier in Spanje, werd duidelijk dat de biomassa en de abundantie van forel significant waren gerelateerd aan de verspreiding van de mosselen (Lois *et al.*, 2015). Uit de studie bleek dat deze biotische interactie over minimaal 15 km invloed heeft op de verspreiding van de mossel. De grootste invloed van biotische interacties werd gevonden waar gastheer en parasiet samen voorkomen (in hoge abundantie).

Biotische interacties (concurrentie en predatie) zijn vooral op een lokale schaal van grote invloed op de samenstelling van de vissengemeenschap in beken en meren (Jackson *et al.*, 2001; Hinch *et al.*, 1991). Op grotere geografische schaal hebben abiotische factoren vaak een grotere invloed op de samenstelling van de vissengemeenschap (Jackson *et al.*, 2001). Het gebruik van af- en aanwezigheidsdata op grotere schaal zou deze bevindingen beïnvloed kunnen hebben waardoor de biotische interacties op regionale schaal verkeerdt zijn weergegeven (Hinch *et al.*, 1991). García-Girón *et al.* (2020) vonden ook dat de samenstelling en organisatie van metapopulaties in oppervlaktewateren op regionale schaal vooral door biotische en in veel mindere mate door abiotische interacties werd bepaald.

Tenslotte kunnen er op verschillende ruimtelijke schaalniveaus andere interacties optreden tussen dezelfde taxa. Dit effect wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de invloed van habitatheterogeniteit (Araújo & Rozenfeld, 2014; Malmqvist, 2002).

### 3.5 SUCCESSIE EN TEMPORELE EFFECTEN

Bij de vorming van gemeenschappen speelt ook successie een rol. Connell & Slayter (1977) deelden successie op in facilitatie, tolerantie en resistentie. Bij facilitatie wordt door eerdere kolonisten het habitat geschikt gemaakt voor nieuwe kolonisten. Bij tolerantie bepaalt tolerantie van nieuwe of invasieve soorten of een nieuwe omgeving kan worden gekoloniseerd. Bij resistentie zorgen de aanwezige soorten ervoor dat nieuwe soorten niet kunnen koloniseren (prioriteitseffect). Facilitatie en resistentie kunnen worden gezien als biotische interacties, die successie kunnen bevorderen of tegenhouden. Milner & Robertson (2010) onderzochten in Alaska een recent door het smelten van gletsjers ontstane beek. Eerdere studies namen het effect van abiotische factoren als leidend aan, maar deze studie kon juist aan de hand van successie en biotische interacties de aanwezigheid van verschillende gemeenschappen verklaren. De zeer dynamische omstandigheden, doordat steeds beken werden afgesneden en nieuwe beken ontstonden, kan in dit geval een belangrijke invloed hebben gehad op de intensiteit van de waargenomen biotische interacties.

Lürig *et al.* (2021) bestudeerden hoe lang facilitatie kan doorwerken op de rest van het ecosysteem. De duur varieerde per effect: op de korte termijn beïnvloedden macrofyten de algenbiomassa, maar er werden ook seizoensgebonden veranderingen in de hoeveelheid opgelost organisch materiaal (DOM) waargenomen als gevolg van beïnvloeding door macrofyten.

## ►► 4 BIOTISCHE INTERACTIES IN AQUATISCHE HABITATS

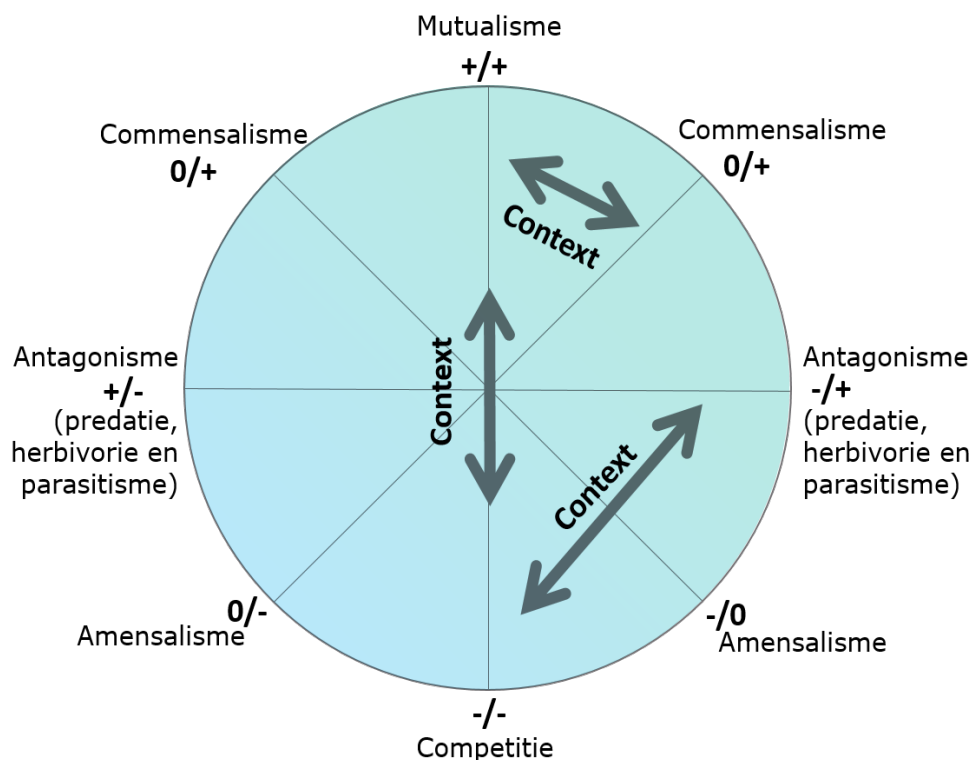
Biotische interacties zijn dynamisch en kunnen door bepaalde factoren omslaan van de ene interactie naar een andere interactie. Ook hebben biotische interacties in sommige gevallen meer of minder effect, afhankelijk van de context waarin de interactie plaatsvindt.

### 4.1 CONTEXT-AFHANKELIJKE INTERACTIES

Of en welk type interactie plaatsvindt, is sterk afhankelijk van de abiotische en biotische context waarin de interacties zich afspelen (Silknetter *et al.*, 2019; Bronstein *et al.*, 1994). De kans dat verplichte biotische interacties voorkomen is groter dan facultatieve interacties. Hier draagt het mogelijke voordeel dat een organisme uit een interactie haalt ook aan bij. Het type interactie is context-afhankelijk, waarbij vooral mutualisme in een andere interactie kan veranderen. Ook competitie slaat vaak om naar andere interacties als de context verandert (Figuur 4; Chamberlain *et al.*, 2014). Predatie veranderde in deze studie het minst. Het type en de sterkte van de biotische interactie veranderde het meest wanneer verschillende ruimtelijke schalen werden bekeken en langs abiotische gradiënten en veranderde het minst bij de aan- of afwezigheid van een derde soort. Natuurlijk traden ook hier uitzonderingen op en zijn er altijd soortspecifieke verschillen.

#### FIGUUR 4:

Wiel van biotische interacties met context als driver voor veranderingen in de uitkomsten van interacties. Aangepast naar Silknetter *et al.* (2019).



Een voorbeeld van de context-afhankelijkheid van biotische interacties is bijvoorbeeld aangetoond bij rivierkreeften (o.a. *Orconectes cristavarius*) en de wormen van familie van Branchiobdellidae (Farrell *et al.*, 2014). Deze wormen zijn verplichte ectoparasieten (leven uitwendig op het lichaam van de gastheer), maar in een mutualisme met een rivierkreeft zorgen de wormen voor het schoonmaken van de kieuwen door het verwijderen van bacteriën. Dit verhoogt de overlevingskans

en de groeisnelheid van de kreeften. Als de parasieten in hoge dichtheden voorkomen, kunnen zij ook de kieuwen van de kreeft gaan consumeren. Een groot aantal wormen kan daardoor leiden tot achteruitgang van de gezondheid van de rivierkreeft (Creed & Brown, 2018). Er zijn verschillende studies gedaan naar deze interactie en hoe stabiel de interactie is. Ten eerste lijkt de gastheer een rol te kunnen spelen in de hoeveelheid wormen die hij bij zich draagt. Dit wordt ook wel “partner-regulatie” genoemd, waarbij het aantal wormen door de gastheer kan worden verlaagd, bijvoorbeeld door verzorging en tijdens vervellingen. Mogelijk kan de kreeft ook de reproductie van de wormen beïnvloeden door de timing van het verwijderen van wormen. Ook de wormen ondervinden een voordeel van het op peil houden van het aantal ectoparasieten; zij geven de voorkeur aan een gezonde gastheer. De verschillende mechanismes voorkomen echter niet dat de interactie als het aantal wormen te hoog is kan omslaan naar parasitisme.

De omslag tussen facilitatie en competitie werd meerdere keren gevonden bij verschillende taxa. Soluk & Collins (1988) bestudeerden de biotische interactie tussen de vis *Cottus bairdii* en de steenvlieg *Agnatina capitata*. Door de aanwezigheid van de steenvlieg was de vis in staat meer prooien te vangen, wat leidde tot significant meer predatie van de eendagsvlieg *Ephemerella subvaria* vergeleken met de verwachte predatie op basis van een model. Waarschijnlijk wordt de vis gefaciliteerd door de antipredatorrespons van de eendagsvlieg op de aanwezigheid van de steenvlieg. Opvallend was dat wanneer een andere eendagsvlieg (*Baetis tricaudatus*) als prooi werd gebruikt, de twee predatoren juist negatief effect in de vorm van competitie op elkaar hadden. Hierbij leek de antipredatorrespons van de steenvlieg door de aanwezigheid van de vis de predatie van de eendagsvlieg *B. tricaudatus* door de steenvlieg te verlagen.

Hertonsso *et al.* (2008) vonden een patroon van indirecte facilitatie tussen twee grazers, een zoetwaterslak (*Radix peregra*) en de larve van een eendagsvlieg (*Cloeon dipterum*). Als de dichtheid van slakken constant werd gehouden, resulteerde de aanwezigheid van haftenlarven in een positief effect op de groei van de slakken. Volgens de auteurs is het mogelijk dat door begrazing van dominante algen door de haftenlarven juist algensoorten worden gestimuleerd die door de slakken als voedsel worden geprefereerd. Echter, als de dichtheid niet constant wordt gehouden, treedt ook tussen deze taxa competitie op.

De studies van Magoulick (2000) en Ludlam & Magoulick (2010) geven concrete voorbeelden van de effecten van abiotische factoren op het optreden van biotische interacties. Beide studies bestudeerden de effecten van droogte op de hoeveelheid predatie en competitie in beken. De eerste studie vond dat predatie en competitie toenamen in het door droogte gereduceerde habitat, de tweede studie vond dit effect in veel mindere mate. Ten eerste kunnen abiotische factoren dus biotische interacties beïnvloeden en ten tweede kunnen de effecten van droogte op biotische interacties op verschillende manieren veranderen.

Ook veranderingen binnen de biotische context kunnen biotische interacties veranderen. Peoples & Frimpong (2016a) en Peoples & Frimpong (2016b) bestudeerden de mutualistische interactie tussen twee vissoorten (*Chrosomus oreas* en *Nocomis leptoccephalus*) in beken. Bij veranderingen van de ei-predatie door het wegnemen van eieren (biotische context) en in suboptimaal (verzilt) substraat (abiotische context) veranderde een mutualistische interactie in een commensalistische interactie. De vissen hebben namelijk een verplichte interactie, zonder de aanwezigheid van *N. leptoccephalus* kan *C. oreas* zich niet voortplanten. In nesten van *N. leptoccephalus* waar *C. oreas* ook eieren had gelegd (verdunding voor ei-predatie) en deelnam aan de bescherming van de eieren, ondervond ook *N. leptoccephalus* een reproductief voordeel van de aanwezigheid van *C. oreas* (mutualisme). Echter, dat voordeel werd teniet gedaan in het geval van hoge ei-predatie en verzilt suboptimaal substraat voor *N. leptoccephalus*, waardoor de interactie veranderde naar commensalisme.

Verder kunnen door het toevoegen van biotische stress biotische interacties veranderen. Zo kan de grootste concurrent in een gemeenschap veranderen als de context van de interactie verandert (Kempel *et al.*, 2020). Als er bijvoorbeeld herbivorie aan een competitie-interactie tussen planten werd toegevoegd, deden juist de weinig voorkomende planten het beter dan de eerder sterk competitieve talrijk voorkomende planten.

In de volgende paragrafen wordt bij de verschillende soorten interacties en voorbeelden daarvan ook benoemd wanneer er context-afhankelijkheid is aangetoond.

## 4.2 NEGATIEVE INTERACTIES

De negatieve interacties predatie, herbivorie en competitie zijn relatief veel onderzocht in aquatische systemen. Aan parasitisme zijn ook studies gewijd, maar vaak omvatten deze dezelfde soorten. Amensalisme is beduidend minder besproken in de literatuur.

### 4.2.1 Competitie

Er zijn veel voorbeelden van competitie in de aquatische omgeving. Deze kan optreden tussen individuen van één soort (intraspecifiek) of verschillende soorten (interspecifiek). De mate van competitie is vaak afhankelijk van de context, zoals de abundantie van soorten, de beschikbaarheid van voedsel- en andere hulpbronnen (Holomuzki *et al.*, 2010). Competitie kan leiden tot een vermindering van de abundantie van de competitief zwakkere soort door sterfte (mortaliteit) of door emigratie van individuen of soorten (Wiley & Warren, 1992; Morin *et al.*, 1988). De aanwezigheid van refugia kan het predatierisico verkleinen, maar in de beperkte ruimtes vindt vervolgens juist competitie om voedsel- en andere hulpbronnen plaats (Orrock *et al.*, 2013).

### 4.2.2 Predatie en herbivorie

Hoge predatiedruk kan leiden tot minder variatie in grootte van individuen van prooidieren binnen verschillende aquatische trofische niveaus (Quintana *et al.* 2015). Ook tussen terrestrische en aquatische niveaus vindt predatie plaats, met de aquatische of terrestrische soorten als predator (Nyffeler & Pusey, 2014; Paetzold & Tockner, 2005). Predatie van juvenielen van een aquatisch taxon met een terrestrisch levensstadium (bijvoorbeeld het geval bij veel aquatische insecten) kan leiden tot lagere abundantie in het terrestrisch stadium (Wesner, 2010). Consumptie en mortaliteit tussen concurrenten wordt 'intraguild' predatie genoemd (predatie binnen de groep), waar door consumptie van een concurrent de competitie om een voedselbron wordt verminderd (Mendes *et al.*, 2019). Deze vorm van predatie kan leiden tot minder consumptie van andere trofische niveaus (He *et al.*, 2021).

Verder is de mate van predatie ook contextafhankelijk, bijvoorbeeld door abiotische factoren zoals zuurstofconcentratie en temperatuur (Pink & Abrahams, 2016; Moore *et al.*, 1998). Ook biotische factoren, zoals (veranderingen in) gedrag of de aanwezigheid van taxa die bescherming bieden kunnen de mate van predatie beïnvloeden (Knorp & Dorn, 2016; Yee, 2010). Predatie wordt vaak bepaald door chemische processen. Predatoren gebruiken vaak chemische receptoren om prooien te detecteren, waarbij achtergelaten stoffen van prooien door de predator worden gesignaleerd en gelokaliseerd (Ferrari *et al.*, 2010). Ook vermijden prooien op basis van de in het water aanwezige stoffen tijdelijk plekken waar predatie heeft plaatsgevonden (Wisenden, 2015). Daarnaast kunnen ook visuele kenmerken bepalend zijn voor de mate van predatie. Prooien die in helder water predatoren op zicht herkennen zijn daar bijvoorbeeld niet meer toe in staat wanneer het water troebel wordt (Chivers *et al.*, 2013).

Bij kolonisatie speelt predatie ook een belangrijke rol. Resetarits & Binckley (2010) lieten zien dat de abundantie van een aquatische prooi afhankelijk was van de habitatheterogeniteit van en de afstand tussen plekken die wel of geen predatoren bevatten. Niet alleen de afstand speelde daarbij een rol, maar ook het risico dat er predatoren aanwezig waren. De aanwezigheid van predatoren leidt bij de waterkever *Tropisternus lateralis* tot het vermijden van mogelijk geschikte plekken om eieren te leggen en te koloniseren (Resetarits, 2001).

Herbivorie is de consumptie van (een deel van) primaire producenten (planten) door herbivoren (planteneters) (Burkepile, 2013). Vergeleken met terrestrische herbivorie wordt aquatische herbivorie over het algemeen gekenmerkt door een relatief hoge consumptie van de macrofytenbiomassa en tegelijkertijd een relatief hogere productie van aquatische macrofyten (Cyr & Face, 1993). De mate van consumptie is afhankelijk van het type aquatisch systeem, meer productieve systemen hebben de capaciteit om een hoge mate van herbivorie te ondersteunen (Cebrian & Lartigue, 2004). Herbivoren consumeren levende en afgestorven delen van planten, maar door hun eetgedrag worden soms grotere delen van de plant beschadigd dan het deel dat daadwerkelijk wordt geconsumeerd (Lodge, 1991). In het geval van algen worden vaak hele individuen geconsumeerd (Cubit, 1984).



Herbivoren kunnen een groot deel van de aanwezige biomassa van macrofyten bepalen in meren (Van Onsem & Triest, 2018). Ook in andere typen systemen controleren herbivoren de primaire productie en producenten, maar spelen ook een belangrijke rol in de beschikbaarheid van nutriënten en energie op hogere trofische niveaus. Een hoge mate van herbivorie kan leiden tot een afname van macrofytenbiomassa, en soms tot de lokale afwezigheid van macrofyten. Bij een lage soortenrijkdom aan herbivoren komt dit fenomeen het vaakst voor, bij een hoge soortenrijkdom aan herbivoren neem de macrofytenbiomassa vaak veel minder af (Wood *et al.*, 2017).

#### 4.2.3 Parasitisme

Parasitisme is de interactie tussen twee soorten, waarbij de parasiet gebruikt maakt van de fysieke lichaamsstructuur van de gastheer. De parasiet heeft door consumptie of door het ontnemen van zuurstof en nutriënten e.d. een negatief effect op de gastheer. De interactie is zeer specifiek tussen twee soorten of soortgroepen, want de parasiet bevindt zich (soms tijdelijk) in of aan één gastheer (Lafferty *et al.*, 2008). Ook kan er onderscheid worden gemaakt tussen pathogene microparasieten en typische macroparasieten. Pathogene microparasieten zijn bijvoorbeeld virussen, bacteriën, schimmels en protozoa en worden gedefinieerd als kleine organismen met een korte generatietijd en een zeer hoge reproductie binnen de gastheer (Anderson & May, 1981). Macroparasieten zijn groter en worden gekenmerkt door het uitscheiden van eieren of larven buiten de gastheer en planten zich over het algemeen niet voort binnen de uiteindelijke gastheer (Criscione & Blouin, 2005).

Parasitisme is wellicht een van de meest voorkomende biotische interacties in de gehele biologie (Poulin, 2014; Nichols & Gómez, 2011). Parasitisme is echter vooral onderzocht in het kader van de medische wetenschap. Recent is meer aandacht voor parasitisme als stuurfactor voor biodiversiteit en als bio-indicator in de aquatische ecologie (Morales-Serna *et al.*, 2019; Sures *et al.*, 2017). In een studie in beken werden in en aan 20-100% van de geleedpotigen parasieten gevonden (Grabner, 2017). De parasieten die vooral vaak werden gevonden waren Microsporidia (Protozoa) en parasitaire wormen (Helminthes; een combinatie van vertegenwoordigers van de Annelida, Platyhelminthes, Nematoda en Acanthocephala). Omdat parasieten afhankelijk zijn van hun gastheer, verdwijnen bij het lokaal uitsterven van de gastheren meer soorten dan alleen de gastheer. Voor dit proces wordt de term co-extinctie gebruikt. Mede door parasieten daalt daarom de soortenrijkdom hard als er enkele soorten uitsterven (Strona, 2015).

In het voedselweb spelen parasieten ook een belangrijke rol. Parasieten kunnen in het voedselweb de “stroming” van energie bepalen, de sterkte van interacties veranderen (bijvoorbeeld door gedragsmanipulatie; Moore, 2002), veranderingen in productiviteit veroorzaken en het ontstaan van een trofische cascade initiëren (Lafferty *et al.*, 2008). Trofische cascades treden op wanneer een bepaald trofisch niveau in het voedselweb sterk wordt beïnvloed, waarvan het effect doorwerkt op het volgende niveau, bijvoorbeeld wanneer een parasiet het aantal predatoren sterk reduceert.

De invloed van parasieten kan nog verder reiken, behalve effecten op het voedselweb kunnen parasieten ook de structuur of het functioneren van gastheren veranderen en daarmee van de gastheer een ecosysteembouwer maken (Lefèvre *et al.*, 2009). In de marine omgeving is dit fenomeen bekend voor de interactie tussen de kokkel *Austrovenus stutchburyi* en de parasieten *Curtuteria australis* en *Acanthoparyphium*. Door infectie van de parasiet mist de kokkel het vermogen om zich in zand te graven, waardoor de schelpen boven het zand blijven uitsteken. Dit faciliteert vervolgens de groei van Patello-gastropoda (napjesslakken of schaalhoorns) (Sures *et al.*, 2017; Lefèvre *et al.*, 2009).

#### 4.2.4 Amensalisme

Amensalisme is weinig besproken in de beschikbare (aquatische) literatuur. Amensalisme wordt gedefinieerd als één van de interacterende partijen een negatief effect van de andere partij ondervindt, maar de andere partij geen negatieve gevolgen van de interactie ondervindt (Lawton & Hassell, 1981). Een voorbeeld van intraspecifiek (indirect) amensalisme is onderzocht door Aspbury & Juliano (1998). In deze studie vertoonden verschillende in de tijd opeenvolgende (maar niet overlappende) cohorten van de larven van de steekmug *Aedes triseriatus* een negatieve respons (verminderde biomassa) op de aanwezigheid van de cohorten die ze voorgingen, mogelijk als gevolg van een verminderde voedselbeschikbaarheid. Lawton & Hassell (1981) beargumenteren dat amensalisme en facultatief-amensalisme een veelvoorkomende interactie is, maar zelden zo wordt benoemd of beschreven. Zij beschouwen asymmetrische competitie ook als amensalisme. Dit treedt op wanneer één van de partijen netto minder negatief wordt beïnvloed door de interactie dan de andere partij.

#### 4.2.5 Negatieve interacties en invasieve soorten

Een invasieve soort is een soort waarvan de introductie ecologische (en/of economische) schade toebrengt aan inheemse soorten of de mens (Weis, 2011), meestal door talrijkheid/massaliteit. Het aantal invasieve soorten is maar een klein deel van het totale aantal uitheemse soorten dat op plekken is vastgesteld waar ze van oorsprong niet voorkwamen maar door toedoen van de mens terecht zijn gekomen. Het succes van invasieve soorten in waterlichamen is voor een deel afhankelijk van de mate waarin de soort zich kan aanpassen en volgt meestal in wateren die onder druk staan van menselijke verstoringen. In systemen met veel antropogene verstoringen zijn invasieve soorten succesvoller (Moyle & Light, 1996). Er kunnen ook negatieve interacties tussen soorten meespelen die invasies bevorderen of tegenhouden.

Bij de invasieve waterplant smalle waterpest (*Elodea nuttallii*) werd de verspreiding bijvoorbeeld bepaald via competitie om nutriënten (in dit geval fosfaat; Thiébaud, 2005). Eutrofiëring zorgde voor een competitief voordeel ten opzichte van inheemse macrofyten en vergrootte het invasiesucces van *E. nuttallii*. Het succes van invasieve soorten is net zoals alle andere interacties context-afhankelijk.

Soms wordt het (lokaal) verdwijnen van soorten alleen gelinkt aan de introductie en competitie van een invasieve soort en vaak alleen in zeer geïsoleerde systemen, zoals eilanden of niet verbonden meren (Fritts & Rodda, 1998; Elton, 1958). Het invasief worden is het gevolg van kolonisatie en vestiging van een soort. Meestal wordt de kolonisatie en de massaliteit van invasieve soorten aan antropogene habitatdegradatie en homogenisatie toegeschreven (MacDougall & Turkington, 2005; Davis, 2003).

Gurevitch & Padilla (2004) bespraken de afname van de abundantie van inheemse mosselen in Noord-Amerika was al begonnen voor de introductie van uitheemse zebramosselen (*Dreissena*), onder andere als gevolg van habitatverlies en eutrofiëring. Deze afname werd door de aanwezigheid van de invasieve soort wel versterkt (Ricciardi, 2004). De homogenisatie van habitat door menselijk handelen kan dus mogelijk juist competitief en invasief succes van invasieve generalisten faciliteren (Billman *et al.*, 2013; Grarock *et al.*, 2014). Door het herstel van habitat heterogeniteit kan de competitie tussen invasieve en inheemse soorten afnemen en komt een uitheemse soort niet tot invasiviteit (Belk *et al.*, 2016). De inheemse soorten kunnen de exoot zelfs gaan verdringen na herstel van habitat heterogeniteit (omgekeerd competitief voordeel; Yu *et al.*, 2020).

Als succesvolle invasies en de afname van soortenrijkdom direct en alleen worden veroorzaakt door competitie van de invasieve soort met inheemse soorten (dus niet door habitat homogenisatie), dan herstelt de soortenrijkdom zich na het al dan niet actief verwijderen van de invasieve soort (Didham & Raphael, 2005; MacDougall & Turkington, 2005).

Invasieve soorten kunnen de abundantie van inheemse soorten verminderen, onder andere door consumptie van inheemse taxa (Haddaway *et al.*, 2014). Vaak is het effect van invasieve predatoren op prooigemeenschappen groter dan dat van de inheemse predatoren. Binnen predatie kan ook competitie een rol spelen. Inheemse predatoren kunnen dezelfde prooi-voorkeur als de invasieve predatoren hebben, waarbij de invasieve soort mogelijk beter prooi vangt dan de inheemse soorten, wat bijdraagt aan hun succesvolle opmars (Weis, 2011).

Een andere verklaring voor het succes van invasieve predatoren na een recente introductie in aquatische systemen zou naïviteit van de aanwezige prooi kunnen zijn (Cox *et al.*, 2006). In deze context wordt naïviteit gedefinieerd als gedrag of morfologische incompetentie om predatoren te vermijden of aan predatoren te ontkomen. Een voorbeeld van prooi-naïviteit is de afwezigheid van de anti-predator respons van juveniele inheemse vissen bij een ontmoeting met een invasieve vissoort (Kuehne & Olden, 2012). Dit gedrag kan leiden tot hogere mortaliteit als de invasieve vissoort recent is geïntroduceerd in het systeem. Waarschijnlijk speelt verhoogde omgevingsstress door menselijk handelen ook een rol bij predatie door invasieve soorten (Moyle & Light, 1996).

### 4.3 POSITIEVE INTERACTIES

]Positieve biotische interacties zijn interacties tussen individuen van verschillende soorten waar één of meerdere soorten een voordeel hebben van de interactie en geen van de soorten een nadeel van de interactie ondervindt.

Holomuzki *et al.* (2010) en Silknetter *et al.* (2020) deelden positieve interacties op in 3 definities: mutualisme, commensalisme en facilitatie. Een symbiose wordt niet besproken als positieve interactie omdat deze interactie wordt gedefinieerd als intensief fysiek contact tussen individuen, maar niet per se met positieve effecten voor één of beide soorten. Verder wordt het individu of de soort die een voordeel ondervindt uit de interactie de begunstigde (beneficiary) genoemd. Als een soort of individuen van een soort een fysieke structuur of een hulpbron (resource) beschikbaar maakt, wordt die rol in de interactie een gastheer (host) genoemd.

Mutualisme is een positieve interactie, gedefinieerd als “interactie waarbij beide soorten een meetbaar netto voordeel behalen” (Silknetter *et al.*, 2020).

De term facilitatie wordt veel gebruikt voor het aanduiden van de interacties tussen ecosysteembouwers en begunstigden. Silknetter *et al.* (2020) definiëren facilitatie als: “een interactie waarin een soort door zijn aanwezigheid de omgeving verandert of interacties met vijanden vermindert om de conditie van een buursoort te verhogen”. Omdat facilitatie onder mutualisme of commensalisme kan vallen, wordt deze interactie apart besproken (Callaway, 2007). Commensalisme wordt gedefinieerd als: “een interactie waarin een soort een voordeel behaalt terwijl de andere soort geen netto kosten of voordeel uit de interactie haalt” (Silknetter *et al.*, 2020). In de besproken literatuur is facilitatie meestal een commensalistische interactie.

Positieve biotische interacties in het zoete water werden aan de hand van een meta-analyse samengevat door Albertson *et al.* (2020). Uit hun onderzoek bleek dat mosselen de meest voorkomende facilitators zijn, maar dat deze dieren ook het meest frequent worden onderzocht. Ook macrofyten en aquatische insecten waren vaak facilitators. Aquatische insecten waren het vaakst de begunstigde partij. Verder werden de meeste positieve biotische interacties beschreven in rivieren en meren. Wel werd daar ook het meeste onderzoek uitgevoerd. Interessant was dat er geen verschil kon worden gevonden in de sterkte van positieve biotische interacties tussen waterlichamen en dat de sterkte van biotische interacties niet afhankelijk bleek te zijn van het stressniveau. Daarnaast bleken positieve interacties vooral biomassa en dichtheid te beïnvloeden en in weinig gevallen de aan- of afwezigheid van soorten (diversiteit).

#### 4.3.1 Mutualisme

Een veel voorkomende mutualistische interactie is die tussen waterplanten en slakken. Underwood *et al.* (1992) vond een mutualistische interactie tussen de waterplant grof hoornblad (*Ceratophyllum demersum*) en meerdere longslakken. De waterplant vormde door de aanwezige structuur en de benthische algen die op de waterplant vast zaten een bron van voedsel voor de slakken. Door het eten van algen en bacteriën die zich op het plantoppervlak hadden gevestigd (epifyton) door de slakken konden planten waarop slakken aanwezig waren meer fotosynthetiseren en groeiden deze harder. Deze interactie is mutualistisch, omdat de zoetwaterslakken geen gezonde *C. demersum* opeten en beide participanten netto een voordeel uit de interactie halen.

Bij mutualisme is het niet altijd duidelijk wanneer er netto een voordeel is voor beide participanten. Een voorbeeld daarvan is de interactie tussen de cyanobacterie *Nostoc parmelioides* en de dansmug *Cricotopus* (Dodds & Marra, 1989). De eieren van de dansmug worden in een *Nostoc*-kolonie vastgemaakt en als de muggenlarven uitkomen, wordt de kolonie van binnenuit opgegeten. De dansmug heeft twee voordelen door deze interactie, namelijk voedsel en bescherming tegen predatie en stroming. Voor de *Nostoc* individuen die worden opgegeten, is deze interactie negatief. Echter, omdat de muggenlarven zorgen voor betere hechting van de kolonie aan stenen en omdat door het verwijderen van individuele cyanobacteriën uit de kolonie deze groter wordt en een andere vorm krijgt, zorgt dit ervoor dat individuele *Nostoc* cyanobacteriën beter nutriënten kunnen opnemen, wat mogelijk weer resulteert in een hogere fotosynthese-activiteit in kolonies waar *Cricotopus* aanwezig is (Ward *et al.*, 1985; Brock, 1960). Als de dansmuggen de kolonie verlaten, wordt de harde

buitenkant van de kolonie doorbroken en worden de zogenoemde hormogonia aangemaakt (Dodds & Marra, 1989). Dit is het dispersiestadium van de *Nostoc* cyanobacteriën, waardoor zich nieuwe kolonies kunnen vormen.

Dat mutualisme niet altijd een directe interactie is en door tijd kan worden gescheiden, wordt geïllustreerd aan de hand van mutualisme tussen bomen langs nutriëntenarme beken en kleine rivieren en het voorkomen van zalmen (Hay *et al.*, 2004; Helfield & Naiman, 2001). In stromende wateren in beboste gebieden worden vaker zalmen aangetroffen dan in stromende wateren met weinig bomen. De bomen zorgen voor de toevoer van hout en van detritus door bladval. De macroinvertebraten die dit materiaal consumeren, kunnen vervolgens worden geconsumeerd door juveniele zalmen. Als ze volwassen zijn trekken de zalmen naar zee, om vervolgens weer terug te keren voor de reproductie. Na de reproductie sterven ze. De bomen op de oevers halen ongeveer 26% van hun stikstof direct uit de decompositie van deze dode zalmen. Dit stikstof is afkomstig uit de mariene omgeving. Naast het positieve effect op de bomen hebben de zalmen ook nog een negatief effect op de abundantie van macroinvertebraten (Minakawa & Gara, 2003). Door het graven van holtes en kuilen in de beekbodem zorgden de zalmen voor een gemiddelde afname in abundantie van 17%. Van meer gevoelige taxa zoals *Baetis*, *Paraperla*, *Orthocladiinae* en *Simuliidae* was nog maar 0.4-55% van de originele abundantie over direct na de graafwerkzaamheden van de zalmen. Mogelijk vond dit negatieve effect plaats als gevolg van een afname van het zuurstofgehalte. Mutualistische interacties kunnen dus een groot positief effect hebben op participanten, maar dezelfde acties kunnen andere taxa negatief beïnvloeden.

Dat mutualisme ook de rest van de gemeenschap kan beïnvloeden is ook bekend van rivierkreeften. De aanwezigheid van de wormen *Cambarincola ingens* en *Xironodrilus appalachius* op rivierkreeften *Cambarus chasmodactylus* en *C. chaugaensis* resulteerde in een verandering in de abundantie van andere macroinvertebraten (Creed *et al.*, 2021). De wormen zorgen voor verhoogde activiteit en groei van de rivierkreeften. In een experiment met een hoog aantal wormen (12 per rivierkreeft) daalde de abundantie van macroinvertebraten met 60% vergeleken met de controle zonder wormen en rivierkreeften. Ook zorgde de toevoeging van 12 wormen voor een significantie vermindering van macroinvertebraten-abundantie vergeleken met de behandeling met elk 3 wormen. Op soortenrijkdom had het toevoegen van wormen geen effect.

Ook in andere studies worden sterke gemeenschapseffecten gevonden door mutualistische interacties. In het M vatn meer in IJsland nemen vedermuggen (Diptera: Chironomidae) bij pieken in abundantie tot 90% van de secundaire productie in wat betreft biomassa. Onder die omstandigheden werd tegelijkertijd een groot positief effect gevonden op primaire productie, ook al consumeren de vedermuglarven benthische algen (Herren *et al.*, 2017). De larven maken kokers en gaten in het sediment, waarvan de randen een veel hogere concentratie benthische algen bevatten vergeleken met het sediment waar ze afwezig zijn. In de delen waar chironomiden aanwezig waren was de bruto primaire productie van benthische algen tot 71% hoger dan in delen zonder larven. De vedermuggen lijken dus benthische algengroei te faciliteren en hebben daardoor zelf meer toegang tot voedsel.

Mutualisme hoeft niet alleen tussen verschillende soorten plaats te vinden. In de marine omgeving zijn er veel voorbeelden van soorten waarvan de individuen zich in grote groepen verzamelen, omdat dit leidt tot bescherming tegen predatie. Tegelijkertijd leidt dit echter wel tot competitie of fysieke stress (Stachowicz, 2001).

#### 4.3.2 Facilitatie

Facilitatie valt eigenlijk onder dezelfde definitie als commensalisme, alleen wordt deze term door Silknetter *et al.* (2020) nader gespecificeerd. Andere studies houden aan dat commensalisme en facilitatie hetzelfde is, maar dat facilitatie wordt uitgevoerd door de ene partij, en de commensaal daarvan profiteert (Anderson *et al.*, 2017). In de volgende paragrafen houden we de definitie aan die in de betreffende artikelen wordt gebruikt en dat is in de meeste gevallen facilitatie.

Facilitatie kan worden ingedeeld in autogene facilitatie en allogene facilitatie (Moore, 2006; Borst *et al.*, 2019). Autogene facilitatie is facilitatie door de structuur die de gastheer door zijn lichaamsstructuur voortbrengt. Bij allogene facilitatie creëert de gastheer een externe structuur die andere organismen faciliteert (Moore, 2006). Onder allogene facilitatie valt ook facilitatie door ecosysteembouwers, maar ecosysteembouwers kunnen ook mutualistische relaties aangaan (Jones *et al.*, 1994).

### Autogene facilitatie

Deze categorie gastheren faciliteren soorten door de aanwezigheid van de fysieke structuur van het organisme zelf (Moore, 2006). Ook facilitatie door sessiele (vastzittende) facilitators (de zogenoemde 'foundation species') valt onder deze definitie, alleen worden foundation species vaak gespecificeerd als primaire producenten (Borst *et al.* 2019; Angelini *et al.* 2011; Dayton, 1975). Dit is echter niet altijd het geval, omdat in het water ook sessiele dieren foundation species kunnen zijn, zoals sponzen, koralen en mosselen. Meestal zorgt de structuur van een organisme voor bescherming tegen predatie of stress van een milieufactor, maar ook de beschikbaarheid van voedsel kan worden verhoogd door een faciliterende gastheer (Stachowicz, 2001). Binnen de foundation species kunnen faciliterende soorten ook andere soorten faciliteren die zelf weer faciliterend zijn. De gefaciliteerde soort wordt dan de secundaire foundation species genoemd. Facilitatie in deze vorm kan leiden tot een cascade van facilitatie binnen een ecosysteem (Thomsen *et al.*, 2018).

Autogene facilitatie komt onder andere voor bij macrofyten en zoetwaterslakken, tussen het veenmos *Sphagnum* en de larven van de venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*) en ook mosselen vormen door hun structuur habitat dat andere soorten faciliteert (Gutiérrez *et al.*, 2003; Karatayev *et al.*, 2002; Bially & Macisaac, 2000; Appelberg *et al.*, 1993; Brönmark, 1989).

Een ander voorbeeld is facilitatie door lichaamstructuur van kokerjuffers. Cardinale *et al.* (2002) liet zien dat een toename in diversiteit in de (kokers) van een populatie kokerjuffers de stroming over de rivierbedding lokaal dusdanig veranderde dat er minder overlap van hulpbronnen (*shading of resources*) optrad. De kokerjuffertaxa in kwestie waren de netspinnende kokerjuffers *Hydropsyche depravata*, *Ceratopsyche bronta* en *Cheumatopsyche sp.*, die via het verschil in grootte van hun netten meer opgeloste voedingsstoffen konden opvangen dan wanneer er alleen individuen van hetzelfde soort bovenstrooms op de bedding aanwezig waren. Hierdoor had de diverse kokerjuffergemeenschap meer toegang tot opgeloste voedingsstoffen.

Een vergelijkbaar fenomeen komt ook voor bij aquatische macrofyten (Cornacchia *et al.*, 2018; Cornacchia *et al.*, 2019). Twee waterplantentaxa, het sterrenkroos *Callitriche* met een dichte groeivorm en het fonteinkruid *Groenlandia* met een open groeivorm, werden in wisselende volgorde bovenstrooms van elkaar gezet. Als *Callitriche* bovenstrooms van *Groenlandia* groeit, kan *Callitriche* beter nutriënten opnemen omdat de ongeremde stroming ook door de dichte vegetatie nutriënten kan transporteren. Door de turbulentie van het water na passage van de *Callitriche* vegetatie kwamen er meer nutriënten vrij (ook uit het sediment), die vervolgens konden worden opgenomen door *Groenlandia*.

Er zijn indicaties dat niet alleen de structuur van het organisme (autogene facilitatie), maar ook de aanwezigheid van het organisme zelf bijdragen aan de mate van effect op andere soorten. Borst *et al.* (2019) bestudeerden in de terrestrische omgeving de af- en aanwezigheid van het mos *Tillandsia usneoides* en een kunstmatig mos dat qua habitatstructuur vergelijkbaar was met *T. usneoides*. Uit de studie bleek dat het kunstmatige *T. usneoides*, dat alleen de habitatstructuur nabootste, 40% van de totale soortenrijkdom verhoogde, onafhankelijk van de grootte van de toegevoegde habitatstructuur. Bij de aanwezigheid van het echte *T. usneoides*, die zowel de habitatstructuur heeft als biotische interacties kan faciliteren, nam de soortenrijkdom toe met 60%. Mogelijk hebben sommige foundation species een extra effect als ze levend aanwezig zijn. Ook geeft deze studie een goed voorbeeld van de mate van het effect dat facilitatie kan hebben op een levensgemeenschap.

Daarnaast lieten Borst *et al.* (2018) zien dat in 7 zeer verschillende ecosystemen, waarvan 2 in het zoete water, niet-trofische facilitatie (interacties niet direct gerelateerd aan het voedselweb) bijdroeg aan de complexiteit van het voedselweb. In 13 van de 19 voedselwebben maakte de aanwezigheid van een sessiele faciliterende primaire producent (een foundation species) een significant verschil ten opzichte van systemen waar geen foundation species aanwezig waren. Eén van de effecten die werden waargenomen was een verlaging van de fractie soorten aan de basis van het voedselweb, die met 30% daalde. In het middelste trofische niveau nam de fractie aanwezige soorten juist met 40% toe. De soorten bovenin het voedselweb lieten geen verandering zien. Opvallend was ook dat het aantal trofische connecties met foundation species ongeveer de helft van het gemiddelde aantal trofische verbindingen in het voedselweb bedroeg die niet-foundation species aangingen. Ook binnen de soorten aan de basis van het voedselweb was dit het geval. Deze resultaten suggereren dat een groot deel van de veranderingen in het voedselweb worden veroorzaakt door verschuivingen in niet-trofische biotische interacties.



Ook na beekherstel kan de aanwezigheid van een facilitator de kolonisatie bespoedigen. Korsu (2004) toonden aan dat de abundantie van bladmossen op stenen in pas herstelde beken een grote invloed had op de mate van herkolonisatie, omdat de mossen de kolonisten faciliteerden via het bieden van schuilplaatsen. Hoe meer mossen er aanwezig waren, des te meer kolonisten werden er gevonden. In het artikel wordt beargumenteerd om tijdens herstel delen van beken met veel bladmossen te behouden om refugia voor koloniserende soorten te faciliteren. Het herstel in deze studie betrof onder andere het herintroduceren van grote stenen, die voorheen uit de beek waren gehaald om het transport van boomstammen mogelijk te maken.

#### Autogene facilitatie door transport

Transport kan ook worden gezien als een vorm van autogene facilitatie. Binnen de vedermuggen (Diptera: Chironomidae) zijn er voorbeelden waarbij verschillende soorten insecten het transport van larven van vedermuggen faciliteren (Tokeshi, 1993), door deze auteur aangeduid als commensalisme. Transport vindt plaats doordat vedermuglarven zich aan gastheeren vastmaken, om zich zo sneller te kunnen verplaatsen of als bescherming tegen predatie (Tokeshi, 1993; Boonsoong, 2016). Vooral soorten uit de subfamilie Orthocladiinae (bijvoorbeeld *Epoicocladius ephemera* op de larven van de haft *Ephemera*) laten deze interactie zien. De gastheer van deze interactie zijn vaak insecten, zoals *Ephemeroptera*, *Diptera*, *Hemiptera*, *Megaloptera*, *Odonata*, *Trichoptera* en *Plecoptera*. Sommige soorten vedermuggen zijn verplichte commensalen, andere hebben een interactie met een specifiek genus (zie voorbeeld *Epoicocladius ephemera*), maar ook niet specifieke commensalistische interacties komen voor (Grzybkowska *et al.*, 2016).

#### Allogene facilitatie

Allogene ecosysteembouwers en soorten die aan habitatverandering doen buiten hun eigen lichaamsstructuur hebben een effect op andere soorten. Habitatveranderingen of -verbeteringen door organismen kunnen indirecte biotische interacties veroorzaken. Voorbeelden van faciliterende geomorfologische veranderingen in beken zijn het construeren van dammen, inbrengen van hout, bioturbatie, bioconsolidatie, bio-irrigatie en biodepositie (Bylak & Kukula, 2020). Er zijn ook andere vormen van facilitatie waarmee de leefomgeving wordt aangepast. Danger *et al.* (2013) beschreven dat het uitscheiden van instabiele koolstofverbindingen door benthische diatomeeën minder dominante schimmelsoorten faciliteerde, wat leidde tot een meer diverse schimmelmجتمع. Deze gemeenschap was vervolgens beter in staat om ingevallen bladeren (grove detritus) af te breken. Deze vorm van facilitatie, waarbij voedsel beter verteerbaar wordt door de aanwezigheid van een soort, wordt ook wel “priming” genoemd.

Een ander voorbeeld is het stabiliseren van grindbedden door kokerjuffers van het genus *Hydropsyche*. De spinselnetten die de kokerjuffers produceren hechten aan de grindbedden en stabiliseren deze. Volgens Johnson *et al.* (2009a) kon een grindbed dat wordt bewoond door de kokerjuffers een significant hogere stroomsnelheid aan zonder dat het grind verschoof dan onbewoonde grindbedden. Albertsen *et al.* (2019) beschreven dat het grindbed door de versteviging met zijdedraden een 20% hogere stroomsnelheid aankon. Maguire *et al.* (2020) maten de stroomsnelheid rond grindbedden met en zonder zijdedraden en vonden dat bij grindbedden met zijdedraden van kokerjuffers er direct bovenstrooms van het grindbed een reductie van de stroomsnelheid van 15% en benedenstrooms tot 85% optrad. Zelfs na 60 dagen zonder de aanwezigheid van *Hydropsyche* kokerjuffers bleef de structuur behouden.

Tumolo *et al.* (2019) bestudeerden het faciliterende effect dat de spinseldraden (en de kokerjuffers) hadden. Op grindbedden zonder kokerjuffers maar met de spinseldraden werden Chironomidae zeer abundant. Grindbedden waarop de kokerjuffers aanwezig zijn leken het grootste positieve effect te hebben op de kolonisationsnelheid en de diversiteit van de aanwezige taxa, dat zich onder andere uitte in een hogere kolonisationsnelheid en een grotere biomassa aan organismen. Ook Nakano *et al.* (2005) bevestigden het optreden van facilitatie door *Hydropsyche* kokerjuffers en zagen vooral een toename van de eendagsvlieg *Ephemerella* in het gefaciliteerde habitat bij een toename van de abundantie van kokerjuffers.

Er zijn meer voorbeelden van organismen die de structuur van de rivierbedding veranderen, maar deze studies hebben zich alleen gericht op de ecosysteembouwer en niet op de effecten daarvan op de andere biota (Zanetell & Peckarsky, 1996; Statzner *et al.*, 2000; Statzner *et al.*, 2003). Daarom zijn ecosysteembouwers niet per se een onderdeel van de facilitatie-interactie.



Het graafgedrag van prikken (*Lampetra*) in rivieren en beken kan een effect hebben op de microbiële gemeenschap (Boeker & Geist, 2016). Door het maken van gaten in het sediment verandert de stroming direct boven de bedding, wat kan leiden tot een milieu met hogere zuurstofverzadiging dan in een situatie zonder de gaten (Shirakawa *et al.*, 2013). In een experiment bleek dat naast de waargenomen verschillen in de zuurstofconcentratie ook de sulfaatconcentratie in de bedding met gaten 10% lager te liggen aan het einde van het onderzoek, terwijl de nitraatconcentratie 40% hoger lag. Door de verhoogde zuurstofconcentratie werden aerobe bacteriën gefaciliteerd waardoor stikstofverbindingen werden omgezet naar nitraat.

Ook in meer zuurstofarme omgevingen, zoals moerassen, kan facilitatie in de vorm van het stimuleren van hogere zuurstofconcentraties plaatsvinden. Een voorbeeld daarvan zijn zoetwaterborstelwormen (Tubificidae) in zuurstofarme moerassen. De wormen faciliteren door hun graafgedrag de groei van macrofyten in moerassen (Mermillod-Blondin *et al.*, 2010). Door de verhoogde zuurstofconcentratie in de bodem als gevolg van bioturbatie door de worm *Tubifex tubifex* produceerden de twee geteste macrofyten (*Elodea canadensis* en *Myriophyllum spicatum*) significant meer biomassa, zowel ondergronds als bovengronds.

Allogene facilitatie kan ook optreden tussen aquatische en terrestrische taxa. Steinmetz *et al.* (2008) bestudeerden bijvoorbeeld de interacties tussen de reigersoorten grote zilverreiger (*Ardea alba*) en Amerikaanse blauwe reiger (*A. herodias*) en een vis, de kleinbekbaars (*Micropterus dolomieu*). Opvallend was dat de vissen van de grootte die de kleinbekbaarzen consumeren, relatief vaker werden geconsumeerd in de aanwezigheid van reigers dan wanneer de reigers afwezig waren. De resultaten impliceerden dat de reigers de kleinbekbaars faciliteerden, waardoor deze vissen meer prooi kon vangen. Volgens de auteurs is het aannemelijk dat door de (tijdelijke) aanwezigheid van reigers in de ondiepe delen van het waterlichaam de vissen naar de diepere delen verplaatsten, waar ze vervolgens door de kleinbekbaars werden geconsumeerd.

Tijdens kolonisatie kan ook allogene facilitatie optreden. Ledger *et al.* (2006) bestudeerden 20 dagen lang de aantalsverschuivingen bij macroinvertebraten van een beekbedding. Individuen van de poelslak *Radix peregra* bleken de aanwezigheid van kriebelmuggen (*Simuliidae*) en predatoren van de genera *Pentaneura* (vedermug) en *Aphelocheirus* (kiezelzwemwants) te stimuleren. De facilitatie kwam volgens de auteurs door het weg grazen van (delen van) epilithische algenmatten door *R. peregra*. Door het verminderen van de oppervlakte die de epilithische matten innamen spoelde het grootste deel van het daar aanwezige fijne organisch materiaal weg en kwam grind aan de oppervlakte waarvan de bovengenoemde taxa profiteerden. Andere taxa, zoals de vedermuggen *Heterotrissocladius* en *Microtendipes* kwamen juist niet voor op plekken waar *Radix* individuen aanwezig waren door deze veranderde milieuomstandigheden.

### 4.3.3 Invasieve soorten en facilitatie

Facilitatie is ook onderzocht in zoetwaterecosystemen met invasieve soorten, waaronder facilitatie tussen verschillende invasieve soorten. Zo onderzochten Crane *et al.* (2020) een biotische interactie tussen de invasieve driehoeksmossel *Dreissena polymorpha* en invasieve waterpestsoorten *Elodea nuttallii* en *Elodea canadensis*. In de experimenten met een hoge biomassa van *D. polymorpha* waren de competitieve interacties tussen de macrofyten significant minder dan bij een lage en middelmatige biomassa van de mossel. In experimenten met een van de twee macrofyten en *D. polymorpha* nam de groeisnelheid van *E. nuttallii* toe, terwijl er bij *E. canadensis* geen verschil werd gevonden. De facilitatie van *D. polymorpha* zou de verspreiding van invasieve macrofyten kunnen beïnvloeden. Ook Johnson *et al.* (2009b) namen waar dat verschillende invasieve zoetwaterslakkentaxa elkaar faciliteerden, waardoor de abundantie van de inheemse slakkensoort significant lager werd.

Er zijn echter ook voorbeelden waar een invasieve soort inheemse taxa faciliteert. Zo nam bij een hoge dichtheid van het Jenkins' waterhoortje (*Potamopyrgus antipodarum*) een deel van de inheemse taxa toe (Schreiber *et al.*, 2002). De toegenomen taxa bestonden onder andere uit de larven van de vedermug *Polypedilum* en van de haften *Leptophlebiidae* en *Caenidae*. De facilitatie werd door de auteurs toegeschreven aan de mogelijkheid dat de slak een hogere kwaliteit en een beter verteerbare vorm van detritus produceert in de vorm van uitwerpselen.

Ook de invasieve driehoeksmossel *Dreissena polymorpha* kan groei faciliteren van de inheemse groenalg *Cladophora* (Higgins *et al.*, 2008). Door het filteren van het water en de substraat stabiliserende eigenschappen van de mosselen wordt het water minder troebel en is er meer licht beschikbaar voor *Cladophora*, die in hoge biomassa in de Noord-Amerikaanse Great Lakes optrad sinds het verschijnen van de mosselen. Ricciardi (2001) toonde aan dat invasieve soorten in de Great Lakes elkaar faciliteren en daardoor de introductie van andere soorten vergemakkelijkten.

Verder zijn er voorbeelden van bijvoorbeeld de invasieve bever (*Castor canadensis*) in Chili, die door het aanpassen van het habitat een hogere macroinvertebratenbiomassa maar een lagere soortenrijkdom faciliteerde (Anderson & Rosemond, 2007).

Bij biotische interacties met invasieve soorten is de context zeer bepalend. Riley *et al.* (2008) deed bijvoorbeeld onderzoek naar de interacties tussen twee soorten zoetwaterslakken, waarvan één inheems (*Pyrgulopsis robusta*) en de ander invasief (*Potamopyrgus antipodarum*). Beide slakken zijn consumenten van voornamelijk algen. In twee beken in de Verenigde Staten werd de groei van deze slakken in verschillende proefopstellingen gemeten. Als *P. robusta* aanwezig was, groeide *P. antipodarum* meer dan in opstellingen waar *P. robusta* niet aanwezig was, ongeacht de beek. Dit impliceert volgens de auteurs dat *P. robusta* *P. antipodarum* faciliteert. Dit is dus alleen het geval in de situaties waar geen competitie optreedt. Wat de facilitatie precies inhoudt, is niet onderzocht.

Er zijn meer voorbeelden waar inheemse soorten invasieve soorten hebben gefaciliteerd. Petruzzella *et al.* (2020) gebruikten drie inheemse plantensoorten (grof hoornblad *Ceratophyllum demersum*, aarvederkruid *Myriophyllum spicatum* en doorgroeid fonteinkruid *Potamogeton perfoliatus*) en een inheemse zoetwaterslak (gewone poelslak *Lymnaea stagnalis*) voor een experiment gericht op competitie en herbivorie in meso- tot eutrofe systemen. Echter bleek bij de introductie van een uitheemse plantensoort Braziliaanse waterpest (*Egeria densa*) herbivorie van de inheemse en uitheemse planten geen rol te spelen. Door consumptie van algen door de slak kon de uitheemse soort snel groeien en hoge biomassa opbouwen. De auteurs concludeerden dat de zoetwaterslak de uitheemse soort indirect faciliteerde. De facilitatie was mogelijk afhankelijk van de trofische status van het systeem (de hoeveelheid aanwezige algen) en de aanwezige inheemse en uitheemse planten (mogelijk heeft de slak preferentie voor een bepaalde soort).

Albertson *et al.* (2020) analyseerden in een meta-analyse de effecten van positieve biotische interacties van invasieve gastheren op hun begunstigden. Zij vonden een significant sterker effect van positieve interacties van invasieve soorten als facilitator in vergelijking met inheemse soorten als facilitator.

Per invasieve soort zijn er verschillende negatieve en positieve effecten die de soort kan hebben op een ecosysteem. Biotische interacties spelen een belangrijke rol bij het ontwikkelen van hoge biomassa of de abundantie van de invasieve soort, of het effect op inheemse soorten. Verder zijn de interacties vooral context-afhankelijk en kunnen de interacties positief of negatief uitvallen voor beide partijen.

## ►► 5 BIOTISCHE INTERACTIES EN HERSTEL VAN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

Voor beoordeling, diagnose en effectief herstel van aquatische ecosystemen is het nodig om rekening te houden met het optreden van biotische interacties (Lake *et al.*, 2007). Eén van de belangrijkste biotische processen voor het herstel van beken is dispersie (en daarmee connectiviteit) (Li *et al.*, 2016; Parkyn & Smith, 2011). Connectiviteit en de aanwezigheid van een regionale soortenpoule worden gezien als van groot belang om soorten de mogelijkheid te bieden terug te keren naar herstelde beken. Daarnaast is het herstel van refugia belangrijk, om zo mogelijke toekomstige verstoringen op te vangen (verhogen van de weerstand van het systeem).

Kennis over voedselnetwerken, interacties (zoals facilitatie tijdens successie) en ecosysteemprocessen worden nog te weinig toegepast bij herstel (Halpern *et al.*, 2007). Deze auteurs beschrijven op basis van bevindingen in de terrestrische ecologie hoe bij herstel van aquatische systemen rekening kan worden gehouden met biotische interacties en hoe daarvan gebruik kan worden gemaakt. Positieve interacties kunnen namelijk de schaal van herstel vergroten, omdat ze effect kunnen hebben op een schaal uiteenlopend van centimeters tot honderden kilometers. Verder kunnen positieve interacties een cascade van het faciliteren en rekruteren van andere soorten bevorderen, een proces dat even belangrijk kan zijn als een trofische cascade. Er zijn voldoende studies gedaan naar kolonisatie na herstel, maar biotische interacties in het bijzonder en interacties die kunnen worden gebruikt in het herstelproces worden slechts in enkele studies besproken (Barrett *et al.*, 2021; Renzi *et al.*, 2019; Jellinek *et al.*, 2016; Halpern *et al.*, 2007)

### 5.1 BIOTISCHE WEERSTAND

Tijdens en na herstel zijn er specifieke biotische interacties die het ontstaan van een nieuwe gemeenschap kunnen bevorderen of tegenhouden. Zo kunnen de oude verstoorde gemeenschappen het koloniseren van nieuwe gemeenschappen tegenhouden. Deze interactie zou kunnen worden gedefinieerd als amensalisme, maar vaak wordt ook (negatieve) biotische weerstand gebruikt om de interactie te definiëren (Barrett *et al.*, 2021; Aspbury & Juliano, 1998).

Barrett *et al.* (2021) beschreven deze interactie op basis van onderzoek na herstelwerkzaamheden in stromende mesocosms. In de mesocosms bootsten de auteurs het milieu van een natuurlijke beek na. In één van de mesocosms werden eerst een gemeenschap van verstoorde beken geïntroduceerd en daarna een gemeenschap van een natuurlijke beek. Daaruit bleek dat de gemeenschap uit de natuurlijke beek een groot deel van de abundantie van de gevoelige soorten verloor bij aanwezigheid van de verstoorde gemeenschap. Was de verstoorde gemeenschap niet aanwezig dan trad dit niet op. Individuen van de geïntroduceerde natuurlijke gemeenschap vertoonden bij de verstoorde gemeenschap ook andere kenmerken, die mogelijk impliceren dat de organismen stress ondervonden. Er werd drift (een manier van dispersie door zich mee te laten drijven met de stroming) en het vervroegd uitvliegen van taxa waargenomen. Opvallend was dat *P. antipodarum*, die werd gedefinieerd als een soort indicatief voor verstoring, de dominante soort bleef in de mesocosms, terwijl gevoelige soorten van de niet-verstoorde gemeenschap mogelijk effectievere grazers waren voor de aanwezige algen. Dit schreven de auteurs toe aan een voordeel door biotische weerstand (prioriteitseffecten).

White *et al.* (2021) definieerden 'prioriteitseffecten' als: "elk effect dat een eerder aanwezige soort heeft op een later aanwezige soort". Deze auteurs beschreven de uitkomsten van een kolonisatie-experiment na herstel. Zij vonden dat vissen meer gevoelige taxa consumeerden die net arriveerden in het systeem ten opzichte van de taxa die zich al langer in het systeem bevonden en daar een beschermde omgeving hadden gevonden. Dit benadeelde de abundantie van de meer gevoelige soorten en speelde volgens de auteurs mogelijk een rol in vertraagde kolonisatie door de meer gevoelige soorten. Verder bleek dat dit effect sterker was als de abundantie van de gevoelige soorten nog laag was.

In White *et al.* (2021) worden meerdere manieren beschreven om biotische weerstand te voorkomen of te verminderen en de gevoelige soorten een kans te geven. Ten eerste is het een mogelijkheid om de competitie voor de dominante soorten van het verstoorde systeem te verhogen door een andere competitieve soort actief te introduceren waarvan verwacht

wordt dat die sowieso het systeem zou koloniseren. Daarmee zou de abundantie van de dominante soort kunnen worden verlaagd en krijgen meer gevoelige soorten ook een kans, mits de geïntroduceerde soort natuurlijk niet hetzelfde effect heeft op de gevoelige soorten. Echter is er nog weinig over bekend welke soorten daarbij zouden kunnen helpen.

Een andere optie is het stimuleren van massale kolonisatie door gevoelige soorten, die vervolgens door deze hoge abundantie minder interactie hebben met soorten die al aanwezig waren en daardoor een hogere kans hebben op permanente vestiging. Een mogelijke manier is het introduceren van gevoelige soorten in herstelde systemen.

Tenslotte zouden predatoren pas in de laatste fase moeten worden geïntroduceerd om gevoelige soorten een kans te geven hogere abundantie te ontwikkelen. Echter beargumenteerden Gerla *et al.* (2009) dat predatoren juist biotische resistentie tegen kunnen gaan, omdat in aanwezigheid van een predator het effect van competitie minder kan zijn.

## 5.2 POSITIEVE BIOTISCHE INTERACTIES

Om de macrofaunagemeenschap na herstel te faciliteren en daarbij gebruik te maken van positieve biotische interacties bekeek Renzi *et al.* (2019) bestaande literatuur over zoute kustmoerassen. De auteurs zetten enkele maatregelen uiteen die positieve interacties stimuleren om na herstel de gewenste gemeenschap te krijgen in aquatische systemen in het algemeen. Als eerste bleek de ruimtelijke schaal waarop herstel plaatsvindt belangrijk, niet alleen voor dispersie maar ook om lange-afstands-facilitatie te stimuleren. Tenslotte bleek het belangrijk te overwegen om na (abiotisch) herstel predatoren passend bij een diverse gemeenschap te introduceren, om zo de weerstand van de nieuwe gemeenschap te verhogen.

Ook in rivierbegeleidende moerassen werd beschreven dat na het aanplanten van ruwe bies (*Schoenoplectus tabernaemontani*) in Australië het aantal waterplanten taxa significant verhoogd werd (Jellinek *et al.*, 2016). Met name de oudere en grotere planten beperkten de erosie en daarbij was het facilitatie-effect het grootst. Ook andere facilitators, zoals de bever, worden ingezet voor het herstel van aquatische ecosystemen, vernatting van gebieden en ten behoeve van de facilitatie van watervogels (Nummi & Holopainen, 2019).

Tijdens herstel dient het habitat van facilitators te worden beschermd of juist gecreëerd, wat leidt tot meer en sterkere positieve interacties en daarmee grotere kansen voor gevoelige soorten (Harper *et al.*, 2007). Daarnaast zou een cascade van facilitators het versneld koloniseren van gewenste soorten kunnen bevorderen. Belangrijke kanttekening bij deze aanpak is dat tijdens herstel ongewenste organismen ook kunnen worden gefaciliteerd, bijvoorbeeld door de herstelingsgreep zelf die een verstoring kan vormen.

## 5.3 INTRODUCTIE VAN SOORTEN

Zoals hierboven ook benoemd is kan de introductie van kolonisten door een transplantatie van een gemeenschap uit een minder verstoord milieu als een mogelijkheid worden gezien om biotische resistentie (prioriteitseffecten) te voorkomen en kolonisatie te versnellen. Ook wordt in de literatuur voorgesteld om ecosysteembouwers te gebruiken bij het herstel van waterlichamen, omdat zij mogelijk een bijdrage kunnen leveren aan het veranderen van de habitat (Byers *et al.* 2006).

Pollock *et al.* (2014) deed modelmatig onderzoek naar dit principe bij beverdammen in combinatie met vegetatieontwikkeling en hoe dit bijdraagt aan het herstel van een ingesneden beek. Door de aanwezigheid van bomen en beverdammen ging de stroomsnelheid naar beneden en werd de beek breder, wat na verloop van tijd de mate van insnijding verminderde.

Brady *et al.* (2002) voerden een tien maanden durend kolonisatie-mesocosm-experiment uit in het veld, op 100 m afstand van een natuurlijk moeras. Er werd zowel transplantatie van sediment en macrofyten toegepast, als ook de transplantatie van slakken (Gastropoda). De auteurs vonden dat de macroinvertebratengemeenschap in de mesocosms sneller op de natuurlijke moerassgemeenschap ging lijken als transplantatie van sediment en macrofyten en/of transplantatie van Gastropoda werd toegepast. Bij de mesocosms zonder transplantatie (controle) domineerden taxa van de vedermuggen uit het tribus Tanytarsini, terwijl bij de mesocosms met transplantatie de abundantie meer verdeeld was over de verschillende

taxonomische groepen. Daarnaast bestond de controle na tien maanden nog steeds vooral uit macroinvertebraten met een vliegend levensstadium, terwijl in de mesocosms waar transplantatie was toegepast vooral soorten voorkwamen die niet tot vliegen in staat waren (vooral omdat ze er ook niet konden komen).

Mogelijk helpt de introductie van bepaalde soorten dus om de kolonisatie van andere soorten te bespoedigen, waardoor wellicht meer mogelijkheden worden gecreëerd voor gevoelige doelsoorten. Naar dit principe is nog erg weinig onderzoek gedaan, maar lijkt perspectief te bieden.

#### 5.4 HET HERKENNEN, KWANTIFICEREN EN TOEPASSEN VAN BIOTISCHE INTERACTIES

Binnen de aquatische ecologie zijn al veel biotische interacties bekend. Om rekening te houden met biotische interacties en interacties te kunnen gebruiken in bijvoorbeeld herstelprojecten is het belangrijk om ze te kunnen herkennen en kwantificeren aan de hand van beschikbare data.

Om het samenleven of vermijden van bepaalde soorten aan te tonen wordt soms gekeken naar de co-existentie van soorten. Het samen voorkomen of juist niet samen voorkomen van soorten is indicatief voor de interacties die de soort aangaat met andere soorten. Interspecifieke competitie zorgt voor een lage abundantie of extinctie als soorten samen voorkomen (Araújo & Rozenfeld, 2014). Bij alle andere interacties komt ten minste één van de soorten juist meer of in relatief gelijke abundanties voor als ze in hetzelfde habitat voorkomen. Dit kan een indicatie zijn dat er eenzijdige of tweezijdige interacties plaatsvinden, die positief of negatief kunnen zijn (Morales-Castilla *et al.*, 2015; Peoples & Frimpong, 2016a). Het bepalen van biotische interacties aan de hand van co-existentie wordt gewoonlijk uitgevoerd in de vorm van een experiment (op lokale schaal) of met modellen (op grote ruimtelijke schaal) en analyse van grote datasets.

##### 5.4.1 Experimentele co-existentie

Chamber & Prepas (1990) probeerden in een experimentele opstelling competitie uit te lokken tussen macrofyten, maar tijdens het weghalen en toevoegen van verschillende soorten waterplanten werd er geen afname in abundantie waargenomen. Op basis hiervan schreven de auteurs de co-existentie vooral toe aan habitatheterogeniteit en abiotische factoren. Ook MacNeil *et al.* (2001) verklaarden de co-existentie van vier Amphipoda (waarvan drie uitheems) door habitatheterogeniteit en verklaarden alleen het optreden van lokale afwezigheid door biotische interacties.

Als er geen duidelijk bewijs is voor negatieve interacties wordt co-existentie vaak aan habitatheterogeniteit gerelateerd. Zarnetske *et al.* (2017) stelden dat door de aanwezigheid van ecosysteembouwers en foundation species de habitatheterogeniteit vaak zelf ook wordt bepaald en gedefinieerd door biotische interacties. Verschut *et al.* (2015) poneerden de stelling dat biotische interacties in een heterogene omgeving het kolonisationsgedrag bepalen. Door verschillende soorten weg te halen en toe te voegen, konden verschillende omgevingsfactoren en biotische interacties aan elkaar worden gekoppeld. De afstand tussen de habitatpatches was zeer bepalend voor succesvolle kolonisatie, maar door het toevoegen van taxa werd de voorkeursafstand van bepaalde andere taxa verlaagd. Ook de keuze van soorten voor meer voedselrijke plekken werd door het toevoegen van andere taxa verhoogd. Uit deze studie bleek verder dat het effect van biotische interacties het sterkst is bij soorten die gedeeltelijk dezelfde kenmerken hebben en daardoor een vergelijkbare niche bezetten. Op deze manier bepaalde co-existentie (gecombineerd met biotische interacties) dus in belangrijke mate de kolonisatie van een heterogeen habitat.

Om een compleet beeld te krijgen van biotische interacties op basis van co-existentie is het dus cruciaal om de actoren en de biotische interacties die optreden te identificeren. Doordat de effecten van positieve interacties lang aan kunnen houden, zelfs als de soorten zelf al zijn verdwenen (Maguire *et al.*, 2020), moet bij de verklaring van co-existentie ook rekening gehouden worden met de temporele variatie binnen een systeem. De experimentele studies van biotische interacties en co-existentie zijn zeer sterk gelimiteerd door het aantal soorten dat bestudeerd kan worden. Daarom worden vaak modellen gebruikt om het aantal en het type biotische interacties op regionale schaal te kunnen ontrafelen (Morueta-Holme *et al.*, 2016).

### 5.4.2 Co-existentie modellen

Co-existentie modellen (*Co-occurrence models*) proberen op basis van soortendata biotische interacties tussen soorten aan te wijzen, zoals het null-model, het species distribution model (SDM) en “co-occurrence” netwerken (Thurman *et al.*, 2019; Blanchet, 2020; Morueta-Holme *et al.*, 2016). Araújo & Rozenfeld, (2014) ontwikkelden een model dat op basis van co-existentie verschillende typen biotische interacties tussen soorten kan bepalen. D’Amen *et al.* (2018) gebruikte de null-model analyse, een soortverspreidingsmodel (SDM, species distribution model) en gecombineerd soortverspreidingsmodel (JSMD, joint species distribution model) om mogelijke biotische interacties die plaatsvinden te definiëren. Bij het gebruik van de modellen konden ook soorten die een dispersielimitatie hadden of waarbij hun aanwezigheid vooral wordt bepaald door omgevingsfilters worden gescheiden van soorten die een biotische interacties aangingen.

Er is echter nog discussie over de toepasbaarheid van zulke modellen voor het afleiden van biotische interacties (Blanchet *et al.*, 2020; Peterson *et al.*, 2020; Dormann *et al.* 2018). Eén van de genoemde valkuilen is het optreden van temporele variatie binnen het voorkomen van soorten, maar ook dat het samen voorkomen van soorten of de afwezigheid van soorten kan worden geclassificeerd als een biotische interactie, terwijl dat niet het geval hoeft te zijn (Peterson *et al.*, 2020).

Ook variatie in het verzamelen van data kan oorzaak van verschillen zijn. Door de sterke context-afhankelijkheid van de interacties, kunnen soorten die onder bepaalde omstandigheden competitie met elkaar aangaan in andere situaties samen voorkomen, of zelfs voordeel hebben van de aanwezigheid van de andere partij (Hertonsson *et al.*, 2008). Dergelijke modellen kunnen dus wel worden gebruikt voor identificatie van soorten die samen voorkomen, maar een inschatting maken welke soorten biotische interacties aangaan wordt niet aangeraden.

Blanchet *et al.* (2020) benoemden twee punten: (1) modellen meestal worden gekalibreerd met de data van een bepaald systeem, maar de conclusies die vervolgens aan het model verbonden worden zijn wellicht vooral afhankelijk van de eigenschappen van het systeem in plaats van biotische interacties, en (2) het is mogelijk dat de resultaten alleen de tekortkomingen van het model laten zien en niet de biotische interacties.

Een deel van die valkuilen kunnen worden omzeild (Dormann *et al.*, 2018; Blanchet *et al.*, 2020), onder andere door gebruik van abundantiedata in plaats van aan- en afwezigheidsdata voor het bepalen van biotische interacties. Abundantiedata bevat meer informatie over de ruimtelijke en temporele schaal van waarnemingen, wat een deel van de bezwaren kan verminderen (Blanchet *et al.* 2020). Daarnaast zou bijvoorbeeld een a priori onderbouwde redenering wat betreft welke biotische interacties in het systeem vóór kunnen komen ertoe kunnen leiden dat voorkomen wordt dat er biotische interacties worden geïdentificeerd die milieutechnisch mogelijk maar ecologisch onmogelijk zijn (Dormann *et al.* 2018).

Verbeterde co-existentiemodellen zouden, als het mogelijk blijkt bovenstaande valkuilen te vermijden, wel een mogelijke manier zijn om de biotische interacties met (organisme)data van watersystemen in kaart te brengen. Op basis daarvan zou kunnen worden bepaald hoe het herstel van waterlichamen het beste kan worden aangepakt, bijvoorbeeld via het introduceren van een facilitator of het vermijden van verstoring van faciliterende soorten, wat vervolgens de herkolonisatie van het systeem dient.

### 5.5 BIOTISCHE INTERACTIES ALS INDICATOREN

Het is ook duidelijk geworden dat biotische interacties zeer contextafhankelijk zijn, waardoor ze als indicatie zouden kunnen worden gebruikt van de ecologische toestand en mogelijk ook de omgevingsstress op ecosysteemniveau in beeld kunnen brengen (Friberg, 2014).

Callaway *et al.* (2007) beschreven aan de hand van de stress-gradiënthypothese dat in omgevingen met natuurlijke, voorspelbare stress meer positieve biotische interacties plaatsvinden. Aan de hand van geschikte co-existentiemodellen en geschikte data van taxa in verschillende waterlichamen zou het aantal positieve interacties kunnen worden bepaald, en daarmee een indicatie kunnen worden gegeven van de stress in een waterlichaam. Mogelijk zouden op basis daarvan de prioriteiten voor herstel kunnen worden ingeschat. Echter, onder zeer stressvolle omstandigheden neemt het aandeel



(positieve) interacties weer af (Bruno *et al.*, 2003). Ook Fraaije *et al.* (2019) beschreven een afname in interacties in door menselijke invloeden verstoorde waterlichamen.

De aanwezigheid van parasieten zou ook als indicatie kunnen dienen voor de omgevingsstress waaronder een gastheer (en de parasiet) leeft (Vidal-Martinez *et al.*, 2010). Parasitaire taxa zijn meestal afhankelijk van één of meerdere soorten gastheren. Zo geven parasitaire wormen voorkeur aan een gezonde gastheer/rivierkreeft (Creed & Brown, 2018). Bij veel stress kan ook het omgekeerde gebeuren en kunnen parasieten massaal voorkomen op verzwakte dieren, wat weer kan leiden tot mortaliteit. Ook zullen interacties met sommige parasieten alleen voorkomen in een bepaalde omgeving, bijvoorbeeld bij hoge omgevingsstress (Palm *et al.*, 2009).

## ▶▶ 6 CONCLUSIES EN VERVOLG

---

Er zijn zeer veel verschillende soorten biotische interacties die in zoetwatersystemen kunnen worden waargenomen. De rol van deze interacties en hun intensiteit over tijd en in de ruimte is context-afhankelijk. In ieder geval is duidelijk dat biotische interacties een grote rol spelen binnen de aanwezige structuur en complexiteit van het voedselweb en de samenstelling van gemeenschappen binnen aquatische ecosystemen. Het is dus nodig om biotische interacties mee te nemen in de beoordeling van ecosystemen, de diagnose van stressoren en bij het doen van voorspellingen over verstoorde en herstelde ecosystemen.

Biotische interacties zouden kunnen dienen als bio-indicator voor de omgevingsstress en verstoringen binnen een waterlichaam. Echter, biotische interacties zijn sterk context-afhankelijk en de invloed op specifieke ecosystemen en de vorming van gemeenschappen is daarmee complex te duiden. Desalniettemin is het nodig om deze processen te overwegen in de analyse (beoordeling en diagnose) van verstoorde ecosystemen en in het ontwerp van herstelmaatregelen, juist omdat ze een grote invloed kunnen hebben op de beoordelingsresultaten en effectiviteit van maatregelen.

Waarschijnlijk levert biotische resistentie bij herstel van verstoorde gemeenschappen een bijdrage aan onsuccesvolle kolonisatie door gevoelige (doel)soorten. Mogelijk zou de introductie van soorten die normaliter in een later stadium het herstelde systeem zouden koloniseren de effecten van biotische resistentie kunnen verminderen. Hiermee zou het kolonisationsucces van gevoelige soorten kunnen worden gestimuleerd. Ook zou het faciliteren of zelfs de introductie van facilitators van gevoelige soorten het herstel van aquatische systemen kunnen bevorderen. Tenslotte zou naar co-existentie kunnen worden gekeken om de biotische interacties tussen soorten te bepalen. Op basis hiervan kunnen keuzes gemaakt worden die het herstel van waterlichamen kunnen ondersteunen.

In deze rapportage zijn verschillende suggesties voor methodes om biotische interacties te overwegen gegeven, maar daarnaast is het duidelijk geworden dat de kennis over biotische interacties nog veel verder moet worden ontwikkeld om direct toe te kunnen passen in het waterbeheer en het herstel van waterlichamen. Door de relevante gemeenschapsfilters - de dispersie-, omgevings- en biotische filters - waar biotische interacties deel van uitmaken mee te nemen, wordt het mogelijk gemaakt om de beoordeling, diagnose en herstelmaatregelen in de toekomst effectiever vorm te geven.

## ▶▶ 7 LITERATUUR

- Albertson, L. K., MacDonald, M. J., Tumolo, B. B., Briggs, M. A., Maguire, Z., Quinn, S., Sanchez-Ruiz, J.A., Veneros, J. & Burkle, L. A. (2020). Uncovering patterns of freshwater positive interactions using meta-analysis: Identifying the roles of common participants, invasive species and environmental context. *Ecology Letters*, 24(3), 594-607.
- Anderson, R. P. (2017). When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions?. *Journal of Biogeography*, 44(1), 8-17.
- Anderson, R. M., & May, R. M. (1981). The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 291(1054), 451-524.
- Anderson, C. B., & Rosemond, A. D. (2007). Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile. *Oecologia*, 154(1), 141-153.
- Angelini, C., Altieri, A. H., Silliman, B. R., & Bertness, M. D. (2011). Interactions among foundation species and their consequences for community organization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 61(10), 782-789.
- Appelberg, M., Henrikson, B. I., Henrikson, L., & Svedäng, M. (1993). Biotic interactions within the littoral community of Swedish forest lakes during acidification. *Ambio*, 22(5), 290-297.
- Aspbury, A. S., & Juliano, S. A. (1998). Negative effects of habitat drying and prior exploitation on the detritus resource in an ephemeral aquatic habitat. *Oecologia*, 115(1-2), 137-148.
- Araújo, M. B., & Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37(5), 406-415.
- Barrett, I. C., McIntosh, A. R., Febria, C. M., & Warburton, H. J. (2021). Negative resistance and resilience: biotic mechanisms underpin delayed biological recovery in stream restoration. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1947), 20210354.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9(5), 191-193.
- Belk, M. C., Billman, E. J., Ellsworth, C., & McMillan, B. R. (2016). Does habitat restoration increase coexistence of native stream fishes with introduced Brown Trout: a case study on the Middle Provo River, Utah, USA. *Water*, 8(4), 121.
- Bially, A., & Macisaac, H. J. (2000). Fouling mussels (*Dreissena* spp.) colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates. *Freshwater biology*, 43(1), 85-97.
- Billman, E. J., Kreitzer, J. D., Creighton, J. C., Habit, E., McMillan, B., & Belk, M. C. (2013). Habitat enhancement and native fish conservation: can enhancement of channel complexity promote the coexistence of native and introduced fishes?. *Environmental Biology of Fishes*, 96(4), 555-566.
- Blanchet, F. G., Cazelles, K., & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23(7), 1050-1063.
- Boeker, C., & Geist, J. (2016). Lampreys as ecosystem engineers: burrows of *Eudontomyzon* sp. and their impact on physical, chemical, and microbial properties in freshwater substrates. *Hydrobiologia*, 777(1), 171-181.
- Borst, A. C., Angelini, C., ten Berge, A., Lamers, L., Derksen-Hooijberg, M., & van der Heide, T. (2019). Food or furniture: Separating trophic and non-trophic effects of Spanish moss to explain its high invertebrate diversity. *Ecosphere*, 10(9), e02846.
- Borst, A. C., Verberk, W. C., Angelini, C., Schotanus, J., Wolters, J. W., Christianen, M. J., van der Zee, E. M., Derksen-Hooijberg, M., & Van der Heide, T. (2018). Foundation species enhance food web complexity through non-trophic facilitation. *PLoS One*, 13(8), e0199152.
- Boulangéat, I., Gravel, D., & Thuiller, W. (2012). Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology letters*, 15(6), 584-593.
- Brady, V. J., Cardinale, B. J., Gathman, J. P., & Burton, T. M. (2002). Does facilitation of faunal recruitment benefit ecosystem restoration? An experimental study of invertebrate assemblages in wetland mesocosms. *Restoration Ecology*, 10(4), 617-626.
- Boonsoong, B. (2016). Phoretic associations between *Nanocladius asiaticus* (Diptera, Chironomidae) and its hosts *Gestroiella* (Heteroptera, Naucoridae) and *Euphaea masoni* (Odonata, Euphaeidae) in streams in Western Thailand. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 52, 163-169.
- Brock, E. M. (1960). Mutualism between the midge *Cricotopus* and the alga *Nostoc*. *Ecology*, 41(3), 474-483.
- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in ecology & evolution*, 9(6), 214-217.

- Brönmark, C. (1989). Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. *Journal of Molluscan Studies*, 55(2), 299-311.
- Brown, L. E., & Milner, A. M. (2012). Rapid loss of glacial ice reveals stream community assembly processes. *Global Change Biology*, 18(7), 2195-2204.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, 18(3), 119-125.
- Bulleri, F., Bruno, J. F., Silliman, B. R., & Stachowicz, J. J. (2016). Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology*, 30(1), 70-78.
- Burkepile, D. E. (2013). Comparing aquatic and terrestrial grazing ecosystems: is the grass really greener? *Oikos*, 122(2), 306-312.
- Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Talley, T. S., Hastings, A., Lambrinos, J. G., Crooks, J. A., & Wilson, W. G. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(9), 493-500.
- Bylak, A., & Kukuła, K. (2020). Geomorphological effects of animals in mountain streams: Impact and role. *Science of the Total Environment*, 749(1), 141283.
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Science & Business Media.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D., & Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848.
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A., & Collins, S. L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 415(6870), 426-429.
- Carver, S., Storey, A., Spafford, H., Lynas, J., Chandler, L., & Weinstein, P. (2009). Salinity as a driver of aquatic invertebrate colonisation behaviour and distribution in the wheatbelt of Western Australia. *Hydrobiologia*, 617(1), 75-90.
- Cebrian, J., & Lartigue, J. (2004). Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs*, 74(2), 237-259.
- Chamberlain, S. A., Bronstein, J. L., & Rudgers, J. A. (2014). How context dependent are species interactions? *Ecology letters*, 17(7), 881-890.
- Chambers, P. A., & Prepas, E. E. (1990). Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. *Freshwater Biology*, 23(3), 541-550.
- Chase, J. M., Biro, E. G., Ryberg, W. A., & Smith, K. G. (2009). Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey metacommunities. *Ecology letters*, 12(11), 1210-1218.
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(44), 17430-17434.
- Chivers, D. P., Al-Batati, F., Brown, G. E., & Ferrari, M. C. (2013). The effect of turbidity on recognition and generalization of predators and non-predators in aquatic ecosystems. *Ecology and evolution*, 3(2), 268-277.
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Cornacchia, L., Licci, S., Nepf, H., Folkard, A., van der Wal, D., van de Koppel, J., ... & Bouma, T. J. (2019). Turbulence-mediated facilitation of resource uptake in patchy stream macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 64(2), 714-727.
- Cornacchia, L., Van De Koppel, J., Van Der Wal, D., Wharton, G., Puijalon, S., & Bouma, T. J. (2018). Landscapes of facilitation: how self-organized patchiness of aquatic macrophytes promotes diversity in streams. *Ecology*, 99(4), 832-847.
- Cox, J. G., & Lima, S. L. (2006). Nativity and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(12), 674-680.
- Crane, K., Coughlan, N. E., Cuthbert, R. N., Dick, J. T., Kregting, L., Ricciardi, A., MacIsaac, H. J., & Reid, N. (2020). Friends of mine: an invasive freshwater mussel facilitates growth of invasive macrophytes and mediates their competitive interactions. *Freshwater Biology*, 65(6), 1063-1072.
- Creed, R. P., Skelton, J., Farrell, K. J., & Brown, B. L. (2021). Strong effects of a mutualism on freshwater community structure. *Ecology*, 102(2), e03225.
- Creed, R. P., & Brown, B. L. (2018). Multiple mechanisms can stabilize a freshwater mutualism. *Freshwater Science*, 37(4), 760-768.

- Criscione, C. D., & Blouin, M. S. (2005). Effective sizes of macroparasite populations: a conceptual model. *Trends in Parasitology*, 21(5), 212-217.
- Cubit, J. D. (1984). Herbivory and the seasonal abundance of algae on a high intertidal rocky shore. *Ecology*, 65(6), 1904-1917.
- Cyr, H., & Face, M. L. (1993). Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361(6408), 148-150.
- D'Amen, M., Mod, H. K., Gotelli, N. J., & Guisan, A. (2018). Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography*, 41(8), 1233-1244.
- Danger, M., Cornut, J., Chauvet, E., Chavez, P., Elger, A., & Lecerf, A. (2013). Benthic algae stimulate leaf litter decomposition in detritus-based headwater streams: A case of aquatic priming effect?. *Ecology*, 94(7), 1604-1613.
- Daniel, J., Gleason, J. E., Cottenie, K., & Rooney, R. C. (2019). Stochastic and deterministic processes drive wetland community assembly across a gradient of environmental filtering. *Oikos*, 128(8), 1158-1169.
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity?. *Bioscience*, 53(5), 481-489.
- Dayton, P. K. (1975). Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological monographs*, 45(2), 137-159.
- De Vries, J. (2021). *Biology-based approaches to unravel multiple stressor impacts on aquatic ecosystems*. PhD thesis, University of Amsterdam.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmill, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 470-474.
- Dodds, W. K., & Marra, J. L. (1989). Behaviors of the midge, *Cricotopus* (Diptera: Chironomidae) related to mutualism with *Nostocparmelioides* (Cyanobacteria). *Aquatic Insects*, 11(4), 201-208.
- Dormann, C. F., Bobrowski, M., Dehling, D. M., Harris, D. J., Hartig, F., Lischke, H., Moretti, M. D., Pagel, J., Pinkert, S., Schleuning, M., Schmidt, S. I., Sheppard, M. J., Steinbauer, M. J., Zeuss, D., & Kraan, C. (2018). Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide interpretation and avoid false conclusions. *Global Ecology and Biogeography*, 27(9), 1004-1016.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Engen, S., Aagaard, K., & Bongard, T. (2011). Disentangling the effects of heterogeneity, stochastic dynamics and sampling in a community of aquatic insects. *Ecological Modelling*, 222(8), 1387-1393.
- Farrell, K. J., Creed, R. P., & Brown, B. L. (2014). Preventing overexploitation in a mutualism: partner regulation in the crayfish-branchiobdellid symbiosis. *Oecologia*, 174(2), 501-510.
- Ferrari, M. C., Wisenden, B. D., & Chivers, D. P. (2010). Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 88(7), 698-724.
- Fraaije, R. G., Poupin, C., Verhoeven, J. T., & Soons, M. B. (2019). Functional responses of aquatic and riparian vegetation to hydrogeomorphic restoration of channelized lowland streams and their valleys. *Journal of Applied Ecology*, 56(4), 1007-1018.
- Friberg, N. (2014). Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 1(6), 513-531.
- Fritts, T. H., & Rodda, G. H. (1998). The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual review of Ecology and Systematics*, 29(1), 113-140.
- Fugère, V., Andino, P., Espinosa, R., Anthelme, F., Jacobsen, D., & Dangles, O. (2012). Testing the stress-gradient hypothesis with aquatic detritivorous invertebrates: insights for biodiversity-ecosystem functioning research. *Journal of Animal Ecology*, 81(6), 1259-1267.
- García-Girón, J., Heino, J., García-Criado, F., Fernández-Aláez, C., & Alahuhta, J. (2020). Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organisation. *Ecography*, 43(8), 1180-1190.
- Gerla, D. J., Vos, M., Kooi, B. W., & Mooij, W. M. (2009). Effects of resources and predation on the predictability of community composition. *Oikos*, 118(7), 1044-1052.
- Gilbert, B., & Levine, J. M. (2017). Ecological drift and the distribution of species diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 20170507.
- González-Ortegón, E., Walton, M. E. M., Moghaddam, B., Vilas, C., Prieto, A., Kennedy, H. A., Pedro Cañavate, J. P., & Le Vay,

- L. (2015). Flow regime in a restored wetland determines trophic links and species composition in the aquatic macroinvertebrate community. *Science of the Total Environment*, 503, 241-250.
- Gotelli, N. J., Graves, G. R., & Rahbek, C. (2010). Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(11), 5030-5035.
- Grabner, D. S. (2017). Hidden diversity: parasites of stream arthropods. *Freshwater Biology*, 62(1), 52-64.
- Grarock, K., Tidemann, C. R., Wood, J. T., & Lindenmayer, D. B. (2014). Are invasive species drivers of native species decline or passengers of habitat modification? A case study of the impact of the common myna (*Acridotheres tristis*) on Australian bird species. *Australian Ecology*, 39(1), 106-114.
- Grossart, H. P., Van den Wyngaert, S., Kagami, M., Wurzbacher, C., Cunliffe, M., & Rojas-Jimenez, K. (2019). Fungi in aquatic ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 17(6), 339-354.
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344-347.
- Grzybkowska, M., Szczerkowska-Majchrzak, E., Dukowska, M., Leszczyńska, J., & Przybylski, M. (2016). *Ephemera danica* (Ephemeroptera: Ephemeridae) as a resource for two commensals: ciliated protozoans (Sessilida) and chironomids (Diptera). *Journal of Insect Science*, 16(1).
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 470-474.
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101(1), 79-90.
- Haddaway, N. R., Vieille, D., Mortimer, R. J. G., Christmas, M., & Dunn, A. M. (2014). Aquatic macroinvertebrate responses to native and non-native predators. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (415), 10.
- Halpern, B. S., Silliman, B. R., Olden, J. D., Bruno, J. P., & Bertness, M. D. (2007). Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(3), 153-160.
- Hay, M. E., Parker, J. D., Burkepile, D. E., Caudill, C. C., Wilson, A. E., Hallinan, Z. P., & Chequer, A. D. (2004). Mutualisms and aquatic community structure: the enemy of my enemy is my friend. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 175-197.
- He, H., Ning, X., Chen, K., Li, Q., Li, K., Liu, Z., & Jeppesen, E. (2021). Intraguild predation dampens trophic cascades in shallow aquatic mesocosms in the subtropics: Implications for lake restoration by biomanipulation. *Freshwater Biology*, 66(5), 1571-1580.
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845-869.
- Helfield, J. M., & Naiman, R. J. (2001). Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology*, 82(9), 2403-2409.
- Herren, C. M., Webert, K. C., Drake, M. D., Jake VanderZanden, M., Einarsson, Á., Ives, A. R., & Gratton, C. (2017). Positive feedback between chironomids and algae creates net mutualism between benthic primary consumers and producers. *Ecology*, 98(2), 447-455.
- Hertonsson, P., Åbjörnsson, K., & Brönmark, C. (2008). Competition and facilitation within and between a snail and a mayfly larva and the effect on the grazing process. *Aquatic Ecology*, 42(4), 669-677.
- Higgins, S. N., Malkin, S. Y., Todd Howell, E., Guildford, S. J., Campbell, L., Hiriart-Baer, V., & Hecky, R. E. (2008). An ecological review of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in the Laurentian Great Lakes (1). *Journal of Phycology*, 44(4), 839-854.
- Hinch, S. G., Collins, N. C., & Harvey, H. H. (1991). Relative abundance of littoral zone fishes: biotic interactions, abiotic factors, and postglacial colonization. *Ecology*, 72(4), 1314-1324.
- Holomuzki, J. R., Feminella, J. W., & Power, M. E. (2010). Biotic interactions in freshwater benthic habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 220-244.
- Holt, A. R., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2004). The importance of habitat heterogeneity, biotic interactions and dispersal in abundance-occupancy relationships. *Journal of Animal Ecology*, 841-851.
- Hutchinson, G.E. (1957) *Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., & Olden, J. D. (2001). What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58(1), 157-170.
- Jellinek, S., Te, T., Gehrig, S. L., Stewart, H., & Nicol, J. M. (2016). Facilitating the restoration of aquatic plant communities



- in a Ramsar wetland. *Restoration Ecology*, 24(4), 528-537.
- Johnson, M. F., I. Reid, S. P. Rice, and P. J. Wood. 2009a. Stabilization of fine gravels by net-spinning caddisfly larvae. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34, 413-423.
- Johnson, P. T., Olden, J. D., Solomon, C. T., & Vander Zanden, M. J. (2009b). Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia*, 159(1), 161-170.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In: *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., & Padilla, D. K. (2002). Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management* (pp. 433-446). Springer, Dordrecht.
- Kempel, A., Vincent, H., Prati, D., & Fischer, M. (2020). Context dependency of biotic interactions and its relation to plant rarity. *Diversity and Distributions*, 26(6), 758-768.
- Kitamura, J. I., Negishi, J. N., Nishio, M., Sagawa, S., Akino, J. I., & Aoki, S. (2009). Host mussel utilization of the Itasenpara bitterling (*Acheilognathus longipinnis*) in the Moo River in Himi, Japan. *Ichthyological research*, 56(3), 296-300.
- Kitamura, J. (2006). Seasonal change in the spatial utilization of host mussels in relation to ovipositor length by female rosy bitterling *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *Journal of Fish Biology*, 68(2), 594-607.
- Knorp, N. E., & Dorn, N. J. (2016). Mosquitofish predation and aquatic vegetation determine emergence patterns of dragonfly assemblages. *Freshwater Science*, 35(1), 114-125.
- Korsu, K. (2004). Response of benthic invertebrates to disturbance from stream restoration: the importance of bryophytes. *Hydrobiologia*, 523(1), 37-45.
- Kuehne, L. M., & Olden, J. D. (2012). Prey naivety in the behavioural responses of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to an invasive predator. *Freshwater Biology*, 57(6), 1126-1137.
- Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., ... & Thielctges, D. W. (2008). Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology letters*, 11(6), 533-546.
- Lake, P. S., Bond, N., & Reich, P. (2007). Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater Biology*, 52(4), 597-615.
- Larsen, S., & Ormerod, S. J. (2014). Anthropogenic modification disrupts species co-occurrence in stream invertebrates. *Global Change Biology*, 20(1), 51-60.
- Lawton, J. H., & Hassell, M. P. (1981). Asymmetrical competition in insects. *Nature*, 289(5800), 793-795.
- Ledger, M. E., Harris, R. M., Milner, A. M., & Armitage, P. D. (2006). Disturbance, biological legacies and community development in stream mesocosms. *Oecologia*, 148(4), 682-691.
- Lefèvre, T., Lebarbenchon, C., Gauthier-Clerc, M., Missé, D., Poulin, R., & Thomas, F. (2009). The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1), 41-48.
- Lepori, F., & Malmqvist, B. (2009). Deterministic control on community assembly peaks at intermediate levels of disturbance. *Oikos*, 118(3), 471-479.
- Lodge, D. M. (1991). Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 41(1-3), 195-224.
- Lois, S., Cowley, D. E., Outeiro, A., San Miguel, E., Amaro, R., & Ondina, P. (2015). Spatial extent of biotic interactions affects species distribution and abundance in river networks: the freshwater pearl mussel and its hosts. *Journal of Biogeography*, 42(2), 229-240.
- Ludlam, J. P., & Magoulick, D. D. (2010). Environmental conditions and biotic interactions influence ecosystem structure and function in a drying stream. *Hydrobiologia*, 644(1), 127-137.
- Luong, L. T., & Mathot, K. J. (2019). Facultative parasites as evolutionary stepping-stones towards parasitic lifestyles. *Biology letters*, 15(4), 20190058.
- Lürig, M. D., Best, R. J., Dakos, V., & Matthews, B. (2021). Submerged macrophytes affect the temporal variability of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 66(3), 421-435.
- MacDougall, A. S., & Turkington, R. (2005). Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?. *Ecology*, 86(1), 42-55.
- MacNeil, C., Dick, J. T., Elwood, R., & Montgomery, I. (2001). Coexistence among native and introduced freshwater amphipods (Crustacea): habitat utilization patterns in littoral habitats. *Archiv für Hydrobiologie*, 151(4), 591-607.



- Magoulick, D. D. (2000). Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream poulas: the role of abiotic and biotic factors. *Aquatic Ecology*, 34(1), 29-41.
- Maguire, Z., Tumolo, B. B., & Albertson, L. K. (2020). Retreat but no surrender: Net-spinning caddisfly (Hydropsychidae) silk has enduring effects on stream channel hydraulics. *Hydrobiologia*, 847(6), 1539-1551.
- Malmqvist, B. (2002). Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47(4), 679-694.
- Matthaei, C. D., Townsend, C. R., Arbuckle, C. J., Peacock, K. A., Guggelberger, C., Küster, C. E., & Huber, H. (2004). Disturbance, assembly rules and benthic communities in running waters: a review and some implications for restoration projects. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Press, Washington, DC, 367-388.
- McCreadie, J. W., Adler, P. H., & Beard, C. E. (2011). Ecology of symbiotes of larval black flies (Diptera: Simuliidae): distribution, diversity, and scale. *Environmental Entomology*, 40(2), 289-302.
- McKie, B. G., Woodward, G., Hladyz, S., Nistorescu, M., Preda, E., Popescu, C., Giller, P. S., & Malmqvist, B. (2008). Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *Journal of Animal Ecology*, 77(3), 495-504.
- Mendes, G. C., da Silva, G. G., Ricioli, L. S., & Guillermo, R. (2019). The biotic environment: multiple interactions in an aquatic world. *Aquatic Insects* (pp. 95-116). Springer, Cham.
- Mermillod-Blondin, F., & Lemoine, D. G. (2010). Ecosystem engineering by tubificid worms stimulates macrophyte growth in poorly oxygenated wetland sediments. *Functional Ecology*, 24(2), 444-453.
- Mermillod-Blondin, F., & Rosenberg, R. (2006). Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, 68(4), 434-442.
- Messyasz, B., & Rybak, A. (2011). Abiotic factors affecting the development of *Ulva* sp. (Ulvoophyceae; Chlorophyta) in freshwater ecosystems. *Aquatic Ecology*, 45(1), 75-87.
- Miller, T. E. (2007). Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants. *Oikos*, 116(3), 500-512.
- Milner, A. M., & Robertson, A. L. (2010). Colonization and succession of stream communities in Glacier Bay, Alaska; What has it contributed to general successional theory? *River Research and Applications*, 26(1), 26-35.
- Minakawa, N., & Gara, R. I. (2003). Effects of chum salmon redd excavation on benthic communities in a stream in the Pacific Northwest. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(3), 598-604.
- Michalet, R., Maalouf, J. P., Choler, P., Clément, B., Rosebery, D., Royer, J. M., Schöb, C., & Lortie, C. J. (2015). Competition, facilitation and environmental severity shape the relationship between local and regional species richness in plant communities. *Ecography*, 38(4), 335-345.
- Moore, J. W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience*, 56(3), 237-246.
- Moore, J. (2002). *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press on Demand.
- Moore, M. K., & Townsend Jr, V. R. (1998). The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos*, 81(2), 329-336.
- Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D., & Araújo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(6), 347-356.
- Moyle, P. B., & Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78(1-2), 149-161.
- Morales-Serna, F. N., Rodríguez-Santiago, M. A., Gelabert, R., & Flores-Morales, L. M. (2019). Parasites of fish *Poecilia velifera* and their potential as bioindicators of wetland restoration progress. *Helgoland Marine Research*, 73(1), 1-8.
- Morin, P. J., Lawler, S. P., & Johnson, E. A. (1988). Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. *Ecology*, 69(5), 1401-1409.
- Morueta-Holme, N., Blonder, B., Sandel, B., McGill, B. J., Peet, R. K., Ott, J. E., Violle, C., Enquist, B. J., Jørgensen, P. M., & Svenning, J. C. (2016). A network approach for inferring species associations from co-occurrence data. *Ecography*, 39(12), 1139-1150.
- Munguia, P., Ojanguren, A. F., Evans, A. N., Ryckman, L., Gemmell, B., Cook, C., & Hensgen, G. (2009). Is facilitation a true species interaction? *The Open Ecology Journal*, 2(1), 83-85.
- Meutter, F. V. D., Meester, L. D., & Stoks, R. (2007). Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dis-

- persal mode and generation time. *Ecology*, 88(7), 1687-1695.
- Nakano, D., Yamamoto, M., & Okino, T. (2005). Ecosystem engineering by larvae of net-spinning stream caddisflies creates a habitat on the upper surface of stones for mayfly nymphs with a low resistance to flows. *Freshwater Biology*, 50(9), 1492-1498.
- Nichols, E., & Gómez, A. (2011). Conservation education needs more parasites. *Biological Conservation*, 144(2), 937-941.
- Nummi, P., & Holopainen, S. (2020). Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(9), 1798-1802.
- Nyffeler, M., & Pusey, B. J. (2014). Fish predation by semi-aquatic spiders: a global pattern. *PLoS One*, 9(6), e99459.
- Orrock, J. L., Preisser, E. L., Grabowski, J. H., & Trussell, G. C. (2013). The cost of safety: refuges increase the impact of predation risk in aquatic systems. *Ecology*, 94(3), 573-579.
- Österling, M. E., & Larsen, B. M. (2013). Impact of origin and condition of host fish (*Salmo trutta*) on parasitic larvae of *Margaritifera margaritifera*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(4), 564-570.
- Palmer, T. M., Doak, D. F., Stanton, M. L., Bronstein, J. L., Kiers, E. T., Young, T. P., Goheen, J. R., & Pringle, R. M. (2010). Synergy of multiple partners, including freeloaders, increases host fitness in a multispecies mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(40), 17234-17239.
- Paetzold, A., & Tockner, K. (2005). Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(2), 395-402.
- Palm, H. W., & Rückert, S. (2009). A new approach to visualize ecosystem health by using parasites. *Parasitology Research*, 105(2), 539-553.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Ramsey, J., & Osorio-Olvera, L. (2020). Co-occurrence networks do not support identification of biotic interactions. *Biodiversity Informatics*, 15(1), 1-10.
- Peoples, B. K., & Frimpong, E. A. (2016a). Biotic interactions and habitat drive positive co-occurrence between facilitating and beneficiary stream fishes. *Journal of Biogeography*, 43(5), 923-931.
- Peoples, B. K., & Frimpong, E. A. (2016b). Context-dependent outcomes in a reproductive mutualism between two freshwater fish species. *Ecology and Evolution*, 6(4), 1214-1223.
- Petruzzella, A., van Leeuwen, C. H., van Donk, E., & Bakker, E. S. (2020). Direct and indirect effects of native plants and herbivores on biotic resistance to alien aquatic plant invasions. *Journal of Ecology*, 108(4), 1487-1496.
- Pink, M., & Abrahams, M. V. (2016). Temperature and its impact on predation risk within aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(6), 869-876.
- Pollock, M. M., Beechie, T. J., Wheaton, J. M., Jordan, C. E., Bouwes, N., Weber, N., & Volk, C. (2014). Using beaver dams to restore incised stream ecosystems. *BioScience*, 64(4), 279-290.
- Poulin, R. (2014). Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology*, 44(9), 581-589.
- Power, M. E., Stout, R. J., Cushing, C. E., Harper, P. P., Hauer, F. R., Matthews, W. J., Moyle, P. B., Stutzner, B., & De Badgen, W. (1988). Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 456-479.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361.
- Quintana, X. D., Arim, M., Badosa, A., Blanco, J. M., Boix, D., Brucet, S., ... & Søndergaard, M. (2015). Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquatic Sciences*, 77(1), 45-57.
- Reichard, M., Ondračková, M., Przybylski, M., Liu, H., & Smith, C. (2006). The costs and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(3), 788-796.
- Renzi, J. J., He, Q., & Silliman, B. R. (2019). Harnessing positive species interactions to enhance coastal wetland restoration. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 131.
- Resetarits, W. J. (2001). Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Oecologia*, 129(1), 155-160.
- Resetarits Jr, W. J., & Binckley, C. A. (2009). Spatial contagion of predation risk affects colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. *Ecology*, 90(4), 869-876.
- Ricciardi, A. (2004). Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 619.
- Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great

- Lakes?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(12), 2513-2525
- Riley, L. A., Dybdahl, M. F., & Hall Jr, R. O. (2008). Invasive species impact: asymmetric interactions between invasive and endemic freshwater snails. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(3), 509-520.
- Sarremejane, R., Truchy, A., McKie, B. G., Mykrä, H., Johnson, R. K., Huusko, A., Sponseller, R. A., & Muotka, T. (2021). Stochastic processes and ecological connectivity drive stream invertebrate community responses to short-term drought. *Journal of Animal Ecology*, 90(4), 886-898.
- Schreiber, E. S. G., Lake, P. S., & Quinn, G. P. (2002). Facilitation of native stream fauna by an invading species? Experimental investigations of the interaction of the snail, *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae) with native benthic fauna. *Biological Invasions*, 4(3), 317-325.
- Shirakawa, H., Yanai, S., & Goto, A. (2013). Lamprey larvae as ecosystem engineers: physical and geochemical impact on the streambed by their burrowing behavior. *Hydrobiologia*, 701(1), 313-322.
- Silknetter, S., Creed, R. P., Brown, B. L., Frimpong, E. A., Skelton, J., & Peoples, B. K. (2020). Positive biotic interactions in freshwaters: A review and research directive. *Freshwater Biology*, 65(4), 811-832.
- Silveira, M. J., Chollet, S., Thiébaud, G., & Thomaz, S. M. (2018). Abiotic factors, not herbivorous pressure, are primarily responsible for the performance of an invasive aquatic plant. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 54, 12.
- Soluk, D. A., & Collins, N. C. (1988). Synergistic interactions between fish and stoneflies: facilitation and interference among stream predators. *Oikos*, 94-100.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P., & Przybylski, M. (2004). The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology*, 262(2), 107-124.
- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *Bioscience*, 51(3), 235-246.
- Statzner, B., Peltret, O., & Tomanova, S. (2003). Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: effect of a biomass gradient on baseflow and flood-induced transport of gravel and sand in experimental streams. *Freshwater Biology*, 48(1), 147-163.
- Statzner, B., Fievet, E., Champagne, J. Y., Morel, R., & Herouin, E. (2000). Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: biological behavior affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography*, 45(5), 1030-1040.
- Stegen, J. C., Lin, X., Konopka, A. E., & Fredrickson, J. K. (2012). Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *The ISME journal*, 6(9), 1653-1664.
- Steinmetz, J., Soluk, D. A., & Kohler, S. L. (2008). Facilitation between herons and smallmouth bass foraging on common prey. *Environmental Biology of Fishes*, 81(1), 51-61.
- Stephan, P., Mora, B. B., & Alexander, J. M. (2021). Positive species interactions shape species' range limits. *Oikos*, 130(2), 1611-1625.
- Strona, G. (2015). Past, present and future of host-parasite co-extinctions. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 4(3), 431-441.
- Sures, B., Nachev, M., Pahl, M., Grabner, D., & Selbach, C. (2017). Parasites as drivers of key processes in aquatic ecosystems: Facts and future directions. *Experimental Parasitology*, 180, 141-147.
- Thiébaud, G. (2005). Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? *Water research*, 39(14), 3385-3393.
- Thomsen, M. S., Altieri, A. H., Angelini, C., Bishop, M. J., Gribben, P. E., Lear, G., He, Q., Schiel, D. R., Silliman, B. R., South, P. M., Watson, D. M., Wernberg, T., & Zotz, G. (2018). Secondary foundation species enhance biodiversity. *Nature: Ecology & Evolution*, 2(4), 634-639.
- Thurman, L. L., Barner, A. K., Garcia, T. S., & Chestnut, T. (2019). Testing the link between species interactions and species co-occurrence in a trophic network. *Ecography*, 42(10), 1658-1670.
- Tokeshi, M. (1993). On the evolution of commensalism in the Chironomidae. *Freshwater Biology*, 29(3), 481-489.
- Tumolo, B. B., Albertson, L. K., Cross, W. F., Daniels, M. D., & Sklar, L. S. (2019). Occupied and abandoned structures from ecosystem engineering differentially facilitate stream community colonization. *Ecosphere*, 10(5), e02734
- Underwood, G. J. C., Thomas, J. D., & Baker, J. H. (1992). An experimental investigation of interactions in snail-macro-

- phyte-epiphyte systems. *Oecologia*, 91(4), 587-595.
- Van Onsem, S., & Triest, L. (2018). Turbidity, waterfowl herbivory, and propagule banks shape submerged aquatic vegetation in ponds. *Frontiers in plant science*, 9, 1514.
- Verdonschot, P. F. M., & Nijboer, R. C. (2002). Towards a decision support system for stream restoration in the Netherlands: an overview of restoration projects and future needs. *Hydrobiologia*, 478(1-3), 131-148.
- Verdonschot P.F.M. & Verdonschot R.C.M. (2021). Indicatiewaarden van aquatische organismen. Kennisdocument Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwater- ecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 46 pp.
- Verschut, T. A., Meineri, E., & Basset, A. (2015). Biotic interactions affect the colonization behavior of aquatic detritivorous macroinvertebrates in a heterogeneous environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 157, 120-128.
- Vidal-Martinez, V. M., Pech, D., Sures, B., Purucker, S. T., & Poulin, R. (2010). Can parasites really reveal environmental impact?. *Trends in Parasitology*, 26(1), 44-51.
- Wallin, J. E. (1992). The symbiotic nest association of yellowfin shiners, *Notropis lutipinnis*, and bluehead chubs, *Nocomis leptcephalus*. *Environmental Biology of Fishes*, 33(3), 287-292.
- Ward, A. K., C. N. Dahm, and K. W. Cummins. 1985. *Nostoc* (Cyanophyta) productivity in Oregon stream ecosystems invertebrate influences and differences between morphological types. *Journal of Phycology*, 21, 223-227.
- Wang, R., Chen, X. Y., Chen, Y., Wang, G., Dunn, D. W., Quinnell, R. J., & Compton, S. G. (2019). Loss of top-down biotic interactions changes the relative benefits for obligate mutualists. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1897), 20182501.
- Weis, J. S. (2011). Invasion and predation in aquatic ecosystems. *Current Zoology*, 57(5), 613-624.
- Wesner, J. S. (2010). Aquatic predation alters a terrestrial prey subsidy. *Ecology*, 91(5), 1435-1444.
- White, B. E., McIntosh, A. R., Febria, C. M., & Warburton, H. J. (2021). The potential role of biotic interactions in stream restoration. *Restoration Ecology*, 29(5), e13396.
- Wiley, M. J., & Warren, G. L. (1992). Territory abandonment, theft, and recycling by a lotic grazer: a foraging strategy for hard times. *Oikos*, 63(3), 495-505.
- Wisenden, B. D. (2015). Chemical cues that indicate risk of predation. *Fish pheromones and related cues* (pp. 131-148). Wiley Blackwell.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. A., Aastrup, P., & Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1), 15-30.
- Wood, K. A., O'Hare, M. T., McDonald, C., Searle, K. R., Daunt, F., & Stillman, R. A. (2017). Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biological Reviews*, 92(2), 1128-1141.
- Yarwood, C. E. (1956). Obligate parasitism. *Annual Review of Plant Physiology*, 7(1), 115-142.
- Yee, D. A. (2010). Behavior and aquatic plants as factors affecting predation by three species of larval predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Hydrobiologia*, 637(1), 33-43.
- Yu, H., Yue, M., Wang, C., Le Roux, J. J., Peng, C., & Li, W. (2020). Priority effects and competition by a native species inhibit an invasive species and may assist restoration. *Ecology and Evolution*, 10(23), 13355-13369.
- Zanetell, B. A., & Peckarsky, B. (1996). Stoneflies as ecological engineers—hungry predators reduce fine sediments in stream beds. *Freshwater Biology*, 36(3), 569-577.
- Zarnetske, P. L., Baiser, B., Strecker, A., Record, S., Belmaker, J., & Tuanmu, M. N. (2017). The interplay between landscape structure and biotic interactions. *Current Landscape Ecology Reports*, 2(1), 12-29.



Kennisimpuls  
**WATERKWALITEIT**