

De relatie tussen de macrofauna in beken en de sleutelfactoren hydraulica en substraat bij veranderend klimaat

L.W.G. Higler

Alterra-rapport 230

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2002

REFERAAT

Higler, L.W.G., 2002. *De relatie tussen de macrofauna in beken en de sleutelfactoren hydraulica en substraat bij veranderend klimaat*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 230. 60. blz. 4 fig.; 144 ref.

Klimaatverandering in stroomgebieden van de gematigde zone zal resulteren in hogere (zomer)temperaturen en veranderingen in het neerslagpatroon. In dit literatuuronderzoek wordt geanalyseerd welke effecten op kunnen treden op de makrofaunagemeenschappen in beken als gevolg van een veranderend neerslagpatroon.

De makrofauna reageert op (veranderingen in) de hydraulische factoren als stromingspatroon en stroomsnelheid, die o.a. de substraatsamenstelling in beken bepalen. Verminderde wateraanvoer enerzijds en piekafvoeren anderszijds behoren eveneens tot de mogelijkheden bij klimaatverandering. Naar verwachting zullen kritische soorten, die alleen onder bepaalde condities in stromende wateren kunnen leven, minder vaak gaan voorkomen of helemaal uit Nederland verdwijnen.

Trefwoorden: beken, droogvalling, macrofauna, piekafvoeren, substraat

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 230. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2002 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

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

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

Inhoud

Samenvatting	5
1 Inleiding	7
2 Doel	9
3 Methode	11
4 Hydrologie en hydraulica	13
4.1 Inleiding	13
4.2 Effecten op hydraulische factoren	14
5 Droogvalling	17
5.1 Droogvalling en definities.	17
5.2 Droogvalling in relatie tot bekende concepten uit de (aquatische) ecologie	18
5.3 Droogvalling als verstoring	23
5.4 Droogvallingseffecten op het habitat	25
5.5 Processen bij droogval	28
5.6 Effecten op de levensgemeenschap	30
5.7 Mobiliteit en drift	35
5.8 Duur van rekolonisatie	37
6 Piekafvoeren	39
6.1 Effecten op het habitat	39
6.2 Effecten op de levensgemeenschap	40
6.3 Overlevingsstrategieën	41
6.4 Drift	42
6.5 Wat gebeurt er tijdens piekafvoer?	42
6.6 Sedimentatie	43
6.7 Conclusies	44
7 Conclusies	45
Referenties	47

Samenvatting

De effecten van klimaatverandering op stroomgebiedsniveau zijn naar verwachting verhoging van de temperatuur en veranderingen in het neerslagpatroon. Dit laatste zal van invloed zijn op de hydrologische en hydraulische processen.

Meer neerslag leidt tot hogere afvoer, minder neerslag tot laagwaters en eventueel droogvalling. De extremen worden derhalve groter en bovendien versterken ze een reeds bestaande negatieve spiraal in veel beken, die door kanalisatie, normalisatie, versnelde afvoer door drainage en het verdwijnen van oevermoerassen al ver verwijderd zijn van een duurzame, natuurlijke ecosysteemsamenstelling.

In beken is de samenstelling van het substraat een belangrijke factor. Veel stroomminnende organismen hebben een variatie aan korrelgroottes nodig om hun levenscyclus te kunnen volbrengen en het aantal soorten is groter bij een gevarieerd aanbod dan bij een monotone zandwoestijn. Door het optreden van meer extreme afvoeromstandigheden, zal er een verschuiving plaats vinden in de substraatkarakteristieken in ruimte en tijd. Dit heeft negatieve gevolgen voor de substraatafhankelijke fauna, die achteruit gaat of geheel verdwijnt.

Droogvalling, zeker gedurende langere perioden, is vanzelfsprekend een negatieve factor, waarvan de effecten, ook op langere termijn na herkolonisatie merkbaar blijven. Het is te verwachten dat er op meer plaatsen dan nu al het geval is bronnen of beektrajecten zullen droogvallen. Dit leidt tot het verdwijnen van karakteristieke bronsoorten en de (landelijke) achteruitgang van beekorganismen.

De effecten van piekafvoeren zijn waarschijnlijk minder dramatisch dan van droogval. De morfologie van de beek kan wijzigen, het sedimenttransport (ook van terrestrische oorsprong) wordt vergroot en de uitwisseling van nutriënten en organisch materiaal tussen beekwater en overstromingsvlakte wordt vergroot. De levensgemeenschap wordt, afhankelijk van het seizoen in meer of mindere mate aangetast, maar herstelt zich meestal goed.

1 Inleiding

In dit rapport wordt aan de hand van literatuuronderzoek een analyse gemaakt van de relatie tussen macroinvertebraten in stromende wateren en de sleutelfactoren hydraulica en substraat. De achtergrond van de vraagstelling is dat sleutelfactoren andere waarden krijgen ten gevolge van klimaatverandering, zodat veranderingen in de levensgemeenschap in beken op kunnen treden. Als dat zo is, ligt het voor de hand dat het vooral zal gaan om verandering van temperatuur en verandering van neerslagpatroon. Het neerslagpatroon heeft grote invloed op de hydrologie en daarmee op de hydraulica

2 Doel

Het verkrijgen van inzicht in de relaties tussen hydrologie en substraat enerzijds en macrofauna anderzijds bij verandering van klimaat.

3 Methode

Er is gestart met een zoekactie in het databestand Biosis 1989 - 1997. Hiervoor zijn onderstaande zoektermen gebruikt:

1. running water, stream, brook, river, water stream, lotic en
2. macroinvertebrates, invertebrate, fauna, macrofauna, macro-evertebrate, benthos, zoobenthos, in combinatie met:

3. Klimaat	4. Substraat	5. Gedrag	6. Hydraulica
climate change climate temperature photoperiod radiation intermittency drought drying up temporal floods	substrate - composition - pattern - structures - types - stability substratum clay sand gravel cobbles pebbles coarse sediments silt detritus litter logs debris leaves, leaf packs branches patches sediment sediment - transport - saltation turbidity bed load mosaïc pools riffles refugial space deposits shelter physical disturbance	behaviour divers swimmers clingers sprawlers climbers burrowers habitat - selection - relation - improvement - structure disturbance migration microdistribution distribution patterns food acclimatisation interspecific animal - associations - distribution functional feeding group shredders collectors scrapers piercers engulfers, predators parasites filter feeding drift	hydrau? hydrol?- stress water velocity turbulence current relations discharge flow shear stress spate

Artikelen die betrekking hebben op toxiciteitsexperimenten zijn uitgesloten.

Deze zoekactie leverde 1216 publicaties op. Hieruit is op basis van de titel een selectie gemaakt. Daarnaast zijn relevante verwijzingen uit artikelen en algemene handboeken op het gebied van de ecologie van stromende wateren gebruikt. Voor de

paragrafen over droogvalling en piekafvoeren is gebruik gemaakt van de reviews van Schellenberg & Zah (1994) en Van der Vlies (1994).

4 Hydrologie en hydraulica

4.1 Inleiding

Alvorens de effecten van klimaatverandering op stroomgebiedsniveau te beschrijven, is het goed enkele eenvoudige principes van hydrologie en hydraulica te bespreken (van der Hoek & Higler, 1993).

In Nederland heerst een neerslagoverschot, dat op de hoge gronden tot uiting komt in de structuur van stroomgebieden: van bronnen en kwelplaatsen via bovenloopjes van beken naar grotere beken en uiteindelijk de rivieren, die in zee uitkomen. Dit is de hydrologische kringloop, waarin de neerslaghoeveelheid een cruciale rol speelt. De hydraulica komt tot uiting in stroming en daaraan gerelateerde verschijnselen.

Het debiet is gerelateerd aan de hoeveelheid en de snelheid waarmee water vanuit het stroomgebied wordt aangevoerd. De aard en mate van begroeiing van het stroomgebied zijn tesamen met de bodemopbouw in sterke mate bepalend voor de verhouding tussen oppervlakkige afvoer, infiltratie en verdamping, en zodoende op de berging. De vegetatie in het beekdal heeft hierdoor een grote invloed op de afvoer(-dynamiek) en derhalve op de morfologie. Het verloop van het debiet in de tijd wordt het afvoerverloop of afvoerpatroon genoemd. De basisafvoer of trage afvoer is dat deel van de afvoer dat als gevolg van langdurige berging eerst na geruime tijd tot stand komt. De berging kan plaatsvinden in de bodem en in oppervlaktewateren. Het debiet neemt in stroomafwaartse richting, behalve bij tussentijdse wegzijging, altijd toe. Doordat tevens het longitudinale verhang in het landschap en de invloed van de bodemweerstand op de stroomsnelheid afneemt, blijft de stroomsnelheid in veel gevallen ongeveer gelijk of neemt af. Verschillen in de wijze waarop en de snelheid waarmee water naar een beek wordt aangevoerd leiden tot verschillen in het afvoerpatroon (Faber 1972). Op lokaties die voornamelijk worden gevoed door oppervlakkige en ondiepe toestroming van regenwater of op sterk gedraineerde plaatsen volgt de afvoer met een relatief korte vertraging de neerslag. Het afvoerpatroon vertoont in natte perioden hoge debieten en in droge perioden komen uiterst lage debieten voor, waarbij sprake kan zijn van stagnatie (beekpoelen) of zelfs geheel droogvallen (Verdonschot, 1995).

Aanvoer van dieper grondwater heeft op het afvoerpatroon een stabiliserende invloed. Pieken in het neerslagpatroon worden hierdoor afgevlakt. Ook de stroomsnelheid in de tijd is constanter. Beken die op deze wijze worden gevoed voeren meestal permanent water. De levensomstandigheden voor aquatische organismen zijn in de tijd eveneens meer constant dan in beken met grotere fluctuaties in de afvoer. De stroomsnelheid in een beek is afhankelijk van het verhang van de bedding, de afmetingen, het debiet en de weerstand van de bedding (grofheid van het beddingmateriaal, aanwezigheid van planten, detritus en dergelijke alsmede de vorm van de waterloop).

Effecten van klimaatverandering zullen op veel plaatsen in dit geschetste systeem optreden, waarbij zowel versterking als verzwakking van effecten voor een complicerende factor zorgen. Meer neerslag geeft meer debiet, hogere stroomsnelheid en meer erosie. Minder neerslag geeft lagere stroomsnelheid, meer sedimentatie en kans op droogvallen. Dit gaat samen met hogere evapotranspiratie (temperatuurstijging), waardoor een grotere aanslag op het bodemvocht wordt gedaan, de grondwaterspiegel nog verder zakt en dus geeft dit een versterkt effect.

Jongman (1992) noemt vijf mogelijke veranderingen in riviersystemen:

- in de afvoer
- in erosie en sedimentatie
- in waterkwaliteit
- in het aquatisch en semi-terrestrisch ecosysteem
- in het watergebruik door de mens.

Achtereenvolgens zullen de effecten van veranderende stroomsnelheid, droogvalling en piekafvoeren behandeld worden.

4.2 Effecten op hydraulische factoren

Er wordt vrij algemeen vanuit gegaan, dat de afvoer in het winterhalfjaar groter zal worden en in het zomerhalfjaar kleiner. Jongman en Souer (1991) deden scenario studies in het stroomgebied van de Dommel en op de Veluwe. Hoewel de jaarlijkse veranderingen van de waterbalans vaak maar gering zijn, is er in alle gevallen een toename te zien in de fluctuaties van de waterbalans tussen winter en zomer. Er zouden grotere verschillen komen tussen winterafvoeren met misschien meer piekafvoeren en zomerafvoeren met misschien meer droogvalling, maar bij stortbuien juist plotselinge piekafvoeren.

Effecten op het habitat

Stroomsnelheid is een zeer belangrijke milieufactor voor de stromend waterfauna. De stroming beïnvloedt vele aspecten van het habitat. De stroming is vormend voor het lengteprofiel van een beek en bepalend voor substraatstabiliteit en -verdeling. Stroming en turbulentie zorgen voor een hoog zuurstofgehalte.

In laaglandbeken zijn de veranderingen in stroomsnelheid door het jaar groot. Ook ruimtelijk zijn er grote verschillen waardoor naast de stroomdraad met de hoogste snelheden er stroomluwe en stroomstille plekken gevonden worden. In de stroomdraad kunnen alleen aangepaste dieren zoals vissen en daaronder op het meestal stenige substraat steenvliegen, eendagsvliegen, kapslakjes en kokerjuffer-larven zich handhaven: de meeste macro-organismen zoeken rustiger plekken op. Het is onwaarschijnlijk dat de vergrote winterafvoer veel hogere stroomsnelheden zal veroorzaken dan er normaal al voorkwamen en dat dit de organismen in de beken zal beïnvloeden, tenzij de geprefereerde omstandigheden te weinig optreden. Omgekeerd is ook niet erg waarschijnlijk dat de lagere stroomsnelheden, die in de zomer op zouden kunnen treden een beperkende factor zouden vormen voor bepaalde

organismen, omdat er van nature altijd al heel lage stroomsnelheden voor kunnen komen. Dit betreft evenwel uitsluitend ubiquisten die in stilstaande wateren ook voorkomen. Organismen die profiteren van de hoge zuurstofgehalten vlak bij de stroomdraad en de aanvoer van prooidieren zullen in mindere mate hun vereiste omstandigheden aantreffen en verdwijnen. Indirecte effecten via erosie/sedimentatie verschijnselen en cumulatieve effecten die tot meer piekafvoeren en vaker droogte leiden zullen daarbij een extra negatieve invloed op stroomminnende soorten uitoefenen.

De korrelgroottesamenstelling van het minerale substraat heeft grote invloed op de verspreiding van beekorganismen. Veel diersoorten zijn specifiek gebonden aan minerale substraten van fijn zand tot grof grind of keien. Vaak hebben ze gedurende hun leven meer dan een soort substraat nodig en dan is het gunstig als de verschillende substraten als een mozaïek naast elkaar voorkomen (Tolkamp 1980). Veel beekdieren leven op of in de bovenste centimeters van het substraat omdat ze hier goed beschermd tegen predatoren en voedsel kunnen vinden terwijl de zuurstofvoorziening nog goed is.

Bij toename van de stroomsnelheid spoelt slib en fijn zand weg en komt er meer grof zand en grind vrij. Bij afname van de stroomsnelheid vindt sedimentatie plaats van fijn zand en slib, dat poriën verstopt en het leven in de bovenste sedimentlaag bemoeilijkt. Een dergelijke afwisseling van processen is niet ongewoon en de levensgemeenschap is er aan aangepast. Het betekent bijvoorbeeld wel dat gravende libellensoorten als *Gomphus* spp. in de Nederlandse laaglandbeken bijna niet voorkomen: er is te weinig zuurstof in het substraat, dat het grootste deel van het jaar uit zand met daartussen fijn slib bestaat.

Op de stroomstillere plekken kan zich een dichte waterplantenvegetatie ontwikkelen. Deze beïnvloedt het sedimentatiepatroon zodanig dat tussen de planten veel fijn materiaal neerslaat. Tussen de plantepakketten is er dan weinig ruimte voor het water, dat daardoor sneller tussen de plantepakketten stroomt en daar dieper in de bodem insnijdt. De substraatdifferentiatie is dan maximaal met grof grind onder de stroomdraad, en naar de oever toe steeds fijner substraat tussen de planten, waar het ook snel ondieper wordt (Higler & Repko 1988).

Op plaatsen buiten de stroming worden microhabitats gevonden zonder planten, maar met takjes, ingevallen bladeren en ander organisch materiaal van terrestrisch origine. De verplaatsing van dit materiaal is sterk stromingsafhankelijk; bij hogere stroomsnelheden worden slib, detritus en bladpakketten overspoeld door zand of stroomafwaarts verplaatst

Soorten, maar ook levensstadia van een soort, hebben voorkeur voor bepaalde substraten, en in algemene zin voor een combinatie van abiotische en biotische omstandigheden. De exacte omschrijving van deze niche is per soort niet eenvoudig, maar bij veranderingen van afvoerpatronen kunnen elementen van de niche wegvallen of veranderen, waardoor soorten niet meer zo makkelijk of helemaal niet meer een geschikte plek vinden.

Het volgende voorbeeld is illustratief. Hruška (1992) zette gemerkte zoetwaterparel-mossels (*Margaritifera margaritifera*) uit op zandsubstraat. Na een jaar waren ze tot 800 m benedenstroom gedrift terwijl de individuen in grindsubstraat op dezelfde locatie bleven.

De larven (glochidia) van *Margaritifera* ontwikkelen in de kieuwen van vis tot jonge mossels. De juvenielen verlaten de vissen op een gunstig tijdstip en plek:

- in het midden van de forellenzone (hoge stroomsnelheden en lage bodemerrosie) waar voldoende plankton en detritus is voor voedsel maar niet zoveel dat de interstitiële zone dichtslibt,
- in een periode met minimale afvoer zodat de juveniel een goede positie kan zoeken zonder stroomafwaarts te drijven,
- in een periode met hoge ontwikkeling van nanoplankton dat voedsel verschaft.

Subtiële veranderingen in het afvoerpatroon of reacties op vervroegde temperatuurverhoging kunnen zorgen, dat er een schakeltje uitvalt, zodat de soort verdwijnt.

In noodgevallen kunnen sommige soorten zich aanpassen aan veranderende omstandigheden.

Zonder stroming bouwen de larven van *Hydropsyche pellucidula* en *H. angustipennis* geen echt vangnet. Wel bouwen ze in stilstaand water huisjes, daartoe zoeken ze een kuiltje en spinnen een dak. Bij voldoende zuurstof kunnen ze zo enige tijd overleven (Kaiser 1965). Vangnetten bouwen ze vanuit hun huisje op de stroomrichting; verandert de stroomrichting dan bouwen ze vanuit hetzelfde huisje weer een nieuw vangnet op de stroom. Dit zijn evenwel anekdotische waarnemingen, die niet tot de conclusie mogen leiden, dat deze soorten het buiten hun geprefereerde milieu ook wel redden.

Conclusies

Veranderingen in de afvoer leiden tot veranderingen in stroomsnelheden, waardoor de substraatsamenstelling en -dynamiek verandert. Door het jaar heen worden nog dezelfde mogelijkheden aan substraat aangeboden, maar de periode, lengte en vermoedelijk plaats van aanbod zullen veranderen. Omdat de verschillen in afvoer extremer worden, zullen er voor minder soorten dan nu nog niches aanwezig zijn. De huidige situatie in veel Nederlandse niet-natuurlijke beken is hier al goed vergelijkbaar mee. Dat komt door kanalisatie, normalisatie, versnelde afvoer door drainage en het verdwijnen van oevermoerassen. Klimaatverandering heeft op de "natuurlijke" beken een vergelijkbaar effect en op de niet-natuurlijke beken een versterkend effect. Vooral soorten met hoge eisen aan het stromingsmilieu oftewel een kleine niche, zullen achteruitgaan of verdwijnen. Het betreft vooral soorten, die uitsluitend in stromende wateren voorkomen en die beperkt zijn tot bepaalde typen beken. Ze zijn nu al zeldzaam.

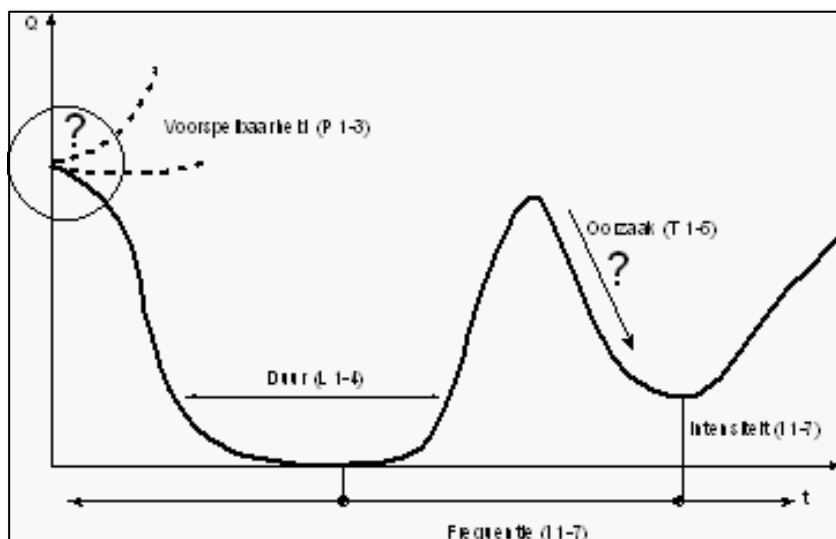
5 Droogvalling

5.1 Droogvalling en definities.

Schellenberg & Zah (1994) hebben parameters benoemd om droogvalling te kunnen klassificeren. Per parameter zijn 3 tot 7 klassen onderscheiden. De parameters gelden altijd voor één plaats in een stromend water. (Fig. 5.1). De parameters zijn:

- **frequentie** (zelden; eens in de paar jaar **F1**/ gemiddeld; seizoengebonden **F2**/ vaak; verschillende keren per jaar **F3**)
- **voorspelbaarheid** (laag; $P \leq 0.33$ **P1**/ gemiddeld $0.33 < P < 0.66$ **P2**/ hoog $P > 0.66$ **P3**)
- **duur** (dagen **L1**/ maanden **L2**/ 1 jaar **L3**/ meerdere jaren **L4**)
- **intensiteit** (oppervlakte water afvoer blijft, maar wordt sterk gereduceerd **I1**/ oppervlakte water afvoer vergaand onderbroken; her en der stroomgeultjes **I2**/ oppervlakte water afvoer volledig onderbroken, interstitieel water blijft aanwezig; vorming van poeltjes **I3**/ idem, maar zonder poeltjes **I4**/ geen oppervlakte water en interstitieel water afvoer; poeltjes aanwezig **I5**/ volledige uitdroging van een beek- of riviertraject **I6**/ volledige uitdroging van het hele beek- of riviersysteem **I7**)
- **oorzaak** (verdamping **T1**/ wegzijging **T2**/ wateronttrekking door vegetatie **T3**/ antropogene wateronttrekking **T4**/ bevriezing **T5**)

Met behulp van de codering kan een watertype gekarakteriseerd worden, bijvoorbeeld: beken en rivieren in de gematigde zone vallen in de categoriën **P1-2 F1-2 L2 I1-5 T1**. In Nederland gaat het vooral om beken die droogvallen als gevolg van neerslagtekort, wateronttrekking en wegzijging.



Figuur 5.1 : Weergave van gedefinieerde droogvalling / laagwater parameters aan de hand van een afvoercurve (dikke lijn) (Schellenberg & Zah 1994). Zie voor verklaring cijfers in tekst.

5.2 Droogvalling in relatie tot bekende concepten uit de (aquatische) ecologie

River continuum concept

Het river continuum concept (RCC) (Vannote et al., 1980) gaat uit van geleidelijke veranderingen van verschillende abiotische en biotische parameters in het longitudinale verloop van een rivier. De afvoer is ononderbroken, de omstandigheden op een bepaald punt zijn een resultante van de bovenstroomse processen. Er valt wel iets af te dingen van het continuum-karakter (Statzner & Higler, 1985), maar voor de beschouwingen over droogvalling doet dat niet ter zake. Droogvalling zou de relaties tussen bovenstrooms en benedenstrooms aantasten en als gevolg een verandering in de soortensamenstelling benedenstrooms van het droogvallende deel, waarschijnlijk verarming, veroorzaken.

In verschillende onderzoeken is gekeken of het RCC toegepast kan worden op droogvallende wateren. De resultaten lijken elkaar nogal tegen te spreken. Bottorf & Knight (1988) hebben onderzoek gedaan in twee eerste-orde beken, waarvan er één permanent was en de ander 4 à 5 maanden per jaar droog stond. Ze vonden veel minder verschillen dan ze verwachtten. Volgens het RCC treedt er een co-dominantie van shredders en collectors op. Dit werd in beide wateren gevonden. De wateren kwamen ook ongeveer overeen in soorten-aantal, diversiteit, abundantie en taxonomische structuur. Ze hadden alleen weinig soorten gemeen. Zoals de auteurs ook zelf zeggen is het maar één voorbeeld. Het is aannemelijk dat hoe hoger de orde, hoe meer verschillen er op zullen treden door een discontinuïteit in een complexere levensgemeenschap. Dat wordt door Wright (1992) geadstrueerd met onderzoek in een Engelse chalk stream (dit is een apart type beek in zeer kalkrijke omstandigheden, dat volledig droog kan vallen in de zomer). Hij vond dat de volgens RCC naar benedenstrooms verwachte toename van het aantal soorten alleen geldt voor die delen, die het hele jaar water voeren.

Meyerhoff & Lind (1987) onderzochten woestijnstroompjes, die bestaan uit poelen, al dan niet verbonden door grondwater. Zij stelden vast dat de via het grondwater verbonden poelen qua soortensamenstelling meer op elkaar leken dan de geheel geïsoleerde poelen. In geïsoleerde poelen is de soortensamenstelling meer naar de lokale omstandigheden (aanwezige substraten e.d.) te herleiden. De verbonden poelen zijn a.h.w. een gedeeltelijk ondergronds RCC. De resultaten zijn daarom niet onverwacht.

Williams & Hynes (1977) voeren aan dat de situatie in regelmatig droogstaande beken zo specifiek is, dat er zich een vaste samenstelling van soorten heeft gevestigd. Als zo'n beek tijdelijk in verbinding komt met een permanente beek, geeft dat nauwelijks aanleiding tot uitwisseling van soorten. Er blijft een situatie bestaan met weinig overlap van soorten.

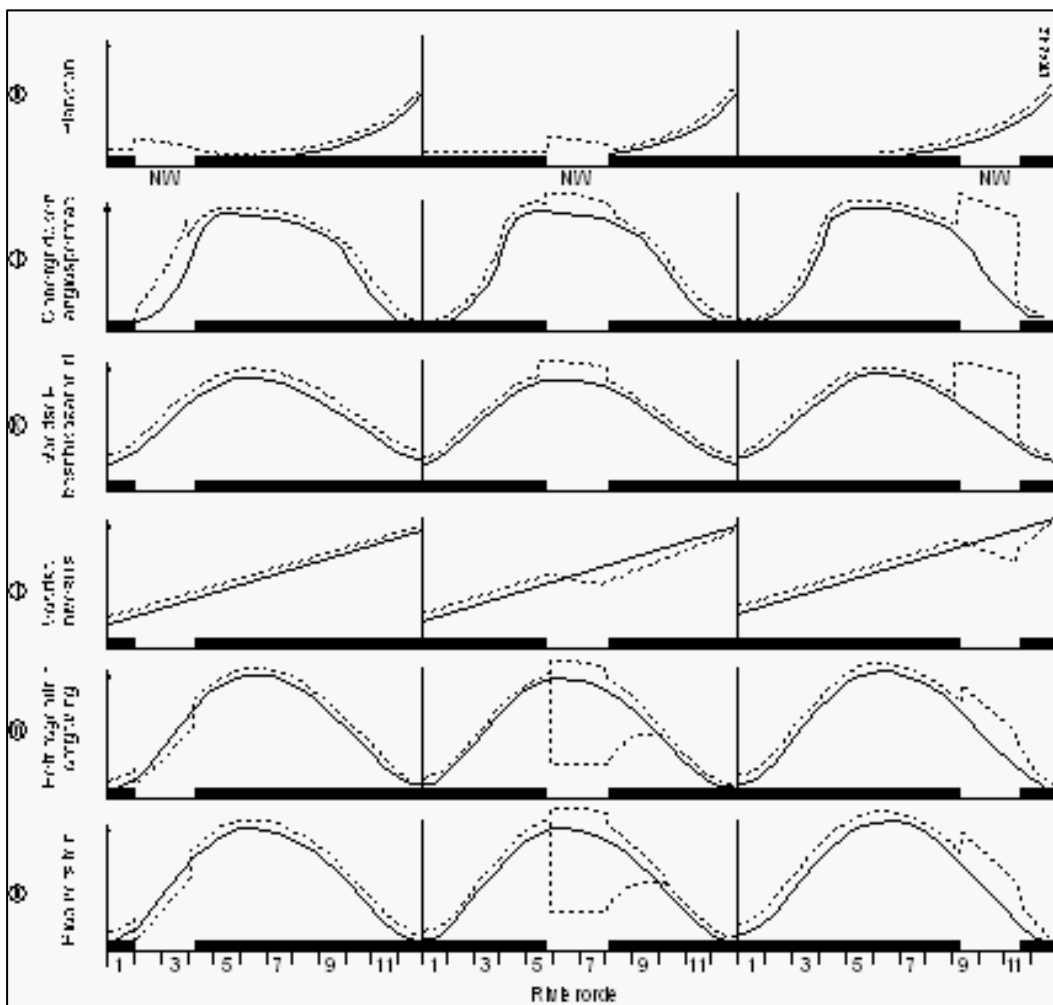
Serial discontinuity concept

Het serial discontinuity concept (SDC) van Ward & Stanford (1983a) bouwt voort op het RCC en brengt onderbrekingen in de continuïteit aan in de vorm van dammen en

stuwmeren. Het idee erachter is, dat na zo'n onderbreking de rivier als het ware opnieuw moet beginnen met de opbouw van de complexiteit van het ecosysteem. Afhankelijk van de plaats van de dam of de orde van de rivier worden abiotische en biotische karakteristieken plotseling veranderd. De uitlaat van een stuwmeer fungeert bijvoorbeeld als bron voor het benedenstroomse traject. De bron is nu echter voedselrijk, heeft een zeer groot volume en sterk wisselende hoeveelheden water. De fauna die daarbij past is een heel andere dan van de echte bron, maar ook niet meer dezelfde als vóór de aanleg van de dam.

Schellenberg & Zah (1994) hebben de voorbeelden uit het SDC toegepast op situaties met restwater trajecten (Restwasserstrecke), d.w.z. trajecten met verminderde watervoering vanwege het gebruik van het grootste deel van het water voor energieopwekking. Effecten zijn, evenals bij de beschrijving van het SDC, sterk afhankelijk van de plaats en daarom is gekozen voor de indeling in boven-, midden- en benedenloop. Figuur 5.2 toont de biotisch relevante reacties bij verminderde afvoer in de bovenloop (linker kolom), middenloop (middelste kolom) en benedenloop (rechter kolom). De getrokken lijn is het verloop van de factor bij een natuurlijke rivier van de elfde orde, zoals in het RCC voorspeld wordt. Dit betekent een volledig rivierstelsel, waarbij twee beekjes van de eerste orde (1) een beek van de tweede orde vormen: twee beken van de tweede orde die samenkomen vormen een beek van de derde orde (3) enzovoort. Een rivier van de elfde orde heeft dus een groot aantal aanvoerende beken en rivieren. In de drie kolommen staat steeds dezelfde getrokken lijn en het verschil is de plaats van discontinuïteit, het witte blokje NW. Uit de figuur blijkt dat de plaats van onderbreking vaak een verandering van de factor veroorzaakt, maar tevens dat in het benedenstroomse deel van de rivier geen effect meer waarneembaar is.

Aangezien wij op een aantal van de voorspellingen van het RCC fundamenteel bezwaar geuit hebben (Statzner & Higler 1985), volgen wij ook niet alle toepassingen in de figuur. Een belangrijk biologisch relevant verschil is bijv. dat we bij rij m en n een toenemende curve i.p.v. afnemend bij de hogere ordes voorstellen. Het principe van het SDC en de toepassing door Schellenberg en Zah blijft evenwel toepasbaar.



Figuur 5.2: Toepassing van het Serial Discontinuity Concept (SDC) op trajecten met verminderde waterafvoer (Schellenberg & Zah, 1994)

Eiland theorie

Volgens de eiland theorie van MacArthur & Wilson (1967) is de soorten diversiteit van een eiland het resultaat van verschil in de immigratie- en uitstervingcijfers. Op een groot eiland kunnen grotere, stabielere populaties leven, waardoor het uitsterven van een soort minder waarschijnlijk wordt. Zijn bovendien dichtbij andere eilanden gelegen, dan wordt het soortenspectrum eerder door immigratie vergroot. De evenwichtstoestand is bereikt als de immigratie en verdwijning van soorten gelijk zijn.

Eiland kan letterlijk opgevat worden, maar ook als afgescheiden landschapselement zoals een bosje in een kale vlakte of vennen op de heide. Bij een serie "eilanden", die gemeenschappelijke plant- en dierpopulaties bevatten spreekt men van stepping stones; de organismen kunnen van het ene naar het volgende eiland stappen, vliegen, vervoerd worden.

Er zijn verschillende studies verricht naar uitdrogende poeltjes in een beekstroom en daarbuiten en naar herkolonisatie van uitgedroogde poelen.

Uit een onderzoek in beekpoelen van Smith & Pearson (1987) blijkt dat op uitdroging gespecialiseerde soorten zich alleen ontwikkelen in poelen die lang (8 maanden) watervoerend zijn. Deze ontwikkeling vindt niet plaats in poelen die 3 tot 4 maanden water voeren. Lang watervoerende poelen tonen om die reden ook hogere soortenaantallen, een grotere biomassa en een meer evenwichtige soortenverdeling, zoals volgens de eilandtheorie verwacht kon worden. Er kon echter geen direct verband tussen diversiteit en poelgrootte of poelduur aangetoond worden. Dit is volgens de auteurs verklaarbaar omdat er niet voldoende gelegenheid is om een evenwicht te bereiken.

Patch dynamics concept

Het patch dynamics concept (Townsend 1989) stelt dat bij toenemende kleinschalige heterogeniteit (patchiness), met name wanneer dit optreedt als gevolg van frequente en intense storingen, het aandeel van kolonistoren (r-strategen) ten opzicht van concurrentiekrachtige organismen (k-strategen) toeneemt.

In dit kader zijn van belang:

- de aard van de verstoring en de relictgemeenschap.
- factoren die de rekolonisatie beïnvloeden.
- plaatselijke variatie; op kleine afstand kunnen grote verschillen in soortensamenstelling aangetroffen worden.
- invloed van de eerste kolonistoren op de verdere kolonisatie.

Daarnaast duidt Downes (1990) op het belang van overeenstemming tussen ruimte en tijdschaal: voor zeer mobiele soorten is kleinschalige heterogeniteit niet van belang. Zij kunnen snel rekoloniseren en snel vluchten.

Niche-rijkdom en ruimtelijk variatie zijn belangrijke voorwaarden voor laagwaterrefugia. Bij laagwater in de Nederlandse situatie wordt vaak een verlaagde lokale heterogeniteit aangetroffen, omdat bij de stagnerende stroming en de neerslag van slib een voor de meeste organismen onaantrekkelijk milieu ontstaat.

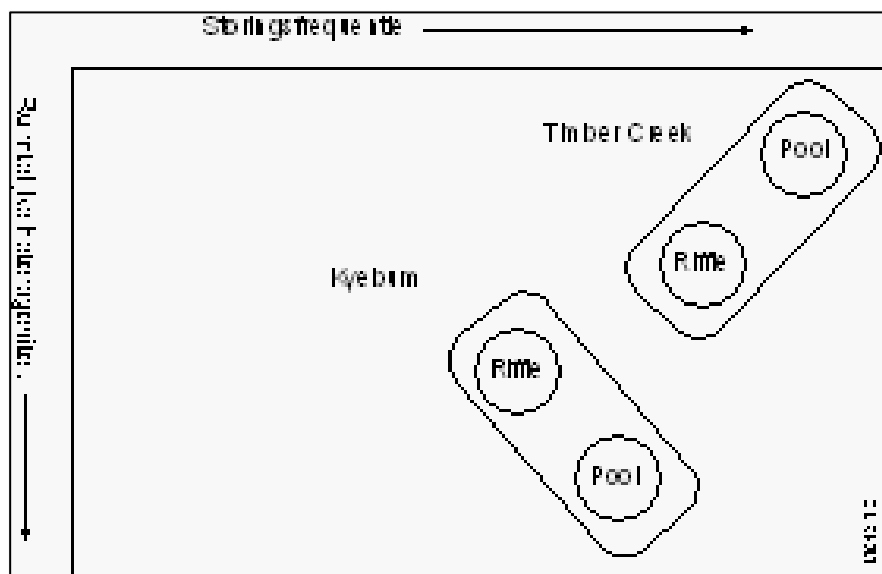
Habitat templet concept

In het habitat templet concept (Southwood 1988) worden de verschillende overlevingsstrategieën toegeschreven aan bepaalde combinaties van habitateigenschappen. De habitateigenschappen worden als “templets” grafisch voorgesteld, waarbij de assen habitatparameters vertegenwoordigen (fig. 5.3). De habitatparameters moeten binnen het skala van ruimte en tijd zodanig gekozen worden dat ze biologisch relevant zijn.

Als overlevingsstrategieën gelden:

- stresstolerantie (morfologische aanpassingen, diapauze enz.).
- verdediging tegen andere organismen.
- voedsel zoeken.
- stress mijden: migratie, verandering van habitat.
- reproductie (aantal nakomelingen, gewicht).

De seizoensgebonden opeenvolging van laagwater-normale afvoer-laagwater kan als een cyclus in het habitat templet voorgesteld worden en vormt een verklaring voor de soortensamenstelling van seizoensgebonden uitdrogende wateren.



Figuur 5.3: Grafische voorstelling van twee onderzochte beken, Timber Creek en Kyebum, volgens het habitat templet concept. Op de horizontale as is de frequentie van verstoring afgezet, op de verticale as de ruimtelijke heterogeniteit (Scarsbrook & Townsend, 1993)

Scarsbrook & Townsend (1993) toetsen in hun onderzoek enige hypothesen met betrekking tot de structuur van de benthische gemeenschap, de populatiestructuur en de samenstelling van het substraat. Ze maken bij dit onderzoek gebruik van een habitat templet waarbij de assen staan voor verstoring en ruimtelijke variatie (Fig.5.3). De ruimtelijke variatie wordt gebruikt als parameter voor de aanwezigheid van refugia en daarmee als verklaring voor hoge taxadiversiteit in een ruimtelijk heterogeen systeem, waarin zowel *aquatische als terrestrische organismen* zijn begrepen. De aanname blijkt in overeenstemming met het belang van poelen bij een matig intensieve uitdroging, evenzo voor organismen die bij volledige uitdroging overleven in het bodemsubstraat. In de loop van het uitdrogingsproces neemt de ruimtelijke variatie over het algemeen toe, de betekenis van de bodemstructuur neemt toe, vaak treden lokaal hogere stroomsnelheden op en de overgang met de terrestrische omgeving wordt meer geprononceerd. Anderzijds gaat deze verrijking van habitats meestal samen met verslechterde omstandigheden voor aquatische organismen (afname natte oppervlak, concentratie effecten, afname O_2 -voorziening).

Harsh - benign hypothese

De harsh -benign hypothese van Peckarsky (1983) plaatst de omgevingsfactoren, die het voorkomen van soorten in stromende wateren beïnvloeden, op een gradiënt van ongunstig (harsh) tot gunstig (benign). Ze stelt dat onder gunstige omstandigheden biologische interactie (concurrentie, predatie) de soortensamenstelling bepaalt (de dichtheid kan hoog genoeg worden om biologische interactie mogelijk te maken). Bij ongunstige omstandigheden zullen de abiotische factoren domineren.

Indrogende poelen vormen hier een uitzondering op: de omstandigheden worden ongunstiger en tegelijkertijd neemt het aantal individuen toe (omdat het natte

oppervlak afneemt), zodat concurrentie en predatie een veel grotere rol kunnen spelen dan bij een normale afvoer.

Bij hun onderzoek in opdrogende poelen in Australische beken stelden Smith & Pearson (1987) vast dat in ieder geval in de hoofdcomponentenanalyse geen trends met betrekking tot de trofische structuur naar voren komen. Zij interpreteerden deze uitkomst als volgt: niet de biologische interacties, maar de seizoens- en abiotische factoren bepalen de samenstelling van de biocoenose. Dit is in tegenspraak met de hierboven gevonden resultaten, waar juist in opdrogende poelen de biologische interacties toenemen. Wellicht dat het proces van uitdrogen in Australië zo snel gaat, dat dit sterk domineert boven eventuele biologische relaties, die voor korte tijd een rol zouden kunnen spelen.

Conclusie

In meer of mindere mate wordt in concepten uit de aquatische ecologie rekening gehouden met droogvalling. Voor een deel wordt gehypothetiseerd, dat er negatieve effecten op de levensgemeenschap op zullen treden: dat lijkt ook nogal logisch. In de gevallen waarin echter veldwerk is verricht, lijken de negatieve effecten niet altijd op te treden (met negatieve effecten wordt bedoeld een verarming van de levensgemeenschap). Dat komt o.a. omdat er met een zeer bepaalde doelstelling naar droogvalling is gekeken, waarbij niet altijd een vergelijking met permanente stroming mogelijk was. Het gaat om tropische beken die uitdrogen of, en dat is een vergelijkbaar proces, arctische die geheel bevrozen.

In het algemeen kan geconcludeerd worden, dat negatieve effecten meer optreden naarmate de periode van droogte langer is, de afstand tussen resterende poeltjes groter is, er geen contact via grondwater tussen poeltjes is, de poeltjes zo klein zijn dat er geen of weinig interne habitatdifferentiatie ontstaat en er onregelmatige, dus geen seizoensgebonden droogvalling optreedt.

Regelmatig droogvallende wateren ontwikkelen een karakteristieke levensgemeenschap (Sommerhauser, 1994) met een aantal soorten die niet in permanente beken voorkomen. Dit is geen verarmde, maar een andere levensgemeenschap.

5.3 Droogvalling als verstoring

Droogvalling wordt door Picket & White (1985) als **verstoring** geïnterpreteerd omdat het:

- een diskrete gebeurtenis is (duidelijk herkenbaar aan de verminderde afvoer).
- de populaties destructief verandert, en
- de beschikbaarheid van hulpbronnen wijzigt.

May (1978) stelt dat dikwijls en onvoorspelbaar verstoorde systemen een levensgemeenschap met relatief geringe niche-scheiding vormen (**resource overlap and disturbance**). Generalisten en soorten met grote overeenstemming in niche worden in 2 opzichten bevoordeeld:

- De geringe voorspelbaarheid van de beschikbaarheid van hulpbronnen verhindert specialisatie.
- Door de verstoringen verkeert het systeem onder de grens van zijn draagkracht, d.w.z. er zijn meestal genoeg hulpbronnen voorhanden. De organismen kunnen zonder concurrentie om hulpbronnen naast elkaar bestaan.

Hieruit kan de volgende hypothese afgeleid worden:

- Als droogvalling als een verstoring wordt beschouwd, is aan te nemen dat temporaire wateren meer generalisten en co-existerende soorten bevatten dan niet temporaire. In sommige gevallen kan dit ook de verklaring zijn voor lagere soorten aantallen.

Williams en Hynes (1977) vonden in temporaire beken vaak 2 of meer nauw verwante soorten naast elkaar, terwijl Rader en Ward (1989) juist geen enkele bevestiging van de hypothese konden aantonen.

Intermediate disturbance hypothesis

In de intermediate disturbance hypothese stellen Ward & Stanford (1983b) dat een maximale soortendiversiteit bij middelmatige verstoringen is te verwachten, omdat in dergelijke ecosystemen verschillende aanpassingsstrategieën tegelijkertijd succesvol zijn. Deze hypothese is gebaseerd op de aanname dat het voorkomen van soorten vooral door biotische concurrentie wordt bepaald. Dit wordt echter voor stromende wateren ter discussie gesteld door Reice (1985a) en Peckarsky (1983). Daarnaast wordt de toepasbaarheid voor invertebraten op grond van deels hoge mobiliteit door drift en vluchtgedrag beperkt (Degani et al., 1992). Door hun mobiliteit zijn de organismen minder direct blootgesteld aan verstoringen.

Bij toepassing van deze hypothese op droogvalling moeten de specifieke verstoringseigenschappen van het uitdrogingsfenomeen in aanmerking worden genomen. Een middelmatige verstoring kan verschillende aspecten betreffen: voorspelbaarheid, duur van uitdroging, ruimtelijke uitbreiding, enz. In tegenstelling tot hoogwater is uitdroging over het algemeen een geleidelijk proces, waardoor naast vluchten ook andere aanpassingen mogelijk zijn (Yount & Niemi 1990).

Dynamic equilibrium model

Volgens het dynamic equilibrium model (Huston, 1979) komt de soortensamenstelling tot stand door een samenspel van groeiratio, concurrentie en frequentie van storingen die de populatie decimeren. Maatgevend is het 'recurrence interval': Voor maximale diversiteit moet het interval tussen de verstoringen enerzijds korter zijn dan de tijd die nodig is alvorens biologische concurrentie tot eliminatie van soorten voert, anderzijds lang genoeg zodat verschillende soorten het habitat kunnen bereiken en stabiele populaties opbouwen. Dit model komt tegemoet aan de kritiek op de *intermediate disturbance hypothesis* dat de hypothese voor het geval van stromende wateren teveel op biologische concurrentie toespit is.

Flood pulse concept

Het flood pulse concept (Junk et al., 1989) behandelt beperkingen en kritiekpunten van het river continuüm concept en plaatst de afvoerdynamiek en de lokale opeenvolging van de aquatische en terrestische fase van een water op de voorgrond. Hierdoor is bijvoorbeeld in de overstromingsvlakten een veel hogere primaire produktie mogelijk dan dat door het RCC (nutriënt spiraling) verklaarbaar is: in de terrestische fase wordt CPOM snel afgebroken, en komt in de aquatische fase als voedingstof beschikbaar (Junk et al., 1989).

In kleine beken hebben “flood pulses” een groot effect door de korte duur en onvoorspelbaarheid. In tegenstelling tot regelmatig en voorspelbaar overstromde rivieruiterwaarden is de levensgemeenschap hier slecht op het gebruik van de overgangszone water-land aangepast.

Flood pulse is een ander woord voor spate of piekafvoer. Hynes (1970) vermeldt dat spates een reductie van de macrofauna geven en Clifford (1966) verwacht dat dit effect in droogvallende beken nog groter is.

Conclusie

Droogvalling is een verstoring als het onregelmatig gebeurt. Herkolonisatie treedt snel op. In regelmatig droogvallende beken komen organismen voor met een aangepaste levenscyclus of gedrag. Bij een onregelmatiger afvoer komen meer piekafvoeren en meer droogteperiodes voor. Dit is een verarming voor de zgn. natuurlijke levensgemeenschappen van laagland- en heuvellandbeken

5.4 Droogvallingseffecten op het habitat

Temperatuur

Tijdens laagwaterperiodes zijn de watertemperaturen bijna altijd hoger dan bij normale afvoer (Towns 1985, Bunn et al. 1986, Chessman & Robinson 1987, Debenay et al. 1989, Sommerhauser 1994). Oorzaak hiervan is de hogere omgevings-temperatuur in deze periode en de snellere opwarming van een kleinere hoeveelheid water. Uitzonderingen hierop gelden voor tropische rivieren waar de droge tijd in de winter valt (Harrison 1966).

In onderzoeken waar permanente en temporaire wateren worden vergeleken zijn zowel de temperaturen als de temperatuurschommelingen in temporaire wateren hoger (Bottorf & Knight 1988, Garcia de Jalon et al. 1988, Richardson et al. 1990).

Stroming

De stroomsnelheid bepaalt de levensruimte van makroinvertebraten en induceert zowel het transport van inert materiaal als de drift van organismen (Bournaud et al. 1987a, b). Tijdens uitdroging neemt de gemiddelde stroomsnelheid af, het verschil in stroomsnelheid tussen pools en riffles kan echter groter worden en op kleine schaal kan zelfs een verhoogde stroomsnelheid optreden. In Nederland zijn overigens maar weinig beken, waarin riffles en pools voorkomen.

Troebeling

In poelen en bij verlaagde afvoer kunnen concentratie-effecten de troebeling bij laagwater doen toenemen (Towns 1985, Harrison 1966). Anderzijds korreleert de troebeling met de stroomsnelheid, doordat bij hoge stroomsnelheid de partikels niet meer sedimenteren. Afname van stroomsnelheid leidt hierdoor tot vermindering van troebeling.

Electrische geleidbaarheid

Alle literatuurgegevens bevestigen dat de electrische geleidbaarheid bij normale afvoer het geringst is en door concentratie effecten toeneemt bij uitdroging. De maximale waarde wordt meestal aan het einde van de uitdrogingsfase bereikt. Kobayashi et al. (1990) onderzochten de dagelijkse fluctuaties van afvoer en electrische geleidbaarheid gedurende de droge tijd in Japan. Uit de data werd afgeleid dat de dagelijkse afvoerfluctuatie niet het resultaat is van directe verdamping uit de beek, maar dat het water door verdamping via de oevervegetatie aan de beek onttrokken wordt. Dit wordt gemotiveerd met de redenering dat de afvoerreductie overdag samengaat met een reductie van de electrische geleidbaarheid, bij directe verdamping zou de ionencentratie toenemen. Bovendien ligt het 'dauwpunt' dichtbij of hoger dan de watertemperatuur waardoor de verdamping klein of negatief is. Dit dag/nacht ritme treedt ook in Nederlandse laaglandbeken op.

Zuurstof

Bij een normale afvoer is de O₂ -verzadiging tussen 75% en 110%; bij laag water liggen de waarden lager, tussen 10% en 100%. Keert de normale afvoer weer terug dan bereiken alle wateren weer snel hoge verzadigingswaarden. In permanente poelen worden overdag soms hoge zuurstofwaarden gemeten door autotrofe O₂-productie van het fytoplankton, terwijl 's-nachts het zuurstofgehalte sterk kan dalen door zuurstofgebruik van alle aanwezige organismen (Adebisi, 1981).

Particulair organisch materiaal

Bladeren in beken worden door verschillende structuren (riffles, stilwaterzones, stenen, debris dammen, schuim) vastgehouden. Verhoogde afvoer reduceert het vermogen om bladeren en bladpakketten vast te houden. Bij laag water komt de relatie vastgehouden blad versus afgelegde afstand overeen met een negatief exponentionele functie, bij toenemende afvoer ontstaat er een lineaire relatie, bij nog hogere afvoer is er geen verband meer, de bladeren worden willekeurig verdeeld. Cushing (1988) bepaalde het verloop in de tijd van de detritus aanvoer in een droogvallende beek. In het niet beboste brongebied vond verrassend genoeg de grootste bladaanvoer plaats: het materiaal werd door de wind in het beekbed gewaaid, waar het bleef liggen.

Ook uit ander onderzoek komt accumulatie van CPOM in de droge periode naar voren. Boulton & Lake (1992a) maten de hoogste concentraties van organisch materiaal kort nadat de afvoer weer is ingezet, doordat stroomopwaarts opgehoopt detritus weer gemobiliseerd wordt. Tijdens de hoogwaterperiode was de CPOM-concentratie het laagst.

Cuffney & Wallace (1989) onderzochten het effect van droogvalling op FPOM- en CPOM-export. De FPOM-afvoer is sterk met de jaarlijkse waterafvoer en met de abundantie van knippers gecorreleerd. In het droge jaar 1986 was er kennelijk veel minder FPOM en de afvoer lag beneden het gemiddelde.

De verdeling van de detritusafvoer in een chalk stream (Ladle & Bass 1981) volgt het afvoerpatroon van de rivier. Chalk streams zijn periodiek droogvallende beken in kalkrijke omgeving. De grootste afvoer vindt plaats bij hoogwater in het voorjaar en de winter, in de zomer is de afvoer het kleinst. In de herfst accumuleert gevallen blad op drooggevallen plaatsen, het wordt plotseling weggespoeld als de hoge afvoer begint.

Stikstof

De omzettingssnelheid van stikstof is in mediterrane rivieren hoger dan in andere stromend water systemen; de oorzaak hiervan zijn hogere temperaturen, isolatie, hoge begroeiingsdichtheid en een hoge verhouding oppervlak-volume. Hierdoor is stikstof in mediterrane rivieren van doorslaggevend belang, omdat het limiterend kan zijn voor de primaire produktie. Dit zou ook op onze beken van toepassing kunnen zijn, als ze bij klimaatverandering een meer mediterraan karakter krijgen.

Tate (1990) onderzocht de stikstofhuishouding in een prairie rivier. De concentraties van nitraat, organisch stikstof en totaal stikstof waren in de droogvallende delen hoger dan in de permanente delen. De terrestische vegetatie beïnvloedt het seizoensverloop van de nitraatconcentraties. De groeiperiode van de meeste planten in dit gebied duurt van april tot september. Van maart tot april neemt de N-concentratie in het grondwater af; een vergelijkbaar verloop vertoont de N-concentratie in het water. De N-concentraties nemen van bron naar benedenstrooms geleidelijk af. Deze afname wordt toegeschreven aan autotrofe organismen, die het nitraat aan het water onttrekken of in organisch stikstof omzetten. De algengroei in deze prairiebeek is door N en P gelimiteerd. Dit is in tegenstelling tot andere onderzoeken waar of N- of P-limitatie optreedt (P-limitering: Elwood et al. 1981, Peterson et al. 1983; N-limitering: Gregory 1980, Triska et al. 1983, Hill & Knight 1988, alle citaties overgenomen uit Tate 1990). De oorzaken hiervan zijn de, in vergelijking met beken in de gematigde zone lage concentraties van zowel P als N. Worden de concentraties van de primair limiterende voedingsstof verhoogd, dan wordt de groei direct beperkt door de secundair limiterende voedingsstof. In Nederland zullen dergelijke situaties niet optreden: onder normale omstandigheden is fosfor beperkend.

De voedingstoffendynamiek in droogvallende wateren wordt sterk beïnvloed door het extreme afvoerregime. Gedurende de periode van droogvallen zijn de organismen inactief en de voedingstoffen accumuleren in de bodem. Als de afvoer weer begint is de nitraat-concentratie kortstondig zeer hoog.

Grimm (1987) bepaalde in een beek in gematigd Arizona 7 maal het dagelijks stikstofverloop op verschillende tijdstippen na de laatste piekafvoer. De totale opgeslagen hoeveelheid stikstof (3-9 g/m²) lag duidelijk onder de waarden van beken

in gematigde, beboste gebieden van Oregon (12 g/m²) en Quebec (22 g/m²). In deze gebieden bestaat >99% van het stikstof uit allochtoon detritus in de beek. In Arizona is 90% van het stikstof afkomstig van benthische algen en autochtoon detritus. Net als in het onderzoek van Tate (1990) waren de nitraat-concentraties in de middag het laagst door de autotrofe produktie.

Fosfaat

Er zijn verschillende studies die aantonen dat bij laagwater de laagste concentraties totaal fosfaat en opgelost fosfaat voorkomen (MacDonald et al. 1988 in een rivier in Montana: Elosegui & Pozo 1992 in een mediterrane rivier in Spanje). Veranderingen in zowel de totaal P- als totaal opgeloste P-concentraties zijn positief gecorreleerd aan de afvoerveranderingen, en worden bepaald door de concentraties van gesuspendeerde partikels. Daarnaast speelt fosfaatonttrekking door algenbloei een rol. In een chalk stream in Engeland werden juist de hoogste concentraties tijdens de periode van uitdroging gemeten (Ladle & Bass, 1981).

Conclusie

Tijdens perioden van laagwater vindt minder afvoer van organisch materiaal plaats, tijdens droogte vindt accumulatie plaats van grof materiaal, dat pas in het water verkleind kan worden tot fijn materiaal. Als de beek na droogte weer gaat stromen wordt het grove materiaal weggespoeld zonder afbraak. Dit beïnvloedt vermoedelijk de samenstelling van de levensgemeenschap.

De effecten van droogvalling op habitatniveau zijn: verhoging van de temperatuur, verhoging van concentraties opgeloste stoffen, verlaging van het zuurstofgehalte, minder troebeling, meer ophoping van plantaardig materiaal. De concentraties van stikstof en fosfor kunnen zowel stijgen als dalen: dit ligt aan een groot aantal factoren, die indirect van invloed zijn.

5.5 Processen bij droogval

Primaire productie

Uit onderzoek naar de primaire productie in een tropische rivier en zijrivieren in Venezuela (Lewis 1988) blijkt de primaire productie meestal tijdens laagwater significant hoger wordt. Oorzaken hiervan zijn het grotere doorzicht, geringere diepte en het langzamer transport. Tijdens hoogwater is ook de herkomst van de algen anders. Daar waar een zijrivier bij de hoofdstroom komt is bijvoorbeeld de algenconcentratie een afspiegeling van de algen, die in de overstromingsvlakten groeien en bij hoogwater uitspoelen. Dat zal in Nederland niet zo gauw een rol spelen, maar de verhoogde produktie is wel waargenomen.

Volgens Biggs & Close (1989) beïnvloeden hydrologische factoren de periphyton biomassa zeker zo sterk als de nutriëntenconcentratie: de variatie in biomassa wordt voor 63.3% verklaart door de hydrologische factoren en voor 57.6% door de nutriëntenconcentratie. Hoogwater verhindert de ontwikkeling van biomassa, terwijl bij laagwater maxima in de biomassa optreden. Deze resultaten komen overeen met onderzoek in Zwitserland. Naast de hoogwaterpiek is de afstand in tijd tot het laatste

hoogwater de belangrijkste factor in de bepaling van de verdeling van chlorophyl en periphyton-drooggewicht.

Detritus afbraak

Bladeren worden in regelmatig droogvallende wateren langzamer afgebroken dan in permanent watervoerende wateren (Tate & Gurtz 1986). Dit wordt veroorzaakt doordat in de droge periode een sterke reductie van actieve macroinvertebraten plaats vindt. De lage abundantie van macroinvertebraten die in detritusophopingen leven, weerspiegelt de ongunstige omstandigheden die in de uitdrogingsperioden in de zomer heersen. De detritus-accumulatie in de achterblijvende poelen kleurt het water donker, verlaagt de pH en de O₂-verzadiging, terwijl de temperatuur meestal stijgt. Bij lage pH verloopt ook de microbiële afbraak langzamer (Boulton 1991). Deze inzichten komen ook uit andere onderzoeken uit mediterrane beken naar voren, waarbij de abundantie van knippers een sleutelrol speelt.

Bij vergelijking van bladafbraaksnelheid in een droogvallende en een permanente beek in Michigan (USA) blijkt dat de afbraaksnelheid gecorreleerd is met de dichtheid van knippers (Richardson, 1990). In het voorjaar is de bladafbraaksnelheid in de permanente beek veel hoger dan in de droogvallende beek, waar bijna geen knippers voorkomen. In de herfst, als in beide beken nauwelijks knippers aanwezig zijn, is de afbraaksnelheid vergelijkbaar.

Bunn (1986) constateert in een bosbeek in Westelijk Australië, dat in de droge tijd in de zomer, als hier de bladval het grootst is het *Eucalyptus* blad nauwelijks afgebroken wordt. De slechte kwaliteit van het blad en eventueel tegengestelde interacties tussen fysische en chemische omgevingsfactoren verhinderen de afbraak in de zomer. Totdat in de winter het hoogwater inzet wordt het grootste deel onverwerkt afgevoerd. In de winter is de abundantie van de knippers groter en worden de *Eucalyptus* bladeren wel afgebroken, zij het zeer langzaam door de geringe voedingswaarde.

Volgens Meyerhoff & Lind (1987) heeft de CPOM-concentratie in de poelen van een droogvallende beek in Texas, een grote invloed op de structuur van de benthische levensgemeenschap. Zowel de dichtheid van de invertebraten als de biomassa nemen af als de concentratie van CPOM stijgt. Door bladaanvoer door de wind vindt in deze beek het hele jaar door bladival plaats en niet alleen in de herfst, als de knippers een maximale populatiegrootte hebben. In de zomer als de afvoer stagneert, is de dichtheid van knippers gering, het zuurstofgehalte in het interstitieel ligt dan onder de tolerantiegrens van de macroinvertebraten. Ook detritus-accumulatie vormt een stress-factor voor de benthische levensgemeenschap hetgeen wederom negatief op de dichtheid werkt.

Conclusie

Bij lage afvoer en opdroging wordt de primaire productie gestimuleerd en de afbraak van grof plantaardig materiaal tegengegaan. Dit is een verandering in processen die zeker te verwachten is bij klimaatverandering.

5.6 Effecten op de levensgemeenschap

Diversiteit

De soortenrijkdom in van nature periodiek droogvallende wateren wordt in verband gebracht met de volgende fenomenen:

- door de droogvalling komen periodiek nieuwe habitats vrij. Deze worden door verschillende organismen tijdelijk gebruikt t.b.v. voedselzoeken, vermeerdering of als “stepping stones” bij de verspreiding (Smith & Pearson 1987);
- een toename van het aantal taxa in de eerste uitdrogingsfase wordt verklaard door immigratie van terrestrische soorten (Williams 1987, Castella et al. 1991, Boulton & Lake 1992d) of in geval van pools door de verplaatsing van de aquatische soorten uit de riffles (Brown & Brussock 1991);
- hierna volgt meestal een fase, waarin het aantal taxa afneemt. Verschillende soorten verdwijnen door emergentie (Delucchi 1988). Kort voor de volledige uitdroging neemt het aantal taxa drastisch af;
- bij wateren die zowel permanente als temporaire trajecten hebben is geen trend waarneembaar.

Bij droogvalling t.g.v. extreme droogte gaat het aantal taxa drastisch omlaag, doordat de organismen zich hieraan niet kunnen aanpassen (Hynes 1958, Chessman & Robinson 1987, Morrison 1990). Maar bij niet volledige droogvalling neemt de abundantie toe. Dit gaat meestal gepaard met een ongelijke verdeling over de taxa, hetgeen tot uiting komt in lagere diversiteits- of ‘evennesswaarden’ (Mc Elravy et al. 1989). Extence (1981) vond bij een ongewoon lage afvoer van een rivier in Engeland op alle onderzochte plekken een toename van de dichtheid. Als verklaring hiervoor noemt hij de volgende punten:

- een verhoogde bodemstabiliteit is gunstig voor detrivoren (toename van *Asellus aquaticus* van 25 naar 434 ind/m²);
- verhoogde watertemperaturen versnellen de groei en ontwikkeling van verschillende soorten (al in mei worden net uitgekomen *Erpobdella octoculata* gevonden, dit is 2 maanden eerder dan gewoonlijk, hierdoor kan er zich waarschijnlijk een tweede generatie ontwikkelen);
- gereduceerde waterdiepten bieden gunstiger hydrologische omstandigheden voor filtreerders (Ulfstrand 1967) (Toename van *Hydropsyche angustipennis* van 49 naar 106 ind/m²).

Het aantal soorten in gereguleerde stromende wateren neemt meestal af in vergelijking tot niet gereguleerde, dus natuurlijke referenties (Neckles et al. 1990, Camargo 1992). Als belangrijkste oorzaken voor dit verlies van soorten worden genoemd:

- verkleining en minder variatie van het habitat (Bundi & Eichenberger 1989);
- een groter aandeel van fijn sediment op de bodem en een toename van de algendichtheid (Extence 1981);
- het uitblijven van stimulerende prikkels in de levenscyclus (Boon 1987);
- verlaagde en minder variabele stroomsnelheid (Bournaud et al. 1987a/b, Bundi & Eichenberger 1989);

- verhoogde maximum temperaturen;
- veranderingen in het temperatuurregime; ook dit leidt tot het uitblijven van stimulerende prikkels voor bepaalde ontwikkelingsstappen (Munn & Brunsven 1991).

Verandering van de voedingsgroepen

Bij droogvalling wordt voedselverwerving voor filtreerders zo goed als onmogelijk en voor detrituseters waarschijnlijk bemoeilijkt doordat de partikels samenklonteren. Grazers, die van algen leven, vinden geen voedsel meer omdat de algen snel indrogen. Rovers kunnen eventueel in hun bewegingsruimte beperkt worden (May 1983).

- Abell (1956) noemt “de zomer schoonmaakploeg”, die hoofdzakelijk uit rovers en aaseters bestaat, als een van de drie karakteristieke groepen van temporaire stromende wateren;
- de andere twee zijn de snelle kolonistoren en de organismen met winter- en voorjaar-successie.
- toename van het aantal prooidieren is gunstig voor rovers (*Helobdella stagnalis* neemt toe van 1 naar 43 ind/m²);
- in een extreme droogteperiode treft Extence (1981) een opvallende toename van rovende soorten aan, die voor de droge periode nauwelijks te vinden waren;
- bij een rekolonisatie-experiment vermelden Gray & Fisher (1981) een extreem geval van predatie: 117 adulte *Deronectus nebulosus* elimineren het hele bestand van Ephemeroptera en Chironomidae.

Ruimtelijke verdeling van de aquatische organismen

Door lagere waterstand gaat de variatie van de bodem een belangrijker rol spelen. In temporaire wateren is de soortenrijkdom op ieder plekje vaak klein, maar over het hele water genomen groot: er is sprake van een hoge diversiteit (Castella et al. 1991). Ook Smith & Pearson (1987) tonen aan dat de soortensamenstelling van geïsoleerde plasjes in een droogvallende rivier in Australië zeer verschillend is. Onderzoek naar de diversiteit van temporaire wateren wordt daarom vooral sterk beïnvloed door het aantal genomen monsters. Ook de ontwikkeling van de levensgemeenschap in de tijd is een belangrijke factor, waar rekening mee moet worden gehouden (Smith & Pearson, 1987).

Pusey & Edward (1990) vonden bij insecten een grotere variatie in ruimtelijke verdeling dan bij kreeftachtigen. Dit wordt verklaard door verschil in aanpassing. Insecten koloniseren temporaire wateren ieder jaar opnieuw en worden daardoor op veel plaatsen aangetroffen, terwijl kreeftachtigen als eieren de droge periode moeten overleven, waardoor ze gebonden zijn aan vaste plaatsen.

Ontwikkeling van de gemeenschap in de tijd

In verschillende onderzoeken wordt de relatie tussen de duur van droogvalling en de soortsdiversiteit gelegd (bijv. Delucchi 1988). In een Alpenbeek die 5-7 maanden watervoerend is, kwamen alleen in natte jaren drie soorten haften voor (Kownacki 1985).

Dat droogvalling ook lang nadien effecten op de levensgemeenschap heeft blijkt uit de volgende onderzoeken:

- Resh (1982) onderzocht de leeftijdsstructuur (op grond van kopkapselbreedte) van een Trichoptera-populatie in een Californische bron die normaal altijd water voert. De opvallende verandering in leeftijdsopbouw van de populatie, veroorzaakt door droogvalling in een extreem droog jaar kon tot 10 jaar nadien nog waargenomen worden.
- Wright et al. (1983) en Delucchi (1988) vergeleken beiden wateren van verschillende grootte in hetzelfde stroomgebied. Wright et al. stelden vast dat kleine droogvallende beken in een clusteranalyse het meeste overeenkwamen met beken die tijdens het onderzoek weliswaar continu water voerden, maar in de voorgaande 8 jaar 2 maal waren drooggevallen. Delucchi constateert dat van de beken die het hele jaar watervoeren de middelgrote beken in verhouding tot de grote beken minder (2 i.p.v. 15) soorten bevatten, die uitsluitend in permanente wateren voorkomen. Ze interpreteert m.b.v. ordinatie dat op grond van langdurige stabiele watervoering de grootte (oppervlak dwarsdoorsnede) van een rivier een onderscheidend criterium is voor de soortensamenstelling.

Aanpassingsstrategiën aan droogvalling en laagwater

In de literatuur worden de overlevingsstrategiën op de volgende wijze ingedeeld :

- naar de graad van aanpassing (Williams & Hynes 1977). Deze loopt van “niet aangepast” naar “facultatief aangepast” tot “obligaat aangepast”;
- naar het verschil tussen een gedragsverandering of een fysiologische tolerantie (Boulton & Lake 1988);
- naar verschillende typen levenscyclus.

Smith & Pearson (1987) onderscheiden naar het **levensstadium** waarin de aanpassing plaatsvindt:

- soorten met aquatische larvale stadia en een terrestrische adulte fase (Chironomidae, Odonata, Ephemeroptera);
- soorten met zowel larvale als adulte aquatische stadia, waarvan de adulten het water verlaten en vliegen kunnen (Coleoptera, Hemiptera);
- soorten zonder echt terrestrische fase, maar met droogteresistente overlevingsvormen die door andere dieren of door de wind verspreid kunnen worden (Segnitila, Oligochaeta, Hydrozoa).

Ladle & Ladle (1992) onderscheiden **aanpassingen van de levenscyclus** waardoor invertebraten om kunnen gaan met wisselende milieuomstandigheden in stromende wateren:

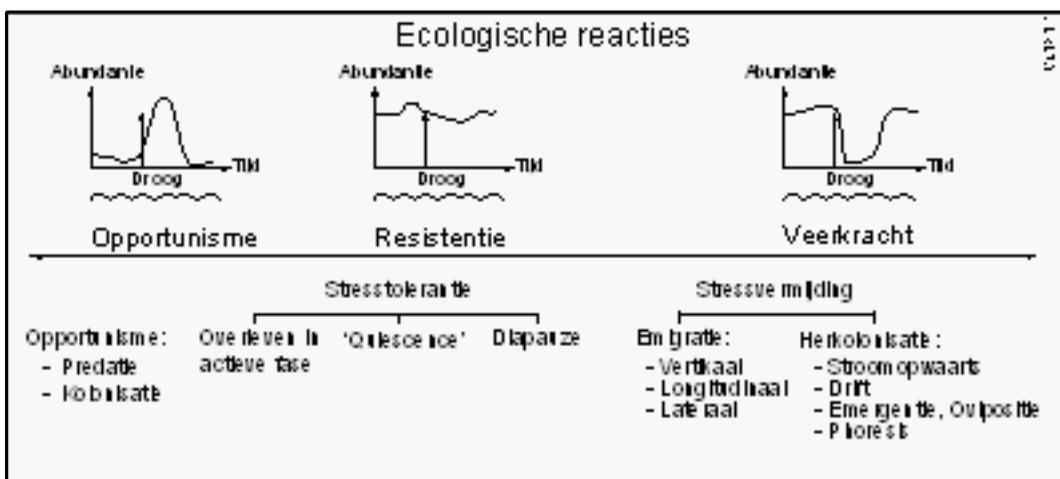
- aanpassing door ontwikkeling van verschillende generatiecyclussen; bijv. larven die in de winter uitkomen, ontwikkelen zich langzamer maar vormen grotere adulten, die meer eieren produceren.
- Lange levenscyclus (1-2 jaar), in combinatie met een groot aantal eieren;
- korte actieve stadia in combinatie met lange overlevingsstadia (cysten, eieren, diapauze);

- afwisseling van sexuele en a-sexuele vermenigvuldiging, waarbij de a-sexuele vermenigvuldiging meer in stabiele, gunstige omstandigheden plaatsvindt.

Er is een tweedeling te maken in typen **ecologische reacties** van organismen op droogvalling:

- resistentie (resistance): sterke reactie van de parameter (dichtheid, soortenaantal, stofconcentraties enz.) op de verstoring;
- veerkracht (resilience): de herstelcapaciteit van het systeem. De parameter reageert weliswaar op de verstoring, maar keert ongeveer naar hetzelfde niveau terug. De herstelsnelheid, dwz. de tijd die nodig is om het uitgangsniveau weer te bereiken is hierbij van doorslaggevend belang.

In figuur 5.4 zijn verschillende aanpassingsstrategieën naar deze typen ecologische reacties ingedeeld. In dezelfde figuur is ook opportunistische geplaatst, soorten die gebruik maken van de ongunstige omstandigheden.



Figuur 5.4 : Ecologische aanpassingen van macroinvertebraten aan uitdroging (Schellenberg & Zah, 1994).

Sommige organismen zijn in staat om tijdens het uitdrogingsproces in een rustfase te gaan. Als deze rustpauze direct wordt beëindigd bij het aanbreken van gunstige omstandigheden spreekt men van "quiescence". Dit in tegenstelling tot de diapauze van insecten en spinnen, die plaats vindt onder invloed van hormonale veranderingen in de stofwisseling, terwijl ook hier uitwendige factoren vaak een rol spelen d.w.z. een prikkel die het begin en/of einde van de diapauze induceren. Naast de seizoengebonden diapauze in voorspelbaar droogvallende wateren, zijn ook tijdelijke en lokale aanpassingen (variatie in duur diapauze) in droge jaren of wisselend droogvallende beken beschreven.

In twee sterk wisselende systemen in Spanje, waar de Diptera zowel kwantitatief als kwalitatief een belangrijk deel uitmaken van de levensgemeenschap (Gallardo et al. 1994) vertonen de verschillende families [m.u.v. Vedermuggen (Chironomidae) en Kriebelmuggen (Simuliidae)], de volgende aanpassingsstrategieën:

- voltooiing van het larvale stadium buiten het water in vochtige bodem of in een hygropetrische situatie (Tabanidae, Ceratopogonidae, Dolichopodidae);
- een kort larvaal stadium (Culicidae);
- in staat atmosferische lucht te ademen (Dolichopodidae en Syrphidae);
- tolerant voor zeer zoute wateren (soorten van Tipulidae, Ephydridae en Culicidae).

Het belang van **refugia** wordt veel genoemd bij verstoringen in stromendwatersystemen. Sedell et al. (1990) definiëren refugia als: habitats of omgevingsfactoren, die de resistentie en/of veerkracht (in ruimte en tijd) van een biologische gemeenschap met betrekking tot biofysische verstoringen ondersteunen. De omgevingsfactoren kunnen ruimtelijk hiërarchisch ingedeeld worden: van de aard van het substraat (patchiness) of pool-riffle structuren (microschaal), via hyporheisch gebied (mesoschaal) tot verder afgelegen refugia zoals zijrivieren en andere watervoerende beken (macroschaal). De beschikbaarheid van refugia is sterk afhankelijk van de intensiteit van uitdroging (Scarsbrook & Townsend 1993).

Griswold et al. (1982) onderzochten de uitwerking van een droge periode in een natuurlijk en een genormaliseerd traject van een watersysteem in de VS. Alleen in het genormaliseerde traject leidde de droogte (2 maanden) tot volledige uitdroging van de bodem.

Boulton & Lake (1992c) leiden het hoge aantal soorten in poelen in verhouding tot riffles terug op het belang van de poelen als refugia. In een later onderzoek tonen ze aan dat meer dan driekwart van de soorten in de poelen de droge periode overleeft. Brown & Brussock (1991) stellen vast, dat hoewel op droogvallende trajecten weliswaar de helft van het aantal soorten voorkomt van permanent watervoerende trajecten, de soortenrijkdom in de poelen aanzienlijk groter is. Dit wijst op een migratie van soorten uit de riffles naar de poelen tijdens de droogte.

Het hyporheaal of interstitieel grondwater zou als refugium bij droogvallen van de bovengrondse trajecten kunnen dienen. Mediterrane beken vallen vaak droog en het (aquatische) leven kan zich dan alleen nog onder de grond afspelen. Ook Boulton et al. (1992) zijn van mening dat het interstitieel een onontbeerlijk refugium voor mediterrane beken is. Boulton et al. beschrijven ruimtelijk gescheiden gemeenschappen van het hyporheaal, terwijl er ook verplaatsingen in de tijd door het hyporheaal bekend zijn.

May (1983) maakt voor het **interstitieel** onderscheid tussen:

- refugia voor korte tijd; geschikt voor Plecoptera, Limnephilidae en sommige Chironomidae, maar niet voor Ephemeroptera en Simuliidae;
- refugia voor de hele droge periode; geschikt voor Planaria, Harpacticida, Ostracoda, Oligochaeta en *Brillia modesta* (Chironomidae).

Belangrijke parameters voor karakterisering van het interstitieel zijn: het aandeel vrije ruimten (holten) en de temperatuurschommelingen van de lucht en het aanhangende water.

Het is van belang dat er zuurstof tussen de stenen, kiezels of zand aanwezig is. In Nederlandse beken zijn de (zand)bodems meestal dichtgeslagen met slib en daardoor zuurstofloos.

Er zijn echter ook auteurs die er op wijzen dat de betekenis van het interstitieel als refugium bij droogte weleens overschat zou kunnen worden. In een vergelijkend experiment met substraatkooien in 2 permanente en 2 droogvallende rivieren vindt Delucchi (1989) een verhoogde tendens tot stroomopwaartse migratie in de droogvallende rivieren, maar geen noemenswaardige migratie naar het interstitieel. Bovendien bleef de migratie beperkt tot de richeltrajecten en voerde niet tot in de poelen. Hieruit concludeerde Delucchi dat het migratiegedrag geen gedrugaanpassing aan droogvalling is. Ook May (1983) vond geen aanwijzingen dat de fauna als aanpassing aan droogvalling, naar diepere gedeelten trekt, met uitzondering van een plek die aan directe instraling blootstaat.

Boulton & Lake (1992b) merken op dat het interstitieel in Australische wateren minder geschikt is als refugium, omdat het overwegend zandige substraat meer aan temperatuurschommelingen onderhevig is en door onregelmatige overstromingen zeer instabiel is.

Merkwaardig dat zowel May als Boulton indelingen van de hyporheeaalfauna maken en anderszijds kritisch zijn over de refugiumfunctie. Vermoedelijk zijn er situaties waar de refugiumfunctie wel degelijk bestaat en wellicht evolutioneel ontwikkeld is, terwijl er in andere situaties niet of nauwelijks sprake is van een refugium.

Conclusies

Als bij klimaatverandering beken minder water voeren en zelfs (gedeeltelijk) droogvallen, zullen op een zeker moment van elkaar gescheiden poelen overblijven, die aanvankelijk een hogere diversiteit krijgen en vervolgens bij verder indrogen een veel lagere tot nul bij droogte. Eigenlijk wordt het nooit nul, want er komen terrestrische organismen in.

Poelen die niet volledig uitdrogen krijgen een lagere soortdiversiteit, maar een hogere abundantie. Vooral rovers en aaseters nemen toe.

De verschillende poelen in één beek vertonen een lagere diversiteit per poel, maar omdat de soortensamenstelling per poel verschilt, is de totale diversiteit van hele beekstelsel weer wat hoger.

Effecten van droogvallen op organismen blijven nog vele jaren merkbaar, als het systeem zich allang hydrologisch hersteld heeft.

5.7 Mobiliteit en drift

Een centraal thema bij temporaire wateren is de verhoogde mobiliteit van invertebraten. Hierbij staan vluchtcapaciteit en drift op de voorgrond.

Kaitala & Dingle (1992) vinden in hun onderzoek over *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae) een groter aandeel gevleugelde individuen in temporaire poelen (90 -100%) dan in permanente trajecten (10-70%).

Ladle & Ladle (1992) schrijven de aanpassing van de levenscyclus van enkele Tubificidae soorten (*Tubifex tubifex* en *Limnodrilus hoffmeisteri*) toe aan het seizoensverloop van de afvoer en daarmee gepaard gaande drift in een "chalk stream". Een chalk stream is een beek die in de zomer droog valt, doordat het water in de kalkrijke bodem wegzakt. De voortplantingsfase van deze Oligochaeta valt hier hoofdzakelijk in de winter, nadat de adulten met het fijne sediment, waarin ze de droogvalling overleven, door passieve drift bij hoogwater verplaatst worden.

Delucchi (1989) vindt in haar onderzoek dat in permanente wateren de stroomafwaartse migratie significant hoger is dan de stroomopwaartse. In tijdelijke wateren is echter de migratie in beide richtingen gelijk, waarbij de organismen in de "riffles" van tijdelijke wateren mobiel zijn dan in de riffles van permanente wateren. Riffles zijn regelmatig voorkomende verhogingen van stenen en grind, afgewisseld door "pools", poelen met fijner substraat.

Hemsworth & Brooker (1981), Corrarino & Brusven (1983) en McArthur & Barnes (1985) onderzochten het fenomeen van drifttoename bij vermindering van stroomsnelheid. De laatste beargumenteerden op grond van toename van zowel driftintensiteit (ind./tijd) als drift dichtheid (ind./m³) dat het in hun onderzoek om actieve drift en daarmee om een gedragsaanpassing aan laagwater betreft.

Rekolonisatie

Bij rekolonisatie door macroinvertebraten staan twee vragen centraal:

- Waar vandaan en hoe komen de organismen in het opnieuw watervoerende traject?
- Hoelang duurt het voor de organismen het traject weer bevolkt hebben?

Drift

Rekolonisatie door drift is uiteraard alleen mogelijk als bovenstrooms permanente trajecten aanwezig zijn. Na droogvalling van enkele trajecten in chalk streams (Dudgeon 1992) speelt drift dan ook een belangrijke rol. In hooggelegen alpine streams vindt Kownacki (1985) daarentegen bijna alleen soorten die in de droge tijd in het traject zelf overleven kunnen. In een ander traject, dat benedenstrooms van een permanente beek ligt, wordt deze aangepaste fauna in de maanden met afvoer echter al snel verdrongen door vertegenwoordigers uit de bovenloop.

Stroomopwaartse migratie

Erman (1986) deed onderzoek naar stroomopwaartse migratie van *Chyranda centralis* (Trichoptera: Limnephilidae). Ze maakte gebruik van gekleurde stukjes plastic, die door deze kokerjuffer in de koker werden ingebouwd, zodat ze goed waar te nemen waren. Ze stelde vast dat in een droog jaar (1981) de kokerjuffers zowel verder (gem. max. 22.6 m in '81 en 13 m in '84) als in grotere aantallen (in '81 50% van de gemarkeerde populatie, in '84 slechts 28%) stroomopwaarts migreerden dan in 1984.

Phoresie

Dit is de verspreiding van invertebraten door andere diersoorten, zoals watermijten die door rondtrekkend vee worden overgebracht (Carl 1989) en Ostracoda die door

vuurbuikpadden van poel naar poel worden getransporteerd. De normale verspreiding van een aantal soorten watermijten gaat via waterinsekten, die van het ene water naar het andere vliegen. Vooral waterwantsen zitten vaak vol mijten. Kleine tweekleppigen van het geslacht *Pisidium* worden zo ook getransporteerd (Fernando, 1954)

Ovipositie

Ovipositie gebeurt gedeeltelijk doelgericht op natte plekken (Carl 1989), maar kan ook onafhankelijk van natheid (Van der Hoek & Cuppen 1989) of kort voor de aanvoer van water (Braasch 1992) plaatsvinden. Veel soorten Trichoptera van de grote familie Limnephilidae bevestigen hun eieren aan overhangende bladeren boven een (droge) beek, die bij regenval loslaten en in de beek terecht komen (Wiggins, 1973). Net als bij kleine stilstaande wateren (Charlwood et al. 1996), hebben zeker de lokale omstandigheden, vooral de temperatuur en de luchtvochtigheid, een belangrijke invloed op de ovipositie, en het is te verwachten dat in temporaire wateren de duur van de ovipositie-periode langer is. McLachlan (1988) toonde aan dat de instraling ter plaatse een belangrijk criterium is voor de keuze van een restpoel in een opdrogende beek.

Er zijn verschillende aanpassingen in de vleugels van insectensoorten gevonden, die met de bereikbaarheid van temporaire wateren of de overlevingsstrategie in relatie tot temporaire wateren te maken hebben. Er is een voorbeeld van sexueel dimorfisme van *Chironomus inicola* (Diptera), dat als optimalisering van de ovipositie in temporaire wateren wordt geïnterpreteerd (McLachlan, 1986). De vrouwtjes, die om plaatsen te bereiken waar ze haar eieren af kunnen zetten, vaak meerdere kilometers moeten vliegen, hebben lange, brede, langzaam en wijd uitslaande vleugels. Mannetjes daarentegen hebben korte, smalle, snel slaande vleugels, waarmee ze beter aan de paringsvlucht zijn aangepast. In Finland komen twee vormen van *Gerris thoracicus* (Heteroptera: Gerridae) voor die mogelijk wijzen op voortplanting zonder te vliegen en voortplanting na een verbreidingsvlucht (Kaitala, 1988). Individuen met vleugels waarmee ze in staat zijn te vliegen worden in grotere aantallen in instabiele habitats gevonden. Vormen met vleugels waarmee ze niet kunnen vliegen vertonen een hogere vruchtbaarheid en betere overlevingskansen bij voedselgebrek.

5.8 Duur van rekolonisatie

Er zijn soorten, die zeer snel rekoloniseren, terwijl anderen misschien nooit meer terug kunnen komen. Niemi et al. (1990) onderzochten 150 case studies en vonden als belangrijkste factoren:

- het eerste optreden van een soort
- tijd tot de oorspronkelijke abundanties weer bereikt zijn
- tijd tot de oorspronkelijke gemiddelde grootte van de individuen weer bereikt is.

Al naar gelang de herkomst van de terugkerende soorten loopt de duur van rekolonisatie in de verschillende onderzoeken uiteen van enkele dagen tot een jaar, maar meest één tot twee maanden (Williams & Hynes 1976 en 1977, Sagar 1983,

Kownacki 1985, Boulton & Lake 1992d, Gore 1982, Olsson & Söderström 1978, Morrison 1990, Harrison 1966, Griswold et al. 1982). Vaak worden twee perioden van rekolonisatie onderscheiden (Kownacki 1985):

- Eerst verschijnt de groep droogte-resistente, autochtone organismen die in het substraat of het interstitieel de droogte overleefd hebben. Deze organismen hebben vaak een korte ontwikkelingstijd, gevolgd door een lange diapauze. Voorbeelden zijn de kriebelmug *Prosimilium* en de vedermug *Diamesa latitarsis*).
- Dan volgt de groep die het water herbevolkt via drift, stroomopwaartse migratie of ovipositie.

6 Piekafvoeren

6.1 Effecten op het habitat

Piekafvoeren ontstaan bij grote en snelle aanvoer van neerslag of smeltwater. Het natte profiel is geheel gevuld en er kunnen overstromingen optreden. Fysische en chemische kenmerken van piekafvoeren kunnen grote invloed uitoefenen op de levensgemeenschap in beken en rivieren. Enkele belangrijke voorbeelden zijn:

- De morfologie van beken wordt bepaald door piekafvoeren. Uitschuring van buitenbochten en aanzanding van binnenbochten geven differentiatie en bij overschrijden van kritische stroomsnelheden worden meanders gevormd en afgesneden.
- De sedimentsamenstelling kan ingrijpend veranderen door piekafvoeren. Fijne sedimenten worden uitgespoeld en grinden komen bloot. De kritische stroomsnelheid voor het sediment is het punt waarop sediment partikels beginnen te bewegen. Bij deze stroomsnelheid worden de partikels door rollen of springen verplaatst langs de bedding of gesuspendeerd in de waterkolom. Over het algemeen zijn de stroomsnelheden waarbij zand wordt verplaatst lager dan voor alle andere korrelgrootte-deeltjes van het sediment (Reice et al. 1990). Voor grotere deeltjes neemt de kritische stroomsnelheid toe door de grotere massa, voor deeltjes kleiner dan zand neemt de kritische stroomsnelheid toe door de adhesieve eigenschappen van fijne deeltjes. Zand wordt al verplaatst bij geringe verhoging van de afvoer. De verstoringfrequentie van zandsubstraat is daarom het hoogst.
- Naast de korrelgrootte-verdeling van het substraat bepaalt de stroomsnelheid van een beek de verstoring van habitats. Door de stroomsnelheid worden de substraatdeeltjes gesorteerd en gescheiden en zand en slib worden afgezet of meegevoerd. Naarmate de kritische stroomsnelheid om een deeltje te verplaatsen groter wordt, zal dit minder frequent gebeuren. Substraten van verschillende korrelgrootte hebben hierdoor een verschillende verstoringsgeschiedenis. Door de sorterende werking van de stroming (snelheid, variatie in stromingsregime, turbulentie) is de structuur van de bodem onlosmakelijk verbonden met de stroming (Tolkamp 1980). Hierdoor vindt een voortdurende verandering (in ruimte en tijd) van mozaïek patronen en substraattypen plaats, ieder met verschillende omgevingsfactoren en specifieke levensgemeenschap.
- In grindbeddingen oefent de toenemende afvoer een toenemende kracht uit op de bodem. Er treden tegengestelde stromingen op, waardoor verdiepingen ("pools") ontstaan. Hier vinden de grootste verstoringen plaats (Resh et al. 1988). De verhoogde richels van grover materiaal ("riffles") tussen de pools ondervinden minder verstoring bij toenemende afvoeren. Daar waar meer transportabel materiaal aanwezig is dan de beek kan vervoeren ontstaan vlechtende patronen.

- Bij overstroming worden oeverwallen gevormd en er ontstaat uitwisseling tussen de beek en de overstromingsvlakte van water met opgelost en meegevoerd materiaal
- De temperatuur in de beek kan in de zomer plotseling sterk verlaagd worden door piekafvoeren (Makey, 1976)
- Door af- en uitstroming van (over)bemeste akkers komen grote hoeveelheden zand, slib, fosfaat en nitraat/ammonium in de beek

6.2 Effecten op de levensgemeenschap

Het effect van verlaging van de watertemperatuur door een piekafvoer in juni is vertraging van de populatiegroei. Voorbeelden zijn bekend van de vedermuggen *Cladotanytarsus atridorsum*, *Metriocnemus hirticollis* en *Glyptotendipes pallens* (Mackey 1976a,b, 1977). Soorten waarvan de populatie-omvang toeneemt naar het einde van het seizoen hebben voorkeur voor hogere temperaturen, terwijl de seizoensspreiding van bijvoorbeeld *Ablabesmyia monilis* niet beïnvloed wordt door de watertemperatuur.

Piekafvoeren die het substraat in beweging brengen kunnen de totale dichtheid aan invertebraten met 98% doen afnemen (Boulton 1991). De grote snelheid en plotselinge toename van de afvoer hebben misschien het meest ingrijpende effect (Scarsbrook & Townsend, 1993). Sterfte bij piekafvoeren kan een direct gevolg zijn van schuren, verpletteren of drift van individuen of indirect door het wegspoelen van voedsel of het habitat (Poff & Ward 1989).

Verplaatsing van het sediment, kan een significante verstoring van de benthische levensgemeenschap tot gevolg hebben. Invertebraten, maar ook visseneieren en aangehechte algen, kunnen worden weggeschuurd, meegespoeld of verpletterd door rollend sediment (Reice et al. 1990).

Ten aanzien van de effecten van piekafvoeren op de benthische levensgemeenschap zijn een aantal hydrologische factoren van belang. Poff & Ward (1989) rangschikten deze factoren in een model. Zij stelden de volgende hiërarchische indeling op:

- mate van periodiciteit;
- frequentie van piekafvoeren;
- voorspelbaarheid van piekafvoeren;
- algemene variatie in afvoer.

Opeenvolgende piekafvoeren versterken het effect op de levensgemeenschap. De lengte van de periode tussen de piekafvoeren is een belangrijke factor. Als deze periode lang is ten opzichte van de levenscyclus van de organismen, kan de levensgemeenschap zich beter herstellen. Flecker & Feifarek (1994) stelden vast dat de dichtheid van macroinvertebraten positief gerelateerd is aan het aantal dagen dat verstreken is na de laatste hevige regenbui. De eerste piekafvoer heeft de sterkste effecten. In een experimenteel onderzoek met herhaling van afvoerfluctuaties (Irvine 1985) blijkt na verloop van tijd dat nieuwe fluctuaties geen effect meer hebben op de dichtheid van driftende macroinvertebraten.

Het effect van frequente piekafvoeren wordt minder bij (seizoensgebonden) grote voorspelbaarheid hiervan. Dieren kunnen hieraan zijn aangepast door synchronisatie van hun levenscyclus met de hoge afvoeren. De combinatie van grote frequentie en lage voorspelbaarheid van piekafvoeren daarentegen leidt tot een grote variatie in afvoer. Deze grote variatie leidt tot een frequente verstoring van voedselbronnen en habitats (Reice 1985b). Dit leidt tot een constante herverdeling en rekolonisatie van invertebraten via drift. Opeenvolging van piekafvoeren weerhoudt de benthische levensgemeenschap van het bereiken van een evenwichtssituatie (Reice 1985b, Richards & Minshall 1992, Scrimgeour & Winterborn 1989). In rivieren met een hoge afvoervariatie blijft de levensgemeenschap dus voortdurend in een vroeg ontwikkelings stadium.

Tijdens een 5-jarig onderzoek van Rosillon (1989) hebben 3 piekafvoeren plaats gevonden. Twee in februari en een in juli. Telkens nemen diversiteit en soortenrijkdom af, maar de gevolgen van de piekafvoer in juli zijn ingrijpender dan in februari. Normaal vinden in de zomer geen piekafvoeren plaats en de eieren en jonge stadia zijn misschien kwetsbaarder. De benthische fauna blijkt zich sterk te herstellen. Een jaar later is weer een hoge dichtheid aanwezig. Wel is er een verschil tussen soorten: *Gammarus fossarum* (16 % van totaal) komt in hogere dichtheden voor in de jaren na de pieken. Deze soort blijkt een snelle rekolonisator. Hij maakt gebruik van luwte-zones als refugium tegen stroming en drift en direct na de piekafvoer ondervindt hij minder concurrentie. Soorten die normaal in de zones met sterkere stroming leven zijn uiteraard aangepast aan deze stroming en kunnen dan ook weerstand bieden aan sterke stroming, maar wel tot bepaalde grenzen. Wordt de stroomsnelheid hoger, dan worden ze weggespoeld en hebben ze niet de mogelijkheid om schuilplaatsen te zoeken. Gevolg is dat soorten die het meest zijn aangepast aan sterke stroming het minste weerstand hebben bij piekafvoeren.

6.3 Overlevingsstrategieën

In rivieren met regelmatige piekafvoeren, kunnen dieren overlevingsstrategieën hebben ontwikkeld om piekafvoeren te vermijden. Voorbeelden hiervan zijn:

- snelle ontwikkeling en voortplanting;
- gereduceerde lichaamsafmetingen (de kleintjes zijn in het voordeel);
- habitat selectie.

Ook bepaalde gedragskenmerken kunnen in het voordeel werken om piekafvoeren te overleven, zoals migratie in het substraat of naar rustige “backwaters”. Het zoeken naar schuilplaatsen tijdens piekafvoeren verklaart de drifttoename uit sommige literatuuropgaven (Boulton & Lake 1992a t/m d, Brooker & Hemsworth 1978, Crisp & Robson 1979, Scullion & Sinton 1983).

Agapetus fuscipes is onder normale omstandigheden beweeglijk en graast epilithische algen maar is tijdens periode van hoge afvoer in staat om zich aan het substraat vast te hechten. Hij kan dan echter geen voedsel zoeken. Uit onderzoek van Cox & Wagner (1989) bleek echter dat in de oudere (“vuile”) huisjes algen groeien, die als

voedsel dienen, waardoor de larven aanzienlijk langer kunnen overleven. In laboratoriumproeven is aangetoond, dat deze soort tevens opgewassen is tegen een plotseling optredende zandverschuiving, waardoor het dier begraven wordt. Het verlaat het kokertje, klimt naar de oppervlakte en maakt snel een nieuw kokertje (Majecki et al., 1997).

6.4 Drift

Drift kan worden beschouwd als stroomafwaarts transport van organismen door de stroom (Brittain & Eikeland 1988). Drift kan worden onderverdeeld in drie categorieën:

- drift door gedrag; dit is een actief gedrag, waarbij dieren de waterkolom opzoeken om te ontkomen aan een predator of toxische stoffen. Vaak reageren de dieren op de lichtintensiteit, hierdoor ontstaat een dagelijkse periodiciteit in drift;
- constante drift betreft individuen van alle soorten die om een of andere reden los raken van het substraat. Het betreft altijd lage aantallen en er is geen sprake van periodiciteit;
- catastrofale drift; dit is een gevolg van piekafvoeren of andere fysische verstoringen.

Het is niet mogelijk een algemene uitspraak te doen omtrent de stroomsnelheid die voldoende "shear stress" (verticale kracht per oppervlakte-eenheid) veroorzaakt om drift te beïnvloeden. Dit verschilt voor de verschillende soorten en voor de verschillende substraten. Wel is bekend dat bij piekafvoeren invertebraten over meerdere kilometers kunnen drijven. Townsend & Hildrew (1976) vonden dat bij lage stroomsnelheden (0-25 cm/s) 95% van de driftende invertebraten minder dan 2 km van hun habitat afstroomde. Langere gemiddelde driftafstanden worden veroorzaakt door hogere stroomsnelheden (Bird & Hynes 1981)

Drift van macroinvertebraten is niet dichtheidsafhankelijk (Ciborowski et al. 1977, Walton et al. 1977). Een grotere populatie zal een groter aantal driftende individuen te zien geven, maar het percentage driftende individuen zal niet toenemen. De drift neemt toe bij hogere stroomsnelheden en er is ook bewijs dat drift toeneemt bij een toename van sedimenttransport of troebelheid (Ciborowski et al. 1977, Culp et al 1985, Doeg & Milledge 1991, Gray & Ward 1982, Hogg & Norris 1991, Nuttal 1972, Petran & Kothé 1978).

De veranderingen in de stroomsnelheid zijn belangrijker voor de omvang van drift dan de absolute stroomsnelheid (Bird & Hynes 1980, Ciborowski et al. 1977).

6.5 Wat gebeurt er tijdens piekafvoer?

Levensgemeenschappen in zandbodems worden verondersteld het minst aangetast te worden door toenemende afvoer (Resh et al. 1988, Reice et al. 1990). Dit kan worden verklaard doordat zelfs de geringste piekafvoeren zand verplaatsen. De hier aanwezige levensgemeenschap moet dus aangepast zijn aan deze omstandigheden en zal daardoor minder worden aangetast.

Zand is het minst stabiele substraat bij hoge afvoeren. Als na de hoge afvoer het zand stabiliseert wordt het weer gekoloniseerd door de larven van vedermuggen en kunnen zich populaties in hoge dichtheden ontwikkelen (Bass, 1986).

Er is weinig onderzoek gedaan naar de relatie tussen sedimentkorrelgrootte, verstoringfrequentie en levensgemeenschapsstructuur (Reice et al. 1990). Deze auteurs beschouwen het percentage kritische afvoer voor stroombed erosie als een indicatie voor de stabiliteit van een beek in het landschap. Het percentage kritische afvoer is die afvoer waarbij al het sediment verplaatst kan worden zodat de substraatpatronen veranderen. Zij bevelen aan om bij vergelijking van substraatpatronen of andere voor dieren noodzakelijke habitatkenmerken, de bodemstabiliteit en het totaal van aanwezige krachten van de stroming te vergelijken. Statzner (1981) bestudeerde de relatie tussen de hydraulische stress en de microverdeling van macroinvertebraten in een laaglandbeekstelsysteem. Dit onderzoek was gericht op de relatie tussen de microverdeling van soorten en de stromingscondities direct aan het oppervlak van het substraat. Om de stromingscondities te beschrijven werden twee indexen berekend. Deze indexen omvatten een combinatie van de parameters stroomsnelheid, waterdiepte, ruwheid van het substraat, en in één geval de kinematische viscositeit van water. Het bleek dat, afhankelijk van het seizoen, de gemiddelde grootte en abundantie van sommige soorten direct en hoog significant gerelateerd was aan de hydraulische stress parameter direct boven het substraat.

Voortbouwend op deze resultaten vond Borchardt (1993) ook een relatie tussen stroming, de fysieke structuur van het habitat en drift van macroinvertebraten. De conclusie uit deze studie is dat in laaglandbeken catastrofale drift, veroorzaakt door hydraulische verstoring al op kan treden alvorens een significante verplaatsing van het substraat begint. De resultaten bevestigen ook de gedachte dat fysieke karakteristieken van het habitat, die refugia vormen, van groot belang zijn in perioden van hydraulische verstoring.

6.6 Sedimentatie

Depositie van fijn sediment verkleint het volume en verandert de vorm van het interstitieel. De gedeeltelijke of gehele opvulling van de holten in de bodem vermindert de habitats voor de daar verblijvende macroinvertebraten. Daarnaast wordt de doorstroming in het substraat verminderd, waardoor de zuurstofconcentratie afneemt.

Doordat "pools" de depositie zones vormen zijn deze gevoeliger voor sedimentatie dan "riffles" (Hogg & Norris 1991). In slibbodems met zeer fijn sediment leven 'burrowers', zoals *Oligochaeta*, *Chironomidae* en sommige *Odonata*. Nuttall (1972) vond dat *Baetis rhodani*, *Rhitrogena semicolorata* en *Tubificidae* abundant waren op plaatsen waar zand afgezet was. *Simulidae* daarentegen waren hier afwezig of gereduceerd. Deze larven hechten zich aan het oppervlak van stenen en zijn waarschijnlijk niet in staat zich te handhaven op instabiele afzettingen van schuivend zand.

Culp et al. (1985) maakten in hun onderzoek naar de effecten van sedimentatie onderscheid tussen de processen van beweging en van het afzetten van fijn sediment. Het bewegende sediment vormt een fysische verstoring aan het bodemoppervlak, waardoor de vestiging van macroinvertebraten bemoeilijkt wordt. Dit leidde tot catastrofale drift. Soorten die een directe respons vertoonden waren hoofdzakelijk aanwezig in de bovenste 0-3 cm van het substraat, terwijl de soorten die een uitgestelde respons vertoonden gelijkelijk verdeeld waren in de bovenlaag (0-3 cm) en de diepere lagen (3-6 cm) van het substraat. Macroinvertebraten die een onmiddellijke drift respons vertoonden waren duidelijk direct blootgesteld aan de schurende beweging van het sediment. De conclusie uit deze studie was dat zelfs voortstuwende krachten die onvoldoende zijn om fijne deeltjes in de waterlaag te brengen, catastrofale drift kunnen veroorzaken door de rollende beweging van het sediment. Een studie van Hogg & Norris (1991) toont het negatieve effect van runoff t.g.v. land erosie op de aantallen en soortenrijkdom van benthische macroinvertebraten in "pools". Depositie van fijn organisch materiaal na een onweersbui was de belangrijkste oorzaak van lage aantallen macroinvertebraten in pools benedenstrooms.

Bij een sedimenttransport-experiment (250mg/l) vonden Doeg & Milledge (1991) dat het aantal driftende individuen van soorten als Leptoceridae, Amphipoda, Coleoptera en Leptophlebiidae met meer dan een factor 10 toenam. Bij andere soorten (Chironomidae en Oligochaeta) nam de drift minder toe, dit suggereert dat deze soorten meer tolerant zijn voor sediment toevoeging, hoewel de meeste wel enige reactie vertoonden. Hun belangrijkste conclusie is dat een toename van drift wordt veroorzaakt door sediment in de gesuspendeerde fase.

Petran (1977) vond een relatie tussen sediment-transport en kolonisatie van het substraat door benthische organismen. Het bleek dat "burrowers", zoals soorten van Naididae, Tubificidae en Chironomidae in staat zijn bewegend substraat te koloniseren. Alle andere organismen waren alleen in staat stabiel substraat te koloniseren. De combinatie van stroomsnelheid en korrelgrootte bepaalt de compositie van de macrofaunagemeenschap.

6.7 Conclusies

Piekafvoeren hebben effect op de morfologie van beken, op de sediment-samenstelling, op de overstromingsfrequentie en daarmee gepaard gaande uitwisseling van stoffen tussen beek en overstromingsvlakte. De levensgemeenschap zal afhankelijk van het seizoen in meer of mindere mate aangetast worden, maar herstelt zich wel. Sommige soorten hebben overlevingsstrategieën ontwikkeld om piekafvoeren te vermijden. Drift treedt op bij hoge stroomsnelheden, troebelheid en sedimenttransport: omstandigheden die bij piekafvoeren optreden. Substraat-verplaatsing en sedimenttransport beïnvloeden de levensgemeenschap van zanderige bodems en van pools, waar eerder sedimentatie optreedt dan in riffles. Vooral fijn organisch materiaal, dat bij overstroming van het land afkomstig is, verstopt de interstitiele ruimten en maakt het substraat minder geschikt voor bodembewonende organismen.

7 Conclusies

Veranderingen in de afvoer leiden tot veranderingen in stroomsnelheden, waardoor de substraatverdeling verandert. Door het jaar heen worden nog dezelfde mogelijkheden aan substraat aangeboden, maar de periode, lengte en vermoedelijk plaats van aanbod zullen veranderen. Omdat de verschillen in afvoer extremer worden, zullen er voor minder soorten dan nu nog niches aanwezig zijn. De huidige situatie in Nederlandse beken is hier al goed vergelijkbaar mee. Dat komt door kanalisatie, normalisatie, versnelde afvoer door drainage en het verdwijnen van oevermoerassen. Klimaatverandering heeft hier een versterkend effect op. Vooral soorten met hoge eisen aan het milieu oftewel een kleine niche, zullen achteruitgaan of verdwijnen. Het betreft vooral soorten, die uitsluitend in stromende wateren voorkomen en die beperkt zijn tot bepaalde typen beken. Ze zijn nu al zeldzaam.

In meer of mindere mate wordt in concepten uit de aquatische ecologie rekening gehouden met **droogvalling en laagwater**. Voor een deel wordt gehypothetiseerd, dat er negatieve effecten op de levensgemeenschap op zullen treden: dat lijkt ook nogal logisch. In de gevallen waarin echter veldwerk is verricht, lijken de negatieve effecten niet altijd op te treden. Dat komt o.a. omdat er met een zeer bepaalde doelstelling naar droogvalling is gekeken, waarbij niet altijd een vergelijking met permanente stroming mogelijk was. Het gaat om tropische beken, die uitdrogen of arctische die bevroren.

In het algemeen kan geconcludeerd worden, dat negatieve effecten meer optreden naarmate de periode van droogte langer is, de afstand tussen resterende poeltjes groter is, er geen contact via grondwater tussen poeltjes is, de poeltjes zo klein zijn dat er geen of weinig interne habitat-differentiatie ontstaat en er onregelmatige, dus geen seizoensgebonden droogvalling optreedt.

Met negatieve effecten wordt bedoeld een verarming van de levensgemeenschap. Regelmatig droogvallende wateren ontwikkelen een karakteristieke levensgemeenschap met een aantal soorten die niet in permanente beken voorkomen. Dit is geen verarmde, maar een andere levensgemeenschap.

Droogvalling is een verstoring als het onregelmatig gebeurt. Herkolonisatie treedt snel op. In regelmatig droogvallende beken komen organismen voor met een aangepaste levenscyclus of gedrag. Bij een onregelmatiger afvoer komen meer piekafvoeren en meer droogteperiodes voor. Dit is een verarming voor de zgn. natuurlijke levensgemeenschappen van laagland- en heuvellandbeken

Bij **laagwater** en opdroging wordt de primaire productie gestimuleerd en de afbraak van grof plantaardig materiaal tegengegaan. Dit is een verandering in processen die zeker te verwachten is bij klimaatverandering.

Als bij klimaatverandering beken minder water voeren en zelfs (gedeeltelijk) droogvallen, zullen op een zeker moment van elkaar gescheiden poelen overblijven, die aanvankelijk een hogere diversiteit krijgen en vervolgens bij verder indrogen een veel lagere tot nul bij droogte. Eigenlijk wordt het nooit nul, want er komen terrestrische organismen.

Poelen die niet volledig uitdrogen krijgen een lagere soortdiversiteit, maar een hogere abundantie. Vooral rovers en aaseters nemen toe.

Hoewel de verschillende poelen in één beek een lagere diversiteit per poel vertonen, stijgt de diversiteit van het hele beekstelsel, omdat de poelen zo verschillende levensgemeenschappen herbergen.

Effecten van droogvallen op organismen blijven nog vele jaren merkbaar, als het systeem zich allang hydrologisch hersteld heeft.

Piekafvoeren hebben effect op de morfologie van beken, op de sediment-samenstelling, op de overstromingsfrequentie en daarmee gepaard gaande uitwisseling van stoffen tussen beek en overstromingsvlakte. De levensgemeenschap zal afhankelijk van het seizoen in meer of mindere mate aangetast worden, maar herstelt zich wel. Sommige soorten hebben overlevingsstrategieën ontwikkeld om piekafvoeren te vermijden. Drift treedt op bij hoge stroomsnelheden, troebelheid en sedimenttransport: omstandigheden die bij piekafvoeren optreden. Substraatverplaatsing en sedimenttransport beïnvloeden de levensgemeenschap van zanderige bodems en van “pools”, waar eerder sedimentatie optreedt dan in “riffles”. Vooral fijn organisch materiaal, dat bij overstroming van het land afkomstig is, verstopt de interstitiele ruimten en maakt het substraat minder geschikt voor bodembewonende organismen.

Referenties

- Abell, D.L., 1956. An ecological study of intermittency in foothill streams of central California. Ph.D. Thesis: 236 pp.
- Adebisi, A.A., 1981. The physico-chemical hydrology of a tropical seasonal river - Upper Ogun River. *Hydrobiologia* 79: 157-65.
- Bass, D., 1986. Habitat ecology of chironomid larvae of the Big Thicket streams. *Hydrobiologia* 134: 29-41.
- Biggs, F.B.J. & Close, E.M., 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: The relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology* 22: 209-232.
- Bird, G.A. & Hynes, H.B.N., 1981. Movement of immature aquatic insects in a lotic habitat. *Hydrobiologia* 77: 103-112.
- Boon, J. 1987. The influence of Kielder Water on Trichopteran (Caddisfly) Populations in the River North Tyne (Northern England). *Regulated Rivers Res. & Manag.* 1: 95-109.
- Borchardt, D., 1993. Effects of flow and refugia on drift loss of benthic macroinvertebrates: implications for habitat restoration in lowland streams. *Freshwater Biology* 29: 221-229.
- Bottorf, R.L. & Knight, A.W. 1988. Functional organization of macroinvertebrate communities in two first-order California streams: Comparison of perennial and intermittent flow conditions. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 23: 1147-52.
- Boulton, A.J., 1991. Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia. *Hydrobiologia* 211: 123-136.
- Boulton, A.J. & Lake, P.S., 1988. Australian temporary streams - some ecological characteristics. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 23: 1380-1383.
- Boulton, A.J. & Lake, P.S., 1992a. Benthic organic matter and detritivorous macroinvertebrates in two intermittent streams in south-eastern Australia. *Hydrobiologia* 241: 107-118.
- Boulton, A.J. & Lake, P.S., 1992b. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. II. Comparisons of faunal composition between habitats, rivers and years. *Freshwater Biology* 27: 99-121.

- Boulton, A.J. & Lake, P.S., 1992c. The macroinvertebrate assemblages in pools and riffles in two intermittent streams (Werribee and Lerderberg rivers, southern central Victoria). *Occasional Papers from the Museum of Victoria*. 5: 55-71.
- Boulton, A.J. & Lake, P.S., 1992d. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27: 123-138.
- Boulton, A.J., Peterson, G.C., Grimm, B.N., Fisher, G.S., 1992. Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology* 73: 2192-2207.
- Bournaud, M., Tachet, H., Roux, L.A., Auda, Y., 1987. The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhone River, France:I. Methodological aspects. *Arch. Hydrobiol.* 109: 287-304.
- Bournaud, M., Tachet, H., Roux, L.A., 1987. The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhone River, France:II. Ecological aspects. *Arch. Hydrobiol. (suppl.)* 76: 25-52.
- Braasch, D., 1992. *Agabus chalconotus* (Panzer, 1796): An inhabitant of temporary waters? (Insecta, Coleoptera: Dytiscidae). *Faunistische Abhandlungen (Dresden)* 18: 173-178.
- Brittain, J.E. & Eikeland, T.J., 1988. Invertebrate drift- a review. *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- Brooker, M.P. & Hemsworth, R.J., 1978. The effect of the release of an artificial discharge of water on invertebrate drift in the River Wye, Wales. *Hydrobiologia* 59: 155-164.
- Brown, V.A. & Brussock, P.P., 1991. Comparison of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220: 99-108.
- Bundi, U. & Eichenberger, E., 1989. Wasserentnahme aus Fließgewässern: Gewässerökologische Anforderungen an die Restwasserführung. *Buwal Schriftenreihe Umweltschutz Nr.* 110: 50.
- Bunn, E.S., 1986. Processing of leaf litter in a northern jarrah forest stream, Western Australia: Community structure. *Freshwater Biology* 16: 201-210.
- Bunn, E.S., Edward, H.D., Loneragan, N.R., 1986. Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: Community structure. *Freshwater Biology* 16: 67-92.

- Camargo, A.J., 1992. Macroinvertebrate responses along the recovery gradient of a regulated river (Spain) receiving an industrial effluent. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 23: 324-332.
- Carl, M. 1989. The ecology of a wadi in Iraq with particular referende to colonization strategies of aquatic macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* 116: 499-516.
- Castella, E., Richardot Coulet, M., Roux, P., Richoux, C., 1991. Aquatic macroinvertebrate assemblages of two contrasting floodplains: The Rhone and Ain Rivers, France. *Regulated Rivers Research & Management* 6: 289-300.
- Charlwood, D.J., Graves, M.P., Birley, H.M., 1996. Capture- recapture studies with mosquitoes of the group of *Anopheles punctulatus* (Diptera: Culicidae) from Papua New Guinea. *Bulletin of Entomological Research* 76: 211-228.
- Chessman, C.B. & Robinson, P.D., 1987. Some effects of the 1982-83 drought on water quality and macroinvertebrate fauna in the lower LaTrobe River, Victoria (Australia). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 38: 289-300.
- Ciborowski, J.J.H., Pointing, P.J., Corkum, L.D., 1977. The effect of current velocity and sediment on the drift on the mayfly *Ephemerella subvaria* Mcdunnough. *Freshwater Biology* 7: 567-572.
- Clifford, H.F., 1966. The ecology of invertebrates in an intermittant stream. *Invest. Indiana Lakes Streams*, 7: 57-98.
- Corrarino, C.A. & Brunsven, M.A., 1983. The effects of reduced stream discharge on insect drift and stranding of near shore insects. *Freshwat. Invert. Biol.* 2: 88-98.
- Cox, E.J. & Wagner, R., 1989. Does *Agapetus fuscipes* cultivate algae in its cave? *Hydrobiologia* 175: 117-120.
- Crisp, D.T. & Robson, S., 1979. Some effects of discharge upon the transport of animals and peat in a north Pennin headstream. *J. appl. Ecol.* 16: 721-736.
- Cuffney, F.T. & Wallace, J.B., 1989. Discharge-export relationships in headwater streams: The influence of invertebrate manipulations and drought. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8: 331-341.
- Culp, J.M., Wrona, F.J. & Davies, R.W., 1985. Response of the stream benthos and drift to fine sediment deposition versus transport. *Can. J. Zool.* 64: 1345-1351.
- Cushing, C.E., 1988. Allochtonous detritus input to a small, cold desert spring-stream. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 23: 1107-13.

- Debenay, P.J., Pages, J., Diouf, S.P., 1989. Ecological zonations of the hyperhaline estuary of the Casamance River (Senegal): Foraminifera, zooplankton and abiotic variables. *Hydrobiologia* 246: 69-82.
- Degani, G., Herbst, N.G., Ortal, R., Bromley, J.H., Levanon, D., Glazman, H., Regev, Y., 1992. Faunal relationships to abiotic factors along the River Dan in northern Israel. *Hydrobiologia* 246: 69-82.
- Delucchi, M.C. 1988. Comparison of community structure among streams with different temporal flow regimes. *Canadian Journal of Zoology* 66: 579-586.
- Delucchi, M.C. 1989. Movement patterns of invertebrates in temporary and permanent streams. *Oecologia* 78: 199-207.
- Doeg, T.J. & Milledge, G.A., 1991. Effect of experimentally increasing concentrations of suspended sediment on macroinvertebrate drift. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 42: 519-526.
- Downes, B.J., 1990. Patch dynamics and mobility of fauna in streams and other habitats. *Oikos* 59: 411-413.
- Dudgeon, D., 1992. Effects of water transfer on aquatic insects in a stream in Hong Kong. *Regulated Rivers Res. & Manag.* 7: 369-377.
- Elosegui, A. & Pozo, J., 1992. Physico-chemical characteristics of the Aguera River (Spain) during an unusual hydrological period. *Annales de Limnologie* 28: 85-96.
- Erman, A.N., 1986. Movements of self marked caddisfly larvae, *Chyranda centralis* (Trichoptera: Limnophilidae) in a Sierran spring stream, California, USA. *Freshwater Biology* 16: 455-464.
- Extence, C.A., 1981. The effect of drought on benthic invertebrate communities in a lowland river. *Hydrobiologia* 83: 217-24.
- Faber, Th., 1972. Regime and regime-related basin properties of some Dutch small rivers. Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Fernando, C.H., 1954. The possible dispersal of *Pisidium* by Corixidae. *J. Conchology*, 1: 17-19.
- Flecker, S & Feifarek, B., 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31: 131-142.
- Gallardo, A. & Prenda, J., 1994. Influence of some environmental factors on the freshwater macroinvertebrates distribution in two adjacent river basins under Mediterranean climate: I. Dipteran larvae (excepting chironomids and simuliids) as ecological indicators. *Arch. Hydrobiol.* 131: 435-447

- Garcia de Jalon, D., Montes, C., Barcelo, E., Casado, C., Menes, F., 1988. Effects of hydroelectric scheme on fluvial ecosystems within the Spanish Pyrenees. *Regulated Rivers: Research & Management*. 2: 479-492.
- Gore, J.A., 1982. Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia* 94: 183-93.
- Gray, L.J., & Fisher, S.G., 1981. Post-flood recolonisation pathways of macroinvertebrates in a channelized stream after a drought. *Ohio J. Sci.* 82: 96-102.
- Gray, L.J. & Ward, J.V., 1982. Effects of sediment releases from a reservoir on stream macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 96: 177-184.
- Grimm, B.N., 1987. Nitrogen dynamics during succession in a desert stream. *Ecology* 68: 1157-1170.
- Griswold, B.L., Edwards, C.J., Woods, L.C., 1982. Recolonisation of macroinvertebrates in a channelized stream after a drought. *Ohio J. Sci.* 82: 96-102.
- Harrison, A.D., 1966. Recolonisation of a Rhodesian stream after drought. *Arch. Hydrobiol.* 62: 405 -21.
- Hemsworth, R.J. & Brooker, M.P., 1981. Macroinvertebrate drift in the upper Wye catchment. *Hydrobiologia* 85: 145-155.
- Higler, L.W.G. & Repko, F.F., 1988. Analyse van de macrofauna van de Hierdense Beek. RIN-rapport 88/53. 71 pp.
- Hogg, I.D. & Norris, R.H. 1991. Effects of runoff from land clearing and urban development on the distribution and abundance of macroinvertebrates in pool areas of a river. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 42: 507-518.
- Hruška, J., 1992. The freshwater pearl mussel in south Bohemia: Evaluation of the effect of temperature on reproduction, growth and age structure of the population. *Arch. Hydrobiol.* 126: 181-191.
- Huston, 1979. A general hypothesis of a dynamic equilibrium model. *American Nat.* 113: 81-101.
- Hynes, H.B.N., 1958. The effect of drought on the fauna of a small mountain stream in Wales. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 13: 826-33.
- Hynes, H.B.N., 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool Univ. Press, 216 pp.
- Irvine, J.R., 1985. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1922-1927.

- Jongman, R.H.G., 1992. Riviersystemen: hoofdrol in een veranderend klimaat. *Milieu* 1992/3: 69-75.
- Jongman, R.H.G. & M.A. Souer, 1991. Landscape ecological and spatial impacts of climatic change in two areas in the Netherlands. *Earth surface processes and landforms*, 16: 639-652.
- Junk, W.J., Bayley, B.P., Sparks, E.R., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 106: 110-127.
- Kaiser, P., 1965. Über Netzbau und Strömungssinn bei den Larven der Gattung *Hydropsyche* Pict.(Ins., Trichoptera). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 50: 169-224.
- Kaitala, A., 1988. Wing muscle dimorphism: Two reproductive pathways of the waterstrider *Gerris thoracicus* in relation to habitat instability. *Oikos* 53: 222-228.
- Kaitala, A. & Dingle, H., 1992. Spatial and temporal variation in wing dimorphism of California populations of the waterstrider *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *Annals of the Entomological Society of America*. 85: 590-595.
- Kobayashi, D., Suzuki, K., Nomura, M., 1990. Diurnal fluctuation in stream flow and in specific electric conductance during drought periods. *Journal of Hydrology* 115: 105-114.
- Kownacki, A., 1985. Effect of droughts on the invertebrate communities of high mountain stream. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 2069-72.
- Ladle, M. & Bass, J.A.B., 1981. The ecology of a small chalk stream and its responses to drying during drought conditions. *Arch. Hydrobiol.* 90: 448-66.
- Ladle, M., & Ladle, R.J., 1992. Life history patterns of river invertebrates. *Hydrobiologia* 248: 31-37.
- Lewis, W.M., 1988. Primary production in the Orinoco River (Venezuela). *Ecology* 69: 679-692.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-383.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O., 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MacDonald, D.D., Valiela, D., Brown, J.S., 1988. Temporal variability of phosphorus levels in the Flathead River at the International Border (Canada, USA). *Water Pollution Research Journal of Canada* 23: 556-567.

- Mackey, A.P. 1976a. Quantitative studies on the Chironomidae (Diptera) of the rivers Thames and Kennet. I The Acors zone. Arch. Hydrobiol. 78: 240-267.
- Mackey, A.P. 1976b. Quantitative studies on the Chironomidae (Diptera) of the rivers Thames and Kennet. II The Thames flint zone. Arch. Hydrobiol. 78: 310-318.
- Mackey, A.P. 1977. Quantitative studies on the Chironomidae (Diptera) of the rivers Thames and Kennet. III The Nuphar zone. Arch. Hydrobiol. 79: 62-102.
- Majecki, J., Schot, J., Verdonschot, P.F.M., Higler, L.W.G., 1997. Influence of sand cover on mortality of *Agapetus fuscipes* larvae (Trichoptera: Glossosomatidae). Proc. 8th Internat. Symp. Trichopt. : 283-288.
- May, G., 1983. Die besiedlung des Interstitials der Mauchach, eines periodischen Baches in Muschelkalk der Baar. Diplomarbeit: 104.
- May, R.M., 1978. Factors controlling the stability and breakdown of ecosystems. In: The Breakdown and Restoration of Ecosystems. M.W. Holdgate & M.J. Woodman, Eds., Plenum Press, New York. 496 pp. :11-22.
- McArthur, V.J. & Barnes, R.J., 1985. Patterns of macroinvertebrate colonization in an intermittent Rocky Mountain stream in Utah (USA). Great Basin Naturalist 45: 117-123.
- Mc Elravy, P.E., Lamberti, A.G., Resh, H.V., 1989. Year-to-year variation in the aquatic macroinvertebrate fauna of a northern California (USA) stream. J. N. Am. Benthol. Soc. 8: 51-63.
- McLachlan, A.J., 1986. Sexual dimorphism in midges: Strategies for flight in the rain-pool dweller *Chironomus imicola* (Diptera: Chironomidae). Journal of Animal Ecology 55: 261-268.
- McLachlan, A.J., 1988. Refugia and habitat partitioning among midges (Diptera: Chironomidae) in rain pools. Ecological Entomology 13: 185-194.
- Meyerhoff, R.D. & Lind, O.T., 1987. Factors affecting the benthic community structure of a discontinuous stream. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 72: 283-296.
- Morrison, S.B.R., 1990. Recolonisation of four small streams in central Scotland following drought conditions in 1984. Hydrobiologia 208: 261-267.
- Munn, M.D., & Brunsven, M.A., 1991. Benthic macroinvertebrate communities in nonregulated and regulated waters of the Clearwater River, Idaho, USA. Regulated Rivers Res. & Manag.
- Neckles, A.H., Murkin, R.H., Cooper, A.J., 1990. Influences of seasonal flooding on macroinvertebrate abundance in wetland habitats. Freshwater Biology 23: 311-322.

- Niemi, G.J., Devore, P., Detenbeck, N., Taylor, D., Lima, A., Pastor, J., Yount, J.D., 1990. Overview of case studies on recovery of aquatic systems from disturbance. *Environmental Management* 14: 571-587.
- Nuttall, P.M., 1972. The effects of sand deposition upon the macroinvertebrate fauna of the River Camel, Cornwall. *Freshwater Biology* 2: 181-186.
- Olsson, T., & Söderström, O., 1978. Springtime migration and growth of *Parameletus chelifera* (Ephemeroptera) in a temporary stream in northern Sweden. *Oikos* 31: 284-9. S.
- Peckarsky, B.L., 1983. Biotic interactions or abiotic limitations? A model of lotic community structure. In: *Dynamics of lotic ecosystems*. Eds. Fontaine T.S., Bartell, S.M., Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan:.
- Petran, M., 1977. *Ökologische Untersuchungen an Fließgewässern über die Beziehungen zwischen Makrobenthos, Substrat und Geschiebebetrieb*. Dissertation der Rheinischen Friedrich Wilhelms Universität. Bonn.
- Petran, M. & Kothé, P., 1978. Influence of bedload transport on the macrobenthos of running waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 1867-1872.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (Eds.) 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Poff, N.L. & Ward, J.V. 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Can. J. Fish. Sci.* 46: 1805-1818.
- Pusey, J.B., & Edward, D.D.H., 1990. Structure of fish assemblages in waters of the southern acid peat flats, south-western Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41: 721-734.
- Rader, R.B. & J.V. Ward, 1989. The influence of environmental predictability/disturbance characteristics on the structure of a guild of mountain stream insects. *Oikos* 54: 107-116.
- Reice, S.R., 1985a. The impact of disturbance frequency on the structure of a lotic riffle community. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1906-1910.
- Reice, S.R., 1985b. Experimental disturbance and the maintenance of species diversity in a stream community. *Oecologia* 67: 90-97.
- Resh, V.H., 1982. Age structure alteration in a caddisfly population after habitat loss and recovery. *Oikos* 38: 280-284.

Resh, V.H., Brown, V.A., Covich, P.A., Gurtz, E.M., Li, W.H., Minshall, W.G., Reice, R.S., Sheldon, L.A., Wallace, J.B., Wissmar, C.R., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7: 433-455.

Richards, C. & Minshall, G.W., 1992. Spatial and temporal trends in stream macroinvertebrate communities: the influence of catchment disturbance. *Hydrobiologia* 241: 173-184.

Richardson, B.W., 1990. A comparison of detritus processing between permanent and intermittent headwater streams. *Journal of Freshwater Ecology* 5: 341-358.

Richardson, B.W., Taylor, B.E., Mahoney, D.L., 1990. Spatial and temporal patterns of aquatic invertebrate abundance and diversity in a temporary Carolina Bay pond (South Carolina, USA). *Bulletin of the Ecological Society of America* 71(2 suppl.): 302

Rosillon, D., 1989. The influence of abiotic factors and density-dependent mechanisms on between-year variations in a stream invertebrate community. *Hydrobiologia* 179: 25-38.

Sagar, P.M., 1983. Invertebrate recolonization of previously dry channels in the Rakaia River. *N.Z.J. Mar. Freshwat. Sci.* 17: 377-86.

Scarsbrook, M.R. & Townsend, C.R., 1993. Stream community structure in relation to spatial and temporal variation: a habitat templet study of two contrasting New Zealand streams. *Freshwater Biology* 29: 395-410.

Schellenberg, T. & Zah, R., 1994. Der Einfluss von Austrocknung und Niedrigwasser auf benthische Organismen, Habitatsbedingungen und Prozesse in Fliessgewässern. *Literaturreview. EAWAG, Dübendorf.*

Scrimgeour, G.J. & Winterborn, M.J., 1989. Effects of floods on epilithon and benthic macroinvertebrate populations in an unstable New Zealand river. *Hydrobiologia* 171: 33-44.

Scullion, J. & Sinton, A., 1983. Effects of artificial freshets on substratum composition, benthic invertebrate fauna and invertebrate drift in two impounded rivers in Mid-Wales. *Hydrobiologia* 107: 261-269.

Sedell, R.J., Reeves, H.G., Hauer, R.F., Stanford, A.J., Hawkins P.C., 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: Modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management* 14: 711-724.

Smith, W.R.E. & Pearson, G.R., 1987. The macroinvertebrate communities of temporary pools in an intermittent stream in tropical Queensland (Australia). *Hydrobiologia* 150: 45-62.

Sommerhäuser, M. 1994. Sommertrockene Fließgewässer des Niederrheinischen Tieflandes – Hydrologie, Physikochemie und Anpassungsstrategien ausgewählter Arten. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Limnologie (Hamburg 1994).

Southwood, T.R., 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.

Statzner, B., 1981. The relation between “hydraulic stress” and micridistribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water system, Schierenseebrooks (North Germany), *Arch. Hydrobiol.* 91: 192-218.

Statzner, B. & Higler, B., 1985. Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1038-1044.

Tate, M.C., 1990. Patterns and controls of nitrogen in tall grass prairie streams. *Ecology* 71: 2007-2018.

Tate, M.C. & Gurtz, E.M. 1986. Comparisons of mass loss, nutrients, and invertebrates associated with elm leaf litter decomposition in perennial and intermittent reaches of tallgrass prairie streams. *Southwestern Naturalist* 31: 511-520.

Tolkamp, H.H., 1980. Organism-substrate relationships in lowland streams. Thesis, Pudoc, Wageningen.

Towns, D.R., 1985. Limnological characteristics of a South Australian intermittent stream, Brown Hill Creek. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 821-838.

Townsend, R.C., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36-50.

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G., 1976. Field experiments on the drifting, colonisation and continuous redistribution of stream benthos. *J. anim. Ecol.* 45: 759-772.

Ulfstrand, S., 1967. Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos* 18: 293-310.

Van der Hoek, F.W., & Cuppen, M.J.G., 1989. Life cycle and growth of *Trichostegia minor* (Curtis) in temporary woodland pools (Trichoptera: Phryganeidae). *Hydrobiological Bulletin* 23: 161-168.

Van der Vlies, M.A.W.B., 1994. Drift. The effect of peak discharges as physical disturbances on the macroinvertebrate community of lowland streams. A literature study. IBN-DLO, Wageningen.

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 370-377.

Verdonschot , P.F.M., (red.) 1995. Beken stromen. Leidraad voor ecologisch beekherstel. WEW-06, STOWA 95-03 Utrecht.

Walton, O.E. et al., 1977. The effects of density, sediment particle size and velocity on drift of *Acroneuria abnormis* (Plecoptera). *Oikos* 28: 291-298.

Ward, J.V. & Stanford, J.A. 1983a. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: *Dynamics of lotic ecosystems*. Eds. Fontaine T.S. & Bartell, S.M., Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan: 29-43.

Ward, J.V. & Stanford, J.A. 1983b. The intermediate-disturbance hypothesis: An explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. *Dynamics of lotic ecosystems*. Eds. Fontaine T.S. & Bartell, S.M., Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan: 347-356.

Wiggins, G.B., 1973. A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Life Sci. Contr., R. Ont. Mus.*, 88: 1-28.

Williams, D.D., 1987. *The ecology of temporary waters*. : 215 pages.

Williams, D.D. & Hynes, H.B.N., 1976. The ecology of temporary streams I. The fauna of two Canadian streams. *Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 61: 761-87.

Williams, D.D. & Hynes, H.B.N., 1977. The ecology of temporary streams II. General remarks on temporary streams. *Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 62: 53-61.

Wright, J.F., 1992. Spatial and temporal occurrence of invertebrates in a chalk stream, Berkshire, England. *Hydrobiologia* 248: 11-30.

Wright, J.F., Hiley, P., Cooling, D.A., Cameron, A.C., Wigham, M.E., 1983. The invertebrate fauna of a small chalk stream in Berkshire, England, and the effect of intermittent flow. *Arch. Hydrobiol.* 99: 176-99.

Yount, J.D. & Niemi, G.J., 1990. Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance - a narrative review of case studies. *Environmental Management* 14: 547-569.

