



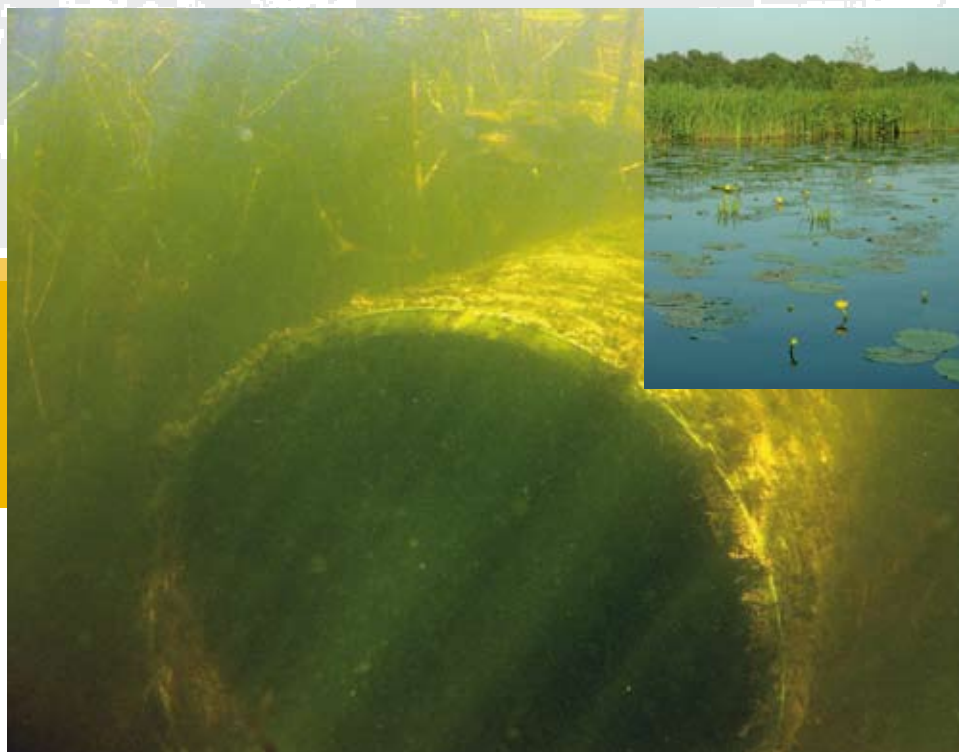
ALTErrA

WAGENINGEN UR

# Dispersie van macrofauna door duikers

Resultaten van een veldmeting

Karin Didden



Alterra-rapport 1834, ISSN 1566-7197



Dispersie van macrofauna door duikers



# **Dispersie van macrofauna door duikers**

**Resultaten van een veldmeting**

**Karin Didderen**

**Alterra-rapport 1834**

**Alterra, Wageningen, 2009**

## REFERAAT

Didderen, K., 2008. *Dispersie van macrofauna door duikers; resultaten van een veldmeting*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1834. 56 blz.; 18 fig.; 10 tab.; 28 ref.

Binnen het project 'Dispersie van aquatische organismen' is onderzoek gedaan naar het dispersievermogen van macrofauna doelsoorten, ten behoeve van het voorspellen van de kans op terugkeer na het uitvoeren van herstelmaatregelen. In petgaten in een Natura 2000 gebied is gemeten of duikers een barrière opleveren voor de dispersie van verschillende groepen van aquatische macrofauna bij het bereiken van een nieuw habitat. Uit het onderzoek blijkt dat duikers een barrière vormen voor verschillende families van aquatische organismen. Verder komt ook duidelijk naar voren dat er meer passieve dan actieve dispersie door duikers plaatsvindt en dat stroming zowel in richting als kwantiteit zelfs in stilstaande wateren zeer belangrijk is als sturende factor bij de dispersie van aquatische organismen.

Trefwoorden: aquatisch, barrière, dispersie, duiker, herstelmaatregelen, macrofauna

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van [www.terra.wur.nl](http://www.terra.wur.nl) (ga naar 'Alterra-rapporten'). Alterra verstrekt geen gedrukte exemplaren van rapporten. Gedrukte exemplaren zijn verkrijgbaar via een externe leverancier. Kijk hiervoor op [www.boomblad.nl/rapportenservice](http://www.boomblad.nl/rapportenservice).

© 2009 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: [info.terra@wur.nl](mailto:info.terra@wur.nl)

Niets uit deze uitgave mag worden veevoudigd 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

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Achtergrond	11
1.2 Dispersie	11
1.3 Duikers als dispersiebarrière	12
1.4 Doelstelling	13
1.5 Leeswijzer	13
2 Materiaal en methode	15
2.1 Gebiedsbeschrijving	15
2.2 Duikers	16
2.3 Dispersiemetingen	16
2.3.1 Passieve dispersie door een duiker middels drift	17
2.3.2 Actieve dispersie door een duiker middels zwemmen, kruipen of lopen	17
2.3.3 Passieve dispersie door de lucht middels wind of een andere vector	18
2.4 Macrofauna in petgaten	18
2.5 Abiotiek	18
2.6 Doelsoorten, Rode lijst-soorten en KRW indicatoren	19
2.7 Statistische analyses macrofaunadata	19
2.7.1 Effect van locatie	21
2.7.2 Aantal families en individuen	21
2.7.3 Effect van tijdsinterval	21
2.7.4 Multivariate analyse	21
2.7.5 Verschil tussen passieve en actieve dispersie door de duiker	22
2.7.6 Gecorrigeerde dispersiesnelheid per familie	23
3 Resultaten	25
3.1 Overzicht	25
3.2 Abiotiek	26
3.3 Welke taxa verspreiden zich door een duiker?	27
3.3.1 Multivariate analyse	29
3.4 Welke taxa verspreiden zich niet door een duiker?	29
3.5 Neemt de mate van laterale dispersie toe met een toenemende tijdsduur?	31
3.6 Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de dispersiewijze?	32
3.6.1 Passieve dispersie	32
3.6.2 Actieve dispersie	33
3.6.3 Passieve dispersie door de lucht	34
3.6.4 Verschil tussen passieve en actieve dispersie door een duiker	34
3.6.5 Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de familie en daarbij behorende ecologische kenmerken?	35

3.7	In hoeverre fungeren duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten?	38
3.7.1	Doelsoorten, Rode lijst-soorten en KRW indicatoren	38
3.7.2	Uitspraken dispersievermogen doelsoorten op familieniveau	39
4	Discussie	41
4.1	Snelle en langzame dispersie	42
4.2	Dispersie in de tijd	42
4.3	Meer passieve dan actieve dispersie	42
4.4	Dispersie van doelsoorten van nationaal natuurbeleid	42
4.5	Het belang van (kunstmatige) stroming in stilstaande wateren	43
4.6	Duikers een barrière voor aquatische organismen	44
4.7	Waterverbindingen als instrument in natuurgebieden	44
	Literatuur	47
	<b><i>Bijlagen</i></b>	
1	Onderzochte macrofauna families	49
2	Dispersievermogen per familie	51
3	Dispersievermogen (doel)soorten	55

## Woord vooraf

Dit rapport vormt een onderdeel van het project 'Dispersie van aquatische organismen'. Dit project is uitgevoerd in opdracht van het ministerie van LNV, als Beleidsondersteunend Onderzoek in het cluster Ecologische Hoofdstructuur, thema Ecologische doelen en maatlatten waterbeheer (BO-02-007). Het project heeft als doelstelling het dispersievermogen van doelsoorten te voorspellen ten behoeve van de kans op terugkeer na het uitvoeren van herstelmaatregelen. Het project is daarmee gericht op de verbetering van de effectiviteit van herstelmaatregelen in relatie tot natuurdoelen.

Binnen dit project is allereerst een literatuurstudie uitgevoerd, waarin een overzicht is gegeven hoe aquatische organismen zich kunnen verspreiden (Nijboer & Verdonschot 2006). Daarna is, middels een veldstudie, de rol van dispersie van aquatische organismen bij de kolonisatie van nieuw gegraven petgaten in Natura 2000 gebied de Wieden onderzocht (Didderen 2007). Voorts is in een proefopstelling met aquaria onderzocht welke barrières macrofaunasoorten ondervinden bij hun verspreiding door een duiker (Didderen et al. 2008).

In het huidige onderzoek is voor petgaten in een Natura 2000 gebied gemeten in hoeverre een duiker optreedt als barrière voor de dispersie van verschillende groepen van aquatische macrofauna. Uit het onderzoek blijkt dat duikers een barrière vormen voor verschillende families van aquatische organismen. Enerzijds zijn dit families die zich ook op andere wijze verspreiden, zoals sommige haften die een nieuw petgat in een adult stadium ook vliegend kunnen bereiken, anderzijds zijn dit taxa die zich alleen via water kunnen verspreiden, waarbij de duiker de grens van het dispersievermogen bepaalt. Verder komt ook duidelijk naar voren dat er meer passieve dispersie dan actieve dispersie door duikers plaatsvindt, waarbij stroming zowel in richting als kwantiteit daarom zelfs in stilstaande wateren zeer belangrijk blijkt te zijn als sturende factor van de dispersie van aquatische organismen.

Via deze weg willen we iedereen bedanken die medewerking heeft verleend aan dit onderzoek, Dorine Dekkers en Agata Siedlecka, Rink Wiggers, Ralf Verdonschot, Piet Verdonschot (Alterra Wageningen UR), Bart de Haan, Paul Verbij (Vereniging Natuurmonumenten) en iedereen die aan dit rapport heeft bijgedragen.





## Samenvatting

Ecologisch herstel van oppervlaktewateren blijft, ook na langere tijd en na het nemen van een groot aantal verschillende maatregelen, vaak uit. Een goede waterkwaliteit en de aanwezigheid van de juiste habitats voor het voorkomen van indicator- en doelsoorten blijkt onvoldoende: in een deel van de gevallen keren de gewenste soorten niet of slechts voor een deel terug. De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in de capaciteit van soorten om de afstand naar een hersteld oppervlaktewater te overbruggen.

Om een hersteld oppervlaktewater te koloniseren dienen organismen vanuit een bestaand waterlichaam het nieuwe habitat in de eerste plaats te bereiken. Dit kan passief, door bijvoorbeeld stroming tussen locaties, of actief, door de beweging van organismen zelf. Ondanks de verschillende mogelijkheden van dispersie kunnen er barrières optreden die de verspreiding van bepaalde organismen naar herstelde of nieuwe oppervlaktewateren voorkomen of vertragen. Aquatische organismen kunnen tijdens de verspreiding te maken krijgen met natuurlijke barrières, bijvoorbeeld een stuk land tussen twee waterlichamen, en met kunstmatige barrières, zoals bodemvallen, stuwen, vispassages en duikers. Van het effect van natuurlijke- en kunstmatige barrières op dispersie van aquatische macrofauna is weinig bekend.

In het huidige onderzoek is de werkelijke laterale dispersie door een duiker gemeten in petgaten in een Natura 2000 gebied. Daarbij is onderzocht in hoeverre een duiker optreedt als barrière voor de dispersie van verschillende groepen van aquatische macrofauna. Daartoe zijn de volgende deelvragen gesteld:

1. Welke taxa verspreiden zich door een duiker?
2. Welke taxa verspreiden zich niet door een duiker?
3. Neemt de mate van laterale dispersie toe met een toenemende tijdsduur?
4. Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de dispersiewijze? Waarbij de volgende dispersiewijzen vergeleken zijn:
  - a. Passieve dispersie door een duiker middels drift;
  - b. Actieve dispersie door een duiker middels zwemmen, kruipen of lopen;
  - c. Passieve dispersie door de lucht middels wind of een andere vector.
5. Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de familie en daarbij behorende ecologische kenmerken?
6. In hoeverre werken duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten van natuurbeleid?

Er is gebruik gemaakt van fuiken om de dispersie te meten. Daarnaast zijn abiotische metingen uitgevoerd en zijn macrofauna netmonsters uit de petgaten gebruikt als representatieve monsters van de bronpopulaties.

Er blijkt een duidelijk verschil te zijn tussen families in hoeverre ze in staat zijn om zich door een duiker te verplaatsen, als ook de wijze waarop ze dispergeren (passief of actief). Verder blijkt uit het onderzoek dat het aantal families dat disperseert,

toeneemt naarmate langer wordt gemeten. Snelle dispersie is gemeten voor Chironomidae (vedermuggen) en Caenidae (haften). Daarnaast zijn Hydrodromidae (mijten), Polycentropodidae (kokerjuffers), Mysidae (aasgarnalen), Aturidae (mijten) en Chaoboridae (spookmuggen) families die verhoudingsgewijs veel dispergeren. Voor de overige families geldt dat de duiker als een barrière werkt bij hun dispersie. Zoals uit eerder onderzoek is gebleken, zijn verbeteringen in de dispersiemogelijkheden voor aquatische organismen te behalen wanneer bij het ontwerp van een duiker rekening wordt gehouden met de eisen van (doel)soorten.

De waterverplaatsing, van het ene waterlichaam naar het andere, blijkt zo groot te zijn, dat er in duikers doorgaans hoge stroomsnelheden worden gemeten. Bovendien speelt passieve dispersie een aanzienlijk grotere rol speelt dan actieve dispersie voor de verspreiding van aquatische organismen. Gezien het belang van passieve dispersie voor aquatische organismen in stilstaande wateren, is stroming, zowel in richting als kwantiteit, een sturende factor van het dispersievermogen van aquatische organismen. Peilbeheer, en de daaraan gekoppelde stroming, is nog niet eerder in verband gebracht met het dispersievermogen van aquatische macrofauna in stilstaande wateren. Onderzoek naar het belang en stuurvermogen van deze factor zou de effectiviteit van herstelmaatregelen kunnen vergroten. De wijze waarop waterverbindingen worden aangelegd als ook de wijze waarop de stroming in stilstaande wateren wordt gereguleerd, kan van belang zijn voor het dispersievermogen van de te ontwikkelen fauna, als ook de natuurdoelen in een gebied. Omdat zowel de aanleg van de duiker als de stroming in de petgaten kunstmatig is, wordt duidelijk dat de invloed van de mens een belangrijke factor is bij de dispersie van aquatische organismen in een Natura 2000 gebied.

# 1 Inleiding

## 1.1 Achtergrond

Ecologisch herstel van oppervlaktewateren blijft, ook na langere tijd en na het nemen van een groot aantal verschillende maatregelen, vaak uit (Verdonschot 1995, Nijboer 2004). In sommige herstelprojecten wordt een goede waterkwaliteit gerealiseerd en zijn de juiste habitats voor het voorkomen van indicator- en doelsoorten aanwezig. Desondanks blijkt in een deel van de gevallen dat de gewenste soorten niet of slechts voor een deel terugkeren (Bond & Lake 2003, Beltman et al. 2005, Roni et al. 2008). Verschillende factoren die in het verleden geïdentificeerd zijn als oorzaken van teleurstellende resultaten van herstelmaatregelen zijn (Bond & Lake 2003):

- Grootschalige of langdurige processen (bijvoorbeeld extreme weersomstandigheden of klimaatsverandering);
- Ongeschikte schaal waarop herstelmaatregelen plaatsvinden;
- Introductie van soorten;
- Barrières voor soorten bij herkolonisatie.

Deze laatste oorzaak is nader onderzocht in het project 'Dispersie van aquatische organismen', waarbij het dispersievermogen van aquatische organismen is onderzocht ten behoeve van het voorspellen van de kans op terugkeer na het uitvoeren van herstelmaatregelen. In voorgaande jaren is een literatuuronderzoek verkregen van de verspreidingsmogelijkheden van aquatische organismen (Nijboer & Verdonschot 2006) en is de rol van isolatie en dispersie van aquatische organismen bij het koloniseren van nieuw gegraven petgaten in een Natura 2000-gebied onderzocht (Didderen 2007). Daarnaast is in een proefopstelling met aquaria onderzocht, welke barrières macrofaunasoorten ondervinden bij hun verspreiding door een duiker (Didderen et al. 2008).

## 1.2 Dispersie

De mogelijkheden die soorten hebben om de afstand van de dichtstbijzijnde populatie naar het herstelde oppervlaktewater te overbruggen, is afhankelijk van verschillende factoren. Om een hersteld oppervlaktewater te koloniseren dienen aquatische soorten door dispersie het water in de eerste plaats te bereiken. Er zijn verschillende definities van dispersie. In dit onderzoek is de definitie van Bohonak & Jenkins (2003) gehanteerd, waarin onder dispersie 'de beweging van individuen over populatiegrenzen' wordt verstaan. Met deze definitie is verplaatsing van soorten waarbij geen nieuwe habitats worden bereikt, uitgesloten.

De verschillende manieren van natuurlijke dispersie kunnen in twee hoofdgroepen worden opgedeeld:

1. *Passieve dispersie*: als organismen passief worden verplaatst door stroming tussen locaties, ook wel drift genoemd (Bilton et al. 2001). Andere voorbeelden zijn

transport via watervogels (Darwin 1859, Wesseling et al. 1999), of passieve dispersie via de lucht, hetgeen is waargenomen voor bijvoorbeeld zooplankton (Vanschoenwinkel et al. 2008), cysten van Oligochaeta (Chekanovskaya 1962) en vissen in extreme weersomstandigheden (Bajkov 1949);

2. *Actieve dispersie*: actieve migratie door bijvoorbeeld zwemmen (Williams 1977), kruipen over land (Kerney 1999) of vliegen naar een nieuwe habitat (Blakely et al 2006).

Daarnaast is een derde, onnatuurlijke, wijze dispersie 'met behulp van de mens'; op directe wijze via gerichte introductie, maar ook passief, bijvoorbeeld doordat organismen zich vastklampen aan een boot. Dispersie van organismen kan in verschillende levensstadia plaatsvinden. Daarnaast is de dispersiecapaciteit soortspecifiek en hangt onder andere af van een combinatie van levensstadium, dispersieroute en seizoen (Nijboer & Verdonschot 2006).

Een andere wijze waarop dispersie van aquatische organismen kan worden ingedeeld is gebaseerd op de dispersierichting:

- *Longitudinale dispersie* is dispersie in de lengterichting binnen een waterlichaam, bijvoorbeeld stroomop- of afwaarts in een beek;
- *Laterale dispersie* is zijwaartse dispersie naar een ander waterlichaam, bijvoorbeeld van de ene beek naar een andere.

### 1.3 Duikers als dispersiebarrière

Ondanks de verschillende mogelijkheden van dispersie kunnen er barrières optreden, die de verspreiding van bepaalde organismen naar herstelde oppervlaktewateren verhinderen. Barrières kunnen hierbij worden onderverdeeld in natuurlijke barrières, zoals een stuk land of stroming tussen twee wateren, en kunstmatige barrières: waarbij gedacht kan worden aan bodemvallen, stuwen, vispassages en duikers (Pechlaner 1986). In zowel stilstaande als stromende wateren zijn duikers veel gebruikte objecten om het water onder een stuk land, een weg, een spoorlijn of een ander water door te leiden. Er zijn verscheidene onderzoeken uitgevoerd naar de barrièrewerking van duikers op vissen, waarbij kenmerken van duikers als lichtdonker (Kay & Lewis 1970, Rogers & Cane 1979), diameter (Driessen & Van der Meer 1981), lengte (Bless 1985) en stroming (McGrath 1985) effect blijken te hebben op het dispersievermogen van vissen. Van het effect van duikers op dispersie van macrofauna is echter weinig bekend. Enkele studies uit Nieuw Zeeland en Frans Polynesië laten zien dat duikers in stromende wateren een barrière vormen voor stroomopwaartse migratie van aquatische macrofauna, zowel in water als in de lucht (Blakely et al 2006.). Duikers zijn hiermee een barrière voor longitudinale dispersie.

Voor aquatische macrofauna in Nederlandse stilstaande wateren is niet bekend of duikers een barrière opwerpen voor dispersie. Er is wel schaarse informatie beschikbaar over dispersiewijzen en de strategieën die aquatische organismen gebruiken bij hun verspreiding (bijvoorbeeld Verberk et al. 2008). Vaak blijkt echter dat van organismen slechts informatie beschikbaar is over de dispersie *potentie* van

een soort, welke vaak sterk verschilt van de *werkelijke* dispersie die waargenomen wordt (Bohonak et al. 2003).

## 1.4 Doelstelling

Om te onderzoeken welke factoren barrières opwerpen voor dispersie van aquatische organismen, is in dit onderzoek de *werkelijke* dispersie van aquatische macrofauna door duikers gemeten. Daarnaast is de barrièrewerking van duikers bij de dispersie gekwantificeerd.

Het onderzoek heeft als doelstelling het bepalen van de *werkelijke* laterale dispersie van verschillende groepen aquatische macrofauna en het kwantificeren van de barrièrewerking van een duiker bij deze laterale dispersie. Daartoe zijn de volgende deelvragen gesteld:

1. Welke taxa verspreiden zich door een duiker?
2. Welke taxa verspreiden zich niet door een duiker?
3. Neemt de mate van laterale dispersie toe met een toenemende tijdsduur?
4. Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de dispersiewijze? Daarbij zijn de volgende dispersiewijzen vergeleken:
  - i. Passieve dispersie door een duiker middels drift;
  - ii. Actieve dispersie door een duiker middels zwemmen, kruipen of lopen;
  - iii. Passieve dispersie door de lucht middels wind of een andere vector.
5. Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de familie en daarbij behorende ecologische kenmerken?
6. In hoeverre dien duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten?

## 1.5 Leeswijzer

In hoofdstuk 2 is de opzet van het onderzoek beschreven, met een gebiedsbeschrijving, de gebruikte meetopstelling en de wijze waarop de veldmetingen en analyses hebben plaatsgevonden. In hoofdstuk 3 zijn de resultaten van de veldmetingen besproken. Tenslotte zijn in hoofdstuk 4 de resultaten bediscussieerd en aanbevelingen beschreven.



## 2 Materiaal en methode

### 2.1 Gebiedsbeschrijving

Het Natura 2000-gebied de Wieden ligt in de provincies Overijssel en Flevoland en bestaat uit een uitgestrekt laagveenmoeras met meren en kanalen met daartussen natte graslanden, natte heiden, trilvenen, galigaanmoerassen, rietlanden en moerasbossen. Het gebied is een restant van het laagveengebied dat zich ooit van Zwolle tot ver in Friesland uitstreckte. Een groot deel bestaat uit uitgeveende petgaten. Door vervening en afslag zijn grote meren ontstaan. Alle successiestadia van open water tot en met moerasheide en veenbos zijn aanwezig. Om deze heterogeniteit aan successiestadia, en de daaraan gekoppelde biodiversiteit en natuurwaarden te behouden worden in het gebied veel herstelmaatregelen uitgevoerd, zoals het maaien, schrapen en plaggen van hooi- en rietlanden, het schonen en baggeren van watergangen, het kappen van bos en het graven van nieuwe sloten en petgaten. Een voorbeeld van nieuw gegraven petgaten is het complex van de 'Botergaten'. Hier zijn in de jaren 1985-1992 vijf petgaten gegraven en in 2001 4 tussenliggende petgaten (Figuur 1).



*Figuur 1. Ligging van de 'Botergaten'. a Petgaten gegraven in de periode 1985-92, b petgaten gegraven in 2001. Gele verbindingstrepjes geven de ligging van de duikers met hun bijbehorende nummer weer. Foto: Google maps, Digitalglobe, Aerodata International Surveys.*



## 2.2 Duikers

De nieuwste petgaten zijn verbonden met een ander waterlichaam door middel van een PVC duiker (Figuur 1, getallen 1-4). Deze PVC buizen met een doorsnede van 30 centimeter hebben een lengte tussen de 5.6 en 6.8 meter, lopen onder een rib door en zijn tevens de enige waterverbindingen tussen de nieuwe petgaten en de rest van het gebied. De duikers zijn niet-afsluitbaar. In het water, bij de in- en uitstroomopeningen van de duikers, groeien verschillende waterplanten.

## 2.3 Dispersiemetingen

De laterale dispersie tussen twee petgaten is voor drie verschillende dispersiewijzen nader onderzocht, te weten:

1. Passieve dispersie door een duiker middels drift,
2. Actieve dispersie door een duiker middels zwemmen, kruipen of lopen,
3. Passieve dispersie door de lucht middels wind of een andere vector.

De vangsten hebben steeds plaatsgevonden met dezelfde tijdsintervallen (Tabel 1) en op dezelfde locaties (Tabel 2).

Tabel 1. Tijdstippen en tijdsintervallen waarop dispersiemetingen zijn verricht.

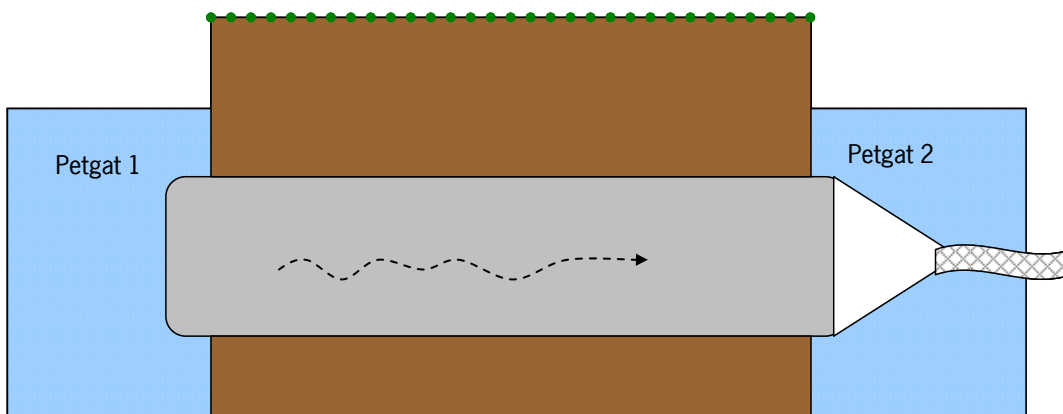
T	interval	meetijd	tijdstip
T0			19:00-21:00
T1	12	12	7:00-9:00
T2	12	24	19:00-21:00
T3	24	48	19:00-21:00
T4	24	72	19:00-21:00
T5	24	96	19:00-21:00
T6	60	156	7:00-9:00

Tabel 2. Verschillende locaties per dispersiewijze en netmonsters. Buis is een indicatie voor de duiker (buis 1-4), WZ en OZ indiceren respectievelijk de west- en oostzijde van de duiker.

netmonster	dispersie via lucht	passieve dispersie	actieve dispersie
1 PETGATB1OZ	B1	BUIS1OZ	BUIS1OZ
2 PETGATB1WZ	B2	BUIS1WZ	BUIS1WZ
3 PETGATB2OZ	B3	BUIS2OZ	BUIS2OZ
4 PETGATB2WZ	B4	BUIS2WZ	BUIS2WZ
5 PETGATB3OZ		BUIS3OZ	BUIS3OZ
6 PETGATB3WZ=PETGAT B4OZ		BUIS3WZ	BUIS3WZ
7		BUIS4OZ	BUIS4OZ
8 PETGATB4WZ		BUIS4WZ	BUIS4WZ

### 2.3.1 Passieve dispersie door een duiker middels drift

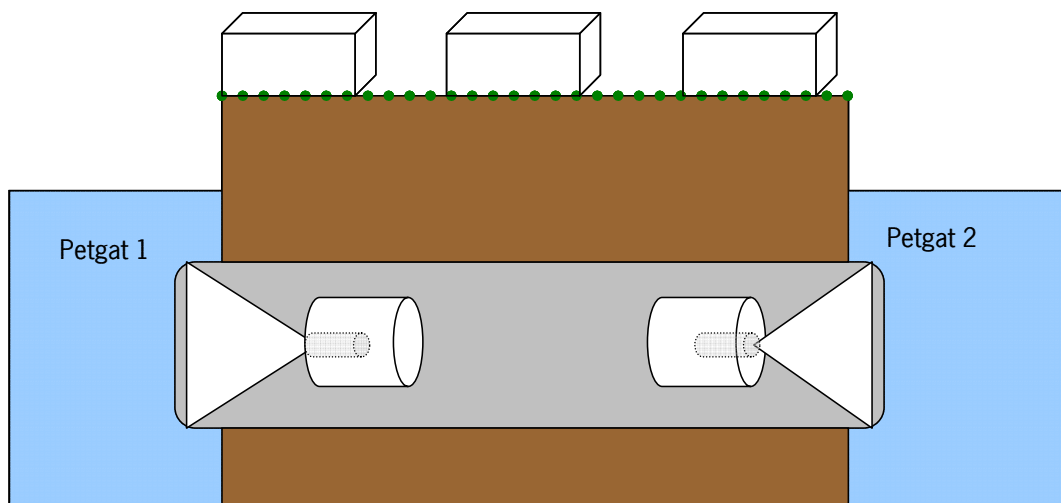
Een fuik met aan het uiteinde een net is geplaatst in de uitstroomopening van de duiker (Figuur 2). De richting en sterkte van de stroming is gemeten met een stroomsnelheidsmeter. Deze meting is steeds herhaald voor- en nadat de fuik is geplaatst. Aangezien de stromingsrichting, waarschijnlijk door peilwisselingen, vaak wisselde, is de fuik consequent geplaatst aan de kant waar zich op het moment van inzetten de uitstroomopening bevond. Bij elk meetmoment is het net dichtgebonden, waarna de fuik in zijn geheel is opgehaald. Het net is in zijn geheel in 70% ethanol geconserveerd. In het laboratorium zijn de netten vervolgens uitgespoeld.



Figuur 2. Fuikvangst van passieve dispersie middels drift. De pijl geeft de stromingsrichting aan. De fuik is met wit aangeduid en het gearceerde gedeelte is een schematische weergave van het net.

### 2.3.2 Actieve dispersie door een duiker middels zwemmen, kruipen of lopen

In de beide openingen van de duiker zijn fuiken geplaatst. De fuiken sloten de gehele opening van de duiker af. Elke fuik bestond uit een trechter die in een fles geplaatst was. De trechter liep door in de fles, waardoor macrofauna gemakkelijk naar binnen kon lopen of zwemmen, maar niet naar buiten kon (Figuur 3). De flessen zijn gevuld met gefilterd water uit het petgat (maaswijdte filter 100  $\mu\text{m}$ ). Bij elk vangstmoment is er een kurk in de trechter geplaatst, waarna de fuik in zijn geheel is opgehaald. De flessen zijn vervangen door nieuwe flessen en in hun geheel mee terug genomen naar het laboratorium.



*Figuur 3. Fuikevangst van actieve dispersie middels zwemmen, kruipen of lopen en emmers waarmee de dispersie door de lucht is gemeten. Vierkante structuren zijn schematische weergaven van emmers, de overige witte structuren de fuik, bestaande uit een trechter die uitmondt in een fles.*

### 2.3.3 Passieve dispersie door de lucht middels wind of een andere vector

Op elke rib, het stuk land tussen twee petgaten, zijn ter hoogte van de duiker 3 emmers geplaatst (Figuur 3). Deze emmers zijn gevuld met gefilterd water uit de petgaten en hadden als doel aquatische organismen die zich door de lucht verplaatsen te vangen. Na elk tijdsinterval is het water over een 100  $\mu\text{m}$  filter gespoeld. Het materiaal aanwezig in het filter is vervolgens geconserveerd in 70% ethanol.

## 2.4 Macrofauna in petgaten

Om inzicht te krijgen in de macrofaunagemeenschap in het petgat van herkomst, zijn representatieve netmonsters van de petgaten genomen. Deze gemeenschappen worden gezien als de bronpopulaties voor dispersie door de duikers en door de lucht. In 7 petgaten die grenzen aan een duiker zijn standaard netmonsters (25x 25 cm, maaswijdte 500  $\mu\text{m}$ , totale lengte monster 3 m) genomen waarbij alle aanwezige habitats zijn bemonsterd. De monsters zijn levend uitgezocht en geconserveerd in 70% ethanol, formaline (Oligochaeta) en Koenike oplossing (Hydracarina).

## 2.5 Abiotiek

Om meer inzicht te krijgen in de waarden van bepaalde biotische en abiotische factoren in de loop van het experiment, zijn additionele metingen verricht aan deze factoren:

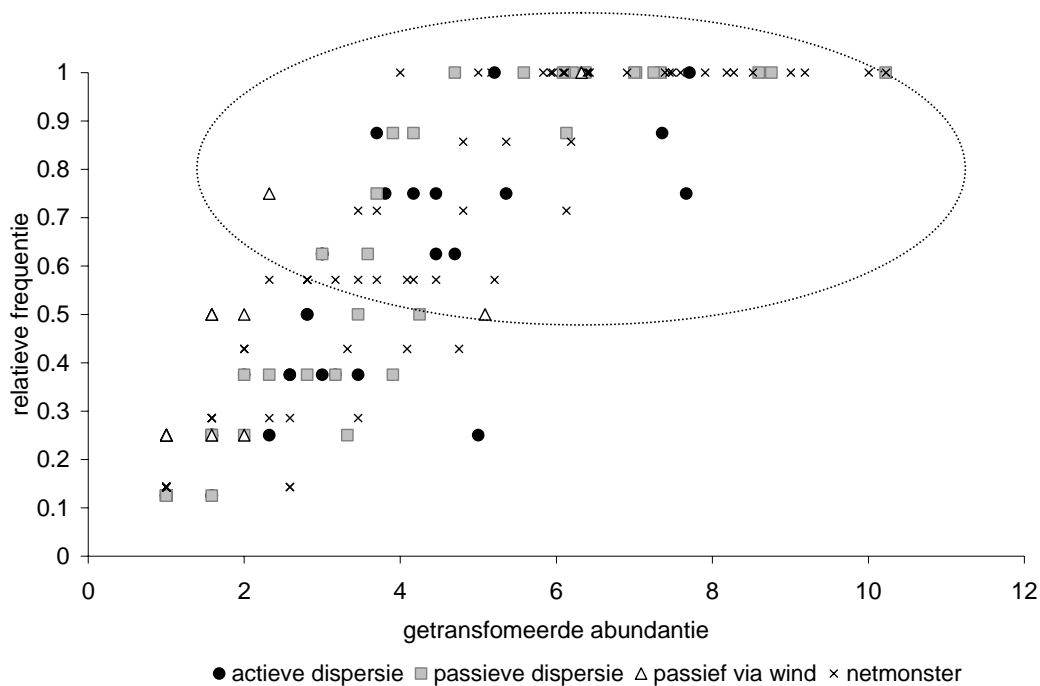
- pH
- EGV
- Stroomsnelheid
- Zuurstofconcentratie

pH en EGV zijn eenmalig gemeten in alle bemonsterde petgaten. Stroomsnelheden zijn aan beide kanten van de duiker gemeten, waarbij de stroomsnelheid aan de onderkant, middenzijde en bovenkant van de duiker zijn gemeten met 3 herhalingen per keer. Tevens is telkens de richting van de stroming genoteerd. Zuurstofconcentraties zijn gemeten in de fuik, in de duiker en in het waterlichaam voor de opening van de duiker. Alle zuurstofmetingen zijn 2 keer herhaald, met 3 herhalingen per keer.

## 2.6 Doelsoorten, Rode lijst-soorten en KRW indicatoren

Doelsoorten zijn overgenomen uit het Handboek Natuurdoeltypen (Bal et al. 2001), KRW indicatoren uit de referenties en maatlatten voor het watertype M25 van de KRW (Van der Molen en Pot 2004) en de rode lijst soorten uit de Rode lijst (LNV 2004).

## 2.7 Statistische analyses macrofaunadata



Figuur 4. Relatieve frequentie van voorkomen en getransformeerde abundanties van verschillende families binnen verschillende dispersiemethoden of petgaten. Ellips indiceert de boek waaruit de 10 belangrijkste families per dispersiemethode zijn geselecteerd.

Alle parametrische toetsen zijn uitgevoerd met SPSS 15.0 voor Windows en multivariate analyses zijn uitgevoerd naar methode van Van den Brink en Ter Braak (1998, 1999) met behulp van het programma CANOCO 4.51 for Windows (Ter Braak & Smilauer 2003). Er is gebruik gemaakt van  $\text{Log}_2(x+1)$  transformatie (Preston 1962) in alle analyses waarbij abundanties gebruikt zijn. Voor alle analyses zijn de metingen van één locatie samengevoegd tot één meting per locatie, behalve

wanneer het effect van tijdsinterval of locatie is onderzocht. Bij de meest voorkomende taxa per dispersiewijze (Tabel 4) is rekening gehouden met zowel de relatieve frequentie van voorkomen als de getransformeerde abundanties in de monsters (Figuur 4). De meest voorkomende taxa kenmerken zich door een hoge relatieve frequentie, gecombineerd met hoge getransformeerde abundanties en komen rechtsboven in de figuur voor.

Tabel 3. *Overzicht van deelvragen en gebruikte toetsen in dit rapport.*

<b>vraag</b>	<b>toets</b>	<b>paragraaf</b>
<b>abiotiek</b>		<b>3.2</b>
Is er een verschil in zuurstof concentraties fuik-duiker-waterlichaam	ANOVA	
Is er een relatie tussen de zuurstofconcentratie en temperatuur	regressie	
<b>taxa die zich wel verspreiden</b>		<b>3.3</b>
Wat zijn de 10 meest voorkomende families in de petgaten	selectie	
Wat zijn de 10 meest voorkomende families per dispersiewijze	selectie	
Is het aantal families/individuen dat zich door een duiker verspreid gekoppeld aan het aantal families/individuen in het petgat van herkomst?	regressie	
Welke taxa dispergeren meer dan andere?	RDA	
<b>taxa die zich niet verspreiden</b>		<b>3.4</b>
Welke taxa dispergeren niet?	selectie	
Welke taxa ondervinden grote barrièrewerking?	RDA	
<b>tijdsduur</b>		<b>3.5</b>
Neemt de mate van dispersie toe met toenemende tijdsduur?	rmANOVA	
<b>passieve dispersie</b>		<b>3.6.1</b>
Is er een effect van locatie op de losse passieve dispersiemetingen?	RDA	
Is er een effect van tijdsduur op de losse passieve dispersiemetingen?	RDA	
Is er een verschil in het aantal families/individuen dat passief disperseert en het aantal families/individuen in het petgat van herkomst?	ANOVA	
Is er een effect van totale tijdsduur op de samengevoegde dispersiemetingen per locatie?	RDA	
Welke families maken meer of minder gebruik van passieve dispersie door een duiker?	RDA	
<b>actieve dispersie</b>		<b>3.6.2</b>
Is er een effect van locatie op de losse actieve dispersiemetingen?	RDA	
Is er een effect van tijdsduur op de losse actieve dispersiemetingen?	RDA	
Is er een verschil in het aantal families/individuen dat actief disperseert en het aantal families/individuen in het petgat van herkomst?	ANOVA	
Welke families maken meer of minder gebruik van actieve dispersie door een duiker?	RDA	
<b>verschil passieve-actieve dispersie</b>		<b>3.6.3</b>
Is er een verschil in het aantal families/individuen dat actief disperseert en het aantal families/individuen dat passief disperseert?	ANOVA/ ANCOVA	
Welke families maken meer of minder gebruik van actieve dispersie dan passieve dispersie door een duiker?	RDA	
<b>verschil dispersieratio tussen families</b>		<b>3.7</b>
Is er een verschil van dispersieratio tussen families (10 belangrijkste families)?	ANCOVA	
Verschild de dispersie ratio per familie voor actieve en passieve dispersie?	gepaarde t-test	
<b>doelsoorten</b>		<b>3.8</b>
In hoeverre fungeren duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten	selectie	

### **2.7.1 Effect van locatie**

Het is te verwachten dat het aantal dispergerende families en individuen sterk afhankelijk is van het aantal families en de abundantie in het petgat van herkomst. Deze hypothese is getoetst voor de hele gemeenschap en bij de overige analyses vooraf getoetst om indien nodig voor dit effect te kunnen corrigeren. Voor de hele gemeenschap (losse monsters) is een RDA (Redundancy Analysis, ordinatie) uitgevoerd met de locaties als 8 verschillende categorische factoren (meer uitleg in paragraaf 2.7.4).

### **2.7.2 Aantal families en individuen**

Het verschil tussen het aantal dispergerende individuen (abundantie) en families per dispersiewijze en de abundantie en het aantal families in het petgat van herkomst is getoetst met een ANOVA ( $N=8$ ,  $\alpha=0.05$ ). Een regressieanalyse is gebruikt om de relatie tussen het aantal families en individuen en het aantal families en individuen in het petgat van herkomst is nader te onderzoeken. Ook zijn de verschillen in aantal individuen en families tussen dispersiewijzen onderling vergeleken (paragraaf 2.7.5). Voor het gebruik van een parametrische toets als een ANOVA moeten data voldoen aan een normale verdeling, hetgeen voor aantal individuen betekent dat de data getransformeerd zijn met een  $\text{Log}_2(x+1)$  transformatie (Preston 1962). Omdat de 6 verschillende metingen per duiker niet geheel onafhankelijk zijn, zijn deze 6 metingen samengevoegd en gesommeerd tot één meting per locatie (8 locaties).

### **2.7.3 Effect van tijdsinterval**

Het verschil tussen het aantal dispergerende individuen en families per tijdsinterval (12, 24 en 60 uur) is getoetst met behulp van een repeated measures ANOVA (rmANOVA) met de gemiddelde dispersiemetingen per tijdsinterval van 12 uur, 24 uur of 60 uur als repeats. Voor het gebruik van een parametrische toets als een ANOVA moeten data voldoen aan een normale verdeling, hetgeen voor aantal individuen betekent dat de data getransformeerd zijn met een  $\text{Log}_2(x+1)$  transformatie (Preston 1962). Het effect van tijdsinterval op de hele gemeenschap is getoetst met een RDA (Redundancy Analysis, ordinatie) voor de hele macrofaunagemeenschap. Daarvoor zijn de netmonsters en de losse dispersiemetingen per locatie gebruikt met de drie verschillende tijdsintervallen als categorische factoren.

### **2.7.4 Multivariate analyse**

De samenstelling van de macrofaunagemeenschap van de verschillende dispersiemetingen zijn vergeleken met de samenstelling van de macrofaunagemeenschap in de petgaten en daarnaast onderling vergeleken (passieve versus actieve dispersie). Deze analyses zijn uitgevoerd met gebruikmaking van een correspondentie analyse. Voor het effect van locatie en tijdsinterval is gebruik

gemaakt van de losse monsters. Voor de overige analyses zijn, gezien de 6 verschillende metingen per duiker niet geheel onafhankelijk zijn, deze 6 metingen samengevoegd en gesommeerd tot één meting per locatie (8 locaties).

Om te onderzoeken welke factoren van invloed zijn op de spreiding van de monsterpunten op basis van hun familiesamenstelling, is een multivariate analyse uitgevoerd met zowel de netmonsters als de samengevoegde metingen per dispersiewijze. Allereerst is een Detrended Correspondence Analysis (DCA, detrending by segments) uitgevoerd om de lengte van de gradiënt in de dataset te bepalen. Op basis hiervan is gekozen of een lineaire of unimodale techniek het meest geschikt was om de dataset te analyseren. In beide gevallen was de gradiënt dusdanig kort dat naar alle waarschijnlijkheid veel soorten een monotoon stijgend of dalend verloop vertonen ten opzichte van de gradiënten in de dataset. Daarom is ervoor gekozen een lineaire techniek te gebruiken: Redundancy Analysis (RDA). Er is onderzocht welk gedeelte van de variatie in de macrofaunasamenstelling veroorzaakt wordt door de dispersiewijze. De significantie van de eerste as en van alle assen samen is verkregen met behulp van een Monte Carlo permutatie test, welke gebruik maakt van F-type statistiek, gebaseerd op de eigenvalue van de component (Ter Braak and Šmilauer 1998). Indien er een effect is van dispersiewijze, volgt, naast een eigenwaarde  $\lambda$ , uit het resultaat van de analyse een zogenaamde 'treatment score'. Deze treatment score is gekoppeld aan de richting en het effect van de getoetste variabele en wordt berekend als  $\tau \cdot (\text{regressiecoëfficiënt}/\text{sd})$  van deze factor. Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de netmonsters. Zo wordt de dispersiewijze van elk taxon toelicht (taxon disperseert verhoudingsgewijs veel, of taxon komt verhoudingsgewijs meer voor in het petgat). Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is tussen de mate van dispersie en het relatieve voorkomen in het petgat. Over het algemeen zijn families met het hoogste gewicht niet altijd de families die het sterkst reageren. Als een soort bijvoorbeeld zeer goede disperseerder is en de reactie van een soort sterk afwijkt van de reactie van alle andere families samen, dan krijgt deze soort juist een laag gewicht.

De eigenwaarde van de eerste as geeft aan welk gedeelte van de variatie wordt verklaard door deze as en is als resultaat aangeduid als  $\lambda$ . Verder is gegeven het gedeelte van de variatie dat verklaard wordt door de variabele op alle assen ( $100 \cdot \text{sum of all canonical Eigenvalues}$ ). Ten slotte kan het percentage variatie dat verklaard wordt door dispersiewijze op de eerste as berekend worden uit  $(100 \cdot (\text{Eigenvalue of the first canonical axis}/\text{sum of all canonical Eigenvalues}))$  (Van den Brink and Ter Braak 1998, 1999), ook wel  $\lambda/\text{sum of all canonical eigenvalues}$ .

### **2.7.5 Verschil tussen passieve en actieve dispersie door de duiker**

Het verschil tussen passieve en actieve dispersie is getoetst voor zowel het aantal individuen dat disperseert, het aantal families en de gehele macrofaunagemeenschap. Om de verschillen in aantallen dispergerende individuen en families tussen de twee

dispersiewijzen (actief en passief) te onderzoeken is eerst een ANOVA uitgevoerd ( $N=8$ ,  $\alpha=0.05$ ), vervolgens is een ANCOVA uitgevoerd met respectievelijk het aantal individuen of families in het petgat van herkomst als covariabele. Voor de hele gemeenschap is een RDA (Redundancy Analysis, ordinatie) uitgevoerd met 'passieve dispersie' als variabele. Er is gebruik gemaakt van de gesommeerde monsters per locatie (8 locaties).

### **2.7.6 Gecorrigeerde dispersiesnelheid per familie**

Het verschil tussen het aantal dispergerende individuen per familie en per dispersiewijze is getoetst met behulp van een ANCOVA, waarbij rekening is gehouden met het aantal individuen per familie in het petgat van herkomst. Daarbij zijn de 10 families bestudeerd die het meest abundant voorkomen in de representatieve monsters van de petgaten. Familie is voor de analyse ingevoerd als categorie (1-10) met de (getransformeerde) abundantie in elk dispersiemonster als afhankelijke variabele en met de (getransformeerde) abundantie in het petgat van herkomst als covariabele. Een significant effect van familie duidt aan dat de mate van dispersie tussen families verschilt, zelfs als gecorrigeerd is voor de abundantie in het petgat van herkomst. Een significant effect van de covariabele familie duidt aan dat er een verband is tussen het aantal individuen van een bepaalde familie dat disperseert en het aantal individuen van die familie in het petgat van herkomst. Een aangepaste dispersiesnelheid kan worden verkregen door het aantal dispergerende individuen te corrigeren voor het aantal individuen in het petgat van herkomst. Voor het gebruik van een parametrische toets als een ANCOVA moeten data voldoen aan een normale verdeling, hetgeen voor aantal individuen betekent dat de data getransformeerd zijn met een  $\text{Log}_2(x+1)$  transformatie (Preston 1962). Omdat de 6 verschillende metingen per duiker niet geheel onafhankelijk zijn, zijn deze 6 metingen samengevoegd en gesommeerd tot één meting per locatie (8 locaties). Voor het gebruik van een ANCOVA moet de variatie in abundantie van de verschillende families gelijk zijn, hetgeen getoetst is met een Levene's test. Om te onderzoeken welke families uiteindelijk van elkaar verschillen in hun dispersiewijze is gebruik gemaakt van post hoc Bonferroni testen.



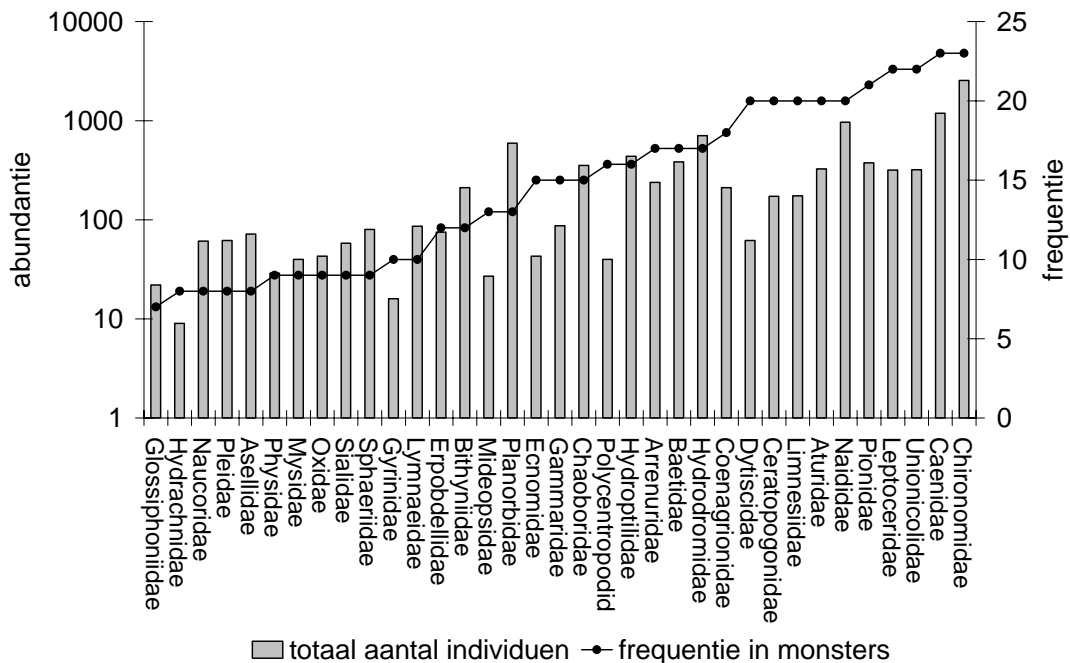


### 3 Resultaten

#### 3.1 Overzicht

Een aantal semi-aquatische of terrestrische taxa als amfibieën, Argulidae, Curculionidae, Homoptera, Ixodidae, Collembola, Oribatida, Mymaridae, Sysiridae, Thynasoptera zijn aangetroffen in de dispersiemetingen, maar niet meegenomen in het huidige onderzoek. Volgroeide adulte insecten die in emmers zijn gevlogen, worden soms gekenmerkt door een larvaal stadium dat aquatisch is. Deze zijn echter niet meegenomen in dit onderzoek, omdat het actuele (adulte) stadium terrestrisch is. Opmerkelijk is de vondst van zowel teken (Ixodidae), kikkervisjes, een kleine modderkruiper en een haarvleugelkever (Ptilliidae) in de metingen van actieve dispersie. Ook is er op tijdstip 3 (na 48 uur) een pad gevonden in een van de emmers waarmee dispersie door de lucht is gemeten. Tot slot is in een van de netmonsters een aquatische wesp (Hymenoptera: Mymaridae) aangetroffen.

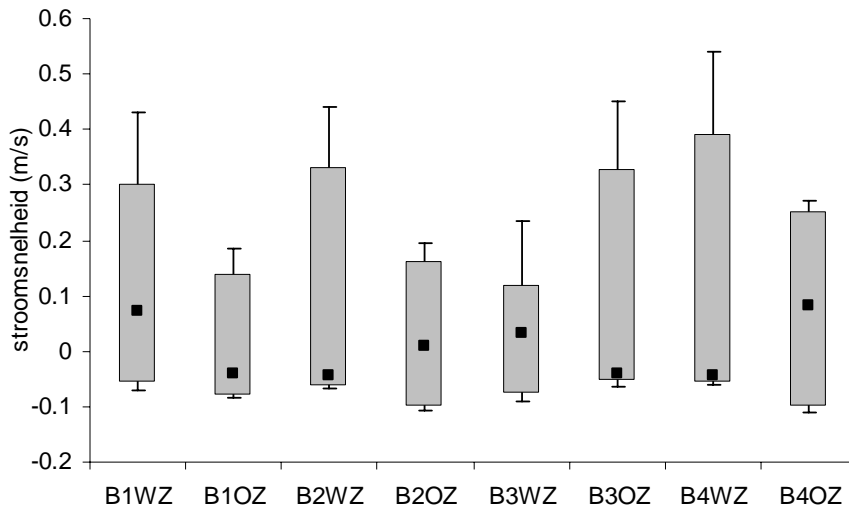
In totaal zijn er binnen de macrofauna 19 groepen en 65 families aangetroffen (Bijlage 1). De 35 meest voorkomende families (totale dataset) zijn met bijbehorende frequentie en abundantie afgebeeld (Figuur 5).



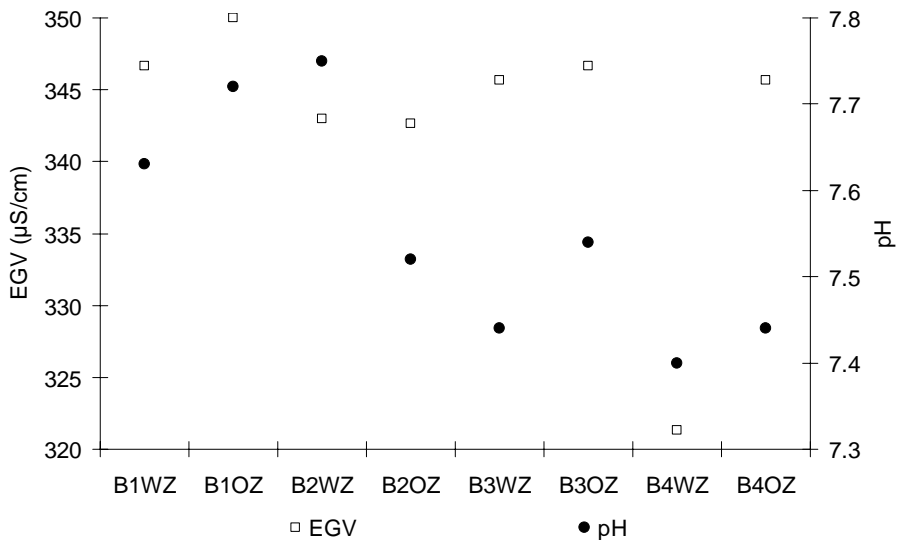
Figuur 5. Totaal aantal individuen en frequentie van 35 families in de totale set van metingen (netmonsters en dispersiemetingen).

### 3.2 Abiotiek

De stroomsnelheden door de duikers wisselen sterk in de tijd (Figuur 6), zowel in richting als in sterkte. De maximaal gemeten stroomsnelheid is 0.54 m/s. Aangezien het om stilstaande wateren gaat, zijn sommige gemeten stroomsnelheden zeer hoog te noemen. Daarnaast is het opvallend hoe vaak de stroming door de duikers van richting wisselt. Dit verklaart tevens de negatieve stroomsnelheden (Figuur 6). Omdat de stroomsnelheden door de duiker sterk fluctueren, ook tijdens dispersie-metingen, is deze abiotische factor verder niet gebruikt om dispersiepatronen te verklaren.

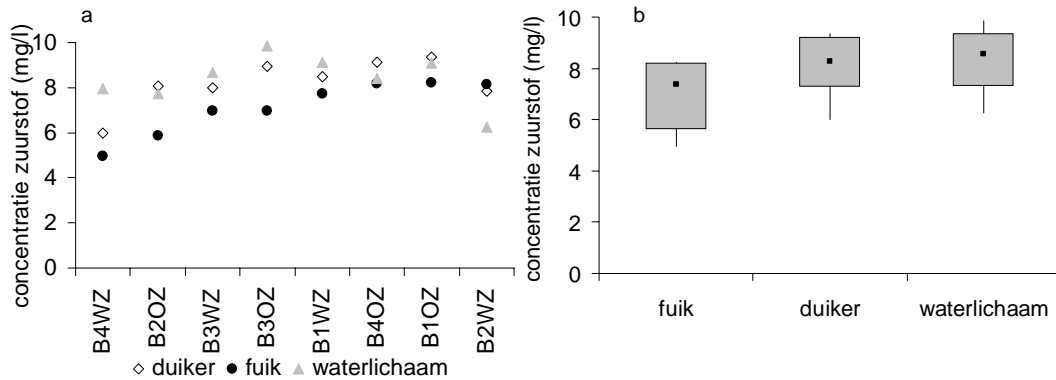


Figuur 6. Stroomsnelheden gemeten op 8 locaties in duikers, overzicht van 7 tijdstippen, met een gemiddelde van 9 metingen per buis voor elk tijdstip. B is een indicatie voor de duiker (buis 1-4), WZ en OZ indiceren respectievelijk de west- en oostzijde van de duiker.



Figuur 7. pH en EGV gemeten op 8 locaties in duikers. B is een indicatie voor de duiker (buis 1-4), WZ en OZ indiceren de west- en oostzijde van de duiker.

De pH en EGV van de verschillende locaties in de duikers zijn vergelijkbaar, met een gemiddelde pH van 7.55 en EGV van 343. Alleen locatie B4WZ, een locatie gelegen aan de kant van een nieuw gegraven petgat, heeft een iets lagere EGV en pH (Figuur 7).



Figuur 8. Zuurstofconcentratie in de fuik, in de duiker en in het waterlichaam. a. zuurstofconcentraties per locatie b zuurstofconcentraties in fuiken, duikers en waterlichamen. B is een indicatie voor de duiker (buis 1-4), WZ en OZ indiceren de west- en oostzijde van de duiker.

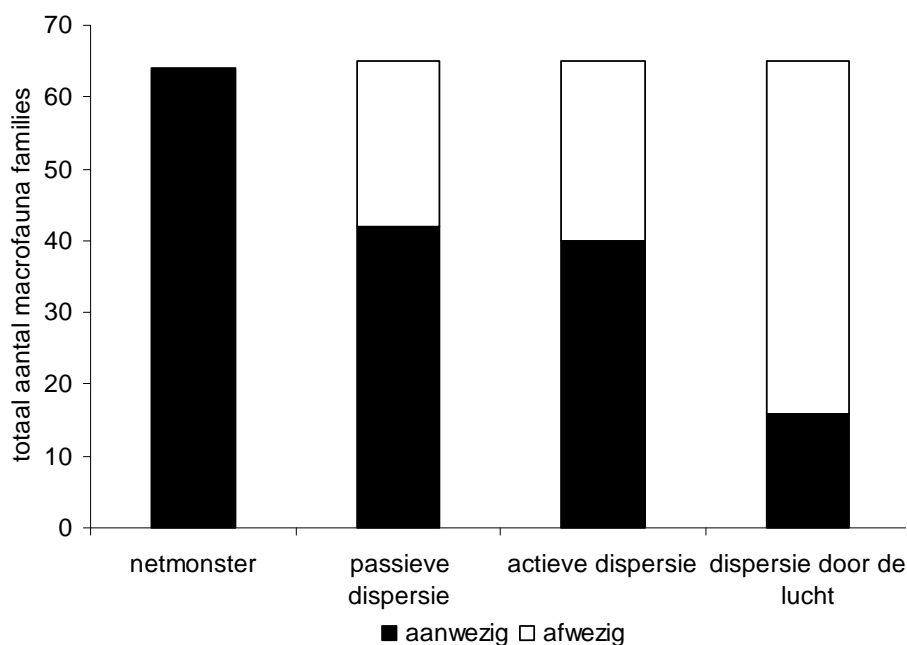
De zuurstofconcentratie in de fuiken is gemiddeld 7.1 mg/l en is lager dan in de duikers (8.2 mg/l) of in de waterlichamen (8.4 mg/l), al is dit verschil niet significant (ANOVA  $F_{2,21}=2.99$ ,  $P=0.07$ ) (Figuur 8). Er wordt waarschijnlijk zuurstof geconsumeerd door de organismen die zich in de fuik bevinden. De concentraties dalen echter niet onder de grens van 2 mg/l, welke lethaal is voor de meeste aquatische organismen. De zuurstofconcentratie in de buis vertoont geen relatie met de temperatuur ( $R^2=0.10$ ,  $F_{1,18}=2.00$   $P=0.17$ ). Op de locatie B2WZ is de concentratie zuurstof in de fuik hoger dan in de duiker of het aanliggende waterlichaam.

### 3.3 Welke taxa verspreiden zich door een duiker?

Er zijn 65 families aangetroffen in de netmonsters (de zogenaamde bronpopulatie), maar slechts een gedeelte van de families is daadwerkelijk aangetroffen tijdens de dispersiemetingen (Figuur 9). Er is een verschil tussen de meest voorkomende families per dispersiewijze of netmonster (Tabel 4).

Tabel 4. 10 meest voorkomende families in 1 petgaten en metingen van 2 passieve en 3 actieve dispersie en 4 passieve dispersie via de lucht. Families met daarbinnen: \* doelsoort voor natuurdoeltype 'petgat', # typische soort voor habitatype 3150 'Meren met krabbenscheer en fonteinkruiden'. Chironomidae (vedermuggen), Caenidae (haften), Aturidae, Arrenuridae, Limnesiidae, Pionidae, Unionicolidae Hydrodromidae (mijten), Baetidae, Hydroptilidae, Leptoceridae Polycentropodidae (kokerjuffers), Mysidae (aasgarnalen), Planorbidae, Bithyniidae, Lymnaeidae (slakken) Coenagrionidae (waterjuffers), Naididae (wormen), Erpobdellidae (bloedzuiges), Gammaridae (vlokreefsten), Pleidae (bootsmannetjes), Chaoboridae (spookmuggen) en Haliplidae (kevers).

	1 petgaten	2 passieve dispersie	3 actieve dispersie	4 passieve dispersie lucht
1	Chironomidae	Chironomidae	Aturidae	Chironomidae
2	Caenidae*#	Naididae	Chironomidae	Hydracarina
3	Planorbidae	Hydrodromidae	Unionicolidae	Haliplidae
4	Naididae	Pionidae	Chaoboridae	Planorbidae
5	Baetidae	Chaoboridae	Caenidae*#	Bithyniidae
6	Hydroptilidae#	Caenidae*#	Pionidae	Lymnaeidae
7	Hydrodromidae	Hydroptilidae#	Limnesiidae	Pleidae
8	Leptoceridae*	Aturidae	Leptoceridae*	Naididae
9	Bithyniidae	Unionicolidae	Gammaridae	Erpobdellidae
10	Coenagrionidae*#	Arrenuridae	Mysidae	



Figuur 9. Aantal macrofauna families (totaal 65) aangetroffen in respectievelijk netmonsters, bij de meting van passieve dispersie en actieve dispersie door de duiker en bij de meting van passieve dispersie door de lucht.

Het aantal families dat zich door de duikers verspreidt, is niet gekoppeld aan het aantal families in het petgat van herkomst (actieve dispersie:  $F_{1,6}=0.17$ ,  $P=0.70$ ,  $R^2=0.03$ , passieve dispersie  $F_{1,6}=1.15$ ,  $P=0.33$ ,  $R^2=0.16$ ) en het aantal individuen is niet gekoppeld aan het aantal individuen in het petgat van herkomst (actieve dispersie:  $F_{1,6}=1.55$ ,  $P=0.26$ ,  $R^2=0.21$ , passieve dispersie:  $F_{1,6}=1.50$ ,  $P=0.27$ ,  $R^2=0.20$ ).

### 3.3.1 Multivariate analyse

Voor de multivariate analyse is gebruik gemaakt van 8 onafhankelijke dispersiemetingen (8 locaties), dat wil zeggen dat monsters van verschillende tijdstippen zijn gesommeerd tot één monster per locatie waarbij meetgegevens van beide technieken (actieve- en passieve dispersie door de duiker) zijn samengevoegd. 49% van de variatie in de macrofaunagemeenschap wordt bepaald door het verschil tussen families die gebruik maken van dispersie door een duiker en de families die aanwezig zijn in de petgaten ( $\lambda=0.457$ ,  $F=10.9$ ,  $P=0.002$ ). De treatment score is -2.33. Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van dispersie en het relatieve voorkomen in het petgat (Bijlage 2, Figuur 15). De families Chaoboridae, Aturidae, Mysidae, Hydracarina (nymf), Polycentropodidae, Unionicolidae, Hydrodromidae, Gyrinidae, Chironomidae en Hydrachnidae maken verhoudingsgewijs meer gebruik van dispersie dan te verwachten was op basis van hun abundanties in de petgaten. Voor alle overige taxa bleek een duiker een barrière bij laterale dispersie door het water.

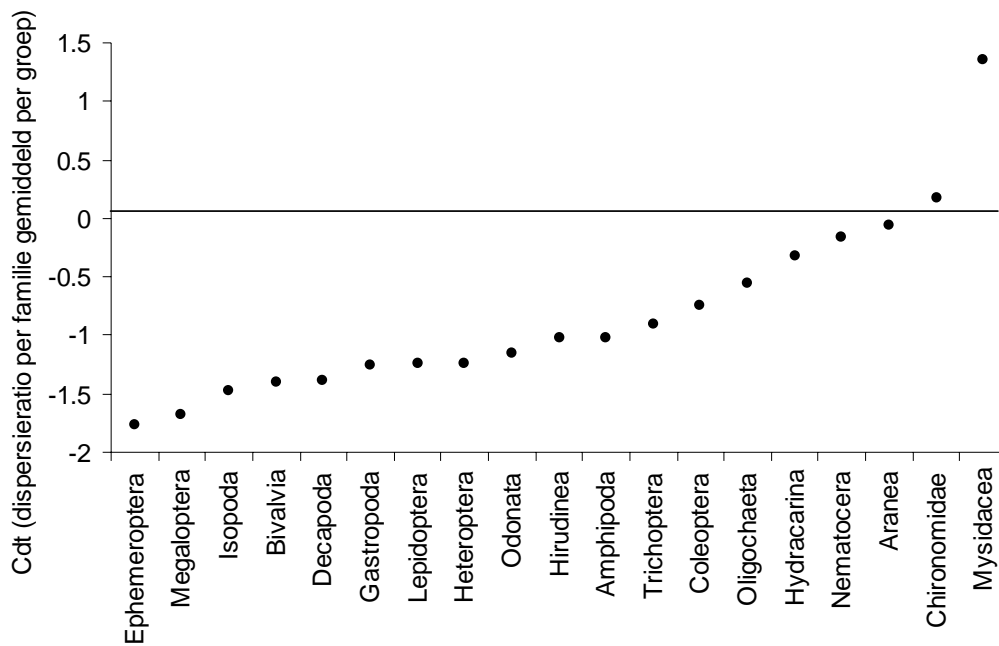
### 3.4 Welke taxa verspreiden zich niet door een duiker?

In de netmonsters, die een representatief beeld geven van de aanwezige macrofauna in de petgaten, zijn families aanwezig die niet zijn aangetroffen bij dispersie door duikers (Tabel 5). Deze families kenmerken zich vooral door groepen waarvan de adulten kunnen vliegen, zoals families van kevers, wantsen, vlinders, kokerjuffers en libellen. Hoewel de duiker als barrière optreedt bij de laterale dispersie via het water, zijn er voor deze groepen waarschijnlijk genoeg mogelijkheden voor laterale dispersie via de lucht (paragraaf 3.6.3). Door hun vermogen om zich vliegend te verspreiden is er wellicht geen noodzaak om door een duiker te zwemmen. Daarnaast zijn enkele groepen als wormen, mijten en slakken niet in de dispersiemetingen aangetroffen. Deze families zijn tevens laag frequent aangetroffen in de petgaten (1 of 2 keer). Deze zeldzaamheid kan verklaren waarom de betreffende taxa niet zijn aangetroffen in de duikers. Kreeftachtigen van de familie Cambaridae komen frequent voor in de netmonsters en zijn desondanks niet aangetroffen in de duiker. De Amerikaanse rivierkreeften uit deze familie kunnen goed zwemmen en zijn in staat gebruik te maken van duikers. Desondanks werd ten tijde van het onderzoek geen gebruik gemaakt van de duikers en dient een duiker wellicht als barrière voor deze familie.

Tabel 5. Taxa die in petgaten aanwezig zijn, maar zich niet verspreiden via duikers, met de vermelding van het aantal keer dat de families is aangetroffen in 7 netmonsters, de meest gebruikte verplaatsingswijze van de familie en familie met leden met \* status als doelsoort voor natuurdoeltype 'petgaten' en typische soorten voor habitattypen 3150 'Meren met krabbenscheer en fonteinkruiden'

	niet in dispersiemeting	netmonsters	verplaatsingswijze	doelsoort/typische soort
Coleoptera	Hydrophilidae	2	vliegend	
Coleoptera	Noteridae	2	vliegend	
Coleoptera	Scirtidae	2	vliegend	
Decapoda	Cambaridae	4	lopend	
Gastropoda	Hydrobiidae	1	kruipend	
Heteroptera	Corixidae	3	vliegend	
Heteroptera	Gerridae	1	vliegend	
Heteroptera	Hydrometridae	1	vliegend	
Heteroptera	Notonectidae	6	vliegend	
Hydracarina	Hydryphantidae	1	zwemmend	
Hydracarina	Limnocharidae	2	zwemmend	
Lepidoptera	Pyralidae	3	vliegend	
Nematocera	Limoniidae	1	vliegend	
Nematocera	Stratiomyidae	2	vliegend	
Odonata	Aeshnidae	5	vliegend	* (3 soorten)
Odonata	Corduliidae	1	vliegend	
Odonata	Libellulidae	1	vliegend	* (2 soorten)
Oligochaeta	Lumbriculidae	2	zwemmend	
Oligochaeta	Tubificidae	1	zwemmend	
Trichoptera	Phryganeidae	4	vliegend	

Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score (paragraaf 3.3.1) kan inzicht verkregen worden welke families verhoudingsgewijs minder dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van dispersie en het relatieve voorkomen in het petgat. De grootste barrièrewerking treedt op, naast de families in Tabel 5, voor de families Planorbidae, Naucoridae, Caenidae, Leptoceridae, Pleidae, Bithyniidae, Lymnaeidae, Notonectidae, Erpobdellidae en Sialidae (Bijlage 2, Figuur 15). Wanneer op een hoger niveau wordt gekeken zijn de groepen die het minst dispergeren door duikers de Ephemeroptera en Megaloptera, groepen waarvoor laterale dispersie waarschijnlijk plaatsvindt in een adult vliegend stadium. Daarna volgen Isopoda, Bivalvia, Decapoda en Gastropoda, groepen die zich zwemmend of kruipend voortbewegen en waarvoor een duiker een barrière vormt (Figuur 10).



Figuur 10. Dispersieratio ratio (per familie gemiddeld per groep).

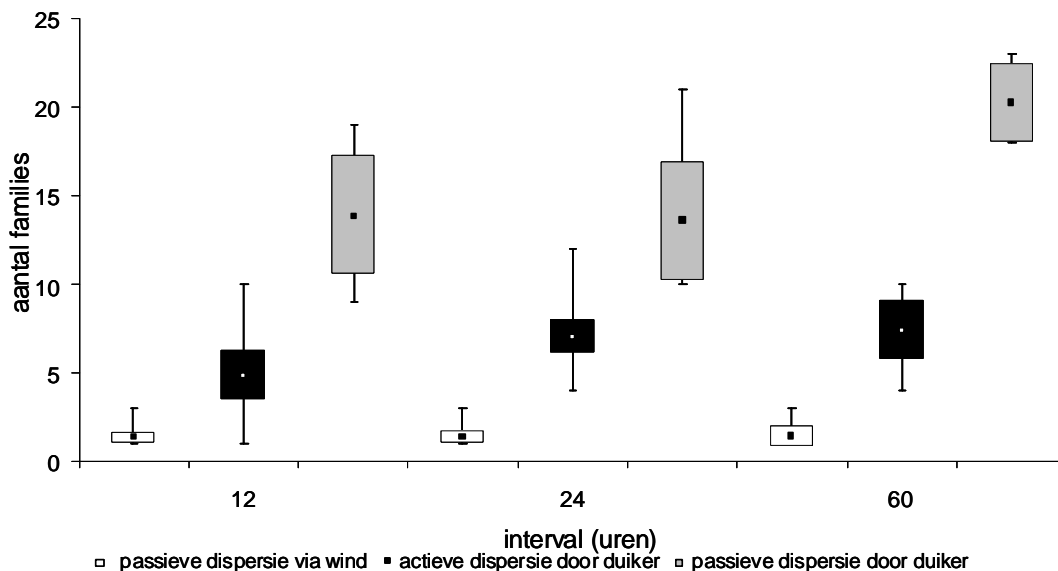
### 3.5 Neemt de mate van laterale dispersie toe met een toenemende tijdsduur?

Er is een sterk effect van tijdsinterval op het aantal individuen en families dat zich verspreid door de buis. Als de macrofauna langer de tijd heeft, weten meer families en individuen de buis te vinden. Zo is bij actieve dispersie na 12 uur het aantal families gemiddeld 5 en het aantal individuen 14, hetgeen significant kleiner is dan na 24 of 60 uur (families beide 7, individuen 23 en 32) (Tabel 6, Figuur 11). Bij passieve dispersie is het aantal families en individuen na 60 uur (gemiddeld 20 families en 282 individuen) groter dan na 12 of 24 uur (families beide 14, individuen 86 en 94) (Tabel 6, Figuur 11). Hoewel dit effect nog sterker is dan bij actieve dispersie zijn er niet genoeg data om dit statistisch aan te tonen. Het aantal families en individuen in metingen van dispersie via de lucht is erg klein en er is dan ook geen verschil tussen de verschillende tijdsintervallen.



Tabel 6. Test statistieken van de repeated measures ANOVA's

dispersiewijze	parameter	test	F-statistiek	P-waarde	opmerking
actieve dispersie	families	rmANOVA	$F_{2,14}=7.190$	0.007	sphericity assumed
actieve dispersie	individuen	rmANOVA	$F_{2,14}=16.6$	0.000	sphericity assumed
passieve dispersie	families	ANOVA	$F_{2,14}=13.4$	0.001	te weinig data voor rmANOVA
passieve dispersie	individuen	ANOVA	$F_{2,14}=5.2$	0.021	te weinig data voor rmANOVA
dispersiewijze	parameter	12	24	60	verschillen (P-waarde)
actieve dispersie	families	4.8	7.0	7.3	12-60 (P=0.022), trend 12-24 (P=0.059)
actieve dispersie	individuen	14	23	32	12-24 (P=0.031) en 12-60 (P=0.002)
passieve dispersie	families	13.7	13.8	20.3	12-60 (P=0.001) en 24-60 (P=0.001)
passieve dispersie	individuen	86	94	282	12-60 (P=0.009) en 24-60 (P=0.017)



Figuur 11. Aantal families dat per tijdsinterval de duiker passeert. Tijdsintervallen van 12, 24 en 60 uur zijn vergeleken. Dispersiewijzen zijn passieve dispersie via de lucht, actieve en passieve dispersie door de duiker.

### 3.6 Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de dispersiewijze?

#### 3.6.1 Passieve dispersie

Er is geen effect van locatie ( $\lambda=0.157$   $F=3.0$ ,  $P=0.28$ ), maar wel een effect van tijdsinterval (24.5% van de variatie,  $\lambda=0.202$ ,  $F=5.32$ ,  $P=0.006$ ) op de losse passieve dispersiemetingen. Monsters zijn daarom samengevoegd tot één monster per locatie met één totale tijdsduur.

Het aantal families en individuen dat passief disperseert, gemiddeld 23 families en 347 individuen, verschilt van het aantal families en individuen in de petgaten, gemiddeld 41 families en 948 individuen (ANOVA families:  $F_{1,14}=121.1$ ,  $P=0.00$ , individuen:  $F_{1,14}=32.1$ ,  $P=0.00$ ).

Er is geen significant effect op de samengevoegde dispersiemetingen van totale tijdsduur ( $\lambda=0.102$ ,  $F=0.679$ ,  $P=0.89$ ), die varieert van 60 uur tot 96 uur voor de samengevoegde monsters. 49% van de variatie in de macrofaunagemeenschap wordt bepaald door het verschil tussen families die gebruik maken van passieve dispersie door een duiker en families die aanwezig zijn in de petgaten ( $\lambda=0.488$ ,  $F=12.4$ ,  $P=0.002$ ). De treatment score is -2.28. Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder actief dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van dispersie en het relatieve voorkomen in het petgat (Bijlage 2, Figuur 16). Hydrodromidae, Polycentropodidae, Hydracarina (nymfen), Mysidae, Aturidae en Chaoboridae zijn families die verhoudingsgewijs veel gebruik maken van passieve dispersie. Unionicolidae, Hydrachnidae, Naididae, Chironomidae en Limnephilidae verplaatsen zich ook frequent passief door de duiker, maar al minder dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Voor alle overige taxa is een duiker een barrière bij passieve laterale dispersie door het water. De grootste barrièrewerking treedt op, naast de families in Tabel 5, voor de families Planorbidae, Naucoridae, Caenidae, Leptoceridae en Erpobdellidae.

### 3.6.2 Actieve dispersie

Er is een effect van locatie (35.7% van de variatie,  $\lambda=0.17$ ,  $F=8.2$ ,  $P=0.002$ ) en tijdsinterval (8.6% van de variatie,  $\lambda=0.07$ ,  $F=3.3$ ,  $P=0.006$ ) op de losse dispersiemetingen. Monsters zijn daarom samengevoegd tot één monster per locatie met één totale tijdsduur.

Het aantal families en individuen dat actief disperseert, gemiddeld 17 families en 107 individuen, verschilt van het aantal families en individuen in de petgaten, gemiddeld 41 families en 948 individuen (ANOVA families:  $F_{1,14}=194.9$ ,  $P=0.00$ , individuen:  $F_{1,14}=89.1$ ,  $P=0.00$ ).

63% van de variatie in de macrofaunagemeenschap wordt bepaald door het verschil tussen families die gebruik maken van actieve dispersie door een duiker en families die aanwezig zijn in de petgaten ( $\lambda=0.630$ ,  $F=22.2$ ,  $P=0.002$ ). De treatment score is -2.77. Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder actief dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van dispersie en het relatieve voorkomen in het petgat (Bijlage 2, Figuur 17). Hydracarina (nymfen), Mysidae, Chaoboridae en Aturidae zijn families

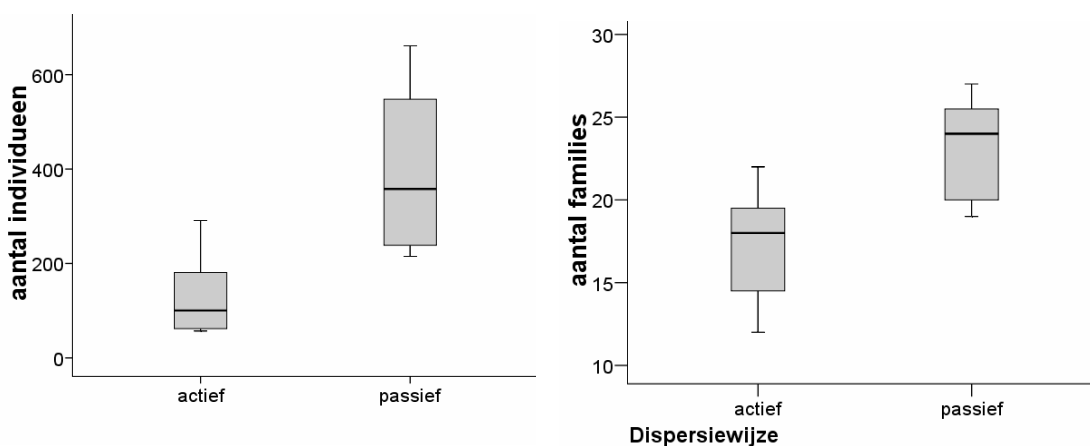
die verhoudingsgewijs veel gebruik maken van actieve dispersie. Polycentropodidae, Unionicolidae, Gyrinidae, Cybaeidae en Nepidae verplaatsen zich ook frequent actief door de duiker, maar al minder dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Voor alle overige taxa is een duiker een barrière bij actieve laterale dispersie door het water. De grootste barrièrewerking treedt op, naast de families in Tabel 5, voor de families Planorbidae, Hydroptilidae, Caenidae, Leptoceridae en Arrenuridae

### 3.6.3 Passieve dispersie door de lucht

De metingen van dispersie via de lucht bestaat uit 16 taxa, bij 7 taxa is slechts éénmalig één exemplaar is aangetroffen. Ook de overige taxa zijn laagfrequent aangetroffen, behalve Chironomidae die op alle locaties zijn aangetroffen en Haliplidae (larven) die op 3 locaties zijn aangetroffen. Daarnaast zijn enkele nymfen van Hydracarina aangetroffen. Omdat de mate van laterale dispersie via de lucht zeer gering is, is deze dispersiewijze verder niet meegenomen in de analyses. Het voorkomen van zeer kleine Chironomidae kan wellicht verklaard worden doordat eitjes het 100 µm netmateriaal passeren om vervolgens uit te komen. Andere mogelijke verklaringen zijn het transport van eitjes of kleine larven via de lucht, zoals bekend is van zooplankton (Vanschoenwinkel et al. 2008) of transport via andere insecten die op het water landen. Haliplidae-larven zijn groter en het is daarom onwaarschijnlijk dat ze via de lucht getransporteerd worden. Transport via andere insecten of vogels, waaraan ze zich vastklampen is een mogelijke verklaring. Daarnaast is bekend dat Haliplidae-larven, die een levenscyclus van 2 jaar hebben, overwinteren op de oever (Scheffer & Cuppen 2005), hetgeen aanduidt dat deze larven aangepast zijn aan verplaatsing op het land. Ook worden Haliplidae beschouwd als slechte vliegers, waardoor ze wellicht aangewezen zijn op een verplaatsing over land in een larvaal stadium. Er zijn tevens (terrestrische) adulten van verschillende aquatische families aangetroffen, dit zijn vooral Caenidae, maar ook enkele Trichoptera, Coleoptera, Diptera en Coenagrionidae. Terrestrische stadia van insecten zijn echter niet nader onderzocht.

### 3.6.4 Verschil tussen passieve en actieve dispersie door een duiker

Er verspreiden zich meer individuen en families middels passieve dan middels actieve dispersie door een duiker (ANOVA individuen:  $F_{1,14}=20.3$ ,  $P=0.000$  en families:  $F_{1,14}=13.0$ ,  $P=0.003$ ). Ook als er een correctie plaatsvindt voor het aantal individuen en families in het petgat van herkomst, blijft dit verschil zichtbaar (ANCOVA individuen  $F_{1,13}=23.5$ ,  $P=0.000$  en families:  $F_{1,13}=13.1$ ,  $P=0.003$ ) Gemiddeld verplaatsen zich 129 individuen afkomstig van 17 families via actieve dispersie, tegenover 396 individuen afkomstig van 23 families die zich passief laten transporteren. Ondanks de kortere meetperiode (gemiddeld 72 uur) van de passieve dispersie, verspreiden zich meer families en individuen met behulp van stroming door duikers, dan dat macrofauna zich actief zwemmend of kruipend door de buis beweegt (in gemiddeld 156 uur).



Figuur 12. Aantal individuen en families die gemeten zijn tijdens actieve- of passieve dispersie door een duiker.

### 3.6.4.1 Multivariate analyse

Als de dispersietechnieken onderling worden vergeleken blijft er geen significant effect van tijdsinterval ( $\lambda=0.032$ ,  $F=2.3$ ,  $P=0.14$ ) of locatie ( $\lambda=0.065$ ,  $F=4.4$ ,  $P=0.23$ ) over. Dat wil zeggen dat het verschil tussen beide dispersietechnieken groter is dan de verschillen veroorzaakt door tijdsinterval of locatie. Om ervoor te zorgen dat er steeds gebruik is gemaakt van 8 onafhankelijke dispersiemetingen per techniek zijn de analyses uitgevoerd met één monster per locatie met één totale tijdsduur. 43% van de variatie in de macrofaunagemeenschap wordt bepaald door het verschil tussen de families die gebruik maken van actieve of passieve dispersie door een duiker ( $\lambda=0.431$   $F=10.62$ ,  $P=0.002$ ). De treatment score is 2.06. Door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer actief of meer passief dispergeren. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is tussen actieve en passieve dispersie voor deze familie (Bijlage 2, Figuur 18). Arrenuridae, Chironomidae, Leptoceridae, Hydroptilidae, Naididae, Hydrodromidae, Ceratopogonidae, Caenidae, Pionidae, Planorbidae, Limnesiidae, Coenagrionidae en Polycentropodidae zijn families die verhoudingsgewijs meer gebruik maken van passieve dispersie. Aturidae, Gammaridae, Oxidae, Hydracarina (nymf), Erpobdellidae, Glossiphoniidae en Nepidae verplaatsen zich vaker actief door de duiker. Voor alle overige taxa is zijn de verschillen in de gebruikte dispersiewijze minder groot.

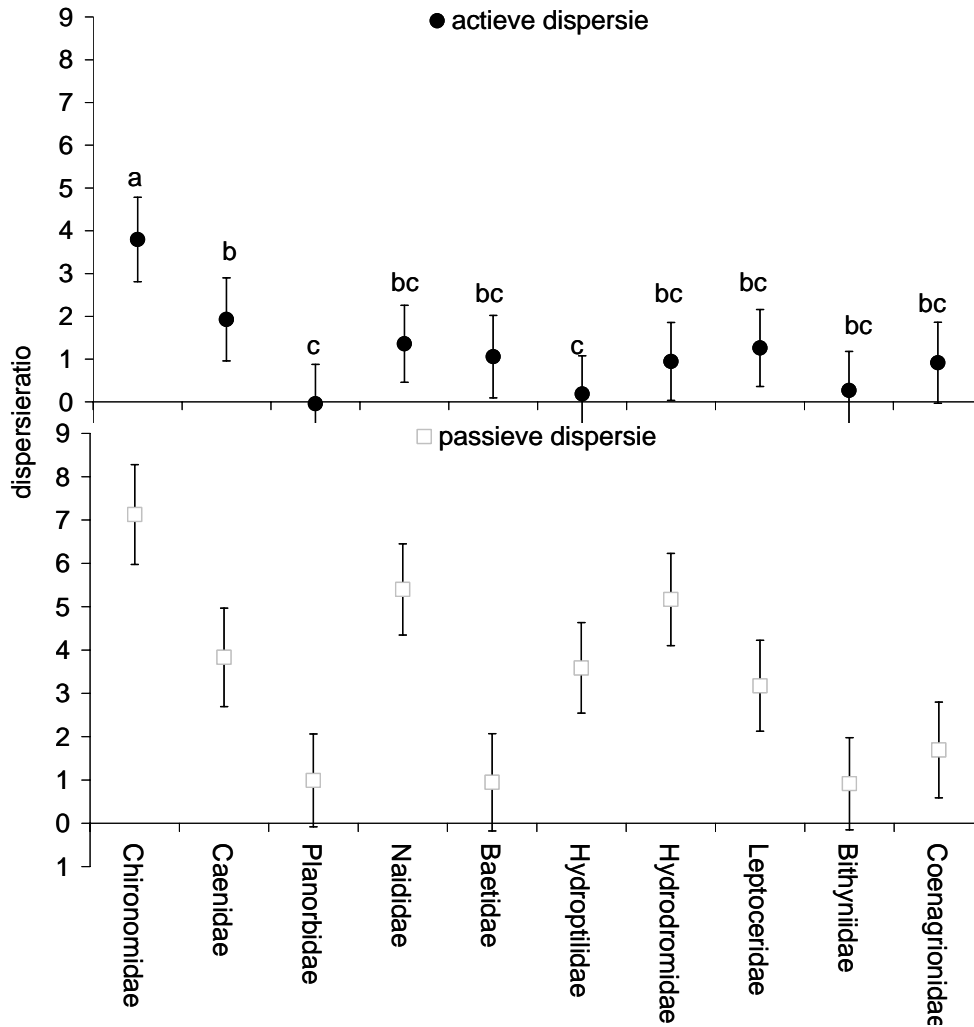
### 3.6.5 Is de mate van laterale dispersie afhankelijk van de familie en daarbij behorende ecologische kenmerken?

De 10 belangrijkste families in de petgaten ondervinden een wisselende barrièrewerking bij passieve dispersie door de duikers en er is een verschil tussen families in de aangepaste gemiddelde dispersieratio (ANCOVA: passieve dispersie:  $F_{9,69}=29.3$ ,  $P=0.00$ ). Individuen behorende tot de familie Chironomidae verspreiden

zich relatief goed door een duiker en worden gevolgd door opeenvolgend de Naididae, Hydrodromidae, Caenidae, Hydroptilidae en Leptoceridae. Verder hebben Planorbidae, Baetidae, Bithyniidae en Coenagrionidae een lage passieve dispersieratio (Tabel 7, Figuur 13). Bij actieve dispersie door de duikers ondervinden de 10 belangrijkste families in de petgaten eveneens een wisselende barrièrewerking en verschil in dispersieratio (ANCOVA: actieve dispersie:  $F_{9,69}=10.5$ ,  $P=0.00$ ). Uit de resultaten van actieve dispersie volgen na de Chironomidae, de Caenidae, waarna de overige 8 families een lage dispersieratio hebben (Figuur 13).

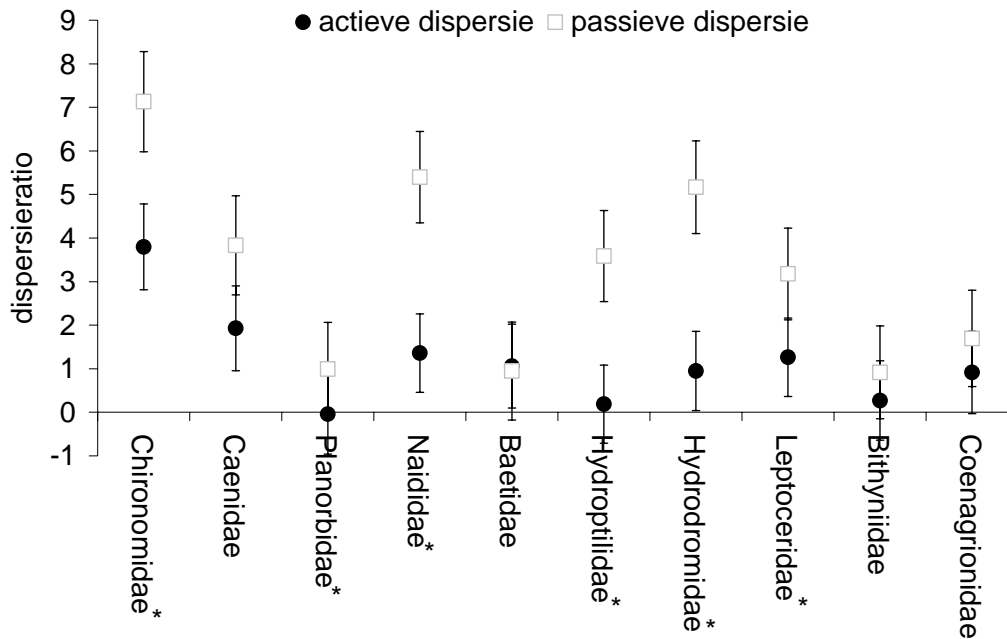
Tabel 7. Vergelijking (pairwise comparison met Bonferroni correctie) van dispersie-ratio tussen verschillende families. N.S. families verschillen niet, waarden indiceren significantie van het verschil in dispersieratio tussen families. \* significant verschil \*\* hoog significant verschil in dispersieratio tussen de families onderling.

	Chir	Caen	Plan	Naid	Baet	Hydr	Hydr	Lept	Bith	Coen
Chironomidae		**	**	N.S.	**	**	*	**	**	**
Caenidae	**		**	N.S.	**	N.S.	N.S.	N.S.	**	*
Planorbidae	**	**		**	N.S.	**	**	*	N.S.	N.S.
Naididae	N.S.	N.S.	**		**	*	N.S.	*	**	**
Baetidae	**	**	N.S.	**		**	**	*	N.S.	N.S.
Hydroptilidae	**	N.S.	**	*	**		N.S.	N.S.	**	*
Hydrodromidae	*	N.S.	**	N.S.	**	N.S.		*	**	**
Leptoceridae	**	N.S.	*	*	*	N.S.	*		*	N.S.
Bithyniidae	**	**	N.S.	**	N.S.	**	**	*		N.S.
Coenagrionidae	**	*	N.S.	**	N.S.	*	**	N.S.	N.S.	



Figuur 13. Aangepaste gemiddelde dispersieratio ( $\pm 1$  SD) per familie voor zowel actieve als passieve dispersie. De abundantie per familie in het peatgat van herkomst is gebruikt om de dispersieratio aan te passen in een ANCOVA. De schaling van de y-as is een  $2 \log(x+1)$

Er is geen verschil in het aantal individuen dat gebruikt maakt van passieve of actieve dispersie voor Caenidae, Baetidae, Bithyniidae en Coenagrionidae (Pairwise comparison, Caenidae  $t_7 = -1.72$ ,  $P = 0.13$ , Baetidae  $t_7 = -1.70$ ,  $P = 0.13$ , Bithyniidae  $t_7 = -1.54$ ,  $P = 0.17$ , Coenagrionidae  $t_6 = -2.06$ ,  $P = 0.09$ ). De overige families verplaatsen zich hoofdzakelijk via passieve dispersie (Figuur 14).



Figuur 14. Aangepaste gemiddelde dispersieratio ( $\pm 1$  SD) per familie voor zowel actieve als passieve dispersie. De abundantie per familie in het petgat van herkomst is gebruikt om de dispersieratio aan te passen in een ANCOVA. De schaling van de y-as is een  $2 \log(x+1)$  \* indiceert significante verschillen in de dispersieratio tussen passieve en actieve dispersie per families.

### 3.7 In hoeverre fungeren duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten?

#### 3.7.1 Doelsoorten, Rode lijst-soorten en KRW indicatoren

Er zijn geen typische soorten aangetroffen. In de netmonsters van alle petgaten is één exemplaar van de kokerjuffer *Leptocerus tineiformis*, een kwetsbare soort op de rode lijst en tevens doelsoort voor het Natuurdoeltype petgaten, aangetroffen. Deze soort is niet aangetroffen tijdens het meten van de dispersie. Dit kan beteken dat de soort zich niet gemakkelijk via een duiker verspreidt of dat de lage frequentie en abundantie waarmee deze soort voorkomt (1 exemplaar in 7 standaard netmonster voor macrofauna) de kans aanzienlijk verkleint dat dispersie van deze soort tijdens het onderzoek daadwerkelijk wordt gemeten. Er zijn wel verschillende KRW indicatoren aangetroffen in de dispersiemetingen. Hieruit blijkt dat ook onder indicatoren meer soorten gebruik maken van passieve (10 indicatoren) dan van actieve bescherming (6 indicatoren).

Tabel 8. Bijzondere soorten, hun status en dispersie methode. Status: M25KRW indicator voor type M25; DL doelsoort voor Natuurdoeltype 3.17; RL soort van de rode lijst.

taxon	petgat	actieve dispersie	passieve dispersie	passief lucht	status
<i>Argyroneta aquatica</i>	+	+			M25
<i>Haliphus flavicollis</i>	+				M25
<i>Erythromma najas</i>	+		+		M25
<i>Cordulia aenea</i>	+				M25
<i>Libellula quadrimaculata</i>	+				M25
<i>Ecnomus tenellus</i>	+	+	+	+	M25
<i>Ortbotrichia sp</i>	+		+		M25
<i>Oxyethira sp</i>	+	+	+		M25
<i>Ceraclea sensilis</i>	+	+	+		M25
<i>Mystacides longicornis</i>	+		+		M25
<i>Oecetis furva</i>	+	+	+		M25
<i>Oecetis lacustris</i>					M25
<i>Agrypnia pagetana</i>	+				M25
<i>Cyrnus crenaticornis</i>		+	+		M25
<i>Cyrnus insolutus</i>	+		+		M25
<i>Holocentropus picicornis</i>	+		+		M25
<i>Leptocerus tineiformis</i>	+				DL, RL
<i>totaal</i>	15	6	10	1	

### 3.7.2 Uitspraken dispersievermogen doelsoorten op familieniveau

Op basis van het gemeten dispersievermogen zijn uitspraken te doen over het dispersievermogen van doelsoorten en typische soorten van natuurdoeltypen en habitattypen. De onderzochte families bestaan soms uit meerdere soorten die doelsoorten of typische soorten zijn voor het nastreven van bepaalde natuurdoelen. De kennis die verkregen is van de onderzochte families in de petgaten kan doorvertaald worden voor andere leden van dezelfde familie (Bijlage 3). Behalve de familie van Caenidae en Polycentropodidae ondervinden alle families van doelsoorten waarvoor kennis beschikbaar is barrièrewerking wanneer verspreiding door een duiker plaatsvindt. Bijvoorbeeld de families van libellen Libellulidae, Aeshnidae en Corduliidae zijn wel aangetroffen in de petgaten, maar verspreiden zich niet door duikers. De andere vier families (Coenagrionidae, Leptoceridae, Hydroptilidae en Baetidae) verspreiden zich wel, maar in kleine aantallen.





## 4 Discussie

In het huidige onderzoek is in petgaten in een Natura 2000 gebied de *werkelijke* laterale dispersie door een duiker gemeten en onderzocht in hoeverre een duiker optreedt als barrière voor de dispersie van verschillende groepen van aquatische macrofauna. Een beknopt overzicht van de gestelde deelvragen en hun antwoorden is gegeven in Tabel 9.

Tabel 9. Overzicht van deelvragen en beknopte antwoorden uit dit rapport.

<b>vraag</b>	<b>antwoord</b>
<b>abiotiek</b>	<b>3.2</b>
<i>Is er een verschil in zuurstof concentraties fuik-duiker-waterlichaam?</i>	<i>nee</i>
<i>Is er een relatie tussen de zuurstofconcentratie en temperatuur?</i>	<i>nee</i>
<b>taxa die zich wel verspreiden</b>	<b>3.3</b>
<i>Wat zijn de 10 meest voorkomende families in de petgaten?</i>	<i>Tabel 4</i>
<i>Wat zijn de 10 meest voorkomende families per dispersiewijze?</i>	<i>Tabel 4</i>
<i>Is het aantal families/ individuen dat zich door een duiker verspreid gekoppeld aan het aantal families/ individuen in het petgat van herkomst?</i>	<i>nee</i>
<i>Welke taxa dispergeren meer dan andere?</i>	<i>Figuur 15</i>
<b>taxa die zich niet verspreiden</b>	<b>3.4</b>
<i>Welke taxa dispergeren niet?</i>	<i>Tabel 5</i>
<i>Welke taxa ondervinden een grote barrièrewerking van duikers?</i>	<i>Figuur 15</i>
<b>tijdsduur</b>	<b>3.5</b>
<i>Neemt de mate van dispersie toe met toenemende tijdsduur?</i>	<i>ja, Figuur 11</i>
<b>passieve dispersie</b>	<b>3.6.1</b>
<i>Is er een effect van locatie op de losse passieve dispersiemetingen?</i>	<i>nee</i>
<i>Is er een effect van tijdsduur op de losse passieve dispersiemetingen?</i>	<i>ja (samengevoegd)</i>
<i>Is er een verschil in het aantal families/ individuen dat passief disperseert en het aantal families/ individuen in het petgat van herkomst?</i>	<i>ja (23/347 t.o.v. 41/948)</i>
<i>Is er een effect van totale tijdsduur op de samengevoegde dispersiemetingen per locatie?</i>	<i>nee</i>
<i>Welke families maken meer of minder gebruik van passieve dispersie door een duiker?</i>	<i>Figuur 16</i>
<b>actieve dispersie</b>	<b>3.6.2</b>
<i>Is er een effect van locatie op de losse actieve dispersiemetingen?</i>	<i>ja (samengevoegd)</i>
<i>Is er een effect van tijdsduur op de losse actieve dispersiemetingen?</i>	<i>ja (samengevoegd)</i>
<i>Is er een verschil in het aantal families/ individuen dat actief disperseert en het aantal families/ individuen in het petgat van herkomst?</i>	<i>ja (17/107 t.o.v. 41/948)</i>
<i>Welke families maken meer of minder gebruik van actieve dispersie door een duiker?</i>	<i>Figuur 17</i>
<b>verschil passieve-actieve dispersie</b>	<b>3.6.3</b>
<i>Is er een verschil in het aantal families/ individuen dat actief disperseert en het aantal families/ individuen dat passief disperseert?</i>	<i>ja, Figuur 12</i>
<i>Welke families maken meer of minder gebruik van actieve dispersie dan passieve dispersie door een duiker?</i>	<i>Figuur 17</i>
<b>verschil dispersieratio tussen families</b>	<b>3.7</b>
<i>Is er een verschil van dispersieratio tussen families (10 belangrijkste families)?</i>	<i>ja, Figuur 13</i>
<i>Verschildt de dispersie ratio per familie voor actieve en passieve dispersie?</i>	<i>ja, Figuur 14</i>
<b>doelsoorten</b>	<b>3.8</b>
<i>In hoeverre fungeren duikers als barrière bij de dispersie van doelsoorten?</i>	<i>Tabel 8</i>

#### **4.1 Snelle en langzame dispersie**

Er is een duidelijk verschil tussen families in hun vermogen om door een duiker te dispergeren, als ook de wijze waarop ze dispergeren. Snelle dispersie is gemeten voor Chironomidae en Caenidae. Daarnaast zijn Chaoboridae, Aturidae, Mysidae, Polycentropodidae, Unionicolidae, Hydrodromidae, Gyrinidae, en Hydrachnidae families die verhoudingsgewijs veel dispergeren. Voor de overige families geldt dat de duiker als een barrière werkt bij hun dispersie, waarbij de dispersie van in het water levende stadia wordt vertraagd door de aanwezigheid van een duiker.

#### **4.2 Dispersie in de tijd**

Uit het onderzoek blijkt dat het aantal families dat disperseert, toeneemt naarmate langer wordt gemeten. Dit is een voor de hand liggende bevinding, maar er is wel een verschil tussen de dispersietechnieken. Bij passieve dispersie verandert de dispersiesnelheid pas na 60 uur, terwijl er bij actieve dispersie een verschil optreedt van 12 naar 24 uur, waarna de dispersiesnelheid ongeveer gelijk blijft. Dit kan een indicatie zijn voor de juistheid van de tijdschaal waarop in dit onderzoek de dispersie is gemeten. De meting van actieve dispersie lijkt een goed beeld te geven van de uiteindelijke dispersie, omdat er niet meer dispersie plaatsvindt wanneer langer dan 24 uur gemeten wordt. Echter bij passieve dispersie is de meting wellicht te kort geweest en kan ook na 60 uur de dispersie nog toenemen in omvang.

#### **4.3 Meer passieve dan actieve dispersie**

Uit het onderzoek blijkt dat er meer passieve, dan actieve dispersie door duikers plaatsvindt. De meeste families verspreiden zich hoofdzakelijk passief en zowel het aantal families als de aantallen organismen die passief dispergeren zijn vele malen groter dan de actieve verspreiders. Dit is een belangrijke bevinding, omdat bij stilstaande wateren de verwachting is dat er geen tot weinig stroming is, waardoor organismen zich vaker verspreiden via actieve dan via passieve dispersie. De waterverplaatsing van het ene waterlichaam naar het andere blijkt echter zo groot te zijn dat er in duikers doorgaans hoge stroomsnelheden worden gemeten (tot 0.54 m/s) en passieve dispersie een aanzienlijk grotere rol speelt dan actieve dispersie. Omdat de stroming in de onderzochte petgaten kunstmatig is en afhankelijk is van een gereguleerd waterpeil, wordt duidelijk dat de invloed van de mens een belangrijke factor is bij de dispersie van aquatische organismen in een Natura 2000 gebied.

#### **4.4 Dispersie van doelsoorten van nationaal natuurbeleid**

Behalve de familie van Caenidae en Polycentropodidae ondervinden alle families van doelsoorten, waarvan de dispersie in dit onderzoek is gemeten, barrièrewerking wanneer verspreiding door een duiker plaatsvindt. De families van libellen Libellulidae, Aeshnidae en Corduliidae, verspreiden zich niet door duikers, terwijl de

andere vier families (Coenagrionidae, Leptoceridae, Hydroptilidae en Baetidae) zich wel verspreiden, maar in kleine aantallen. Er zijn een aantal kanttekeningen te maken bij deze vertaling van kennis over het dispersievermogen van families naar specifieke kennis over het dispersievermogen van doelsoorten of typische soorten:

- Doelsoorten die als voornaamste verspreidingswijze vliegen, zijn door onderbemonstering niet aangetroffen in de dispersiemeting. Van deze vliegende soorten dient de kennis over hun dispersie snelheid en –barrières via het water door duikers, aangevuld te worden met metingen van dispersie door de lucht (bijvoorbeeld lichtvallen).
- Zeer algemene soorten van bepaalde families verspreiden zich soms sneller en verder dan hun zeldzame familieleden die indicatief zijn voor een bepaalde natuurkwaliteit. Zo verschilt het aantal zwemharen, de lengte van de poten of de lengte van de vleugels binnen families, hetgeen van invloed kan zijn op de dispersiesnelheid. De observatie dat veel Caenidae zich door de duikers verspreiden wil nog niet zeggen dat de doelsoort *Caenis lactea* zich ook gemakkelijk verspreidt.

De meeste families waartoe typische soorten en doelsoorten behoren zijn niet aangetroffen in de petgaten. Om de kans op terugkeer te voorspellen is meer kennis nodig over het dispersievermogen van families van doelsoorten.

Dat veel doelsoorten niet zijn aangetroffen in de petgaten kan veroorzaakt worden doordat de habitat die de petgaten bieden niet geschikt is, maar het kan ook een indicatie zijn dat de doelsoorten al dermate grote hinder ondervinden bij hun dispersie dat ze de petgaten nooit hebben kunnen bereiken.

#### **4.5 Het belang van (kunstmatige) stroming in stilstaande wateren**

Gezien het belang van passieve dispersie voor aquatische organismen in stilstaande wateren, lijkt stroming, zowel in richting als kwantiteit, een sturende factor van dispersieprocessen van aquatische organismen. De stroming, die in het huidige onderzoek is gemeten, ontstaat door het in stand houden van een onnatuurlijk peil dat door mensen gereguleerd wordt. Peilwisselingen, maar ook veranderingen van peilbeheer kunnen van invloed zijn op de dispersiemogelijkheden van aquatische organismen. Omdat in dit onderzoek vaak halverwege een meting de stromingsrichting is veranderd, is er geen directe relatie gelegd tussen de stroomsnelheid en het aantal individuen dat een ander waterlichaam bereikt middels passieve dispersie. Het is echter wel waarschijnlijk dat, wanneer er met kortere tijdsintervallen of met behulp van kunstmatige stroming wordt gemeten, deze relatie wel wordt gevonden. Peilbeheer en de daaraan gekoppelde stroming, is nog niet eerder in verband gebracht met het dispersievermogen van aquatische macrofauna in stilstaande wateren. Onderzoek naar het belang en stuurvermogen van deze factor zou de effectiviteit van herstelmaatregelen kunnen vergroten.

#### 4.6 Duikers een barrière voor aquatische organismen

Er komt duidelijk naar voren dat duikers een barrière vormen voor de verspreiding door het water van verschillende families van aquatische organismen. Enerzijds zijn dit families die zich ook op andere wijze verspreiden. Deze groepen, zoals sommige haften kunnen een ander petgat in een adult stadium ook vliegend bereiken, hetgeen kan inhouden dat de larvale stadia niet hoeven bij te dragen aan de verspreiding van de soort. Anderzijds zijn dit taxa die zich alleen via water kunnen verspreiden, waarbij de duiker de grens van te koloniseren habitat bepaalt. Zoals uit eerder onderzoek is gebleken, zijn verbeteringen in de dispersiemogelijkheden voor aquatische organismen te behalen door technische aanpassingen aan duikers. Om de verspreiding van aquatische macrofauna door duikers te bevorderen is het aan te raden de duikers zo kort en breed mogelijk te maken en ervoor te zorgen dat er een verbinding is met de bodem, bijvoorbeeld door het aanleggen van een schuin talud (Didderen et al. 2008). Andere aspecten die de passeerbaarheid van een duiker kunnen vergroten zijn, de logische ligging, de ruwheid van het materiaal en de aanwezigheid van stroming, maar deze factoren zijn tot nu toe niet nader onderzocht.

#### 4.7 Waterverbindingen als instrument in natuurgebieden

Uit eerder onderzoek in Natura 2000 gebied de Wieden is reeds gebleken dat isolatie of verbinding leidt tot een verschil in faunasamenstelling van petgaten. Daarbij bevatten petgaten met een open verbinding na 5 jaar een groot deel van de fauna van een naast gelegen waterlichaam, terwijl geïsoleerde petgaten totaal verschillende faunasamenstellingen ontwikkelen, als ware een soort eilanden (Didderen 2007). Geïsoleerde wateren bieden tevens habitat voor restpopulaties van bijzondere soorten, zoals de mijt *Arrenurus berlinensis* (Smit et al 2006). Uit deze resultaten en de resultaten van dit onderzoek volgt dat waterverbindingen, zoals duikers, gebruikt kunnen worden als middel om de aanwezigheid van aquatische organismen te reguleren. Het verbinden of isoleren van wateren kan leiden tot een meer gevarieerde soortensamenstelling, waarbij bij voorkeur zowel geïsoleerde als verbonden wateren aanwezig zijn in een gebied. Ook kan een waterverbinding, zoals een duiker, tijdelijk als regulatiemechanisme worden gebruikt. Zo kan een duiker tijdelijk afgesloten worden bij schoning, bagger- of graafwerkzaamheden, zodat de aquatische organismen uit een naastgelegen petgat geen negatieve gevolgen ondervinden van de werkzaamheden. Een andere toepassing is het tegengaan van exoten. Zo blijkt dat rivierkreeften van de familie Cambaridae slecht in staat zijn door een duiker te bewegen. Deze exoot kan dus als het ware tegen worden gehouden door het installeren van duikers. Helaas zijn rivierkreeften tevens in staat zich over land te bewegen, waardoor de barrièrewerking alleen geldt voor de verplaatsing door het water en een duiker dus eerder een vertraging dan een absolute begrenzing voor de verspreiding van rivierkreeften betekent.

Bovenstaande illustreert dat het aanleggen van waterverbindingen en de wijze waarop de verbindingen worden aangelegd van belang kan zijn voor de te ontwikkelen fauna

als ook de natuurdoelen in een gebied. Hetzelfde geldt voor de wijze waarop met behulp van (kunstmatige) stroming, zowel in richting als kwantiteit, het dispersievermogen van aquatische organismen kan worden gestuurd.



## Literatuur

Beltman, B., T. van den Broek & P. Vergeer, 2005. Het beperkte succes van laagveen restauraties. *Landschap*, 22(4) 173-179.

Bajkov, A.D., 1949. Do fish fall from the sky? *Science* 109: 402.

Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Haverman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. Zadelhof, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen*, Tweede geheel herziene editie. Wageningen, Expertisecentrum LNV, Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 832 blz.

Bilton, D.T., Freeland, J. R. & Okamura, B., 2001. Dispersal in freshwater invertebrates: mechanisms and consequences. *Annual Review in Ecology and Systematics* 32:159-181.

Bless, R., 1985. Zur Regeneration von Bächen der Agrarlandschaft, eine ichthyologische Fallstudie. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*, Heft 26: 1-79

Bohonak, A.J. & Jenkins, D.G., 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates *Ecology Letters* 6(8): 783-796.

Bond, N.R. & Lake P.S., 2003. Local habitat restoration in streams: constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration*, 4: 193–198

Chekanovskaya, O.V., 1962. *Aquatic Oligochaeta of the USSR*. Akademia Nauk SSSR Publishers, Moscow.

Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 6th edn. John Murray, London.

Didderen, K., 2007. *Dispersie: Herstelde petgaten en de rol van dispersie*. Alterra rapport 1564, Alterra WUR, Wageningen.

Didderen, K., R.C. Snoek & P.F.M. Verdonschot, 2008. *Dispersie van macrofauna door duikers; resultaten van een labexperiment*. Alterra rapport 1746, Alterra WUR, Wageningen.

Driessen, G., Van der Meer, M., 1981. Passage van Blankvoorn (*Rutilus rutilus*) en Graskarper (*Ctenophary nigodon idella*) door duikers. RIVO ZS 81 – 04:1-19.

Kay, A.R. & Lewis, R.B., 1970. Passage of anadromous fish through highway drainage structures. In: *Highway research report*. State of California Sacramento, CA (Verenigde Staten): California Div. of Highways: 15.

Kerney, M.P., 1999. *Atlas of the land and freshwater molluscs of Brittain and Ireland*. Colchester: Harley. 264pp.



- LNV, 2004. Besluit van de Minister van LNV, TRCJZ/2004/5727, houdende vaststelling van rode lijsten flora en fauna.
- McGrath, C.J., 1985. The role of the fisheries engineer in the design and execution of arterial drainage schemes. In: Alabaster J.S. Habitat Modifications and Freshwater Fishes. Proc. Symp. Europ. Inland Fish. Butterworths, London. 98-103.
- Nijboer, R.C., 2004. Een expertsysteem voor de keuze van hydrologische maatregelen. I. Literatuurstudie naar hydrologische maatregelen en de effecten op sloot- en beekecosystemen. Alterra-rapport 1066, Alterra WUR, Wageningen.
- Nijboer, R.C. & Verdonschot, P.F.M. 2006. Dispersie van aquatische organismen; Verspreidingsmogelijkheden en onderzoeksmethoden. Alterra-rapport 1365. Alterra WUR, Wageningen.
- Pechlaner, R., 1986. Traps for drift and barriers for the upward migration of invertebrates in the rhithral zone of running waters. (G.e.) Wass. Abwass. 30: 421-63
- Rogers, A. & Cane, A., 1979. Upstream passage of adult salmon through an unlit tunnel. Fish. Mgmt 10-2: 87-92
- Roni, P., Hanson K. & Beechie, T., 2008. Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. North American Journal of Fisheries management 28(3): 856-890.
- Scheffer, M. & Cuppen, J., 2005. Vijver, sloot en plas. Tirion Natuur, Baarn.
- Smit H., K. Didderen & R. Wiggers, 2007. The first record of the watermite *Arrenurus berolinensis* from the Netherlands, with the first description of the female (Acari: Hydrachnidia). Nederlandse Faunistische mededelingen 26: 39-42
- Van der Molen D.T. (red.), 2004. Referenties en concept-maatlatten voor meren voor de Kaderrichtlijn water. Utrecht, STOWA. STOWA rapport 43, 365 blz.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen S., Seaman M, & Brendonck L., 2008. Any way the wind blows - frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. *Oikos* 117: 125-134
- Verberk W.C.E.P., Siepel, H. & Esselink, H., 2008. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater biology* 53(9): 1722-1738.
- Verdonschot, P.F.M. (red.), 1995. Beken stromen, leidraad voor ecologisch beekherstel. Handleiding opgesteld door de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer in opdracht van STOWA. STOWA rapport 95-03, WEW-06.
- Wesseling, F.P., Cadee, G.C. & Renema, W., 1999. Flying high: On the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. *Geologie en Mijnbouw* 78 (2):165-174.
- Williams, N.E. & Hynes, H.B.N., 1977. Movements of benthos during recolonization of temporary streams. *Oikos* 29: 306-312.

## Bijlage 1 Onderzochte macrofauna families

Groep	Familie	Pet gaten	Actieve dispersie	Passieve dispersie	Passieve dispersie via de lucht
Amphipoda	Gammaridae	+	+	+	+
Aranea	Cybaeidae	+	+		
Bivalvia	Sphaeriidae	+		+	
Chironomidae	Chironomidae	+	+	+	+
Coleoptera	Dytiscidae	+	+	+	
Coleoptera	Gyrinidae	+	+	+	
Coleoptera	Halplidae	+	+		+
Coleoptera	Hydrophilidae	+			
Coleoptera	Noteridae	+			
Coleoptera	Scirtidae	+			
Decapoda	Cambaridae	+			
Ephemeroptera	Baetidae	+	+	+	
Ephemeroptera	Caenidae	+	+	+	+
Gastropoda	Acroloxidae	+		+	
Gastropoda	Bithyniidae	+	+	+	+
Gastropoda	Hydrobiidae	+			
Gastropoda	Lymnaeidae	+	+	+	+
Gastropoda	Physidae	+	+	+	+
Gastropoda	Planorbidae	+	+	+	+
Gastropoda	Valvatidae	+	+	+	
Heteroptera	Corixidae	+			
Heteroptera	Gerridae	+			
Heteroptera	Hydrometridae	+			
Heteroptera	Mesoveliidae	+		+	
Heteroptera	Naucoridae	+		+	
Heteroptera	Nepidae	+	+		
Heteroptera	Notonectidae	+			
Heteroptera	Pleidae	+		+	+
Hirudinea	Erpobdellidae	+	+	+	+
Hirudinea	Glossiphoniidae	+	+	+	
Hirudinea	Piscicolidae	+	+		
Hydracarina	Arrenuridae	+	+	+	
Hydracarina	Aturidae	+	+	+	
Hydracarina	Eylidae	+		+	
Hydracarina	Hydracarina		+	+	+
Hydracarina	Hydrachnidae	+	+	+	
Hydracarina	Hydrodromidae	+	+	+	
Hydracarina	Hydryphantidae	+			
Hydracarina	Hygrobatidae	+	+	+	
Hydracarina	Limnesiidae	+	+	+	
Hydracarina	Limnocharidae	+			
Hydracarina	Mideopsidae	+	+	+	
Hydracarina	Oxidae	+	+		
Hydracarina	Pionidae	+	+	+	
Hydracarina	Unionicolidae	+	+	+	
Isopoda	Asellidae	+	+	+	+
Lepidoptera	Pyralidae	+			+
Megaloptera	Sialidae	+	+	+	
Mysidacea	Mysidae	+	+	+	
Nematocera	Ceratopogonidae	+	+	+	
Nematocera	Chaoboridae	+	+	+	+
Nematocera	Limoniidae	+			
Nematocera	Stratiomyidae	+			
Odonata	Aeshnidae	+			
Odonata	Coenagrionidae	+	+	+	
Odonata	Corduliidae	+			

<b>Groep</b>	<b>Familie</b>	<b>Pet gaten</b>	<b>Actieve dispersie</b>	<b>Passieve dispersie</b>	<b>Passieve dispersie via de lucht</b>
Odonata	Libellulidae	+			
Oligochaeta	Lumbriculidae	+			
Oligochaeta	Naididae	+	+	+	+
Oligochaeta	Tubificidae	+			
Trichoptera	Ecnomidae	+	+	+	+
Trichoptera	Hydroptilidae	+	+	+	
Trichoptera	Leptoceridae	+	+	+	
Trichoptera	Limnephilidae	+		+	
Trichoptera	Phryganeidae	+			
Trichoptera	Polycentropodidae	+	+	+	

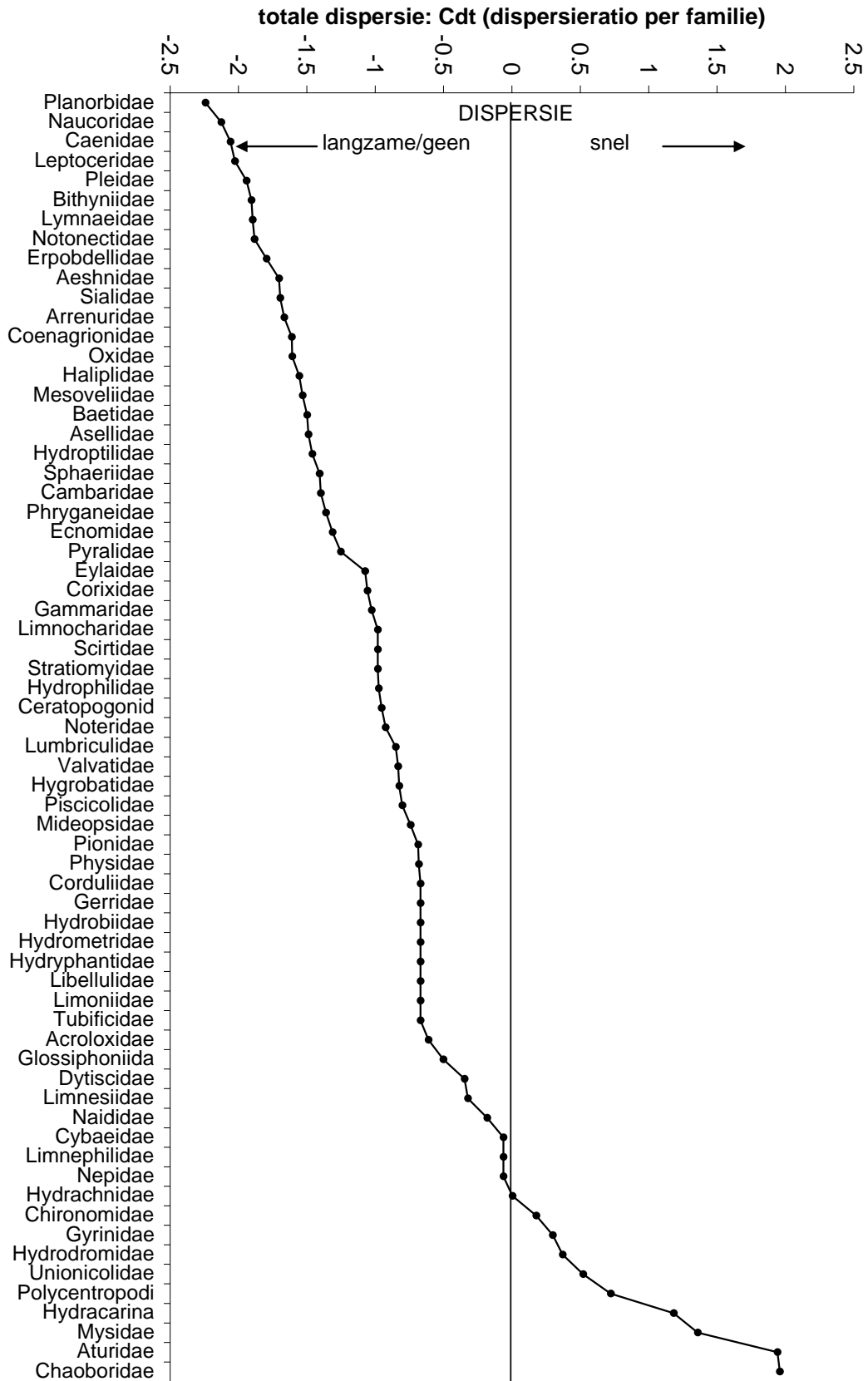
## Bijlage 2 Dispersievermogen per familie

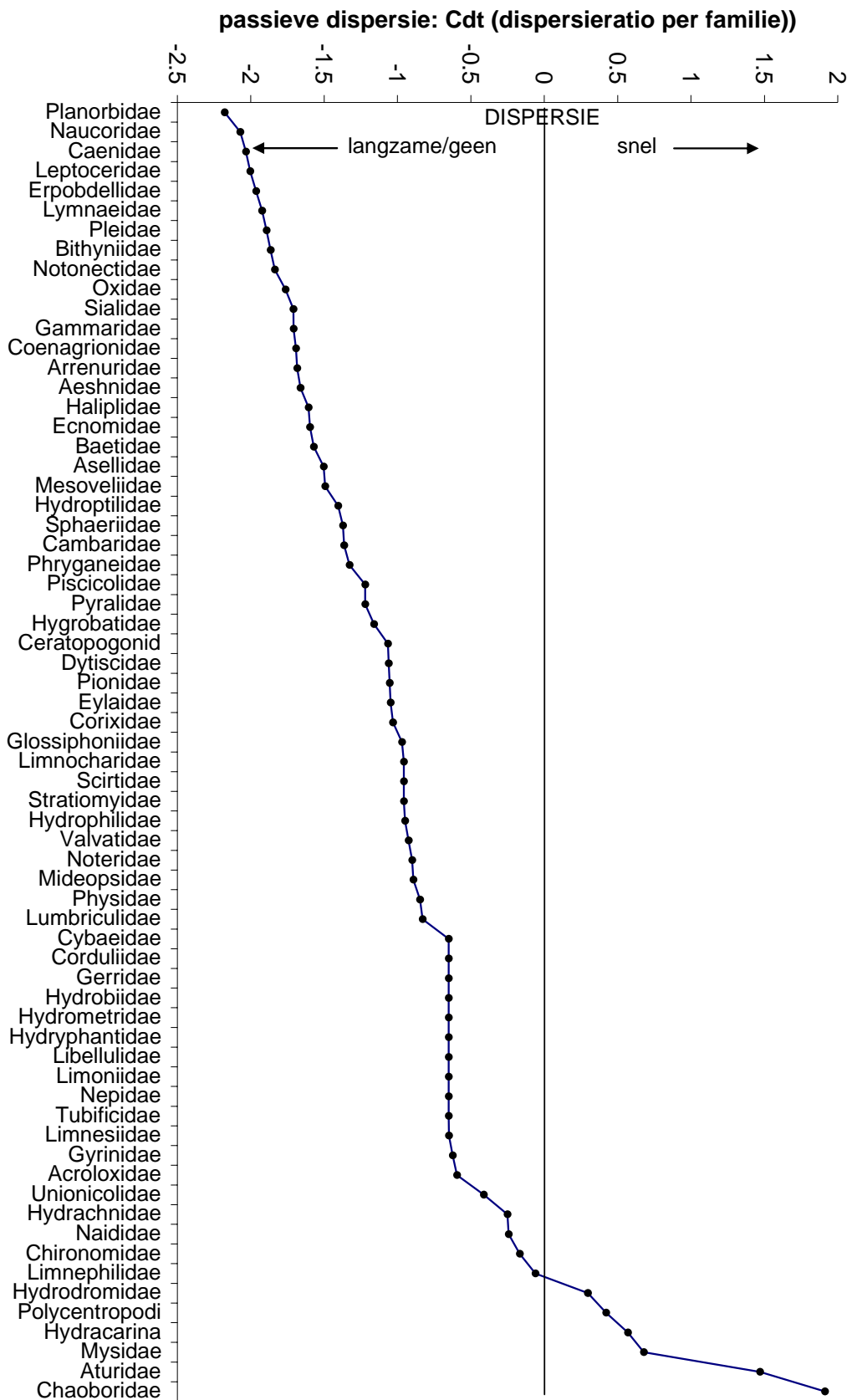
*Figuur 15 (pagina 45). Dispersievermogen per families: totale dispersie. Cdt (dispersieratio per familie) wordt verkregen door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score van de multivariate analyse. Met deze waarde kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder door de duiker dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van dispersie en voorkomen in het petgat. Positieve waarden duiden op de families die verhoudingsgewijs veel door de duiker dispergeren, negatieve waarden duiden op families die moeite hebben met dispergeren.*

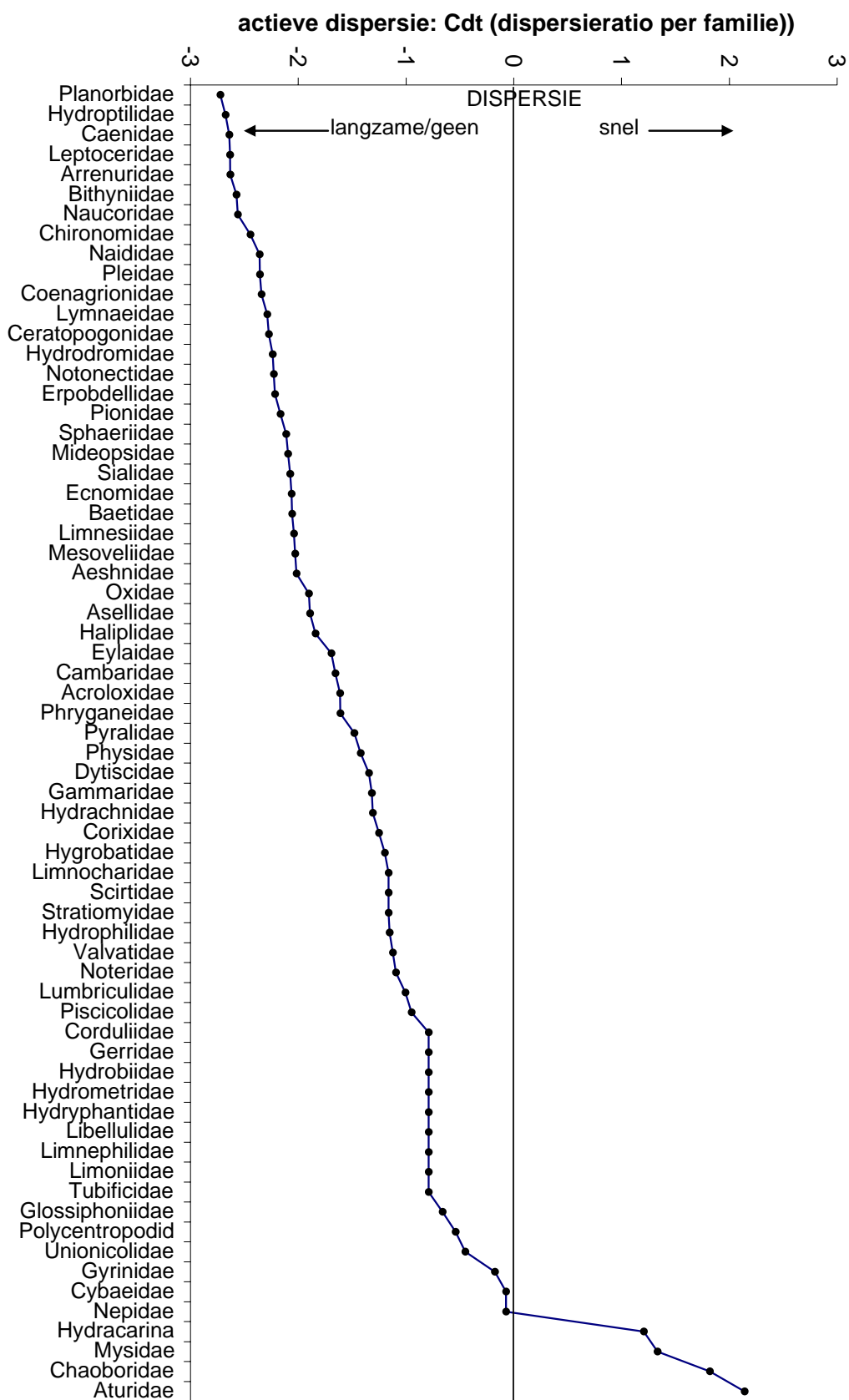
*Figuur 16 (pagina 46). Dispersievermogen per families: passieve dispersie. Cdt (dispersieratio per familie) wordt verkregen door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score van de multivariate analyse. Met deze waarde kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder passief door de duiker dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van passieve dispersie en voorkomen in het petgat. Positieve waarden duiden op de families die verhoudingsgewijs veel passief door de duiker dispergeren, negatieve waarden duiden op families die weinig of geen gebruik maken van passieve dispersie.*

*Figuur 17 (pagina 47). Dispersievermogen per families: actieve dispersie. Cdt (dispersieratio per familie) wordt verkregen door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score van de multivariate analyse. Met deze waarde kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder actief dispergeren dan verwacht wordt op basis van hun voorkomen in de petgaten. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van actieve dispersie en voorkomen in het petgat. Positieve waarden duiden op de families die verhoudingsgewijs veel actief door de duiker dispergeren, negatieve waarden duiden op families die moeite hebben met actieve dispersie.*

*Figuur 18 (pagina 48). Dispersievermogen per families: passieve versus actieve dispersie. Cdt (dispersieratio per familie) wordt verkregen door de species score van elke familie te vermenigvuldigen met de treatment score. Met deze waarde kan inzicht verkregen worden in welke families verhoudingsgewijs meer of minder passief dispergeren dan families die actief dispergeren. Hoe verder de score van een taxon van 0 verwijderd ligt, hoe groter het verschil is in mate van passieve- en actieve dispersie. Positieve waarden duiden op de families die verhoudingsgewijs meer passief door de duiker dispergeren, negatieve waarden duiden op families die meer actief dispergeren.*







### Bijlage 3 Dispersievermogen (doel)soorten

Tabel 10. Dispersievermogen van doelsoorten voor natuurdoeltypen en typische soorten van habitattypen. Aantal soorten van familie die a doelsoort voor het natuurdoeltype petgat; b typische soort voor het habitatype 3150; c doelsoort voor overige natuurdoeltypen en d overige habitattypen. e dispersievermogen van de familie op basis van het onderzoek; f aanwezigheid van de familie in de onderzochte petgaten nee niet aangetroffen, ++ ondervindt nauwelijks barrièrewerking van duiker + gevonden in petgaten of dispersie monsters, maar minder dan verwacht op basis van voorkomen in petgaten ? onbekend – ondervindt barrièrewerking bij dispersie door duiker

order	familie	a doelsoort 'petgat'	b 3150	c doelsoort overig	d typische soort	e dispersie	f petgaten
Odonata	Coenagrionidae	1	1	16	1	-	+
Aranea	Pisauridae	1		3		?	nee
Coleoptera	Colymbetinae larve	1		1		?	nee
Ephemeroptera	Caenidae	1	1	7	1	++	+
Hirudinea	Hirudinidae	1		3		?	nee
Odonata	Gomphidae	1		22	3	?	nee
Odonata	Lestidae	1		14	1	?	nee
Odonata	Libellulidae	2	2	47	4	nee	+
Odonata	Aeshnidae	3	3	22	1	nee	+
Trichoptera	Leptoceridae	1		27	1	-	+
Trichoptera	Limnephilidae	4		84	3	?	nee
Trichoptera	Hydroptilidae		1	16		-	+
Platyhelminthes	Dendrocoelidae		1	1		?	nee
Ephemeroptera	Baetidae			32	2	-	+
Trichoptera	Polycentropodidae			6	1	+	+
Odonata	Corduliidae			6	1	nee	+
Bivalvia	Unionidae			6		?	nee
Crustacea	Astacidae			1		?	nee
Ephemeroptera	Ameletidae			2		?	nee
Ephemeroptera	Ametropodidae			2		?	nee
Ephemeroptera	Ephemerellidae				1	?	nee
Ephemeroptera	Ephemeridae			7		?	nee
Ephemeroptera	Heptageniidae			27	2	?	nee
Ephemeroptera	Isonychiidae			2		?	nee
Ephemeroptera	Leptophlebiidae			15	1	?	nee
Ephemeroptera	Oligoneuniidae			2		?	nee
Ephemeroptera	Palingeniidae			2		?	nee
Ephemeroptera	Potamanthidae			4		?	nee
Ephemeroptera	Siphonuridae			15		?	nee
Odonata	Calopterygidae			5	1	?	nee
Odonata	Cordulegastriidae			6	1	?	nee
Odonata	Odontoceridae			1		?	nee
Platyhelminthes	Planariidae			14	3	?	nee
Plecoptera	Chloroperlidae			4		?	nee
Plecoptera	Leuctidae			17		?	nee
Plecoptera	Nemouridae			26	1	?	nee
Plecoptera	Perlidae			3		?	nee
Plecoptera	Perlodidae			9	1	?	nee
Plecoptera	Taeniopterygidae			3		?	nee
Trichoptera	Beraeidae			2		?	nee
Trichoptera	Brachycentridae			6	1	?	nee
Trichoptera	Glossosomatidae			4		?	nee
Trichoptera	Goeridae			6		?	nee
Trichoptera	Hydropsychidae			11		?	nee



order	familie	a doelsoort 'petgat'	b 3150	c doelsoort overig	d typische soort	e dispersie	f petgaten
Trichoptera	Lepidostomatidae			4	1	?	nee
Trichoptera	Molannidae			2		?	nee
Trichoptera	Philopotamidae			3		?	nee
Trichoptera	Phryganeidae			12	1	?	nee
Trichoptera	Psychomyiidae			10	1	?	nee
Trichoptera	Sericostomatidae			3		?	nee