



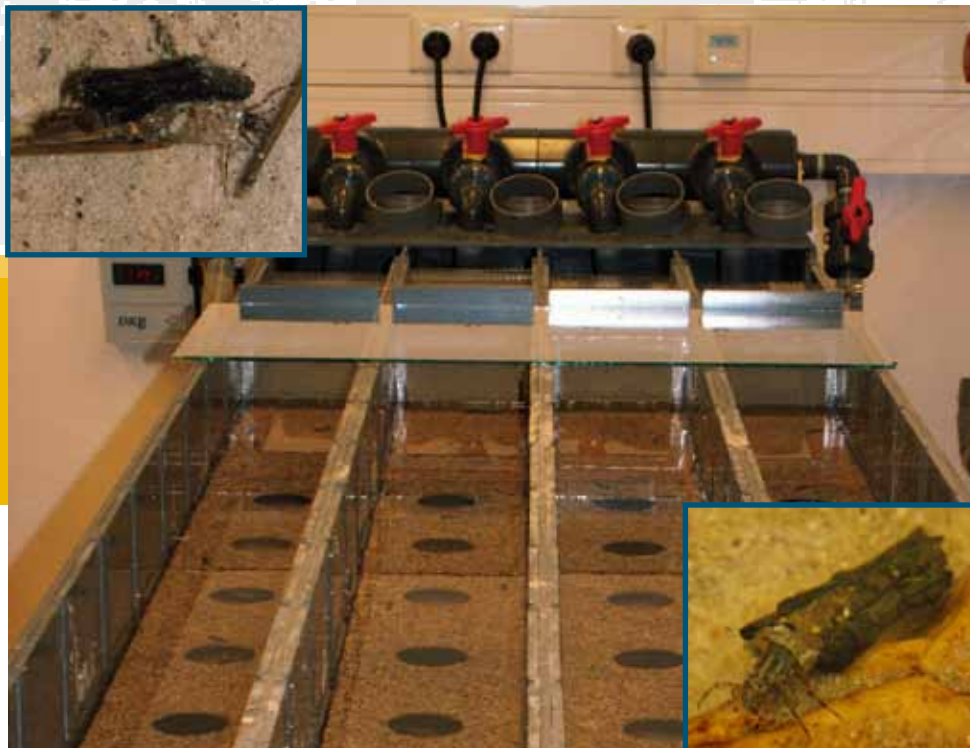
ALTErrA

WAGENINGEN UR

Effecten van piekafvoeren op kokerjuffers in laaglandbeken

Een experimentele benadering

K. Didden
T.B.M. Dekkers
P.F.M. Verdonschot



Alterra-rapport 1912, ISSN 1566-7197



Effecten van piekafvoeren op kokerjuffers in laaglandbeken

In opdracht van het ministerie van LNV, cluster Ecologische Hoofdstructuur, thema Ecologische doelen en maatregelen waterbeheer (BO-02-007-008), het strategisch LNV-programma Kennisbasis Onderzoek thema 1 "Duurzame ontwikkeling van de groenblauwe ruimte in een veranderende wereld" (KB01-002-002) en het Europees onderzoeksproject EUROLIMPACS (KP6 contractnummer GOCE-CT-2003-505540).

Effecten van piekafvoeren op kokerjuffers in laaglandbeken

Een experimentele benadering.

K. Didden

T.B.M. Dekkers

P.F.M. Verdonschot

Alterra-rapport 1912

Alterra, Wageningen, 2009

REFERAAT

Didderen, K., T.B.M. Dekkers & P.F.M. Verdonshot, 2009. *Effecten van piekafvoeren op kokerjuffers in laaglandbeken; Een experimentele benadering*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1912. 71 blz.; 20 fig.; 13 tab.; 37 ref.

De verwachting is dat door de klimaatverandering een toename in neerslagextremen zal plaatsvinden, hetgeen zal leiden tot een toename in de omvang en frequentie van piekafvoeren. De vraag is wat de effecten zijn van een toenemende omvang en frequentie van verstoringen op organismen in laaglandbeken. Het onderzoek is gericht op de effecten van verstoring op het gedrag en op de habitatvoorkeur van kokerjuffers. Verschillende soorten reageren anders op verstoringen, maar over het algemeen zijn specialisten minder beweeglijk en meer gebonden aan een specifiek habitat dan generalisten. Ze zijn daarom kwetsbaar en minder goed in staat zich aan te passen wanneer de frequentie of omvang van verstoringen in laaglandbeken toeneemt. Uit het onderzoek blijkt verder dat een verhoogde stroomsnelheid en turbulente verstoring van het habitat reeds het gedrag van kokerjuffers beïnvloeden. Wanneer het habitat bedekt wordt met zand is de verstoring het grootst en treedt uiteindelijk sterfte op. Door de hydrologie van beken op orde te brengen en bij beekherstelmaatregelen voorbereidingen te treffen, moet zandtransport zo veel mogelijk worden voorkomen.

Trefwoorden: klimaat, piekafvoer, beken, kokerjuffer, trichoptera, habitatvoorkeur, verstoring, experiment, macrofauna, gedrag.

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van www.alterra.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.

© 2009 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

TeL. : (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

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

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

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Klimaatverandering en beekecosystemen	11
1.2 Habitatgebruik en verstoringen in zandige laaglandbeken	12
1.3 Een experimentele benadering	13
1.4 Doel	13
1.5 Onderzoeksvragen	13
1.6 Leeswijzer	14
2 Materiaal en methoden	15
2.1 Kokerjuffers	15
2.2 Experimentele opstelling	16
2.3 Habitatvoorkeur	17
2.4 Analyse	20
3 Resultaten habitatvoorkeur	29
3.1 Habitatkeuze in de tijd	29
3.2 Habitatkeuze	31
3.3 Habitatvoorkeur bij verschillende stroomsnelheden	35
4 Resultaten verstoring	41
4.1 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van de soort?	41
4.2 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van het type verstoring?	44
4.3 Verschilt het gedrag bij verstoring per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?	46
5 Discussie	49
5.1 Discussie habitatvoorkeur	49
5.2 Discussie verstoring	51
6 Conclusies en toepassing in de praktijk	55
6.1 Conclusies	55
6.2 Toepassing in de praktijk	56
Literatuur	59
Bijlage 1 Statistische resultaten van habitatvoorkeurexperiment	63
Bijlage 2 Statistische resultaten verstoringsexperiment	65
Bijlage 3 Responstijd van individuen bij het verstoringsexperiment	69

Woord vooraf

Het klimaat verandert snel, wat zich onder andere uit in een verandering in neerslagpatroon. De verwachting is dat er door de klimaatverandering een toename in neerslagextremen zal plaatsvinden, met perioden van hevige regenval in de winter en langere perioden van droogte in de zomer. Daarnaast treden tijdens droge perioden in de zomer hevige zomerbuien op, die tot extra hoge zomerpiekafvoeren in beken zullen leiden. Al deze neerslagextremen leiden tot een toename in de omvang en in de frequentie van piekafvoeren. Samen leidt dit tot een verhoging van de afvoerdynamiek in beken en beekdalen, met toenemende frequentie van verstoring. Dit kan grote effecten hebben op de aanwezige levensgemeenschappen, die door klimaatverandering nog meer onder druk komen te staan. In dit rapport zijn de effecten van verschillende typen verstoringen in beken beschreven, die allen samenhangen met piekafvoeren. Daarbij is specifiek onderzoek gedaan naar de effecten van verstoring op de habitatvoorkeur en het gedrag van verschillende soorten kokerjuffers. Deze soorten zijn typische bewoners van laaglandbeken, die model staan voor de macrofaunagemeenschap in zandige laaglandbeken.

Het onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het ministerie van LNV, cluster Ecologische Hoofdstructuur, thema Ecologische doelen en maatregelen waterbeheer (BO-02-007-008), het strategisch LNV-programma Kennisbasis Onderzoek thema 1 "Duurzame ontwikkeling van de groenblauwe ruimte in een veranderende wereld" (KB01-002-002) en het Europees onderzoeksproject EUROLIMPACS (KP6 contractnummer GOCE-CT-2003-505540).

We danken Paul Goedhart (Biometris, Wageningen UR) voor het uitvoeren van statistische analyses.

Samenvatting

De verwachting is dat er door de klimaatverandering een toename in neerslagextremen zal plaatsvinden, met perioden van hevige regenval in de winter en hevige zomerbuien, die beide tot extra piekafvoeren in beken zullen leiden. Een toename van piekafvoeren zal leiden tot een verhoging van de afvoerdynamiek in beken en beekdalen, met toenemende frequentie van verstoring. Dit kan grote effecten hebben op de aanwezige levensgemeenschappen, die door klimaatverandering nog meer onder druk komen te staan. In dit rapport is het onderzoek beschreven naar de effecten van verstoringen op organismen in laaglandbeken. Daarbij is specifiek onderzoek gedaan naar de effecten van piekafvoeren op de habitatvoorkeur en het gedrag van verschillende soorten kokerjuffers. Daartoe is eerst de habitatvoorkeur bepaald. Vervolgens zijn de organismen in een experimentele opstelling geconfronteerd met verstoringen van het habitat welke gerelateerd zijn aan processen die optreden tijdens piekafvoeren: 1) een toename van de stroomsnelheid, 2) het turbulent verstoren van het habitat, 3) het bedekken van het habitat met zand. Het gedrag na verstoring is geobserveerd.

Habitatvoorkeur

Specialisten hebben een sterke voorkeur voor blad als habitat materiaal. Deze voorkeur verandert niet wanneer de stroomsnelheid wordt verhoogd. Blad is een habitatmateriaal met een hoge voedingswaarde en heeft daarom de voorkeur.

Generalisten worden gekenmerkt door een grote fractie individuen die geen keuze maakt voor een specifiek habitat en rond blijft lopen. Verder is de habitatkeuze van generalisten zeer variabel en blijvend variabel onder hogere stroomsnelheden. Dit duidt op de mogelijkheid van deze soorten om te bewegen en gebruik te maken van verschillende soorten habitat materiaal, hetgeen een voorbeeld kan zijn van soortspecifieke aanpassingen aan wisselende omstandigheden. Bewegelijkheid is met name in heterogene milieus een belangrijk kenmerk, dat een fitness voordeel biedt, ten opzichte van minder bewegelijke soorten. Anderzijds brengt bewegen nadelen met zich mee, zo kost bewegen energie en zijn soorten op het moment dat ze zich verplaatsen kwetsbaar voor predatie.

Effect van verstoring

Overduidelijk is het effect van toenemende stroomsnelheid op het gedrag van kokerjuffers. Bij hogere stroomsnelheden neemt het aantal individuen dat het habitat verlaat toe, daarnaast neemt het aantal passief drijvende individuen toe.

Roeren, met als gevolg een turbulente verstoring van het habitatmateriaal heeft bij alle soorten tot gevolg dat veel individuen het habitat verlaten of driftbewegingen vertonen. Wanneer echter het habitat bedekt wordt met zand, verlaten weinig individuen het habitat en zijn er ook minder driftbewegingen. Dit kan veroorzaakt worden doordat kokerjuffers niet in staat zijn om het ongeschikt verworpen habitat te verlaten, wanneer het bedekt is met zand. Dit duidt op kwetsbaarheid van kokerjuffers wanneer zandtransport optreedt tijdens een piekafvoer.

Soortspecifiek gedrag en kwetsbaarheid

Verstoringsen hebben verschillende effecten op verschillende soorten. De gedragingen zijn niet eenduidig gebonden aan groepen van specialisten/generalisten, maar er zijn wel opvallende verschillen tussen leden van deze twee groepen.

Illustratief is het gedrag van 2 uitersten:

De generalist *Anabolia nervosa* heeft geen duidelijke, en bovendien een in de tijd wisselende, habitatvoorkeur. Bij verstoringen verlaat de soort vaak en snel het habitat en loopt of drift richting benedenstrooms. De soort is met zijn beweeglijke gedrag waarschijnlijk goed aangepast aan wisselende omstandigheden. Wanneer een habitat ongeschikt raakt door verstoring is de soort goed in staat naar een nieuw habitat te bewegen. Wanneer echter het habitat bedekt wordt met een dikke laag zand, is de soort niet meer in staat zich te verplaatsen en treedt er sterfte op.

Een voorbeeld van het andere uiterste is *Micropterna sequax*. Deze soort heeft een sterke en niet veranderende habitatvoorkeur. De soort verlaat zijn habitat nauwelijks en bovendien pas laat wanneer het verstoord wordt. De soort is erg plaatsgebonden. Wanneer het geschikte habitatmateriaal aanwezig is, is de soort goed in staat om om te gaan met hoge stroomsnelheden. De soort is echter ook kwetsbaar: wanneer een habitat ongeschikt wordt, is de soort slecht in staat om op zoek te gaan naar een nieuw habitat. In extreme gevallen, wanneer het habitat wordt bedekt onder een dikke laag zand, is de soort in staat zijn koker te verlaten en uit het zand te kruipen. Dit levert een voordeel op, maar maakt de soort ook kwetsbaar voor predatie.

Omdat zandtransport een sterk verstorende werking heeft op kokerjuffers, maar wellicht op de gehele macrofaunagemeenschap is het raadzaam de hydrologie en morfologie van beken zodanig in te richten dat zandtransport wordt voorkomen. Daarnaast is het raadzaam bij beekherstelprojecten, waarbij vaak in het eerste jaar zandtransport optreedt, voorbereidingen te treffen om zandtransport te voorkomen.

1 Inleiding

1.1 Klimaatverandering en beekecosystemen

1.1.1 Kenmerken van klimaatverandering

De laatste jaren is het besef doorgedrongen dat klimaatverandering grote gevolgen heeft voor zoetwaterecosystemen in Europa. Het klimaat verandert snel, wat zich onder andere uit in een verandering in neerslagpatroon. De verwachting is dat door de klimaatverandering een toename in neerslagextremen zal plaatsvinden, met perioden van hevige regenval in de winter en langere perioden van droogte in de zomer (Arnell 1999). Daarnaast treden tijdens droge perioden in de zomer hevige zomerbuien op die tot extra hoge zomerpiekafvoeren in beken zullen leiden.

1.1.2 Klimaatverandering in beken

Nederlandse beken zijn vaak gekenmerkt door menselijke aanpassingen aan de hydromorfologie, zoals kanalisering, de aanwezigheid van stuwen en de afkoppeling van de beek van de rest van het stroomgebied (Hansen et al 1998).

Deze veranderingen leiden samen met een toename van neerslagextremen tot een toename in de omvang en in de frequentie van piekafvoeren in beken. Dit leidt weer tot een verhoging van de afvoerdynamiek in beken en beekdalen, met toenemende frequentie van verstorings. De verwachting is dat dit grote effecten kan hebben op de aanwezige levensgemeenschappen, die door klimaatverandering nog meer onder druk komen te staan.

1.1.3 Doorwerking op water- en natuurbeleid

Er zijn steeds meer aanwijzingen dat ons klimaat aan het veranderen is. Volgens het 'General Circulation Model (GCM)' is de omvang van de klimaatverandering voor Europa groot en zal significante gevolgen hebben voor bereikbaarheid van de regionale, nationale en internationale doelen die gesteld worden voor zoete wateren (IPCC 2007). Dit betreft belangen voor water, milieu en natuur en raken daarmee alle betrokken partijen (consument, beleid en beheer). De implementatie van de KRW (Kader Richtlijn Water) (European Commission 2000), het bereiken van de Natura 2000 doelen (European Commission 1979, 1992), de realisatie van de EHS (Ecologische Hoofdstructuur)(LNV 2000, Bal et al. 2001), milieudoelen zoals neergelegd in Kyoto Protocol en conventies (Ramsar Conventie, Convention on Biological Diversity (CBD 1992), en Convention on Sustainable Development (CSD: Malahide 2004) ondervinden directe invloed van klimaatverandering. Daarnaast wordt het behoud van biodiversiteit, de bestrijding van waterverontreiniging, het verbeteren van de waterhuishouding en de effecten van 'global change' direct door klimaatverandering beïnvloed (MNP 2005).

1.2 Habitatgebruik en verstoringen in zandige laaglandbeken

1.2.1 Habitatdynamiek en verstoringen

Habitat structuur in zandige laaglandbeken wordt gekarakteriseerd als een mozaïek van grof en fijn materiaal, bestaande uit zowel organische als anorganische componenten (Tolkamp 1980). Verstoringen en omgevingsvariatie zorgen voor de nodige veranderingen in deze habitat mozaïeken (Connell 1978). Deze veranderingen van tijd tot tijd zorgen dat organismen zich tussen habitats moeten bewegen (Lancaster et al. 1991), hetgeen de nodige risico's met zich meebrengt. Zo zijn beekorganismen tijdens hun tocht naar een nieuwe habitat kwetsbaar voor stroming, maar ook bijvoorbeeld voor predatie (Flecker 1992).

Een toename van de omvang of frequentie van verstoringen kan leiden tot een verandering in mozaïekpatronen, waardoor geschikte habitats voor beekorganismen minder geschikt of minder beschikbaar zijn of zelfs verdwijnen. Wanneer de frequentie en omvang van verstoring voldoende groot zijn kan dit leiden tot habitatnivellering.

1.2.2 Habitatvoorkeur

Habitat van beeksoorten bestaat uit een plek waar voedsel aanwezig is, maar ook waar de soort kan schuilen, rusten, zijn eieren afzet of de voortplanting plaatsvindt (Brown 1988).

De voorkeur van ongewervelde beekbewoners voor specifieke eigenschappen van het habitat is onder andere bekend van stroomsnelheid (Lancaster 1999). Substraat is het belangrijkste structuurvormende onderdeel van het habitat. Er is niet bekend of de voorkeur voor een bepaald habitat verandert als de omstandigheden veranderen.

1.2.3 Omgaan met verstoring

Organismen hebben soortspecifieke eigenschappen, die zijn ontstaan omdat de soort zich heeft aangepast aan bepaalde omgevingsfactoren. Zo zijn beekbewoners vaak afgeplat, gestroomlijnd of voorzien van haken (Hynes 1970) opdat ze zich beter in de stroming kunnen handhaven.

Een andere soortspecifieke eigenschap is de wijze waarop organismen omgaan met verstoringen. In het geval van een piekafvoer kan het zijn dat sommige soorten zich stevige vastklampen aan de bodem, terwijl andere soorten zich meteen mee laten voeren in de hoop dat ze elders een meer beschut habitat tegen komen. Dit kenmerkende en soorteigen gedrag is bepalend voor de wijze waarop beeksoorten in de toekomst kunnen omgaan met een toenemende verstoringsomvang en frequentie, bijvoorbeeld door een toename in piekafvoeren in de zomer.

1.3 Een experimentele benadering

De meeste studies naar habitatvoorkeur van organismen zijn gebaseerd op correlatief onderzoek, gebaseerd op veld observaties (Tolkamp 1980). Deze studies zijn echter momentopnamen en het is niet mogelijk om de habitatvoorkeur over een langere periode af te leiden. Ook is de invloed van veranderende omstandigheden, zoals een toename in stroomsnelheid, niet af te lezen uit dergelijke gegevens.

Er is daarom gekozen voor een experimentele benadering, waarbij gebruik is gemaakt van kunstbeken.

Omdat de habitatvoorkeur niet in één keer voor een hele gemeenschap kan worden bepaald, is er gekozen om een soortgroep van ongewervelde beekbewoners nader te onderzoeken. Kokerjuffers (Trichoptera) zijn typische bewoners van laaglandbeken en door hun soortenrijkdom ook geschikt als indicatoren van een gezond beekstelsel (Moor & Ivanov 2008). Bovendien zijn veel kokerjuffersoorten doelsoorten of soorten van de Rode lijst (LNV 2004). Met hun opvallende koker, gesponnen van een variëteit aan materialen, zijn de soorten van deze groep bovendien gemakkelijk te vinden en te bestuderen in een experimentele opstelling.

1.4 Doel

Dit onderzoek heeft als doel te bepalen wat de effecten zijn van een toenemende omvang en frequentie van verstoringen op organismen in laaglandbeken. Het onderzoek is gericht op de effecten van verstoring op het gedrag en op de habitatvoorkeur van kokerjuffers.

1.5 Onderzoeksvragen

Dit onderzoek kent drie hoofdvragen met betrekking tot habitatvoorkeur en drie vragen met betrekking tot effecten van verstoring.

Habitatvoorkeur

- Laten kokerjuffers direct of na verloop van tijd een habitatvoorkeur zien?
- Verschilt dit voorkeurspatroon per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?
- Is een verandering in de stroomsnelheid van invloed op dit voorkeurspatroon?

Verstoring

Verstoring is in de experimenten onderverdeeld naar 3 typen verstoringen:

- stroomsnelheid opvoeren
- verstoren van het habitat d.m.v. doorroeren van habitatmateriaal
- habitat bedekken met zand

Per verstoringstype zijn de volgende onderzoeksvragen geformuleerd:

- Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van de soort?
- Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van het type verstoring?
- Verschilt het gedrag bij verstoring per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?

1.6 Leeswijzer

In hoofdstuk twee is de experimentele opzet beschreven. Hoofdstuk 3 behandelt de resultaten van het habitatvoorkeur experiment. Hoofdstuk 4 behandelt de resultaten van het verstoringsexperiment. Ten slotte worden in hoofdstuk 5 de resultaten bediscussieerd en in hoofdstuk 6 de toepassing van de kennis voor de praktijk situatie toegelicht.

2 Materiaal en methoden

2.1 Kokerjuffers

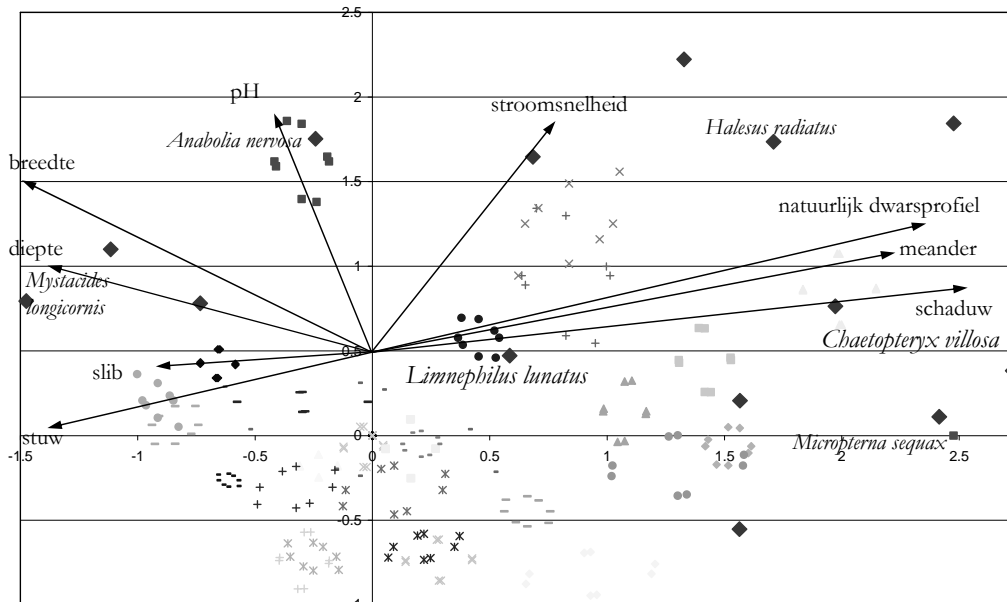
2.1.1 Selectie voorbeeldsoorten

Verschillende soorten zullen verschillend reageren op verstoring. Daarom is gekozen om een selectie van voorbeeldsoorten te maken. Kokerjuffers (Trichoptera) zijn typische bewoners van laaglandbeken. Met hun opvallende koker, gesponnen van een variëteit aan materialen, zijn de soorten van deze groep bovendien gemakkelijk te bestuderen in een experimentele opstelling.

De keuze van voorbeeldsoorten is gebaseerd op verschillen in soortskennmerken. Eerder onderzoek naar de distributie van kokerjuffer soorten in relatie tot hydromorfologische kenmerken in stromende wateren, laat zien dat soorten geclusterd voorkomen in specifieke ecosystemen (Verdonschot, 1999). De distributie van beeksoorten ten opzichte van hydromorfologische kenmerken (Figuur 1) toont rechts de natuurlijke beeksystemen, die beschaduw zijn, meanderen, geringe breedte en diepte hebben en een natuurlijk dwarsprofiel. De diepe, brede, gestuwde beken met veel slib en weinig schaduw staan links en hieronder vallen met name gekanaliseerde beken.

Voor de experimenten zijn 6 kokerjuffers gekozen:

- 3 specialisten: representatief voor natuurlijke beeksystemen (stabiele hydromorfologie): *Halesus radiatus*, *Micropterna sequax* en *Chaetopteryx villosa*.
- 3 generalisten: representatief voor gekanaliseerde beken (dynamische hydromorfologie): *Anabolia nervosa*, *Limnephilus lunatus* en *Mystacides longicornis*.



Figuur 1 DCCA-ordinatiediagram van as 1 en 2 met daarin de belangrijkste milieuvariabelen (interset correlatie >0.4) en de verdeling van 6 kokerjuffersoorten.

De experimenten zijn uitgevoerd met de larven (IVde en Vde stadium) van 6 kokerjuffersoorten, die op verschillende locaties en in verschillende habitats verzameld zijn (Tabel 1).

Tabel 1. Herkomst en datum van verzamelen van kokerjuffers.

soort	Beek	x-y coördinaat	breedte (m)	diepte (m)	habitat
<i>H. radiatus</i>	Coldenhovense beek	199.0 - 455.4	1	0.20	blad <i>Ranunculus</i>
<i>M. sequax</i>	Coldenhovense beek, Seelbeek	198.8 - 455.3 183.8 - 443.3	1	0.10	blad zand
<i>C. villosa</i>	Coldenhovense beek	198.6 - 455.2	1	0.30	blad detritus
<i>A. nervosa</i>	Emper beek	205.2 - 462.8	2	0.30	oud hout
<i>L. lunatus</i>	kwelsloot Binnenveld	173.5 - 444.8	1	0.50	<i>Callitriche</i>
<i>M. longicornis</i>	Steenwetering	209.0 - 506.6	8	0.50	zand

2.1.2 Kweekomstandigheden

Na het verzamelen zijn de kokerjuffers direct in een kweek in het laboratorium geplaatst. De kweekbeken en aquaria zijn voorzien van een natuurlijk substraat bestaande uit zand, stenen, detritus, blad, takjes en waterplanten, onder andere watereppe (*Berula*) en sterrenkroos (*Callitriche*). De stroomsnelheid in de kweekbeken was 5 tot 10 cm/s, de watertemperatuur 12°C en het dag/nacht regime 14/10 uur licht/donker (licht: 6.30 - 20.30 uur). *H. radiatus*, *M. sequax* en *C. villosa* kregen vers eikenblad als voedsel. *A. nervosa* kreeg elke week graanvlokken (een mengsel van haver, gerst, tarwe en rogge). *L. lunatus* leefde van de, al in de kweek aanwezige, voorraad *Callitriche* en detritus. *M. longicornis* is wekelijks gevoerd met detritus en plantenresten (grassen) afkomstig van de slootkant van de Steenwetering.

2.2 Experimentele opstelling

Alle experimenten zijn uitgevoerd in het laboratorium waar 6 identieke kunstbeken, met een lengte van ieder 3.2 m, staan. Elke kunstbeek wordt met TL-lampen verlicht, met een dag/nacht instelling van 16 uur/8 uur (licht: 6.00 - 22.00 uur). Elke kunstbeek heeft een voorraadbak (600 liter) gevuld met kraanwater. Gedurende het experiment is de watertemperatuur constant op 12°C gehouden. Elke kunstbeek heeft 4 goten. Elke goot is 14.3 cm breed en 20 cm diep en omvat 14 compartimenten van 13.4 cm lengte. De compartimenten in de goten zijn van elkaar gescheiden door een tussenschot van 5 cm hoog. Na het laatste compartiment zit een eindgaas, hierna stroomt het water in de voorraadbak.

2.3 Habitatvoorkeur

2.3.1 Habitatmaterialen

Voor de habitatvoorkeur experimenten, is gekeken naar de voorkeur van individuele kokerjuffer soorten voor 5 typen habitatmateriaal:

- blad
- detritus
- grind
- zand
- slib

Het blad materiaal bestaat uit oud of vers blad. Oud blad is afkomstig van els (*Alnus glutinosa*) en eik (*Quercus robur*) en de bladeren zijn verzameld uit de Poelbeek in Twente. Vers blad is afkomstig van eik in Ede. Oude en verse bladeren zijn geknipt en gezeefd (2.0 - 8.0 mm). Oude detritus bestaat voor 50% uit detritus verzameld in de Poelbeek en voor 50% uit oud eiken/elzen blad dat is vermalen met een staafmixer. Verse detritus (0.25 – 2.0 mm) is gemaakt van 100% vers bevroren eikenblad. Grind is een grove fractie van mineraal beeksubstraat (2.0 – 8.0 mm) Zand is een fijnere fractie van mineraal beeksubstraat (0.25 - 2.0 mm).

Slib bestaat uit speelzand dat gemalen is met een machine (zeefplaat van 0.5 mm) en vervolgens gezeefd (< 0.25 mm). Grind, zand en slib zijn tot gebruik droog bewaard. Eén week voor de start van een experiment zijn grind, zand en slib onder water gezet.

Van de organische habitatmaterialen oud blad, vers blad, oud detritus en verse detritus zijn drooggewicht en N_{totaal} , P_{totaal} en C_{totaal} gehalten bepaald (Tabel 2.1).

Tabel 2.1 Analyse resultaten van oud en vers organisch habitat materiaal

	N	P	C
habitat monsters	mmol/kg	mmol/kg	(g/kg)
blad - oud	1127	32	412
blad - vers	1615	34	507
fijne detritus - oud	1017	34	208
fijne detritus - vers	1186	19	523

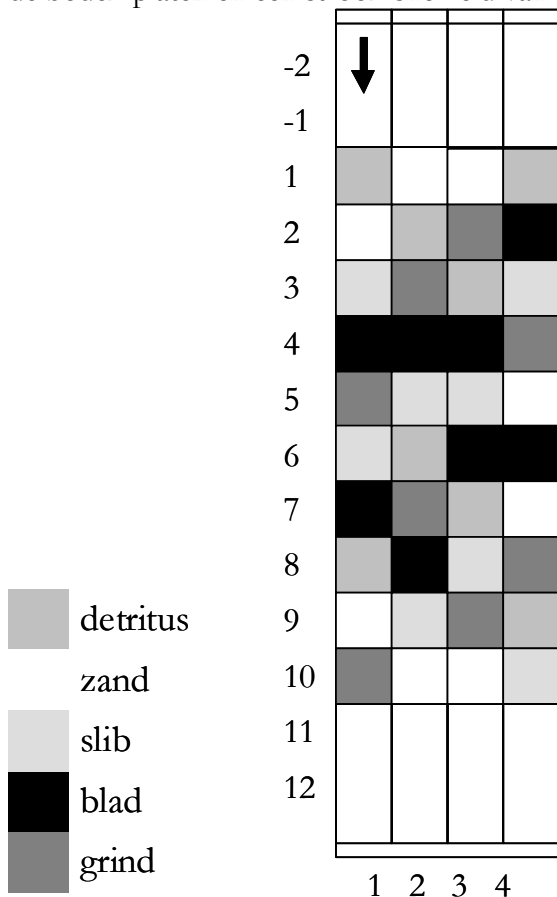
2.3.2 Experimentele inrichting

Om het wegstromen of vermengen van habitatmaterialen te voorkomen zijn alle compartimenten afgedekt met een bodemplaat. De bodemplaten zijn aan onder- en bovenzijde voorzien van fijn grind (korrelgrootte-klasse 1.0-2.0 mm), zodat de kokerjuffers voldoende grip hebben. Omdat *M. longicornis* kleiner is dan de 5 andere gebruikte soorten, is de bodemplaat bij deze soort alleen opgeruwd. De bodemplaat boven de compartimenten hebben in het centrum boven elk compartiment een rond gat (diameter 51 mm).

Compartiment -2 en -1 van iedere goot zijn gebruikt als compartimenten voor het inzetten van de testorganismen, en de compartimenten 11 en 12 zijn zogenaamde uitloop compartimenten. Compartimenten 1 t/m 5 (bovenstrooms) en 6 t/m 10

(benedenstrooms) (Figuur 2) bevatten elk 400 cm³ habitatmateriaal, waarbij voor elk experiment het habitatmateriaal opnieuw is gerandomiseerd volgens een randomiseerschema.

De experimenten zijn uitgevoerd met een gemiddeld waterniveau van 3.0 cm boven de bodemplaten en een stroomsnelheid van 10 cm/s.



Figuur 2. Kunstbeekopstelling. Elke beek bevat 4 goten en binnen elke goot bevinden zich 10 compartimenten met habitatmateriaal.

2.3.3 Habitatvoorkeur

Bij elk experiment zijn 20 kokerjuffers per goot en 4 replica's/goten per experiment ingezet.

Na 4 uur, 8 uur, 16 uur, 1 dag, 2, 3, 4, 5 en 6 dagen zijn het aantal kokerjuffers per compartiment geteld. Voor *A. nervosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* zijn de tellingen op dag 3 en dag 5 komen te vervallen. Tellingen zijn opgesplitst in:

- aantal individuen per compartiment
- aantal poppen
- aantal dode exemplaren
- aantal individuen dat geen keuze heeft gemaakt. (rondlopend op de bodemplaten (=bodemplaat) of zittend tegen het eindgaas (=eindgaas)).

2.3.4 Habitatvoorkeur bij wisselende stroomsnelheid

De hierboven beschreven experimenten zijn herhaald, maar nu bij drie verschillende stroomsnelheden, namelijk 10, 30 en 50 cm/s. Omdat de habitatkeuze na dag 1 enigszins stabiliseert zijn de tellingen uitgevoerd op dag 2 en zijn alle overige tijdstippen komen te vervallen.

2.3.5 Verstoring

Bij de verstoringsexperimenten zijn compartimenten niet gescheiden door tussenschotjes maar vormen met elkaar één geheel en er is gebruik gemaakt van bodemplaten zonder opening. Compartiment 6 is niet afgedekt en gevuld met het preferente habitatmateriaal van de testsoort. Voor *H. radiatus*, *M. sequax*, *C. villosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* is dit blad, voor *A. nervosa* is detritus gebruikt. Op het moment dat de verstoring start (=startpositie) bevinden alle individuen zich in het habitatmateriaal.

De gebruikte verstoringbehandelingen zijn:

- opvoeren van de stroomsnelheid
- verstoren van het habitat door middel van roeren
- bedekken van het habitat met zand

Van alle individuen is getimed hoe snel ze hun habitat verlaten tijdens een verstoring (responstijd tijdens verstoring). Het aantal exemplaren dat tijdens de verstoring het habitat verlaat geeft een indicatie voor de gevoeligheid van die soort voor de betreffende verstoring. De verstoring duurt 16 minuten. De verstoring door middel van habitat roeren en habitat bedekken duren elk 5 minuten.

Gedrag

Vijftien minuten voor aanvang van het experiment zijn per goot 5 individueel gemerkte (kleurcode rood, wit, blauw, groen of zwart, waarbij een draadje om de koker is geknoopt) test individuen in het habitatcompartiment gezet.

Gedrag is gedurende 45 minuten geobserveerd, waarbij gebruik gemaakt is van het programma The Observer (Noldes, Observer Xt, versie 6 en 7).

In het gedrag is voor elk individu onderscheid gemaakt tussen:

- loopt richting bovenstrooms
- loopt richting benedenstrooms
- drift
- zit tegen eindgaas

Vervolgens is met een interval van 30 minuten geobserveerd tot het einde van het experiment. Het experiment per individu eindigt als een individu het begin- of eindgaas van een goot aanraakt of na maximaal 6 uur. Er zijn meerdere gedragingen per individu mogelijk.

Stroomsnelheid opvoeren

Er is onderzocht of het gedrag verandert bij (constante) hogere snelheden. Daartoe zijn de experimenten herhaald bij 10, 30 en 50 cm/s. Bovendien is het effect van het opvoeren van de stroomsnelheid van 10 naar 50 cm/s binnen 16 minuten onderzocht.

Roeren

Om het effect van een turbulente verstoring van het habitatmateriaal te onderzoeken is het habitat geroerd. De eerste 5 minuten van het experiment is het habitat geroerd met een glazen roerstaaf.

Bedekken met zand

Het effect van zandtransport, dat optreedt tijdens een piekafvoer, is nagebootst door het habitatmateriaal te bedekken met zand. Er zijn lagen van 0.5 cm, 5 cm en 10 cm gebruikt.

Bij het bedekken van het habitat met zand met 5 of 10 cm, zijn het habitat en de kokerjuffers niet meer zichtbaar. Het is daarom niet mogelijk om gedragsobservaties te doen. In plaats van gedragsobservaties, is daarom gedurende 14 dagen het aantal individuen dat per dag onder het zand vandaan kruipt, geteld. Er is onderscheid gemaakt tussen kokerjuffers met koker of zonder koker. Na 14 dagen is het experiment beëindigd en gecontroleerd hoeveel van de achtergebleven exemplaren levend of dood zijn.

Tabel 2 Verstoringbehandelingen

Verstoringsbehandelingen		stroom snelheid (cm/s)	water diepte (cm)	bedekking (cm)	duur verstoring (min)
Type	naam				
stroomsnelheid	10 cm/s	constant 10	5.5	-	-
	30 cm/s	constant 30	3.5	-	-
	50 cm/s	constant 50	4.0	-	-
	10-50 cm/s	opvoeren van 10 naar 50	5.5-2.0	-	16
habitat verstoren	roeren habitat	constant 10	5.5	-	5
habitat bedekken	zand ½ cm	constant 10	5.5	½ cm zand	5
	zand 5 cm	constant 10	5.5	5 cm zand	5
	zand 10 cm	constant 10	11.0	10 cm zand	5

2.4 Analyse

2.4.1 Afgeleide parameters

Habitatfracties

Om te toetsen of de verdeling van de kokerjuffers over de verschillende typen habitatmateriaal verschilt, is gebruik gemaakt van fracties. Een fractie is het aantal individuen in een bepaald habitatmateriaal gedeeld door het totaal aantal individuen in het experiment. Dode kokerjuffers en poppen zijn buiten beschouwing gelaten en indien aanwezig is het totaal verminderd met het aantal dode kokerjuffers of poppen.

Indifferent, bodemplaat, eindgaas

De fractie indifferent is gedefinieerd als het aantal individuen dat op de bodemplaten loopt plus het aantal individuen tegen het eindgaas, gedeeld door het totaal aantal individuen. Individuen bereiken het eindgaas als ze zich passief laten meevoeren door de stroming en niet actief op zoek zijn naar een habitat.

Fractie bovenstrooms

Om te onderzoeken of er een effect is van de positie van de compartimenten (boven versus benedenstrooms) is steeds getoetst of de fractie bovenstrooms significant afwijkt van 0.5. De fractie bovenstrooms is daarbij gedefinieerd als het aantal individuen bovenstrooms (compartiment 1 t/m 5) gedeeld door het totaal aantal individuen. Bij een gelijke verdeling van de individuen zou deze fractie de waarde 0.5 benaderen.

2.4.2 Multinomiale logistische regressie

Logistische regressie en multinomiale logistische regressie (McCullagh and Nelder, 1989) zijn toegepast om de verdeling van de kokerjuffers te analyseren. Voor onderliggende verdeling van de observaties is gekozen voor een Poisson verdeling.

Bij het gebruik van logistische regressie is de aandacht gevestigd op één uitkomst, bijvoorbeeld wel of geen habitatkeuze. Dergelijke uitkomsten worden gekenmerkt door een binomiale verdeling (wel = 1, geen = 0) met een kansverdeling van π . De hypothese is dat de logit van π , $\text{logit}(\pi) = \log[\pi/(1-\pi)]$, bij deze experimenten afhankelijk is van een predictor, bijvoorbeeld het tijdstip van tellen of de stroomsnelheid.

Multinomiale logistische regressie is een uitbreiding van logistische regressie, welke gebruikt kan worden als een individu uit meer dan twee opties kan kiezen. In het geval van de habitatvoorkeurexperimenten, zijn de categorieën die getoetst worden dan in plaats van wel/geen keuze, een van de 5 aanwezige habitatmaterialen. De uitkomst van deze experimenten is een x aantal observaties van k individuen per categorie. Deze observaties zijn verdeeld volgens multinomiale distributie met een kansverdeling van $\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_k$, waarbij de som van de kansen 1 bedraagt.

De hypothese is, net als bij logistische regressie, dat de verdeling van $\log[\pi_1/\pi_k], \log[\pi_2/\pi_k], \dots, \log[\pi_{k-1}/\pi_k]$ afhankelijk is van een predictor, bijvoorbeeld tijdstip of stroomsnelheid. Een significant effect van een predictor wordt geanalyseerd met behulp van een analyse van deviatie en post hoc gepaarde testen; likelihood ratio testen, zijn gebruikt om te onderzoeken of de verschillende niveaus van de predictor onderling verschillen.

De data zijn geanalyseerd met behulp van Genstat (GenStat Release 11.1 PC/Windows) en er is gekozen om significante verschillen op het 5% niveau toe te lichten ($\alpha=0.05$).

2.4.3 Effecten van experimentele opzet

Om ecologische effecten te kunnen onderscheiden van effecten die te maken hebben met de wijze waarop het experiment is ingericht, zijn de effecten van verschillende parameters in de experimentele opstelling onderzocht.

De experimenten zijn steeds in dezelfde experimentele goot uitgevoerd. Om een effect van goot uit te sluiten is de analyse zowel herhaald met als zonder correctie voor goot.

Omdat binnen een goot habitats 2 keer voorkomen is onderzocht of deze ‘replica’s’ verschillen, zowel in het totaal aantal individuen binnen een replica, als de verdeling tussen de verschillende habitats. Er is gebruik gemaakt van binomiale logistische regressie.

Ook is onderzocht of er een effect is van de locatie van het habitatmateriaal op de keuze van de kokerjuffers.

Het effect van de kwaliteit van habitatmateriaal is onderzocht door uitkomsten van experimenten waarbij oud blad is gebruikt, te vergelijken met de uitkomsten van experimenten waarin vers blad is gebruikt.

Omdat bovenstaande toetsen invloed hebben gehad op keuzes voor stappen in de analyse, worden de resultaten van deze analyses kort besproken:

Effect van goot

De analyses zijn voor *C. villosa*, *H. radiatus* en *M. sequax* uitgevoerd zowel met als zonder correctie voor de goot waarin het experiment plaatsvindt. Omdat het verschil tussen een analyse met correctie en een analyse zonder correctie marginaal is, is er voor gekozen om de analyses zonder correctie te rapporteren.

Boven versus benedenstrooms

Het aantal kokerjuffers dat zich bovenstrooms in de experimentele goot bevindt, is significant groter dan het benedenstroomse aantal (zie ook paragraaf 0). Omdat de verdeling tussen de verschillende habitats echter in 44 van de 48 experimenten (Bijlage 1) geen significant verschil in de boven- of benedenstroomse verdeling over habitatmaterialen ($p > 0.05$) gevonden is, zijn voor verdere analyses het aantal individuen bovenstrooms en benedenstrooms per habitat gesommeerd.

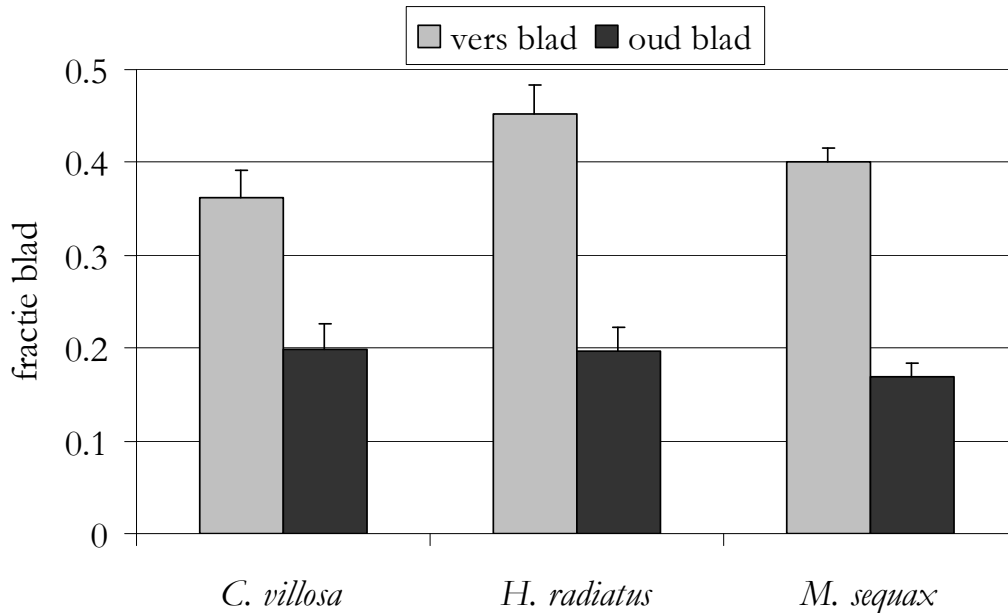
Lineaire positie effect

Het effect van de positie van het habitatcompartiment is getoetst door een toets op lineair positie effect uit te voeren. Hieruit blijkt dat er in veel gevallen een sterk positie effect is. Als echter de habitatvoorkeur analyse wordt gecorrigeerd voor dit positie effect, blijkt dat de gecorrigeerde toetsen en ongecorrigeerde toetsen goed vergelijkbaar zijn en er nauwelijks verschillen optreden. Omdat het effect van positie ondergeschikt is en het effect van habitatkeuze overeind blijft, is gekozen om ongecorrigeerde toetsen te gebruiken.

Oud versus vers blad

Het effect van de kwaliteit van habitatmateriaal is onderzocht door de fracties van drie soorten kokerjuffers in het habitatmateriaal ‘blad’ te vergelijken, waarbij de

uitkomsten van experimenten waarbij oud blad is gebruikt, zijn vergeleken met de uitkomsten van experimenten waarin vers blad is gebruikt. Er is aangenomen dat de habitatkeuze vanaf dag 1 stabiliseert.



Figuur 3. Fractie individuen in blad, waarbij de keuze van 3 soorten kokerjuffers voor vers blad is vergeleken met de keuze voor oud blad.

De fractie individuen met een voorkeur voor blad verschilt sterk wanneer vers blad of oud blad wordt gebruikt (Figuur 3). Bovendien heeft vers blad een hogere N:P verhouding en daarmee een hogere voedingswaarde (Tabel 2.1). Er is daarom gekozen alleen de experimenten met vers blad te gebruiken.

Poppen

Tijdens de experimenten heeft een aantal larven zich ontwikkeld tot poppen. Deze individuen zijn niet meegenomen in de analyse. Er is een extra analyse toegevoegd om de habitatvoorkeur van poppen te bestuderen.

2.4.4 Habitatvoorkeur

Habitatkeuze in de tijd

Kiezen kokerjuffers naar verloop van tijd vaker voor een habitat en neemt dus het aantal individuen dat niet kiest (indifferent) af?

Getoetst is of de kansverdeling van het aantal indifferente individuen verschilt tussen verschillende tijdstippen, waarbij gebruik is gemaakt van binomiale regressie met fractie indifferent als variabele en de verschillende tijdstippen als factor.

Is er een moment waarop de habitatkeuze stabiliseert?

Dit is getoetst door na te gaan of er na een bepaald tijdstip een afname van het verschil in de verdeling van de habitatkeuze tussen tijdstippen te zien is. Er is gebruik

gemaakt van gepaarde toetsen, waarbij opeenvolgende tijdstippen steeds in paren getoetst zijn. Bovendien is onderzocht of de habitat*tijd interactie significant is, als factor in een multinomiale regressie, hetgeen duidt op verschillen in de habitatvoorkeur op verschillende tijdstippen.

Habitat voorkeur

Zijn specialisten kieskeuriger in hun habitatkeuze dan generalisten?

Onderzocht is of de fractie indifferent (dat wil zeggen de kokerjuffer kiest niet voor een habitatmateriaal) groter is voor bepaalde soorten dan voor anderen. Verschillen tussen soorten zijn getoetst met een Fischer exact test (5%), met gebruik van data vanaf dag 1. De nadruk is hierbij gelegen op verschillen tussen generalisten en specialisten.

Hebben de kokerjuffers een voorkeur voor een bepaald habitat?

De kansverdeling van de habitatkeuze is getoetst aan een gelijke verdeling tussen de habitats (Slib 0.167, Blad 0.167, Zand 0.167, Detritus 0.167 en Grind 0.167 Indifferent 0.167). Wanneer dit significant verschilt zijn er habitats die een voorkeur hebben ten opzichte van anderen. Er is gebruik gemaakt van multinomiale regressie voor de waarnemingen vanaf dag 1. Daarnaast is een voorkeurhabitat gedefinieerd als een habitat die vaker dan op basis van een gelijke verdeling en vaker dan de fractie indifferent wordt gekozen.

Verschilt de habitatvoorkeur tussen soorten van kokerjuffers?

Voor deze analyses zijn de aantallen per goot gesommeerd. Door ieder habitatmateriaal apart te analyseren, en, na correctie voor verschillen tussen tijdstippen, te toetsen of deze fractie verschillend is voor de soorten kan meer informatie verkregen worden over de verschillen tussen soorten. Hiervoor is steeds logistische regressie gebruikt. Tevens is getoetst op een tijd*soort interactie. De interactie tussen soort en tijd heeft voor de habitats Blad, Zand, Detritus en Grind respectievelijk de volgende p waarden 0.194, 0.035, 0.037 en 0.299. Er zijn dus aanwijzingen dat de verschillen tussen soorten van tijd tot tijd verschillen. Toch zijn de fracties, na samenvoeging vanaf tijdstip 1 gebruikt voor de analyse. Deze fracties zijn gecorrigeerd voor verschillen tussen tijdstippen.

Hebben kokerjuffers een voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek?

Als de individuen gelijk verdeeld zijn over de boven- en benedenstroomse habitats zou elke van deze fracties gelijk aan 0.5 zijn. Er is daarom getoetst of de fractie bovenstrooms significant afwijkt van 0.5, hetgeen duidt op een ongelijke verdeling in de beek. Voor deze analyse is een binomiale toets gebruikt.

2.4.5 Habitatvoorkeur onder veranderende stroomsnelheid

Neemt het aantal drijvende individuen toe bij toenemende stroomsnelheid?

Er is onderzocht of het aantal individuen dat zich passief laat drijven, vertegenwoordigd door de fractie eindgaas, significant toeneemt bij toenemende

stroomsnelheid. Hiervoor is gebruik gemaakt van een Fischer exact toets waarbij paarsgewijze verschillen (5%) zijn gerapporteerd.

Verandert de habitatvoorkeur bij een toenemende stroomsnelheid?

De verdeling tussen de habitats is paarsgewijs tussen de verschillende stroomsnelheden getoetst met multinomial logistische regressie.

Verandert de voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek bij toenemende stroomsnelheid?

Als de individuen gelijk verdeeld zijn over de boven- en benedenstroomse habitats zou elke van deze fracties gelijk aan 0.5 zijn. Er is daarom getoetst of de fractie bovenstrooms significant afwijkt van 0.5, hetgeen duidt op een ongelijke verdeling in de beek. Voor deze analyse is een binomiale toets gebruikt.

2.4.6 Effecten van verstoring

Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring en het tijdstip waarop dit gebeurt afhankelijk van de soort?

Allereerst is het aantal individuen per soort dat de startpositie verlaat gedurende de verstoring getoetst middels een paarsgewijze Fisher Exact toets (5%).

Van het aantal individuen dat de startpositie heeft verlaten gedurende de periode van verstoring is het tijdstip waarop het habitat wordt verlaten paarsgewijs tussen soorten getoetst met de niet-parametrische Mann Whitney toets. Deze toets heeft als voordeel dat de verdeling van de tijdstippen ongespecificeerd mag blijven. Daarbij moet aangetekend worden dat de toets weinig onderscheidend is als weinig individuen de startpositie hebben verlaten. Als geen enkel individu de startpositie heeft verlaten kan de toets niet worden uitgevoerd.

Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van het type verstoring?

Dezelfde Mann Whitney toetsen op gemiddeld tijdstip waarop het habitat verlaten wordt als hierboven zijn uitgevoerd per soort, waarbij de behandelingen onderling zijn vergeleken. Het lijkt, vanwege de verschillende duur van de verstoring, weinig zinvol om een stroomsnelheid behandeling te vergelijken met roeren of met zand. Daarom zijn roeren en zand paarsgewijs getoetst en daarnaast zijn de 4 stroomsnelheidsverstoringen apart onderling vergeleken.

Ook is per soort onderzocht of het aantal individuen dat per verstoring het habitat verlaat significant verschilt middels een paarsgewijze Fischer exact toets (5%).

Verschilt het gedrag bij verstoring per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?

a) Is het aantal individuen dat zich passief laat drijven afhankelijk van de soort? b) Is het aantal dode individuen bij bedekking met zand afhankelijk van de soort? c) Is het aantal van de individuen dat zich naar bovenstrooms of benedenstrooms beweegt verschillend bij verschillende typen verstoringen?

Per verstoring behandelingswijze en per soort is nagegaan of er verschillen zijn tussen de overige gedragingen (lopen richting bovenstrooms, lopen richting benedenstrooms, drijven) middels een Fisher Exact toets met paarsgewijze verschillen (5%).

Tabel 3. *Overzicht van alle gebruikte statistische toetsen ($\alpha < 0.05$)*

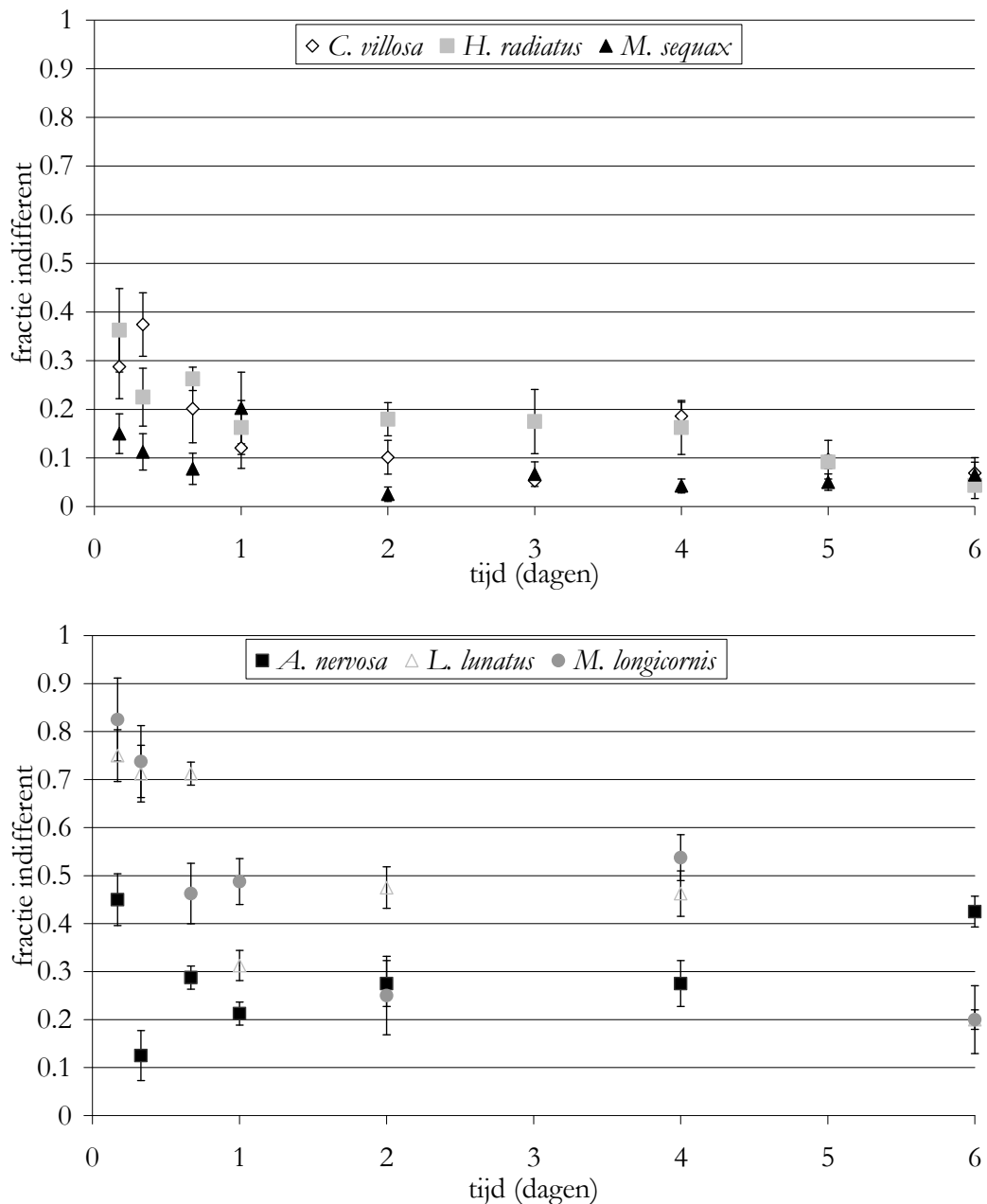
experimenten	factor	getoetste variabelen	gebruikte toets
effect opstelling			
is er een effect van goot?	goot		gecorrigeerd vs ongecorrigeerd
is er een effect van lineaire positie?	lineaire positie		gecorrigeerd vs ongecorrigeerd
zijn er verschillen wanneer oud of vers blad wordt gebruikt?	oud of vers blad		
habitatvoorkeur			
neemt de fractie indifferent af in de tijd?	tijd	fractie indifferent	paarsgewijze toetsen tussen tijdstippen
is er een moment waarop de habitatkeuze stabiliseert?	tijd	verdeling verschillende habitats verschillende soorten	multinomiale logistische regressie met vergelijkingen tussen opeenvolgende tijdstippen, interactie habitat*tijd
kiezen specialisten vaker voor een habitat dan generalisten?	soort	fractie indifferent	Fischer exact toets en paarsgewijze toetsen
hebben kokerjuffers een soortspecifieke habitatvoorkeur	habitatmateriaal	verdeling verschillende habitats van één soort	Fischer exact toets
verschilt de habitatvoorkeur tussen soorten?	soort	verdeling verschillende habitats verschillende soorten	multinomiale logistische regressie, (factor tijd x soort interactie is ook getoetst)
hebben kokerjuffers een voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek?		fractie bovenstrooms	binomiale toets (verschil 0.5)
stroomsnelheid			
neemt het aantal passief driftende individuen toe bij toenemende stroomsnelheid?	stroomsnelheid	fractie eindgaas	Fischer exact
verandert de habitatvoorkeur bij toenemende stroomsnelheid	stroomsnelheid	verdeling verschillende habitats van één soort	multinomiale logistische regressie, paarsgewijze toetsen
verandert de voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek bij toenemende stroomsnelheid		fractie bovenstrooms	binomiale toets (verschil 0.5)
verstoring			
is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van de soort?	soort	aantal individuen dat habitat verlaat per verstoring	Fischer exact
is het tijdstip waarop individuen het habitat verlaten tijdens een	soort	tijdstip waarop individuen het habitat verlaten	Mann Whitney U

verstoring afhankelijk van de soort?			
is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van het type verstoring?	verstoringstype	aantal individuen dat habitat verlaat per soort	Fischer exact
is het tijdstip waarop individuen het habitat verlaten tijdens een verstoring afhankelijk van de verstoring?	verstoringstype: zand vs roeren 4 stroomsnelheden	tijdstip waarop individuen van één soort het habitat verlaten	Mann Whitney toets
is het aantal gedragingen (driften, lopen) tijdens verstoring afhankelijk van de soort?	soort	aantal individuen dat gedrag vertoont per verstoring	Fisher exact toets
is het aantal gedragingen (driften, lopen) tijdens verstoring afhankelijk van het verstoringstype?	verstoringstype	aantal individuen gedrag vertoont per soort	Fisher exact toets

3 Resultaten habitatvoorkeur

3.1 Habitatkeuze in de tijd

3.1.1 Kiezen kokerjuffers naar verloop van tijd vaker voor een habitat?



Figuur 4. Fractie individuen dat niet voor een habitat kiest (indifferent) (gemiddelde \pm standaard error) op 7 tijdstippen tijdens het experiment.

De habitatkeuze van kokerjuffers is op verschillende tijdstippen geobserveerd. Om te bepalen of de habitatkeuze op een gegeven moment stabiliseert, zijn de verdelingen van de fractie indifferent paarsgewijs getest:

- Voor *C. villosa* (Figuur 4) zijn er vooral significante verschillen tussen enerzijds de hoge fractie indifferent op de eerste meetmomenten (0.17, 0.33 dag) en anderzijds de lagere fractie op de latere dagen (1, 2, 3, 5, 6) ($P < 0.01$ voor allen). De tijdstippen 0.67 en 4 bevinden zich hier tussenin. De fracties geven duidelijk aan dat er stabilisatie optreedt vanaf dag 1, met wellicht een wat hoge fractie voor dag 4.
- Voor *H. radiatus* (Figuur 4) geldt dat er drie groepen te onderscheiden zijn: De hoogste fracties indifferent worden geteld binnen de eerste dag (0.17, 0.33, 0.67), daarna neemt deze fractie af op dagen 1, 2, 3, 4, 5. De laatste dag (6) is er een significant lagere fractie indifferent dan alle andere tijdstippen met uitzondering van dag 5. Er treedt stabilisatie op vanaf dag 1.
- Voor *M. sequax* (Figuur 4) is de fractie indifferent over het algemeen laag. De fractie op dag 0.17 is significant hoger dan op dag 2, 4 en 5. Daarnaast is de fractie op dag 1 significant hoger dan de andere tijdstippen vanaf dag 0.67 ($P < 0.05$). Er treedt stabilisatie op vanaf dag 2.
- Voor *A. nervosa* (Figuur 4) neemt de fractie indifferent meteen na dag 0.17 significant af. Op dag 0.33 is de fractie significant lager dan tijdens volgende dagen en lijkt zich te stabiliseren. Op dag 6 is de fractie wederom hoger.
- Voor *L. lunatus* (Figuur 4) is de fractie indifferent binnen de eerste dag enorm hoog ($> 70\%$), waarna vanaf dag 1 een significant lagere fractie te zien is op de overige dagen ($P < 0.01$). Op dag 6 is de fractie het laagst.
- Ook voor *M. longicornis* (Figuur 4) is de fractie indifferent in het begin hoog ($> 70\%$). Op dag 0.67 neemt hij echter significant af om vervolgens op dag 2 en 6 significant nog verder af te nemen.

Over het algemeen is met name de eerste dag (0.17, 0.33 en 0.67) nog een groot aantal individuen aanwezig dat geen keuze maakt. Daarna lijkt de fractie indifferent voor sommige soorten af te nemen en te stabiliseren, maar de variatie tussen de tijdstippen is groot.

3.1.2 Is er een moment waarop de habitatkeuze stabiliseert?

Om te onderzoeken of een stabilisatie van de fractie indifferent ook daadwerkelijk betekent dat de habitatkeuze stabiliseert is de verandering in de verdeling van individuen over verschillende habitats op verschillende tijdstippen getoetst. De stabilisatie van kansen, hetgeen duidt op een selectie voor een voorkeurs habitat, kan worden afgemeten aan de toets op habitat*tijd interactie.

Voor *A. nervosa*, *M. longicornis* en *L. lunatus*, is de interactie (zeer) significant op alle tijdstippen (Tabel 4); voor deze soorten treedt geen stabilisatie op. Voor de soorten *C. villosa*, *H. radiatus* en *M. sequax* is de interactie zeer significant voor dag 0.17 en 0.33 en significant voor dag 0.67 en 1 (maar niet voor *C. villosa*). Daarna treedt voor deze soorten enige stabilisatie op, hoewel de toets voor *H. radiatus* steeds (bijna) significant blijft (Tabel 4).

Tabel 4. Resultaat van habitat*tijd interactie. Getallen zijn de p-waarden die bij de toets horen. *** hoogst significant $P < 0.001$ ** zeer significant $P < 0.01$ * significant $P < 0.05$.

tijd (dagen)	<i>C. villosa</i>	<i>H. radiatus</i>	<i>M. sequax</i>	<i>A. nervosa</i>	<i>L. lunatus</i>	<i>M. longicornis</i>
Vanaf 0.17	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***
Vanaf 0.33	0.000***	0.000***	0.001**	0.000***	0.000***	0.000***
Vanaf 0.67	0.023*	0.009**	0.020*	0.000***	0.000***	0.000***
Vanaf 1.00	0.131	0.023*	0.021*	0.000***	0.000***	0.000***
Vanaf 2.00	0.159	0.047*	0.630	0.000***	0.015*	0.000***
Vanaf 3.00	0.179	0.015*	0.800	0.000***	0.012*	0.000***
Vanaf 4.00	0.171	0.048*	0.676	0.000***	0.012*	0.000***
Vanaf 5.00	0.458	0.073	0.789	-	-	-

Een andere toets wordt verkregen door opeenvolgende tijdstippen onderling te vergelijken en te toetsen of de habitat verdeling op het eerste tijdstip verschilt van de habitat verdeling op het tweede tijdstip. Deze toets geeft slechts enkele paarsgewijze verschillen voor *C. villosa*, *H. radiatus* en *M. sequax*. Voor *A. nervosa* *M. longicornis* en *L. lunatus* is ook hier het beeld sterk wisselend (Tabel 5).

Tabel 5. Resultaat van de vergelijking van de habitatkeuze op twee opeenvolgende tijdstippen. Getallen duiden op de p-waarden die bij de toets horen. ** zeer significant $P < 0.01$ * significant $P < 0.05$.

tijd (dagen)	<i>C. villosa</i>	<i>H. radiatus</i>	<i>M. sequax</i>	tijd (dagen)	<i>A. nervosa</i>	<i>L. lunatus</i>	<i>M. longicornis</i>
0.17 - 0.33	0.875	0.363	0.706	0.17 - 0.33	0.000**	0.837	0.838
0.33 - 0.67	0.145	0.001**	0.129	0.33 - 0.67	0.001**	0.890	0.002**
0.67 - 1.00	0.434	0.555	0.185	0.67 - 1.00	0.621	0.000**	0.129
1.00 - 2.00	0.394	0.527	0.002**	1.00 - 2.00	0.031*	0.019**	0.000**
2.00 - 3.00	0.450	0.736	0.610	2.00 - 4.00	0.114	0.890	0.003**
3.00 - 4.00	0.024*	0.538	0.986	4.00 - 6.00	0.000**	0.012	0.000**
4.00 - 5.00	0.195	0.236	0.872				
5.00 - 6.00	0.458	0.073	0.789				

De habitatkeuze stabiliseert voor de specialisten *C. villosa*, *H. radiatus* en *M. sequax* vanaf dag 1, voor de generalisten *A. nervosa* *M. longicornis* en *L. lunatus* stabiliseert de habitatkeuze niet. Het gegeven dat de verdeling over de habitats van tijdstip tot tijdstip verschilt, kan echter ook verklaard worden door een wisseling van slechts een fractie (bijvoorbeeld de fractie indifferent), terwijl de verdelingen van de fracties individuen in andere habitatmaterialen gelijk blijft. De statistische toetsen kunnen het patroon dat er wel een habitatvoorkeur optreedt op deze wijze maskeren.

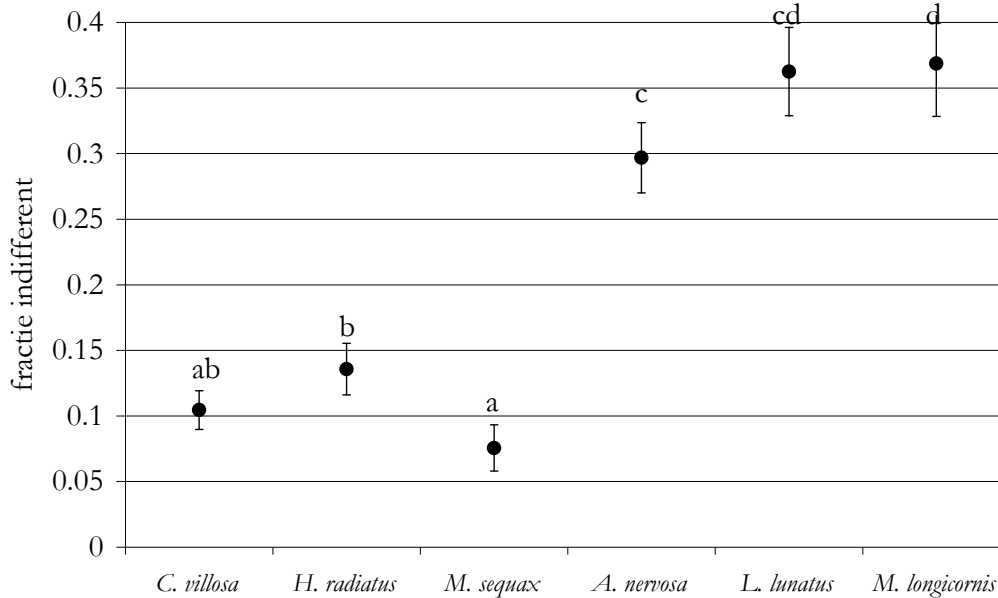
3.2 Habitatkeuze

3.2.1 Zijn specialisten kieskeuriger in hun habitatkeuze dan generalisten?

Er is onderzocht of de fractie indifferent significant verschilt tussen soorten. Om het verschil tussen de soorten te bestuderen is aangenomen dat de keuze vanaf tijdstip 1 is gestabiliseerd.

Er is duidelijk een significant verschil te zien in de fractie indifferente individuen tussen specialisten (*Halesus radiatus*, *Micropterna sequax* en *Chaetopteryx villosa*) en generalisten. Bij generalisten ligt de fractie individuen die niet kiest tussen de 30 en

40%, terwijl dit voor specialisten tussen de 10 en 15 % ligt (Figuur 5). Generalisten kiezen significant vaker niet voor een habitat, maar blijven rondlopen.



Figuur 5. Fractie indifferent (gemiddelde ± standaard error) voor 6 soorten kokerjuffers vanaf dag 1. Verschillende letters duiden op significante verschillen volgens een Fishers exact toets ($P < 0.01$)

3.2.2 Hebben kokerjuffers een voorkeur voor een bepaald habitat?

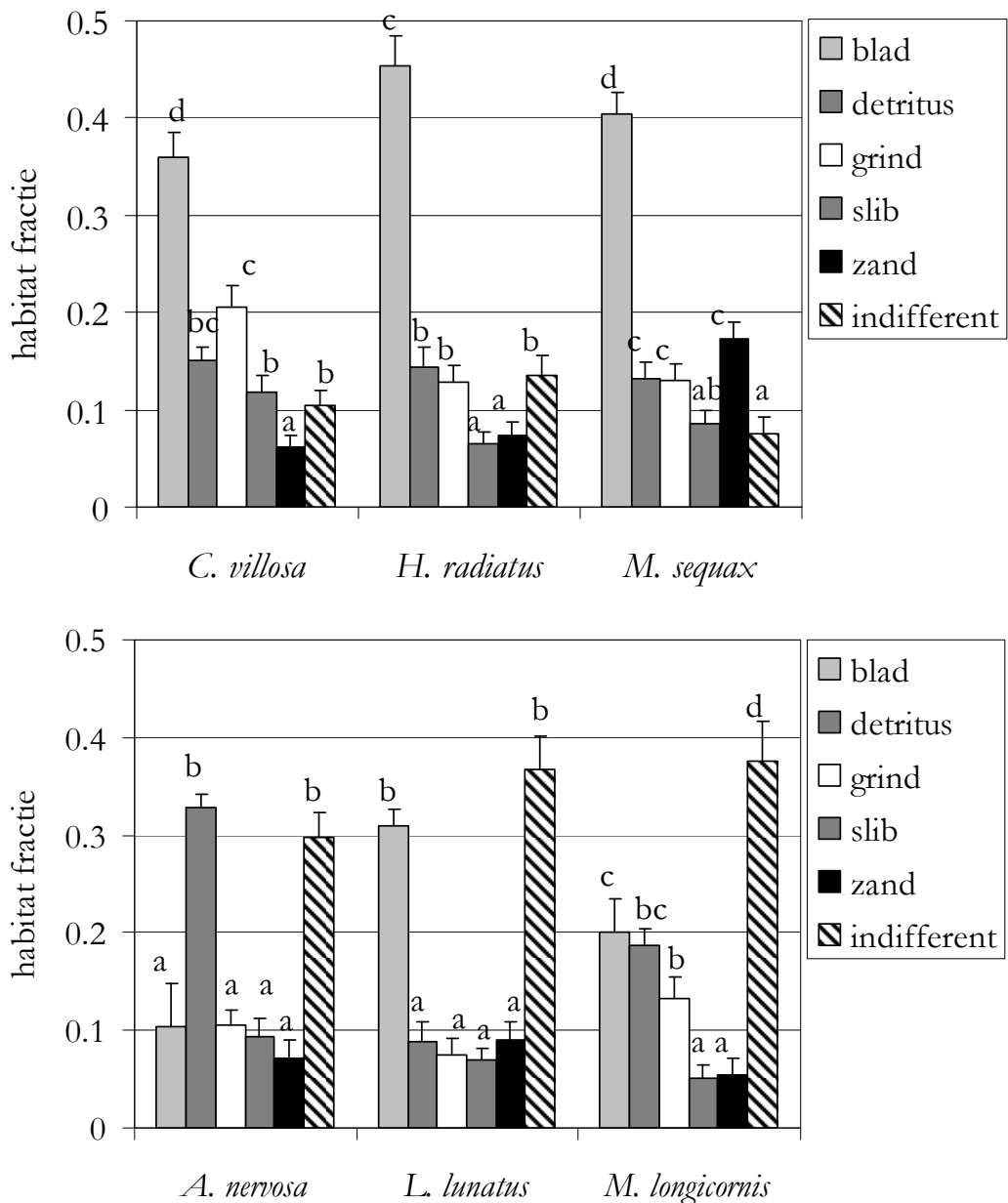
Habitatvoorkeur is bepaald voor alle 6 kokerjuffer soorten. Hierbij is aangenomen dat de habitatkeuze vanaf dag 1 min of meer stabiel is. Eerdere analyses laten zien dat de paarsgewijze verschillen tussen tijdstippen significante verschillen oplevert voor de generalisten, echter dit wordt voor een groot deel bepaald door de variatie in de fractie indifferent. Om een totaal beeld van de habitatvoorkeur te krijgen is daarom ook voor deze soorten aangenomen dat de habitatkeuze vanaf dag 1 stabiel is.

Er is sprake van habitatvoorkeur of subvoorkeur als ($F = \text{Fractie}$):

- voorkeur: $F_{\text{habitat}} > F_{\text{indifferent}} > F_{\text{andere habitiats}}$
- subvoorkeur $F_{\text{habitat}} = F_{\text{indifferent}} > F_{\text{andere habitiats}}$
- afkeer: $F_{\text{habitat}} < F_{\text{indifferent}} < F_{\text{andere habitiats}}$

De specialisten *H. radiatus*, *M. sequax* en *C. villosa* hebben duidelijk een significante voorkeur voor blad (Figuur 6). *H. radiatus* heeft daarnaast een afkeer van zand en slib, en *C. villosa* een afkeer van zand. *M. sequax* vertoont een subvoorkeur voor detritus, zand en grind en *C. villosa* alleen voor grind.

De generalisten *A. nervosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* laten alle drie geen duidelijke habitatvoorkeur zien (Figuur 6), de fractie indifferente individuen is altijd hoger of even hoog als de fractie in de favoriete habitat. De subpreferente habitat voor *A. nervosa* is detritus en blad voor *L. lunatus*. De soorten hebben een afkeer voor de overige habitats, hoewel de fractie individuen in blad en detritus voor *M. longicornis* wel hoger is dan de fractie in de minerale substraten.



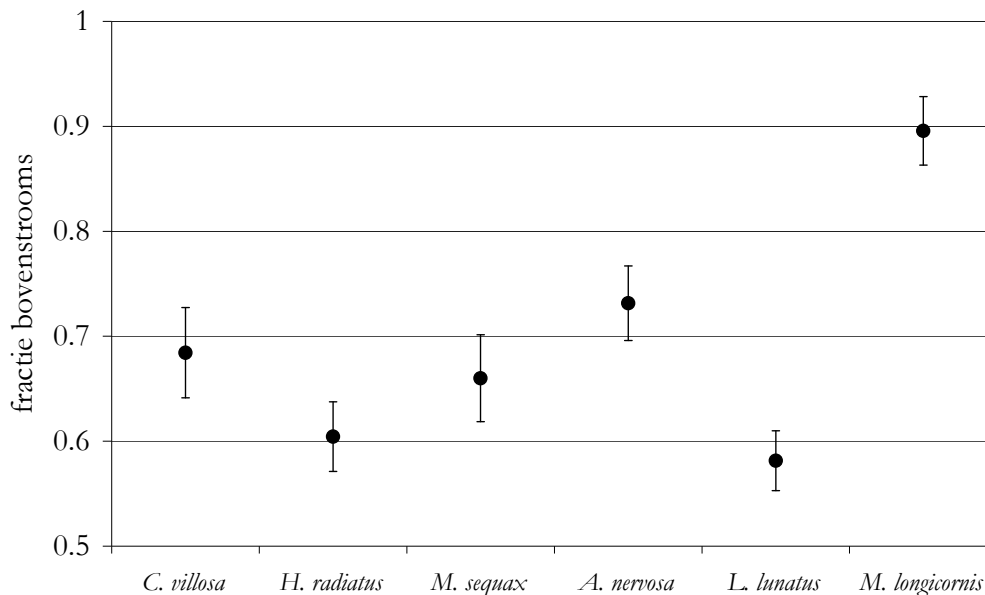
Figuur 6. Habitatfractie (gemiddeld \pm se) van 6 kokerjuffersoorten in 5 habitatmaterialen en fractie indifferent. Verschillende letters duiden op significante verschillen volgens een Fischer exact toets (5%).

3.2.3 Verschilt de habitatvoorkeur tussen soorten van kokerjuffers?

Om de verschillen in habitatvoorkeur tussen soorten nader te onderzoeken zijn de habitatfracties apart geanalyseerd en, na correctie voor verschillen tussen tijdstippen, is getoetst of deze fractie verschillend is voor de soorten. Deze fracties zijn gecorrigeerd voor verschillen tussen tijdstippen. De fractie blad vertoont duidelijke verschillen tussen soorten, waarbij de fractie blad voor individuen van *A. nervosa*

significant kleiner is, terwijl *H. radiatus* en *M. sequax* significant vaker voor blad kiezen dan de andere soorten (Bijlage 1).

3.2.4 Hebben kokerjuffers een voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek?



Figuur 7. Fractie individuen dat zich bovenstrooms bevindt (gemiddelde \pm se) ten opzichte van het totaal aantal individuen.

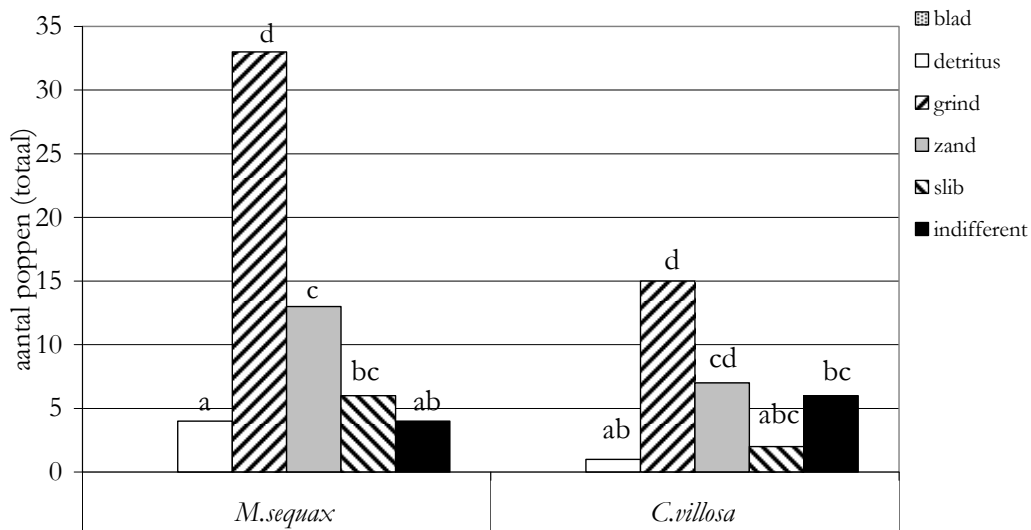
Naast voorkeur voor een habitatmateriaal is onderzocht of de locatie van het habitatcompartiment (boven- versus benedenstrooms) van invloed is op de aanwezigheid van kokerjuffers. Door de stroming zouden meer individuen benedenstrooms terecht kunnen komen, maar door beweging zouden de kokerjuffers zich ook elders kunnen concentreren.

Uit de resultaten blijkt dat de fractie bovenstrooms groter is dan benedenstrooms voor alle 6 de soorten kokerjuffers (fractie bovenstrooms $>$ 0.5, Figuur 7). Binnen de soorten zijn echter grote verschillen. Zo is bij *L. lunatus* nauwelijks verschil in aantallen boven- of benedenstrooms te zien (binomiale toets, $p > 0.01$ voor alle tijdstippen), terwijl bij *M. longicornis* bijna alle individuen zich bovenstrooms bevinden (binomiale toets, $P < 0.001$ voor alle tijdstippen, Figuur 7).

3.2.5 Hebben poppen van kokerjuffers een voorkeur voor een habitat?

Tijdens het experiment zijn enkele individuen van larve stadium V gaan verpoppen. Van *A. nervosa*, *L. lunatus*, and *M. longicornis* zijn geen poppen gevonden en van *H. radiatus* slechts 5, deze soorten zijn dan ook niet gebruikt voor de analyses van habitatvoorkeur van larven. Voor de poppen van *M. sequax* en *C. villosa* is de

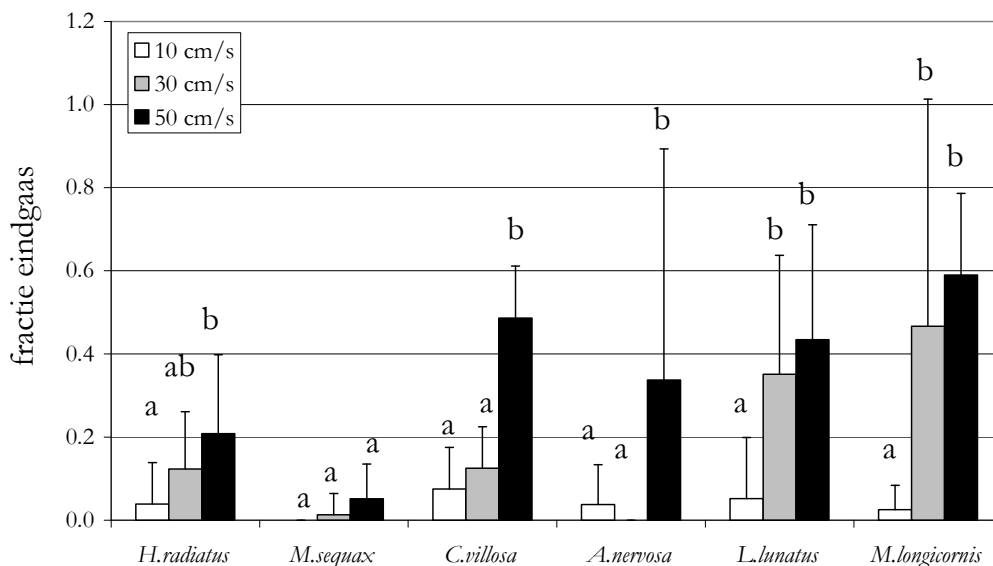
habitatvoorkeur onderzocht. Beide soorten hebben de voorkeur voor grind als habitatmateriaal wanneer ze verpoppen (Figuur 8).



Figuur 8. Habitatvoorkeur van poppen van *M. sequax* en *C. villosa* bij 5 habitatmaterialen (blad, detritus, grind, zand, slib) en indifferent. Verschillende letters duiden op significante verschillen volgens een Fischer exact toets ($P < 0.05$).

3.3 Habitatvoorkeur bij verschillende stroomsnelheden

3.3.1 Neemt het aantal driftende individuen toe bij toenemende stroomsnelheid?



Figuur 9. Fractie individuen dat zich passief laat drijven richting eindgaas bij 3 stroomsnelheden (10, 30 en 50 cm/s). Verschillende letters duiden op verschillen binnen een soort ($P < 0.05$).

De fractie individuen die zich passief laat driften en daardoor bij het eindgaas terecht komt, neemt toe bij hogere stroomsnelheden. Bij *L. lunatus* en *M. longicornis* driften er bij 30 cm/s en 50 cm/s meer individuen, bij *C. villosa* en *A. nervosa* is dit pas bij 50 cm/s. De specialisten *H. radiatus* en *M. sequax* gaan niet significant vaker driften.

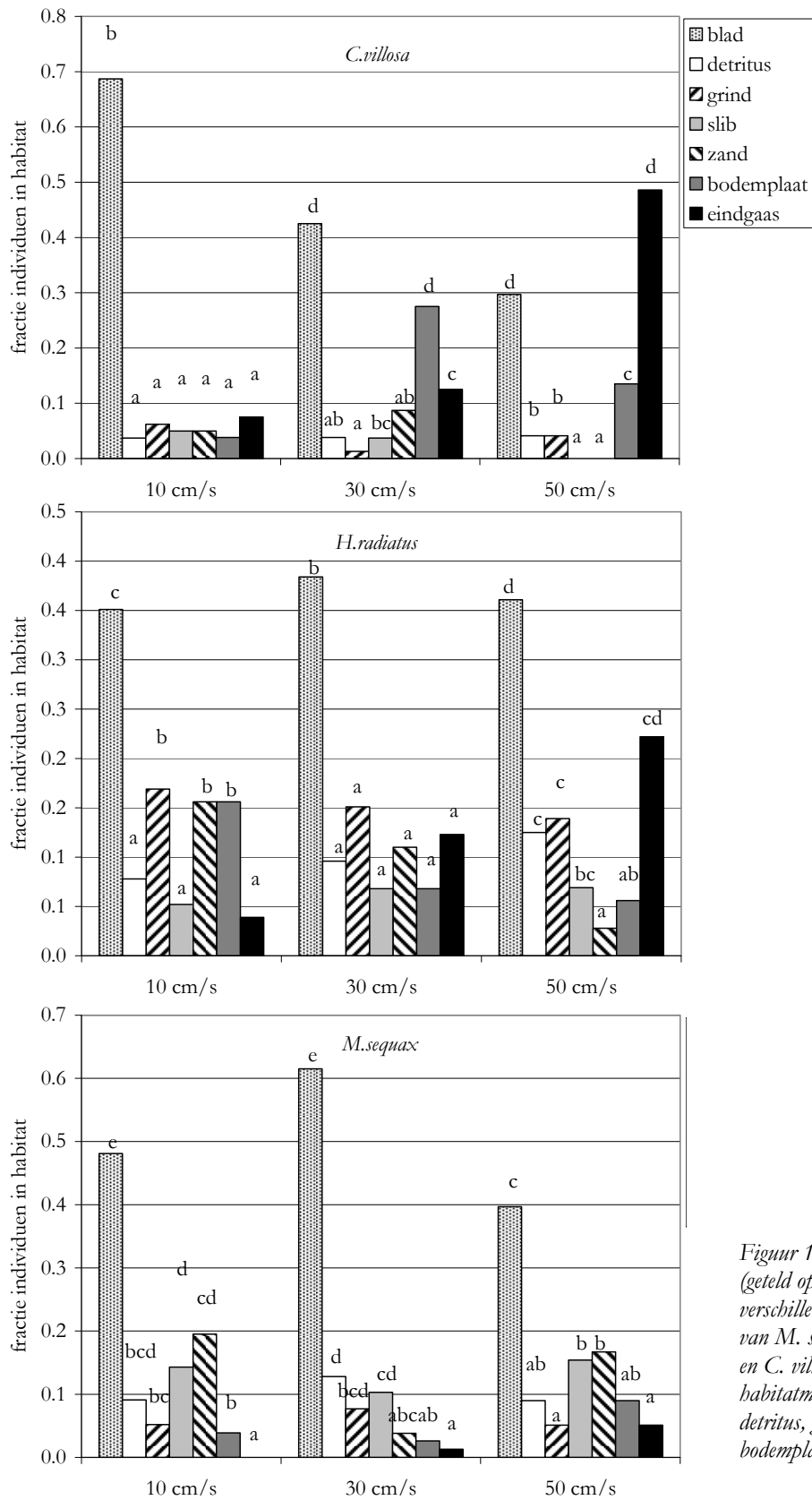
3.3.2 Verandert de habitatvoorkeur bij toenemende stroomsnelheid?

De habitatvoorkeur van *M. sequax* verandert nauwelijks bij hogere stroomsnelheden (Figuur 10) De fractie individuen in blad blijft het hoogst. Voor *H. radiatus* verandert er ook weinig, behalve dat het aantal driftende individuen (eindgaas) wel toeneemt tot een niveau dat niet meer significant verschilt van de fractie in blad. Bij *C. villosa* treedt bij 30 cm/s reeds verandering op in de habitatvoorkeur. De fractie in zand en de fractie driftende individuen nemen toe. Bij 50 cm/s is de toename van het aantal driftende individuen nog duidelijker.

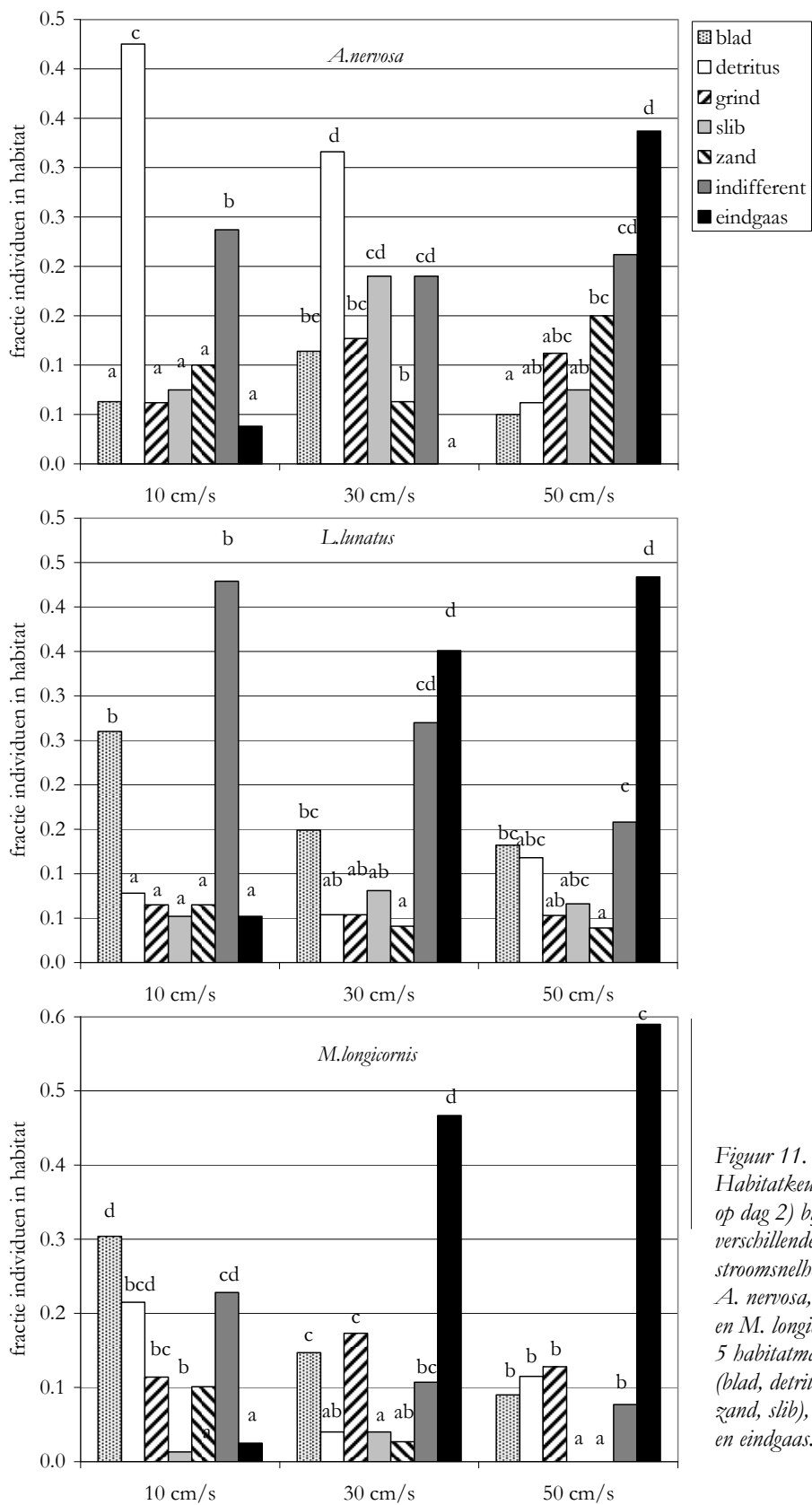
Individen van *A. nervosa*, met een subvoorkeur voor detritus, verplaatsen zich bij 30 cm/s en zijn dan in vergelijkbare hoeveelheden te vinden in slib en op de bodemplaat. Bij 50 cm/s is de voorkeur voor detritus geheel verdwenen en neemt het aantal driftende individuen sterk toe (Figuur 11).

Bij 10 cm/s is de voorkeur voor blad bij *L. lunatus* vergelijkbaar met de fractie die rondloopt of drift. Bij 30 cm/s is deze voorkeur verdwenen en neemt het aantal driftende individuen sterk toe. Bij 50 cm/s neemt ook het aantal individuen dat over de bodemplaat loopt af en is het aantal driftende individuen nog verder toegenomen.

M. longicornis kent geen sterke habitatvoorkeur, maar bevindt zich in redelijke aantallen in organisch habitatmateriaal (blad, detritus) bij 10 cm/s. Bij 30 cm/s en 50 cm/s drift de grootste fractie individuen richting eindgaas.

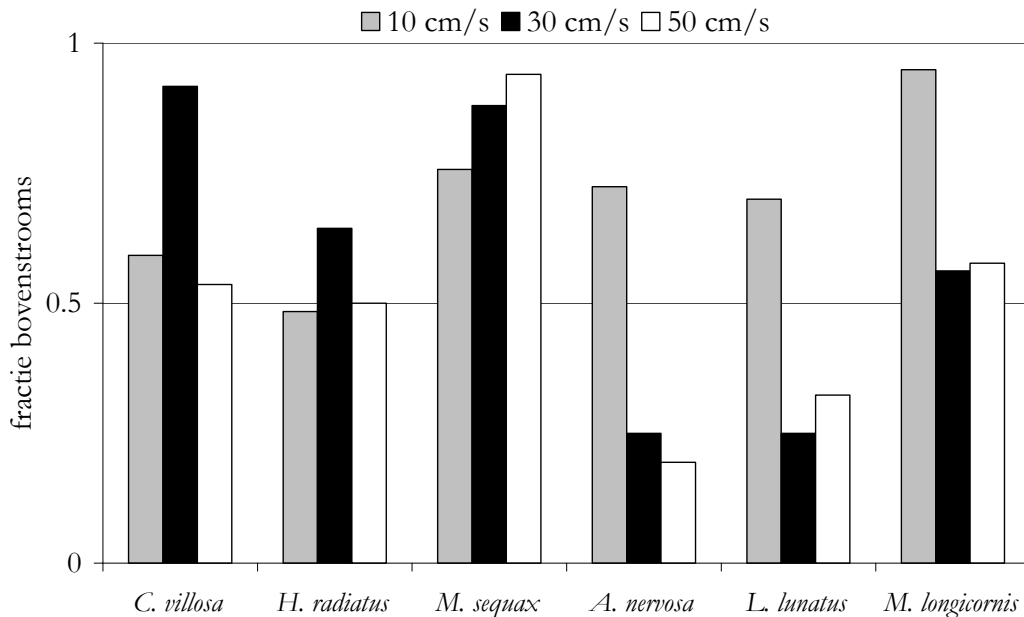


Figuur 10. Habitatkeuze (geteld op dag 2) bij 3 verschillende stroomsnelheden van *M. sequax*, *H. radiatus* en *C. villosa* voor 5 habitatmaterialen (blad, detritus, grind, zand, slib), bodemplaat en eindgaas.



Figuur 11. Habitatkeuze (geteld op dag 2) bij 3 verschillende stroomsnelheden van *A. nervosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* voor 5 habitatmaterialen (blad, detritus, grind, zand, slib), bodemplaat en eindgaas.

3.3.3 Verandert de voorkeur voor het bovenstroomse deel van de beek bij toenemende stroomsnelheid?



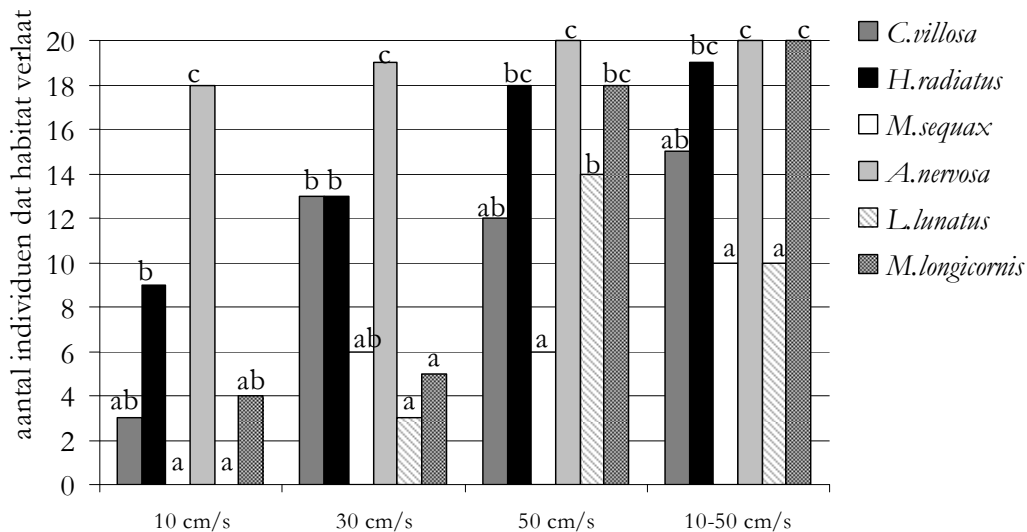
Figuur 12. Fractie individuen die zich bovenstrooms bevindt bij 3 verschillende stroomsnelheden.

De fractie individuen die zich bovenstrooms bevindt, verandert voor sommige soorten onder de invloed van een toenemende stroomsnelheid (Figuur 12). *H. radiatus* heeft weinig last van de stroomsnelheid en de fractie is voor deze soort steeds bij benadering 0.5. *M. sequax* vertoont een blijvende sterke voorkeur voor bovenstroomse compartimenten. *C. villosa* reageert wisselend, met een sterke toename van de fractie bovenstrooms bij 30 cm/s, waarna bij 50 m/s de verdeling weer ongeveer gelijk is. *A. nervosa* en *L. lunatus* ondervinden effect van toenemende stroomsnelheden en bevinden zich bij 30 en 50 cm/s vaker benedenstrooms. Ook bij *M. longicornis* is bij deze stroomsnelheden een effect te zien, waarbij de fractie individuen die zich bovenstrooms bevindt afneemt van 95% naar een ongeveer gelijke verdeling tussen de boven en benedenstroomse delen.

4 Resultaten verstoring

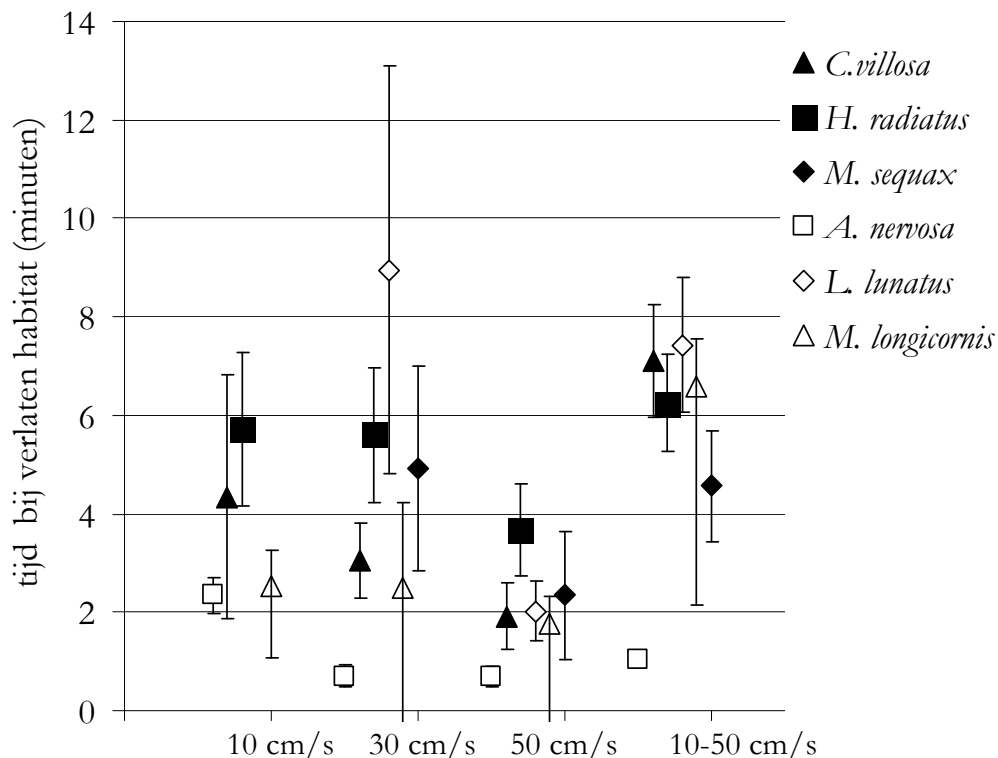
4.1 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van de soort?

4.1.1 Stroomsnelheid



Figuur 13. Aantal individuen dat het habitat verlaat bij verstoring door verschillende stroomsnelheden. Verschillende letters duiden op verschillen tussen soorten ($P < 0.05$).

Het effect van de verschillende stroomsnelheidsbehandelingen verschilt tussen soorten. Bij 10 cm/s verlaten significant meer individuen van *A. nervosa* het habitat ($P < 0.05$) en significant minder van *M. sequax* en *L. lunatus* (Figuur 13). Bij 30 cm/s is dit beeld vergelijkbaar. Bij 50 cm/s zijn wederom het aantal individuen van *A. nervosa* dat het habitat verlaat het grootst, gevolgd door *H. radiatus* en *M. longicornis*. Van *M. sequax* verlaten significant minder individuen het habitat ($P < 0.05$ voor alle soorten behalve *C. villosa*). Wanneer de snelheid van 10 naar 50 cm/s wordt verhoogt verlaten alle individuen van *A. nervosa* en *M. longicornis* het habitat, terwijl van *M. sequax* en *L. lunatus* de helft van de individuen in het habitat blijft.

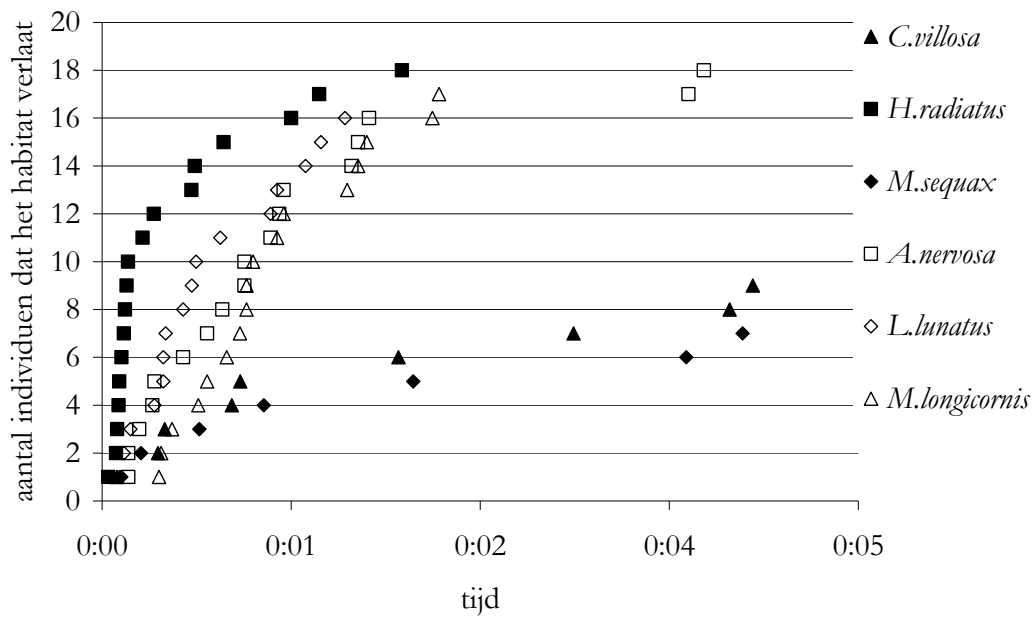


Figuur 14. Tijdstip waarop individuen het habitat verlaten bij verschillende stroomsnelbeden (gemiddelde \pm standaard error).

Ook het tijdstip waarop individuen het habitat verlaten verschilt tussen soorten (Figuur 14). Dit verschil treedt niet op bij 10 cm/s. Bij 30 cm/s verlaat *A. nervosa* significant sneller het habitat dan *C. villosa*, *H. radiatus* en *M. sequax* ($P < 0.01$). Bij 50 en 10-50 cm/s is *A. nervosa* sneller dan alle andere soorten ($P < 0.05$ allen). Daarnaast blijft bij 50 cm/s *H. radiatus* (gemiddeld 3.7 minuut) langer in het habitat dan *M. longicornis* (gemiddeld 1.8 minuut) ($P = 0.034$).

4.1.2 Habitat roeren

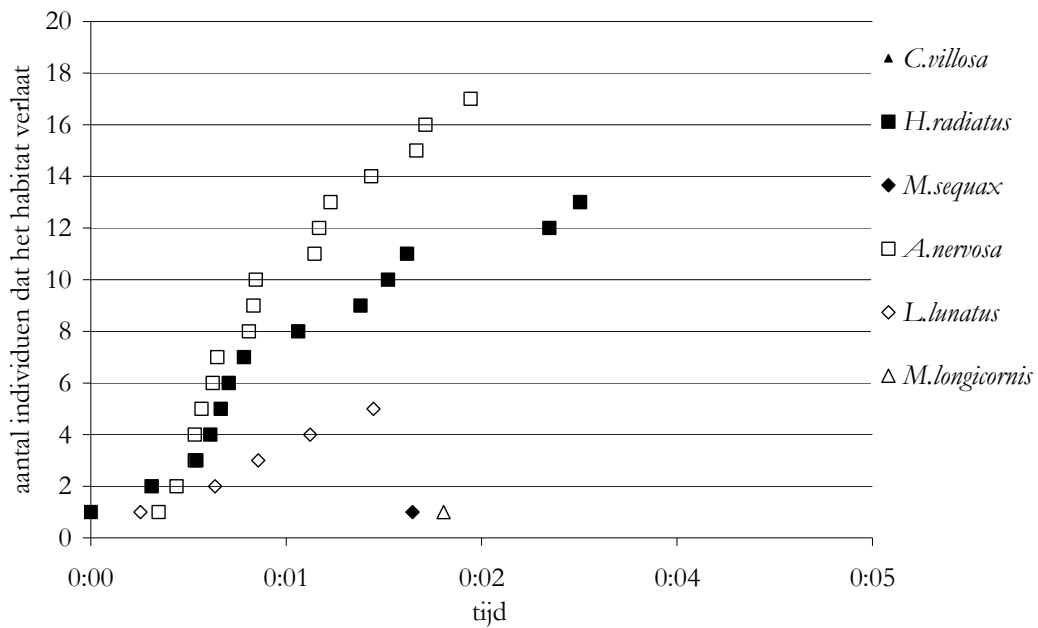
Er is een verschil in de responstijd van het aantal individuen dat het habitat verlaat en wanneer het habitat wordt geroerd. Meest opvallend is dat bij *M. sequax* (7) en *C. villosa* (9) significant ($P < 0.05$) minder individuen het habitat verlaten dan *H. radiatus*, *A. nervosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* (16-19). Daarnaast is de snelheid waarmee kokerjuffers het habitat verlaten soortsafhankelijk. Daarbij verlaat *H. radiatus* zijn habitat het snelst (tijd bij verlaten habitat significant minder ($P < 0.05$) dan alle overige soorten), gemiddeld na een halve minuut heeft een individu het habitat verlaten Ook verlaat *L. lunatus* significant sneller het habitat bij verstoring door roeren dan *M. longicornis* ($P = 0.03$).



Figuur 14 Responstijd van de afzonderlijke individuen van *H. radiatus*, *M. sequax*, *C. villosa*, *A. nervosa*, *L. lunatus* en *M. longicornis* die het habitat verlaten tijdens het verstoren van het habitat door middel van roeren.

4.1.3 Habitat bedekken

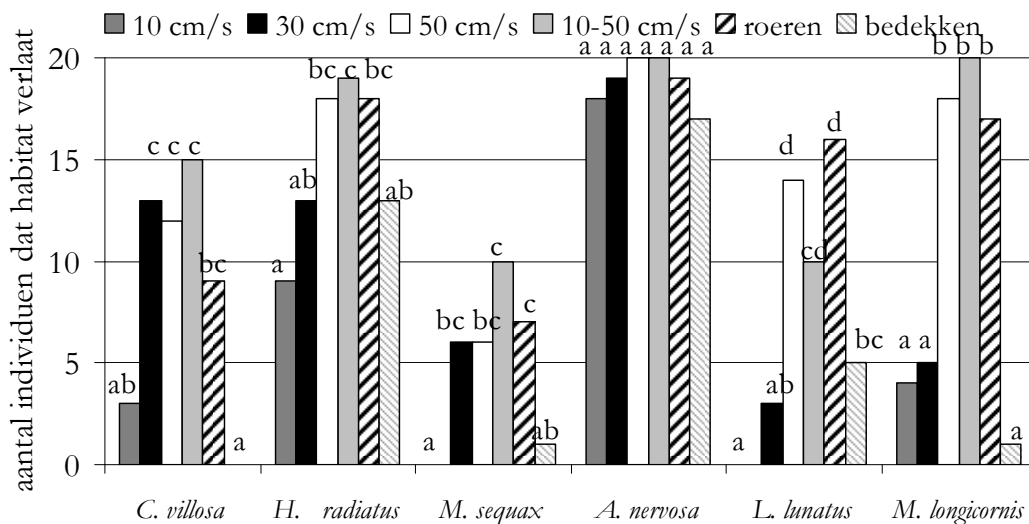
Er is een verschil tussen het aantal individuen dat het habitat verlaat, terwijl de responstijd geen verschillen tussen soorten vertoont, wanneer het habitat wordt bedekt met zand. Meest opvallend is dat *A. nervosa* en *H. radiatus* significant ($P < 0.05$) vaker het habitat verlaten dan *M. sequax*, *C. villosa* en *M. longicornis* (Figuur 15, 0). *L. lunatus* zit wat betreft aantallen individuen dat het habitat verlaat tussen deze 2 groepen in. De responstijd verschilt niet. Dit wordt veroorzaakt doordat het aantal individuen dat het habitat verlaat gering is voor de meeste soorten. Alleen *H. radiatus* en *A. nervosa* verlaten het habitat met flinke aantallen, maar de responstijd tussen de soorten verschilt niet significant ($P = 0.896$).



Figuur 15. Responstijd van de afzonderlijke individuen die het habitat verlaten tijdens het bedekken van het habitat onder 1/2 cm zand.

4.2 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van het type verstoring?

Binnen de soort zijn de verschillende typen verstoring vergeleken. Kanttekening hierbij is dat de duur van de verstoring verschilt tussen de stroomsnelheids-experimenten (16 minuten) en het roeren of bedekken van het habitat (5 minuten).



Figuur 16. Aantal individuen dat het habitat verlaat bij verschillende typen verstoring. Verschillende letters duiden op significante verschillen volgens de Fischer Exact toets (5%).

Het aantal individuen dat het habitat verlaat is niet significant verschillend voor *A. nervosa*. De soort reageert op alle verstoringen vergelijkbaar en bijna alle individuen verlaten het habitat (Figuur 16).

Een soort die juist met grote aantallen in het habitat blijft zitten is *M. sequax*. Bij het bedekken van het habitat en een stroomsnelheid van 10 cm/s verlaten nauwelijks individuen het habitat. Bij roeren en het opvoeren van de snelheid is dit aantal significant hoger.

C. villosa en *M. longicornis* verlaten nauwelijks het habitat bij bedekking met zand. Bij hogere stroomsnelheden, vanaf 30 cm/s voor *C. villosa* en vanaf 50 cm/s voor *M. longicornis* verlaten meer individuen het habitat. Roeren zorgt bij beide soorten voor een groot aantal individuen dat het habitat verlaat.

L. lunatus is het meest gevoelig voor een stroomsnelheid van 50 cm/s en het roeren van het habitat. Bij het opvoeren van de stroomsnelheid verlaten ook een aanzienlijk aantal individuen het habitat. Bij bedekken of stroomsnelheden van 10 of 30 cm/s is dit aantal lager.

H. radiatus is minder geneigd het habitat te verlaten bij lage stroomsnelheden of bedekken van het habitat met zand, terwijl bij het opvoeren van de stroomsnelheid van 10 naar 50 cm/s bijna alle individuen het habitat verlaten.

Wanneer de gemiddelde tijdsduur waarop individuen het habitat verlaten tussen de verschillende verstoringen wordt vergeleken zijn er eveneens significante verschillen:

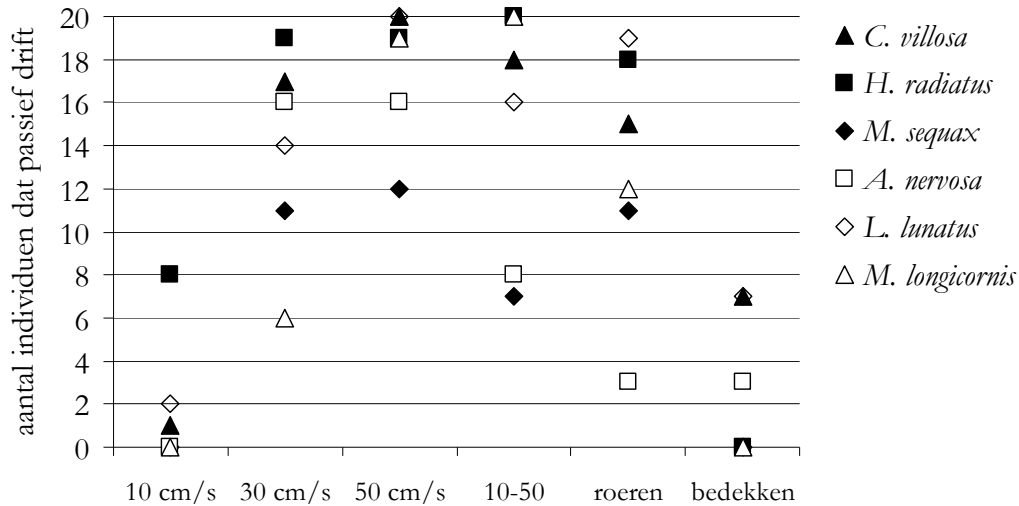
H. radiatus verlaat bij roeren sneller (gemiddeld ongeveer halve minuut) het habitat dan bij bedekken met zand (gemiddeld ongeveer 1.5 minuut) ($P=0.001$). Bovendien verlaten de individuen bij het opvoeren van de stroomsnelheid het habitat significant later dan bij constante snelheden ($P<0.01$ voor allen).

L. lunatus verlaat eveneens het habitat sneller bij roeren dan bij bedekken met zand ($P = 0.008$).

A. nervosa is bij 30 of 50 cm/s sneller uit het habitat gekropen dan bij het opvoeren van de stroomsnelheid ($P<0.05$). Bij 10 cm/s blijven de individuen het langst in het habitat ($P<0.05$) (Bijlage 2).

4.3 Verschilt het gedrag bij verstoring per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?

4.3.1 Is het aantal individuen dat zich passief laat drijven afhankelijk van de soort?



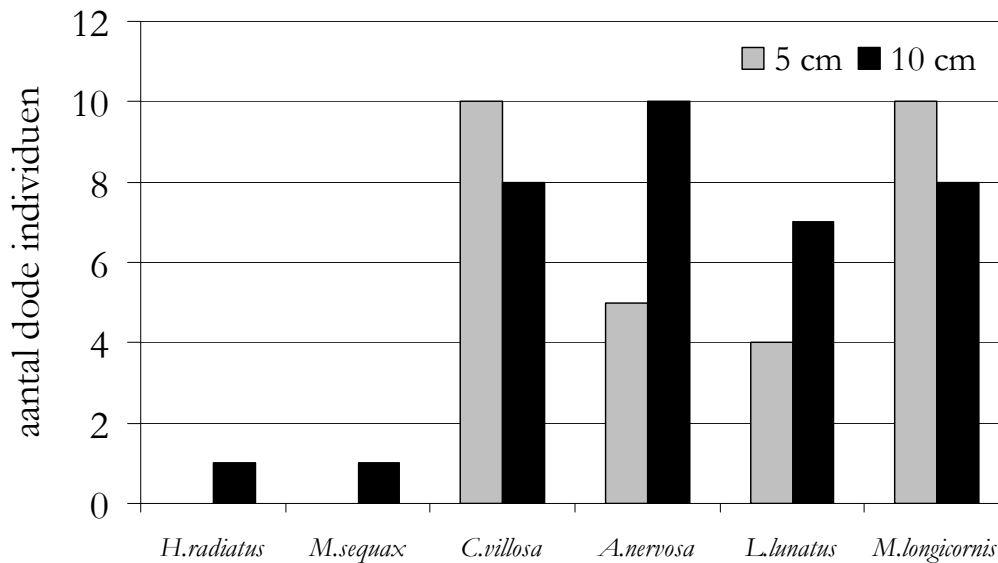
Figuur 17. Aantal individuen dat zich passief laat drijven bij 6 verschillende typen verstoring en van 6 kokerjuffer soorten.

Bij 10 cm/s driften er voor alle soorten significant minder individuen dan bij 30, 50 of 10 tot 50 cm/s (Figuur 17, Bijlage 2). Voor *M. longicornis* is het aantal daarnaast significant hoger bij 50 en 10-50 cm/s en bij *L. lunatus* is het aantal bij 50 cm/s hoger dan bij 30 cm/s (Bijlage 2).

Wanneer naar verschillen tussen soorten wordt gekeken blijkt dat bij 30 cm/s significant minder individuen van *M. longicornis* driften en het meeste *H. radiatus* (Figuur 17, Bijlage 2)

Bij roeren driften er significant minder individuen van *A. nervosa* en het meeste van *L. lunatus* (Figuur 17, Bijlage 2).

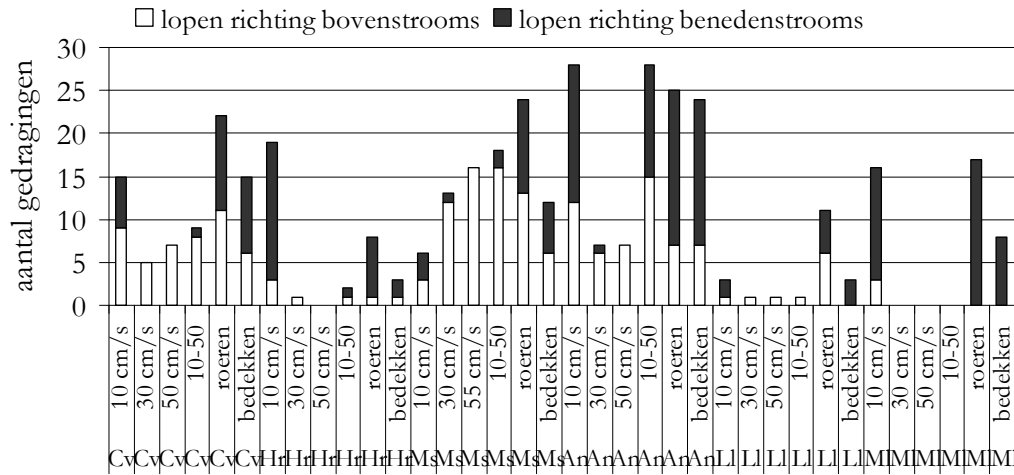
4.3.2 Is het aantal dode individuen bij bedekking met zand afhankelijk van de soort?



Figuur 18. Aantal dode individuen na 14 dagen bij bedekking van het habitat met 5 of 10 cm zand. Totaal aantal is 20 voor de experimenten.

Bij het bedekken van het habitat met zand, zijn kokerjuffers op een gegeven moment niet meer in staat het habitat te verlaten. Ze sterven in de opstelling. Om dit effect in kaart te brengen is het aantal dode individuen aan het eind van het experiment geteld. Er zijn alleen dode individuen bij bedekking met 5 of 10 cm zand. Opvallend is het lage aantal dode individuen voor *H. radiatus* en *M. sequax*. Hierbij moet opgemerkt worden dat gedragobservaties hebben laten zien dat deze soorten binnen enkele dagen hun koker verlaten en 'naakt' uit het zand klimmen. Voor de overige soorten sterft een vijfde tot de helft van de individuen door de bedekking met zand, daarnaast zijn er individuen die naakt het substraat verlaten

4.3.3 Is het aantal van de individuen dat zich naar bovenstrooms of benedenstrooms beweegt verschillend bij verschillende typen verstoringen?



Figuur 19. Aantal loopbewegingen van 6 soorten bij 6 verschillende verstoringen. Cv: *C. villosa*, Hr: *H. radiatus*; Ms: *M. sequax*, An: *A. nervosa*, Ll: *L. Lunatus*, Ml: *M. longicornis*.

Er zijn veel verschillen tussen soorten en hun looprichting bij verschillende typen verstoring (Bijlage 2).

Opvallend is dat de activiteit over het algemeen afneemt, wanneer de experimenten bij 10 cm/s worden vergeleken met het gedrag bij 50 cm/s. Behalve bij *M. sequax*, die veel richting bovenstrooms gaat lopen bij toenemende stroomsnelheden.

A. nervosa is het meer bewegelijk bij 10 cm/s dan bij andere stroomsnelheden. Bij verstoring middels roeren of bedekken met zand van het habitat is de beweging van *A. nervosa* vooral richting benedenstrooms.

5 Discussie

5.1 Discussie habitatvoorkeur

5.1.1 Habitatvoorkeur: veldobservatie versus experimenten

Er is in het verleden veel correlatief onderzoek verricht, waarbij in het veld tegelijkertijd met de bemonstering het substraattype werd geregistreerd, om hier vervolgens achteraf verbanden tussen het voorkomen van macrofauna en het substraattype uit te extraheren. Uit dit onderzoek komt herhaaldelijke naar voren dat de samenstelling van de macrofaunagemeenschap verschilt in verschillende substraattypen (bijvoorbeeld Thorup 1966, Mackay 1969, Cummins 1975, Tolkamp 1980). Het verschil in habitatvoorkeur tussen verschillende levensstadia, of verschillende larvenstadia is eveneens sinds langere tijd bekend (bijvoorbeeld Cummins & Lauff 1969, Rees 1972, Otto 1976). Echter, deze onderzoeken zijn gebaseerd op momentopnamen en het voorkomen van een soort op een bepaalde locatie op één tijdstip, zegt niet direct of het substraattype de voorkeur heeft boven andere typen. Daarnaast spelen behalve het substraattype allerlei andere factoren (bijvoorbeeld stroomsnelheid, zuurstof) een rol die wellicht van groter belang zijn voor het voorkomen van soorten dan het substraattype alleen.

Een manier om wel direct het verband te leggen tussen soorten en voorkeurssubstraat is met behulp van een experiment, waarbij alle overige condities gelijk gehouden worden en waarbij bovendien op verschillende momenten in de tijd gemeten kan worden.

Het voordeel van een experimentele benadering is de mogelijkheid tot: 1) gecontroleerde variatie van habitatmateriaal 2) observatie van het gedrag van de organismen in de proefopstelling.

Het nadeel is dat het gebruikte habitatmateriaal niet geheel natuurlijk is en daarom wellicht leidt tot een niet natuurlijk functioneren van de organismen in de proefopstelling.

5.1.2 Laten kokerjuffers direct of na verloop van tijd een habitatvoorkeur zien?

Uit de experimenten blijkt dat het aantal individuen dat niet kiest voor een bepaald habitat en nog rond loopt binnen dag 1 zeer hoog is. Daarna lijkt dit aantal voor sommige soorten af te nemen. De uiteindelijke fractie indifferente individuen verschilt sterk tussen soorten. Van specialisten als *Halesus radiatus*, *Micropterna sequax* en *Chaetopteryx villosa* kiest na verloop van tijd ongeveer 90% voor een habitat, terwijl dit voor generalisten als *Anabolia nervosa*, *Limnephilus lunatus* en *Mystacides longicornis* slechts 65% is.

De verdeling van de individuen tussen de verschillende habitatmaterialen is eveneens zeer variabel binnen dag 1. Vanaf dag 1 lijken de specialisten stabiel in hun keuze, terwijl de generalisten nog steeds sterk wisselen tussen habitats.

De mogelijkheid om te bewegen en gebruik te maken van verschillende soorten habitat materiaal kan een voorbeeld zijn van een soortspecifieke aanpassing aan wisselende omstandigheden. Beweging biedt macrofaunasoorten de mogelijkheid om de drift afstand te verminderen (Lancaster et al. 1996), verplaatsing te voorkomen of om naar voedsel-, schuil of voortplantingslocaties te bewegen. Bewegelijkheid is met name in heterogene milieus een belangrijk kenmerk (Pianka 1970, Mackay 1992, Townsend & Hildrew 1994), dat een fitness voordeel biedt, ten opzichte van minder bewegelijke soorten. Anderzijds brengt bewegen nadelen met zich mee, zo kost bewegen energie en zijn soorten op het moment dat ze zich verplaatsen kwetsbaar voor predatie (Lancaster 1996, Dahl 1998).

Uit het experiment blijkt dat generalisten zeer beweeglijk zijn, hetgeen blijkt uit het blijvend hoge aandeel individuen dat rond loopt. Daarnaast wordt er tussen de verschillende metingen vaak van habitat gewisseld, wat duidt op een hoge mate van beweeglijkheid. Specialisten zijn minder beweeglijk, na dag 1 kiest ongeveer 90% van de soorten voor een habitat en is daarnaast de wisseling van individuen tussen habitat compartimenten klein. Van de specialisten is *M. sequax* het minst mobiel, hetgeen kan samenhangen met de relatief zware koker van deze soort (pers. obs DD). Bewegen kost voor deze soort de meeste energie.

5.1.3 Verschilt dit voorkeurspatroon per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?

Er is een duidelijk verschil in habitatvoorkeur patronen tussen specialisten en generalisten. De specialisten *Halesus radiatus*, *Micropterna sequax* en *Chaetopteryx villosa* hebben een duidelijke voorkeur voor blad. Blad is organisch habitatmateriaal dat met name geschikt is als foerageerhabitat.

De generalisten *Anabolia nervosa*, *Limnephilus lunatus* en *Mystacides longicornis* hebben niet een echte voorkeur: de fractie individuen dat geen habitat kiest en rond loopt, is altijd net zo hoog of hoger dan het aantal in de favoriete habitat. Ook dit verschil kan verklaard worden aan de hand van soortkenmerken. Soorten die gekwalificeerd kunnen worden als voedselspecialisten en daarnaast weinig mobiel zijn, zijn kenmerkend voor stabiele milieus van hoge kwaliteit waar voldoende geschikt voedsel aanwezig is. Generalisten die zich aanpassen aan verstoorde of meer heterogene milieus hebben een fitness voordeel omdat ze te allen tijde op zoek kunnen naar een nieuwe habitat waar een goede kwaliteit voedsel aanwezig (Wilzbach & Cummins 1989).

Poppen hebben een duidelijke voorkeur voor mineraal materiaal, ze worden met name aangetroffen in grind. Dit hangt samen met het materiaal waaruit de koker van een pop bestaat, hetgeen grind is voor *M. sequax* en plantenmateriaal gecombineerd met grind voor *C. villosa* (Wallace et al. 2003). Daarnaast duidt grind in een beek op een plek met hoge stroomsnelheden en dus veel zuurstof, hetgeen wenselijk is voor een goede ontwikkeling van poppen. De kokerjuffers verpoppen zich waarschijnlijk bij voorkeur op een locatie waarvan de zuurstofomstandigheden optimaal lijken zijn.

5.1.4 Is een verandering in de stroomsnelheid van invloed op dit voorkeurspatroon?

Het meest duidelijke effect van stroomsnelheid op de habitatvoorkeur is af te meten aan een toename van het aantal individuen dat zich passief naar benedenstrooms laat drijven. Deze fractie neemt toe, waardoor de habitat(sub)voorkeur afneemt bij alle generalisten en *C. villosa*. Dit is ook terug te zien in de verdeling van de individuen over de beek, waarbij het merendeel van de generalisten zich in het benedenstroomse gedeelte van de experimentele goot bevindt. De individuen die wel een habitatkeuze maken doen dat waarschijnlijk na een driftbeweging richting benedenstrooms. Voor *M. sequax* en *H. radiatus* neemt fractie driftende individuen niet duidelijk toe en de verdeling over de verschillende habitats en de verschillende delen van de beek blijft hetzelfde. De voorkeur van deze specialisten blijft onder alle omstandigheden voor blad als habitatmateriaal.

Wanneer beekorganismen zich in de waterkolom begeven en passief laten drijven, wordt dit ook wel drift genoemd. Drift is een goed bestudeerde eigenschap van beekorganismen. Drift stelt organismen in staat om aan ongunstige omstandigheden te ontsnappen en biedt de mogelijkheid om nieuwe habitats te koloniseren. Echter er zijn ook risico's verbonden aan drift, waarbij de kans op overlijden aanzienlijk toeneemt (Brittain & Eikland 1988). Er zijn verschillende soorten drift, waarbij drift bij grote verstoringen ook wel 'catastrophic drift' wordt genoemd. Drift, waarbij individuen express de waterkolom in gaan, wordt ook wel actieve drift genoemd.

5.2 Discussie verstoring

5.2.1 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat tijdens een verstoring afhankelijk van de soort?

Er is een soortspecifiek gedrag bij elk type verstoring, waarbij specialisten, met name *M. sequax* en *C. villosa*, vaker in het habitat blijven zitten, terwijl generalisten, met name *A. nervosa* en *M. longicornis*, het habitat vaak sneller verlaten. Dit patroon is echter sterk verschillend van soort tot soort en bij verschillende verstoringen.

Opvallend is het actieve gedrag van de generalist *A. nervosa* gedurende alle experimenten. De soort verlaat snel en frequent het habitat. De specialist *M. sequax*, daarentegen, verlaat niet vaak het habitat en bovendien pas laat. De specialist *C. villosa* verlaat iets vaker het habitat, maar in vergelijking met andere soorten niet vaak, bovendien verlaat de soort weinig frequent en langzaam het habitat bij het roeren van het habitat of het bedekken met zand. De derde specialist *H. radiatus* gedraagt zich intermediair en wisselend, het aantal dat het habitat verlaat bij verschillende stroomsnelheden is intermediair, terwijl bij roeren en bedekken de soort snel het habitat verlaat.

De generalist *L. lunatus* verlaat het habitat niet vaak bij verschillende stroomsnelheden. Als het habitat geroerd wordt, verlaat deze soort snel het habitat, terwijl bij bedekking de meeste individuen blijven zitten. *M. longicornis* verlaat het

habitat vaak en snel bij toenemende stroomsnelheid en bij roeren, maar niet wanneer het habitat bedekt wordt.

Omdat over het algemeen de generalist en meer geneigd zijn tot bewegen, gaat ook hier weer de hypothese op dat soorten die zijn aangepast aan wisselende omstandigheden een fitness voordeel kunnen hebben wanneer ze beweeglijk zijn en gemakkelijk op zoek kunnen naar nieuwe voedsel-, schuil of voortplantingslocaties. Soorten die minder beweeglijk zijn hebben vooral bij wisselende omstandigheden een nadeel omdat ze niet de mogelijkheid hebben zich snel aan een nieuwe situatie aan te passen.

Een factor die van invloed kan zijn op het gedrag van *A. nervosa* is het feit dat het voor deze soort niet mogelijk is geweest een voorkeur habitat vast te stellen. Een effect hier van is, dat de favoriete habitat van deze soort wellicht niet aanwezig was in de opstelling, waardoor de soort op zoek blijft gaan naar een andere habitatmateriaal dat wel de voorkeur heeft is en daarom steeds het oorspronkelijk habitat verlaat.

5.2.2 Is het aantal individuen dat het habitat verlaat afhankelijk van het type verstoring?

Er zijn verschillende aantallen individuen die het habitat verlaten bij verschillende verstoringen, maar niet voor *A. nervosa* die bij alle verstoringen het habitat direct verlaat.

De meeste overige soorten blijven significant vaker in het habitat wanneer het bedekt wordt, terwijl de meeste soorten significant vaker het habitat verlaten bij roeren van het habitat of hogere stroomsnelheden. Het lijkt erop dat lage stroomsnelheden voor generalisten geen effect hebben. Pas bij 50 cm/s verlaten ze vaker het habitat. Bij specialisten is dit effect al zichtbaar bij 30 cm/s en wordt het habitat significant vaker verlaten.

Lage stroomsnelheden, dat wil zeggen 10 cm/s of 30 cm/s voor generalisten en 10 cm/s voor specialisten, lijken niet verstorend te werken.

Ook bij bedekking neemt het aantal individuen dat het habitat verlaat niet toe. Dit kan echter ook veroorzaakt worden doordat kokerjuffers niet in staat zijn om het ongeschikt verworden habitat te verlaten. Vooral de specialisten *C. villosa* en *M. sequax*, maar ook de generalis *M. longicornis* zijn mogelijk niet in staat het habitat te verlaten, hetgeen duidt op kwetsbaarheid wanneer zandtransport tijdens een piekafvoer optreedt.

Roeren heeft bij alle soorten tot gevolg dat veel individuen het habitat verlaten. Schijnbaar is een dergelijke turbulente verstoring van het habitat een aanleiding voor kokerjuffers om het habitat te verlaten. Het wegspoelen van organisch materiaal bij een piekafvoer leidt tot een grote verplaatsing van individuen.

5.2.3 Verschilt het gedrag bij verstoring per soort of tussen groepen van specialisten en generalisten?

Wanneer kokerjuffers worden blootgesteld aan verschillende verstoringen, blijkt de mate van verstoring toe te nemen bij toenemende stroomsnelheid en ook het roeren van het habitat zorgt voor een grote mate van verstoring.

Bij toenemende stroomsnelheden en bij roeren laten alle zes soorten kokerjuffers zich vaker drijven, behalve bij de generalist *A. nervosa* die zich juist minder vaak laat drijven wanneer het habitat wordt geroerd. Er zijn veel onderzoeken die laten zien dat wanneer piekafvoeren optreden die gepaard gaan met hogere stroomsnelheden, het aantal individuen in drift toeneemt. Door een toename van de stroomsnelheid neemt de bedding erosie toe. Deze turbulente verstoring zorgt voor een verhoogde kans dat individuen verplaatst worden door de stroming, of wel wanneer ze actief over de bodem lopen, of wel wanneer hun schuilhabitat wordt verplaatst en ze worden blootgesteld aan de stroming (Brittain & Eikeland 1988). Tegelijkertijd kunnen individuen 'kiezen' om actief in drift te geraken, omdat het habitat door de toegenomen stroomsnelheid niet meer favoriet is. Middels drift kunnen kokerjuffers proberen een habitat te vinden dat meer in de luwte ligt.

Het aantal individuen dat loopt neemt over het algemeen juist af bij verstoring, behalve bij de specialist *M. sequax* die veel richting bovenstrooms gaat lopen bij toenemende stroomsnelheden. Het verminderen van de loopbewegingen hangt waarschijnlijk samen met de verhoogde kans om door de stroming gegrepen te worden, wanneer individuen actief lopen. Stilzitten of schuilen zijn in deze omstandigheden gedragingen waarmee verplaatsing wordt voorkomen. Het gedrag van *M. sequax* kan wellicht verklaard worden door het zogenaamde compensatie gedrag. Om te compenseren voor drift in ongunstige tijden, worden bij beekorganismen vaker stroomopwaartse bewegingen geobserveerd (Waters 1972).

De activiteit na het bedekken van het habitat is vaak gering, hetgeen wederom wellicht kan worden verklaard doordat individuen niet in staat zijn onder het bedekte habitat vandaan te kruipen.

Er is een opvallend patroon in de sterftcijfers, wanneer het habitat wordt bedekt met een dikke laag zand. Bij de specialisten *M. sequax* en *H. radiatus* treedt nauwelijks sterfte op terwijl tot 50% sterfte is geobserveerd voor de overige soorten. De twee specialisten verlaten vrij snel hun koker om vervolgens 'naakt' onder de zandlaag vandaan te kruipen. Deze aanpassing werkt in hun voordeel bij bedekking met zand, er treedt weinig directe sterfte op. Het afwezig zijn van een koker maakt de individuen echter zeer kwetsbaar voor predatie. Bovendien kost het bouwen van een nieuwe koker veel energie. Beide risico's kunnen leiden tot indirecte sterfte.

6 Conclusies en toepassing in de praktijk

6.1 Conclusies

Habitatvoorkeur

Specialisten hebben een sterke voorkeur voor blad als habitat materiaal. Deze voorkeur verandert niet wanneer de stroomsnelheid wordt verhoogd. Blad is een habitatmateriaal met een hoge voedingswaarde en heeft daarom de voorkeur.

Generalisten worden gekenmerkt door een grote fractie individuen die geen keuze maakt voor een specifiek habitat en rond blijft lopen. Verder is de habitatkeuze van generalisten zeer variabel en blijvend variabel onder hogere stroomsnelheden. Dit duidt op de mogelijkheid van deze soorten om te bewegen en gebruik te maken van verschillende soorten habitat materiaal, hetgeen een voorbeeld kan zijn van soortspecifieke aanpassingen aan wisselende omstandigheden. Bewegelijkheid is met name in heterogene milieus een belangrijk kenmerk, dat een fitness voordeel biedt, ten opzichte van minder bewegelijke soorten. Anderzijds brengt bewegen nadelen met zich mee, zo kost bewegen energie en zijn soorten op het moment dat ze zich verplaatsen kwetsbaar voor predatie.

Effect van verstoring

Overduidelijk is het effect van toenemende stroomsnelheid op het gedrag van kokerjuffers. Bij hogere stroomsnelheden neemt het aantal individuen dat het habitat verlaat toe, daarnaast neemt het aantal passief drijvende individuen toe.

Roeren, met als gevolg een turbulente verstoring van het habitatmateriaal heeft bij alle soorten tot gevolg dat veel individuen het habitat verlaten of driftbewegingen vertonen. Wanneer echter het habitat bedekt wordt met zand, verlaten weinig individuen het habitat en zijn er ook minder driftbewegingen. Dit kan veroorzaakt worden doordat kokerjuffers niet in staat zijn om het ongeschikt geworden habitat te verlaten, wanneer het bedekt is met zand. Dit duidt op kwetsbaarheid van kokerjuffers wanneer zandtransport optreedt tijdens een piekafvoer.

Soortspecifiek gedrag en kwetsbaarheid

Verstoringsen hebben verschillende effecten op verschillende soorten. De gedragingen zijn niet eenduidig gebonden aan groepen van specialisten/generalisten, maar er zijn wel opvallende verschillen tussen leden van deze twee groepen.

Illustratief is het gedrag van 2 uitersten:

De generalist *Anabolia nervosa* heeft geen duidelijke, en bovendien een in de tijd wisselende, habitatvoorkeur. Bij verstoringen verlaat de soort vaak en snel het habitat en loopt of drift richting benedenstrooms. De soort is met zijn beweeglijke gedrag waarschijnlijk goed aangepast aan wisselende omstandigheden. Wanneer een habitat ongeschikt raakt door verstoring is de soort goed in staat naar een nieuw habitat te bewegen. Wanneer echter het habitat bedekt wordt met een dikke laag zand, is de soort niet meer in staat zich te verplaatsen en treedt er sterfte op.

Een voorbeeld van het andere uiterste is *Micropterna sequax*. Deze soort heeft een sterke en niet veranderende habitatvoorkeur. De soort verlaat zijn habitat nauwelijks

en bovendien pas laat wanneer het verstoord wordt. De soort is erg plaatsgebonden. Wanneer het geschikte habitatmateriaal aanwezig is, is de soort goed in staat om om te gaan met hoge stroomsnelheden. De soort is echter ook kwetsbaar: wanneer een habitat ongeschikt wordt, is de soort slecht in staat om op zoek te gaan naar een nieuw habitat. In extreme gevallen, wanneer het habitat wordt bedekt onder een dikke laag zand, is de soort in staat zijn koker te verlaten en uit het zand te kruipen. Dit levert een voordeel op, maar maakt de soort ook kwetsbaar voor predatie.

6.2 Toepassing in de praktijk

Uit het onderzoek blijkt dat er sterke verschillen zijn in a) effecten van verstoring en b) hoe soorten omgaan met verstoring. Deze kennis kan geëxtrapoleerd worden naar de huidige toestand van de Nederlandse beken.

Nederlandse beken zijn vaak gekenmerkt door menselijke aanpassingen aan de hydromorfologie, zoals kanalisering, de aanwezigheid van stuwen en de afkoppeling van de beek van de rest van het stroomgebied. Recentelijk worden er veel maatregelen getroffen om een meer natuurlijke morfologie en hydrologie in beken te realiseren. Op basis van het huidige onderzoek is het zeer waarschijnlijk dat dergelijke beken in de situatie voor herstel vooral soorten bevatten die worden aangeduid als 'generalisten', soorten die aangepast zijn aan wisselende omstandigheden. Na het uitvoeren van de maatregelen zijn vaak echter de meer specialistische soorten gewenst. Uit het onderzoek blijkt dat specialisten gekenmerkt worden door een gering verplaatsingsvermogen, een gering vermogen zich aan te passen aan ander habitatmateriaal en een sterke voorkeur voor stabiele bladpakketten als foerageerhabitat. Dit betekent dat wanneer deze specialisten gewenst zijn, zowel de hydrologie als ook de morfologie zodanig op orde moeten zijn dat er een stabiel systeem ontstaat. Voor de hydrologie betekent dit dat zandtransport, turbulentie en wisselende of verhoogde stroomsnelheden moeten worden voorkomen. Daarnaast moet de combinatie van hydrologie en morfologie zodanig zijn dat er stabiele bladpakketten kunnen ontstaan. Naast een stabiele hydrologie is hier bladval voor nodige en luwtes (bijvoorbeeld dood hout) waar blad zich kan verzamelen. Het mag duidelijk zijn dat de benodigde omstandigheden voor specialistische soorten die typische bewoners zijn van meer natuurlijke bekecosystemen, niet met één of enkele maatregelen gerealiseerd kunnen worden en daarnaast een behoorlijke hoeveelheid tijd vergen. Het is aan te bevelen hiermee rekening te houden wanneer de omstandigheden van dergelijke soorten een rol spelen bij de doelrealisatie.

Nederlandse beken zijn onderhevig aan een veranderend klimaat. Deze veranderingen leiden met name door een toename van neerslagextremen tot een toename in de omvang en in de frequentie van piekafvoeren in beken. Zowel een toename van de stroomsnelheid als een toename van turbulente omstandigheden (roeren) hebben een aangetoond verstoringseffect op kokerjuffers. Kokerjuffers proberen in deze omstandigheden hun habitat te verlaten en op zoek te gaan naar een meer geschikte habitat. Er zijn echter aanwijzingen dat de verstoring waarbij zandtransport zorgt voor een bedekking van het habitat een verstoring is met grotere gevolgen, zoals sterfte, en onomkeerbare effecten. Kokerjuffers blijken slecht in staat

het habitat te verlaten wanneer het habitat bedekt wordt met zand. In de praktijk kan dit betekenen dat zowel een toename van piekafvoeren waarbij zandtransport optreedt, als ook het toenemen van maatregelen waarbij als neveneffect zandtransport kan optreden, een bedreiging vormen voor de omvang van veel kokerjuffer populaties in laaglandbeken. Gezien de modelfunctie van kokerjuffers kan dit ook gelden voor andere macrofauna soorten, die door klimaatverandering en het toenemende aantal beekherstelprojecten nog meer onder druk komen te staan. Het is aan te raden de hydrologie en morfologie van beken zodanig op orde te brengen dat piekafvoeren waarbij grootschalig zandtransport optreedt, worden voorkomen. Daarnaast is het raadzaam om in de voorbereiding van beekherstelprojecten veel aandacht te besteden aan de wijze waarop zandtransport naar bestaand habitat van macrofauna wordt voorkomen. Het eerste jaar na beekherstelmaatregelen, zoals hermeandering, treedt vaak grootschalige zandtransport op. Dit effect staat lijnrecht tegenover het vaak gewenste effect: een verbetering van de ecologische kwaliteit en zandtransport dient dan ook te worden voorkomen.

Literatuur

- Arnell N. W. (1999). The effect of climate on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change*, 9: 5-23.
- Bal D., Beije, H.M., Fellingner, M., Haveman, R., Van Opstal, A.J.F.M., Zadelhoff, F.J. (2001). Handboek natuurdoeltypen. Rapport Expertisecentrum LNV nr. 2001/020.
- CBD (1992). Convention on Biological Diversity. Convention text. Rio de Janeiro, 5 June 1992.
- Brittain J. E. & T. J. Eikeland (1988). Invertebrate Drift - a Review. *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- Brown J.S. (1988). Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav Ecol Sociobiol* 22:37-47.
- Connell J. H. (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cummins K. W. (1975). Macroinvertebrates. In: *River Ecology*. Whitton B.A. (ed), University of California Press, Los Angeles.
- Cummins K.W. & G.H. Lauff (1969). The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream benthos. *Hydrobiologie* 34: 145-181.
- Dahl J. (1998). Effects of a benthivorous and a drift-feeding fish on a benthic stream assemblage. *Oecologia* 116: 426-432.
- European Commission (1979). Council directive of 2 April 1979 on the conservation of wild birds (79/409/EEC). 26 pp.
- European Commission (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. 1992L0043-EN-01.01.2007 - 005.001- 1. 66 pp.
- European Commission (2000). Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council – Establishing a framework for Community action in the field of water policy. Brussels, Belgium, 23 October 2000.
- Flecker A. S. (1992). Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* 73:438-448.

- Hansen H. O., Boon P. J., Madsen B. L. & Iversen T. M. (1998). River Restoration. The Physical Dimension. A Series of Papers Presented at the International Conference River Restoration '96, organized by the European Centre for River Restoration, Silkeborg, Denmark. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 8(1):1-264.
- Hynes H.B.N. (1970). The ecology of running waters. Liverpool Univ. Press, U.K. 555 pp.
- IPCC (2007): Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- Lancaster J., Hildrew A. G. & Townsend C. R. (1991). Invertebrate predation on patchy and mobile prey in streams. *J Anim Ecol* 60:625-641.
- Lancaster J. (1996). Scaling the effects of predation and disturbance in a patchy environment. *Oecologia*, 107: 321-331.
- Lancaster J. (1999). Small scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. *Freshwat. Biol.* 41: 1-15.
- LNV (2000). Natuur voor mensen, mensen voor natuur. Nota natuur, bos en landschap in de 21e eeuw. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.
- LNV (2004). Besluit van de Minister van Landbouw Natuur en Voedselkwaliteit TRCJZ/2004/5727, houdende vaststelling van rode lijsten flora en fauna.
- Malahide (2004). Message from Malahide. Conference 'Biodiversity an the EU – Sustaining Life, Sustaining Livelihoods'. Malahide, Ireland 25-27 May 2004.
- McCullagh P. and Nelder, J.A. (1989). Generalized linear models, second edition. Chapman and Hall. London.
- MNP (2005). Effecten van klimaatverandering in Nederland. MNP rapportnummer 773001034. Bilthoven. 111 pp.
- Mackay R. J. (1969). Aquatic insect communities of a small stream on Mont St. Hilaire, Quebec. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 26: 1157–1183.
- Mackay R. J. (1992). Colonization by lotic macroinvertebrates: A review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 617-628.
- Moor F. C. de & Ivanov V. D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 393-407.

- Noldus (2005). The Observer Xt. The next generation of observation software. Reference manual. 533 pp.
- Otto C. (1976). Factors Affecting the Drift of *Potomophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae. *Freshwat. Biol.* 5: 515–532.
- Pianka, E. R. (1978). *Evolutionary ecology*. Harper and Row Publ., New York. 397 pp.
- Rees C. P. (1972). The distribution of the amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield as influenced by oxygen concentration, substratum, and current velocity. *Trans Am Micros Soc* 91:514–529.
- Thorup J. (1966). Substrate type and its value as a basis for the delimitation of bottom fauna communities in running waters. *Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburg* 4:59–74.
- Tolkamp H. H. (1980). *Organism-substrate relationships in lowland streams*. Thesis, Agricultural University Wageningen. 211 pp
- Townsend C. R. & Hildrew A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwat. Biol.*, 31: 265-275. Williams D.D. 1987. *The ecology of temporary waters*, 215 pp.
- Verdonschot P.F.M. (1999). *Ecologische maatweb stromende wateren Veluwe & Vallei*. IBN-rapport 439, 142 pp.
- Wallace I.D., B. Wallace & G.N. Philipson (2003). *A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland*. FBA Scientific Publications 51.
- Wilzbach M. A. & Cummins K. W. (1989). An assessment of short-term depletion of stream macroinvertebrate benthos by drift. *Hydrobiologia* 185: 29-39.

Bijlage 1 Statistische resultaten van habitatvoorkeurexperiment

Tabel 6 P-waarden behorende bij binomiale toets voor verschillen tussen boven- en benedenstroomse verdelingen van aantallen individuen. Dikgedrukte waarden duiden op significante verschillen.

soort / tijd	0.17	0.33	0.67	1.00	2.00	3.00	4.00	5.00	6.00
<i>C. villosa</i>	0.000	0.184	0.615	0.027	0.000	0.000	0.000	0.001	0.036
<i>H. radiatus</i>	0.033	0.007	0.018	0.007	0.260	0.000	0.712	0.550	0.470
<i>M. sequax</i>	0.000	0.000	0.000	0.011	0.356	0.000	0.004	0.141	0.788
<i>A. nervosa</i>	0.000	0.000	0.033	0.000	0.001	-	0.048	-	0.104
<i>L. lunatus</i>	0.824	1.000	0.134	0.784	0.017	-	0.761	-	0.450
<i>M. longicornis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	-	0.000

Tabel 7. P-waarden behorende bij multinomiale toets voor verschillen in habitatfracties, wanneer de verdeling over de habitats van de bovenstroomse compartimenten wordt vergeleken met de benedenstroomse verdeling. Dikgedrukte waarden duiden op significante verschillen.

soort / tijd	0.17	0.33	0.67	1.00	2.00	3.00	4.00	5.00	6.00
<i>C. villosa</i>	0.054	0.027	0.825	0.876	0.914	0.009	0.480	0.179	0.957
<i>H. radiatus</i>	0.004	0.097	0.295	0.118	0.116	0.493	0.617	0.057	0.002
<i>M. sequax</i>	0.764	0.313	0.158	0.748	0.220	0.785	0.678	0.481	0.127
<i>A. nervosa</i>	0.398	0.864	0.378	0.304	0.084	-	0.066	-	0.700
<i>L. lunatus</i>	0.392	0.675	0.198	0.327	0.055	-	0.200	-	0.121
<i>M. longicornis</i>	1.000	1.000	0.405	0.204	0.778	-	0.399	-	0.430

Tabel 8. Fracties en P-waarden behorende bij een binomiale toets, waarbij in de verdeling boven-/benedenstrooms per soort en per stroomsnelheid tegen een verdeling van 0.5/0.5 Dikgedrukte waarden duiden op significante verschillen.

	stroomsnelheid (in cm/s)		
	10	30	50
Soort	fractie p	fractie p	fractie p
<i>C. villosa</i>	0.592 0.154	0.917 0.000	0.536 0.851
<i>H. radiatus</i>	0.484 0.899	0.644 0.036	0.500 1.108
<i>M. sequax</i>	0.757 0.000	0.880 0.000	0.940 0.000
<i>A. nervosa</i>	0.724 0.001	0.250 0.000	0.194 0.000
<i>L. lunatus</i>	0.700 0.017	0.250 0.013	0.323 0.071
<i>M. longicornis</i>	0.949 0.000	0.562 0.597	0.577 0.557

Tabel 9. Gemiddelde fracties per habitat voor de verschillende soorten. Verschillende letters duiden op verschillen tussen soorten voor één specifiek habitat op basis van Fischer exact toets (5%).

	fractie blad	fractie zand	fractie detritus	fractie grind
<i>C. villosa</i>	0.3573 ..c.	0.06289 a.	0.1473 ab.	0.2054 .b
<i>H. radiatus</i>	0.4489 ...d	0.07265 a.	0.1431 ab.	0.1259 a.
<i>M. sequax</i>	0.4031 ..cd	0.16931 .b	0.1248 ab.	0.1334 a.
<i>A. nervosa</i>	0.1029 a...	0.07256 a.	0.3350 ..c	0.1073 a.
<i>L. lunatus</i>	0.3107 ..c.	0.08983 a.	0.0916 a..	0.0738 a.
<i>M. longicornis</i>	0.1998 .b..	0.05442 a.	0.1922 .b.	0.1345 ab

Bijlage 2 Statistische resultaten verstoringsexperiment

Tabel 10. Aantal individuen dat het habitat verlaat bij verschillende typen verstoring. Per behandeling is nagegaan of de soorten verschillen middels een paarsgewijze Fisher Exact toets. Letterdiagrammen (5%). Verschillende letters duiden op significante verschillen.

	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s	roeren	bedekken 0.5 cm zand
<i>C. villosa</i>	03 ab.	13 .b.	12 ab.	15 ab.	09 a.	00 a..
<i>H. radiatus</i>	09 .b.	13 .b.	18 .bc	19 .bc	18 .b	13 ..c
<i>M. sequax</i>	00 a..	06 ab.	06 a..	10 a..	07 a.	01 ab.
<i>A. nervosa</i>	18 ..c	19 ..c	20 ..c	20 ..c	19 .b	17 ..c
<i>L. lunatus</i>	00 a..	03 a..	14 .b.	10 a..	16 .b	05 .b.
<i>M. longicornis</i>	04 ab.	05 a..	18 .bc	20 ..c	17 .b	01 ab.

Tabel 11. Mann Whitney toets voor tijdstippen waarop individuen het habitat verlaten. De P-waarden voor de vergelijking van roeren en zand zijn 0.099 (An), geen waarde (Cv), **0.001** (Hr), **0.008** (Ll), 0.667 (Ml) en 0.909 (Ms). De P-waarden voor de vergelijking van de stroomsnelheden zijn in de tabel weergegeven.

<i>C. villosa</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	0.521	-		
50 cm/s	0.233	0.247	-	
10- 50 cm/s	0.373	0.431	0.702	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s
<i>H. radiatus</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	0.744	-		
50 cm/s	0.275	0.373	-	
10- 50 cm/s	0.001	0.000	0.000	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s
<i>M. sequax</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	-	-		
50 cm/s	-	0.132	-	
10- 50 cm/s	-	0.234	1.000	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s
<i>A. nervosa</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	0.000	-		
50 cm/s	0.000	0.500	-	
10- 50 cm/s	0.029	0.025	0.025	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s
<i>L. lunatus</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	-	-		
50 cm/s	-	0.121	-	
10- 50 cm/s	-	0.085	0.193	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s
<i>M. longicornis</i>				
10 cm/s	-			
30 cm/s	0.413	-		
50 cm/s	0.270	0.971	-	
10- 50 cm/s	0.144	0.608	0.448	-
	10 cm/s	30 cm/s	50 cm/s	10- 50 cm/s

Tabel 12. Verschillen tussen verstoringen in het aantal individuen dat drift of loopt voor verschillende soorten. Verschillende letters duiden op verschillen (5%) met een Fischer Exact toets.

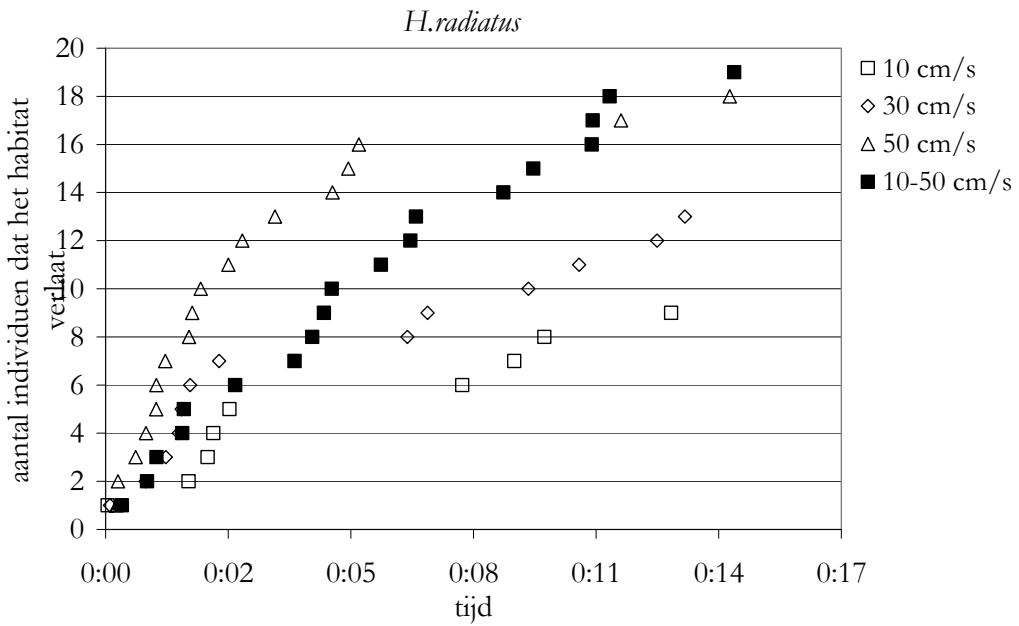
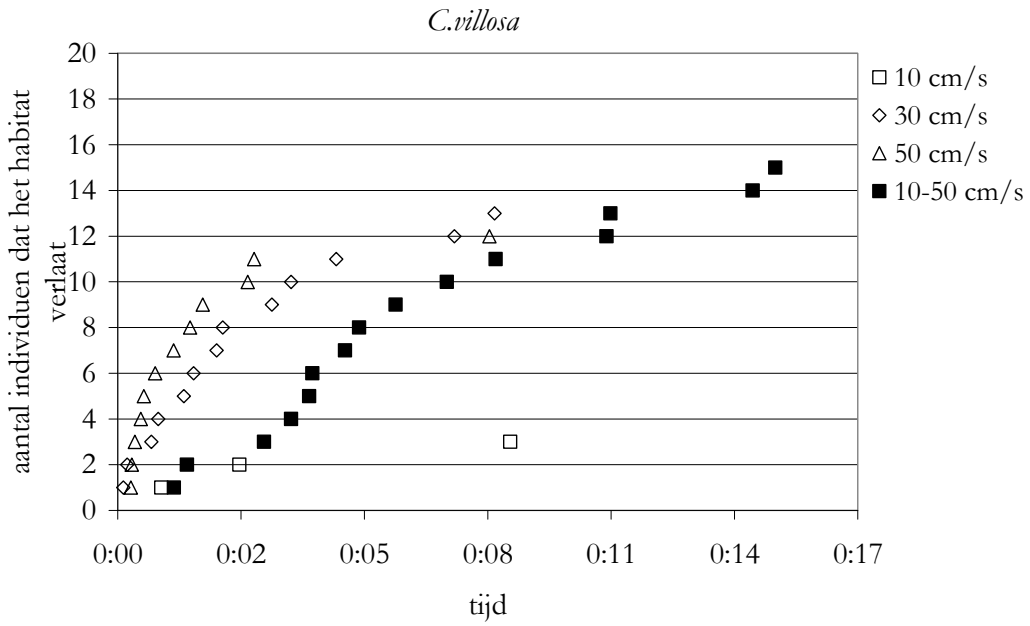
<i>C. villosa</i>	lopen richting bovenstrooms	lopen ri benedenstrooms	driften
	10 cm/s 09 a	10 cm/s 06 .b	10 cm/s 01 a.
	30 cm/s 05 a	30 cm/s 00 a.	30 cm/s 17 .b
	50 cm/s 07 a	50 cm/s 00 a.	50 cm/s 20 .b
	10-50 cm/s 08 a	10-50 cm/s 01 ab	10-50 cm/s 18 .b
<i>M. sequax</i>			driften
	10 cm/s 03 a.	10 cm/s 03 a	10 cm/s 00 a.
	30 cm/s 12 .b	30 cm/s 01 a	30 cm/s 11 .b
	50 cm/s 16 .b	50 cm/s 00 a	50 cm/s 12 .b
	10-50 cm/s 16 .b	10-50 cm/s 02 a	10-50 cm/s 07 .b
<i>H. radiatus</i>			driften
	10 cm/s 03 a	10 cm/s 16 .b	10 cm/s 08 a.
	30 cm/s 01 a	30 cm/s 00 a.	30 cm/s 19 .b
	50 cm/s 00 a	50 cm/s 00 a.	50 cm/s 19 .b
	10-50 cm/s 01 a	10-50 cm/s 01 a.	10-50 cm/s 20 .b
<i>A. nervosa</i>			driften
	10 cm/s 12 ab	10 cm/s 16 .b	10 cm/s 00 a..
	30 cm/s 06 a.	30 cm/s 01 a.	30 cm/s 16 ..c
	50 cm/s 07 a.	50 cm/s 00 a.	50 cm/s 16 ..c
	10-50 cm/s 15 .b	10-50 cm/s 13 .b	10-50 cm/s 08 .b.
<i>L. lunatus</i>			driften
	10 cm/s 01 a	10 cm/s 02 a	10 cm/s 02 a..
	30 cm/s 01 a	30 cm/s 00 a	30 cm/s 14 .b.
	50 cm/s 01 a	50 cm/s 00 a	50 cm/s 20 ..c
	10-50 cm/s 01 a	10-50 cm/s 00 a	10-50 cm/s 16 .bc
<i>M. longicornis</i>			driften
	10 cm/s 03 a	10 cm/s 13 .b	10 cm/s 00 a..
	30 cm/s 00 a	30 cm/s 00 a.	30 cm/s 06 .b.
	50 cm/s 00 a	50 cm/s 00 a.	50 cm/s 19 ..c
	10-50 cm/s 00 a	10-50 cm/s 00 a.	10-50 cm/s 20 ..c

Tabel 13. Verschillen tussen soorten in het aantal individuen dat drift of loopt bij verschillende verstoringen. Verschillende letters duiden op verschillen (5%) met een Fischer Exact toets.

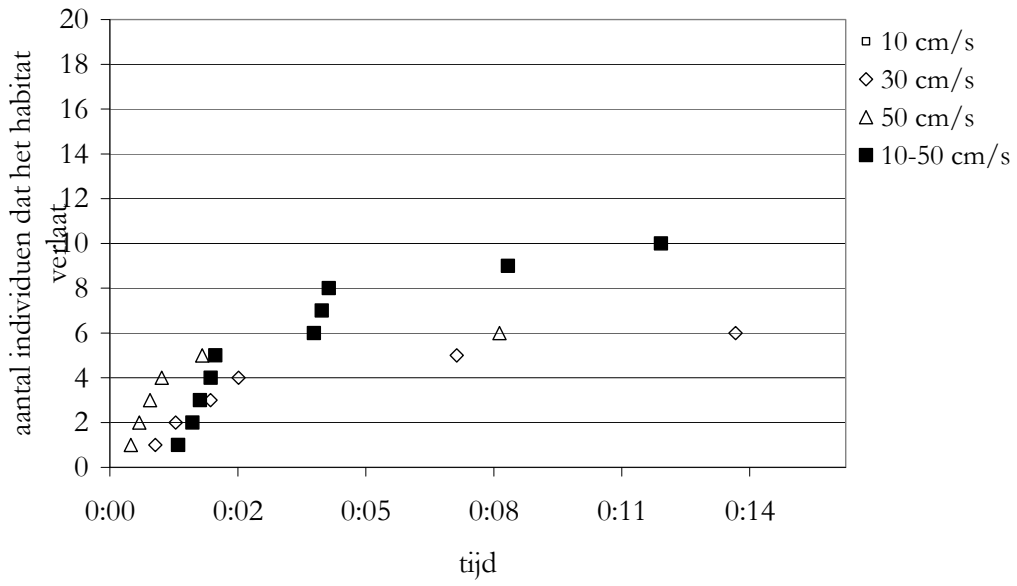
10 cm/s	driften	lopen richting bovenstrooms	lopen richting benedenstrooms
<i>A. nervosa</i>	00 a.	12 ..c	16 ..c
<i>C. villosa</i>	01 a.	09 .bc	06 ab.
<i>H. radiatus</i>	08 .b	03 ab.	16 ..c
<i>L. lunatus</i>	02 ab	01 a..	02 a..
<i>M. longicornis</i>	00 a.	03 ab.	13 .bc
<i>M. sequax</i>	00 a.	03 ab.	03 a..
30 cm/s			
<i>A. nervosa</i>	16 .bc	06 .bc	01 a
<i>C. villosa</i>	17 .bc	05 .bc	00 a
<i>H. radiatus</i>	19 ..c	01 ab.	00 a
<i>L. lunatus</i>	14 .bc	01 ab.	00 a
<i>M. longicornis</i>	06 a..	00 a..	00 a
<i>M. sequax</i>	11 ab.	12 ..c	01 a
50 cm/s			

<i>A. nervosa</i>	16 ab	07 .b.	00 a
<i>C. villosa</i>	20 .b	07 .b.	00 a
<i>H. radiatus</i>	19 .b	00 a..	00 a
<i>L. lunatus</i>	20 .b	01 a..	00 a
<i>M. longicornis</i>	19 .b	00 a..	00 a
<i>M. sequax</i>	12 a.	16 ..c	00 a
10-50 cm/s			
<i>A. nervosa</i>	08 a.	15 .bc	13 .b
<i>C. villosa</i>	18 .b	08 .b.	01 a.
<i>H. radiatus</i>	20 .b	01 a..	01 a.
<i>L. lunatus</i>	16 .b	01 a..	00 a.
<i>M. longicornis</i>	20 .b	00 a..	00 a.
<i>M. sequax</i>	07 a.	16 ..c	02 a.
roeren			
<i>A. nervosa</i>	03 a..	07 ..c	18 ..c
<i>C. villosa</i>	15 .bcd	11 ..c	11 ab.
<i>H. radiatus</i>	18 ..cd	01 ab.	07 a..
<i>L. lunatus</i>	19 ...d	06 .bc	05 a..
<i>M. longicornis</i>	12 .bc.	00 a..	17 .bc
<i>M. sequax</i>	11 .b..	13 ..c	11 ab.
bedekken met zand			
<i>A. nervosa</i>	03 ab	07 ..c	17 ..c
<i>C. villosa</i>	07 .b	06 .bc	09 .b.
<i>H. radiatus</i>	00 a.	01 ab.	02 a..
<i>L. lunatus</i>	07 .b	00 a..	03 ab.
<i>M. longicornis</i>	00 a.	00 a..	08 ab.
<i>M. sequax</i>	00 a.	06 .bc	06 ab.

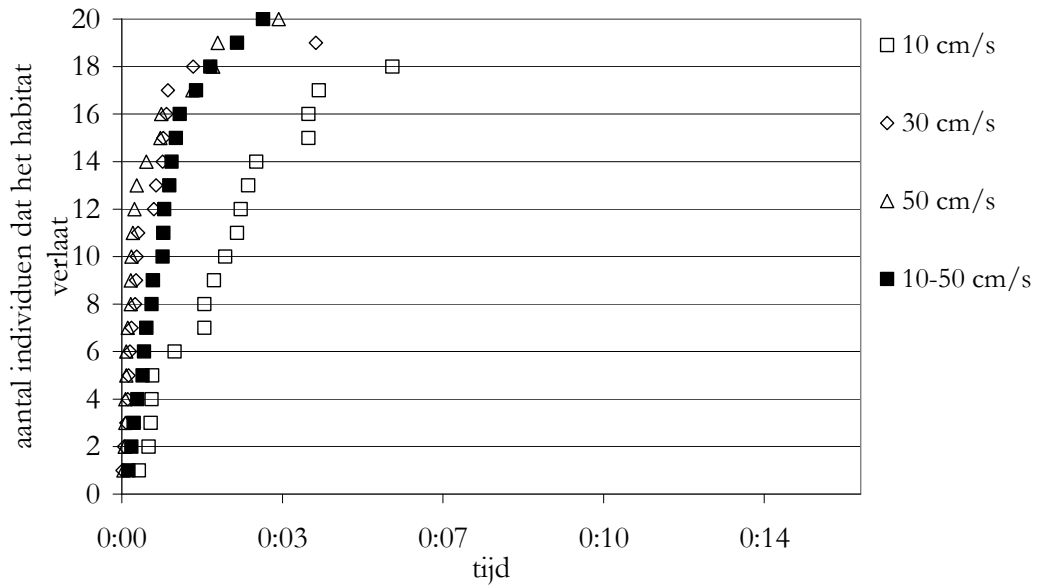
Bijlage 3 Responstijd van individuen bij het verstoringsexperiment

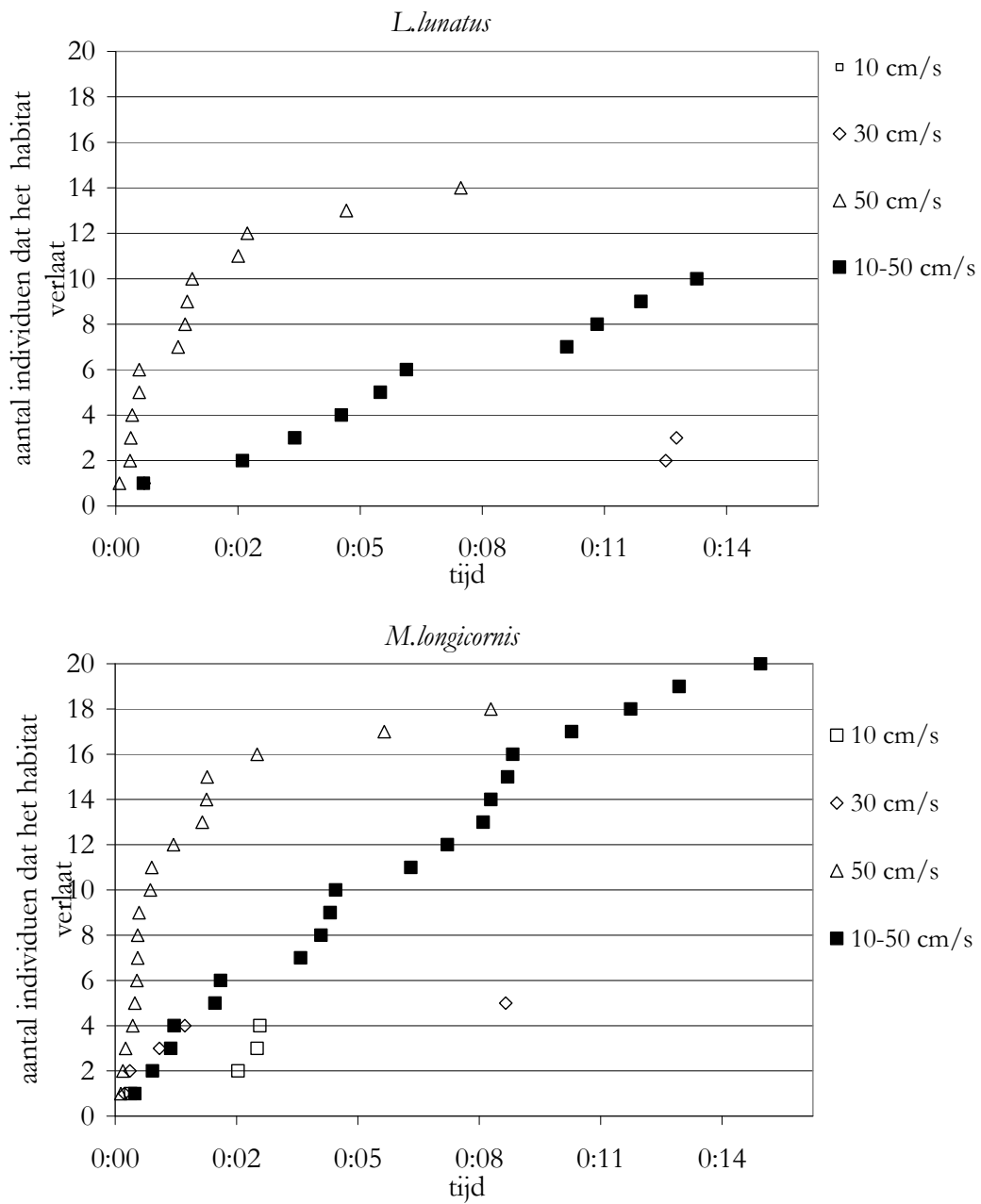


M.sequax



A.nervosa





Figuur 20. Responstijd van de afzonderlijke individuen van 6 soorten kokerjuffers die het habitat verlaten bij een constante stroomsnelheid van 10, 30, 50, en een opgevoerde stroomsnelheid van 10-50 cm/s.