



ALTERRA

WAGENINGEN UR

Dispersie van macrofauna door duikers

Resultaten van een labexperiment

Karin Didderen
Roelant C. Snoek
Piet F.M. Verdonschot



Alterra-rapport 1746, ISSN 1566-7197



Dispersie van macrofauna door duikers

Dispersie van macrofauna door duikers

Resultaten van een labexperiment

**Karin Didden
Roelant C. Snoek
Piet F.M. Verdonchot**

Alterra-rapport 1746

Alterra, Wageningen, 2008

REFERAAT

Didderen, K., R.C. Snoek, P.F.M. Verdonschot, 2008. *Dispersie van macrofauna door duikers; resultaten van een labexperiment*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1746. 46 blz.; 9 fig.; 1 tab.; 18 ref.

Na herstelmaatregelen blijft ecologisch herstel van oppervlaktewateren vaak uit. Een mogelijke oorzaak ligt in de capaciteit van de soorten om de afstand naar een hersteld oppervlaktewater te overbruggen. Om te onderzoeken welke factoren barrières opwerpen voor dispersie van macrofauna, is de verspreiding van organismen in dit onderzoek experimenteel onderzocht.

Een veldsituatie van twee wateren verbonden door een duiker is nagebootst in het laboratorium. In totaal zijn zes verschillende type barrières onderzocht voor drie verschillende bewegingsgroepen.

Uit het onderzoek komen enkele directe en indirecte barrières voor de verspreiding van verschillende bewegingsgroepen naar voren. Bij het uitvoeren van herstelmaatregelen kan rekening gehouden worden met deze bevindingen en de aangewezen barrières zouden verwijderd kunnen worden, opdat aquatische organismen zich sneller kunnen verspreiden.

Trefwoorden: herstelmaatregelen, dispersie, aquatisch, macrofauna, barrière

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.

© 2008 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 verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

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

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Achtergrond	11
1.2 Doelstelling	12
1.3 Leeswijzer	12
2 Materiaal en methode	13
2.1 Algemene opzet	13
2.2 Selectie van soorten	13
2.3 Pilot studies	14
2.4 Algemene opzet van het experiment	14
2.4.1 Controle experiment	15
2.4.2 Diameter	15
2.4.3 Positie	15
2.4.4 Afstand	16
2.4.5 Stroming	16
2.4.6 Sloot en moeras	16
2.4.7 Dataverzameling	17
2.4.8 Criterium voor dispersie	18
2.5 Data-analyse	18
3 Pilot studies	19
3.1 Pilot-studie 1	19
3.2 Pilot studie 2	19
3.3 Pilot-studie 3	20
3.4 Pilot-studie 4	20
3.5 Conclusies uit de pilot-studies	21
4 Resultaten	23
4.1 Controle	23
4.2 Diameter	23
4.3 Positie	24
4.4 Afstand	26
4.5 Stroming	27
4.6 Sloot en Moeras	28
5 Discussie	29
5.1 Diameter	29
5.2 Positie	29
5.3 Afstand	30
5.4 Stroming	30
5.5 Sloot en Moeras	30
5.6 Dag- Nacht ritme	30

5.7 Variatie	31
5.8 Experimentele opstelling	32
5.9 Conclusies	32
5.10 Aanbevelingen	32
Literatuur	35
 <i>Bijlagen</i>	
1 Experimentele opzet	37
2 Overzicht van alle uitgevoerde pilot-studies en experimenten	39
3 Dispersiemethoden	41

Woord vooraf

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

Na een literatuurstudie waarin een overzicht is gegeven hoe aquatische organismen zich kunnen verspreiden (Nijboer & Verdonschot 2006) en een veldstudie naar de rol van dispersie van aquatische organismen bij het nieuw graven van petgaten in 2006 (Didderen 2007), is in dit rapport een experimentele benadering van de verspreidingsproblematiek van aquatische macrofauna toegelicht.

Uit het onderzoek komen enkele directe en indirecte barrières voor de verspreiding van verschillende bewegingsgroepen naar voren. Bij het uitvoeren van herstelmaatregelen kan rekening gehouden worden met deze bevindingen en de aangewezen barrières zouden verwijderd kunnen worden, opdat aquatische organismen zich sneller kunnen verspreiden.

Samenvatting

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

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

Om te onderzoeken welke factoren barrières opwerpen voor dispersie van macrofauna, is verspreiding van organismen in dit project onderzocht met behulp van experimenten in aquaria. Het onderzoek had als doelstelling om 1. absolute fysieke barrières- en 2. indirecte barrières voor dispersie van aquatische macrofauna te bepalen. Een veldsituatie van twee wateren verbonden door een duiker is nagebootst in het laboratorium. Onderzocht is de (on)mogelijkheid en tijdsduur van versplaatsing van organismen van aquarium A naar B door deze buis.

In het onderzoek is onderscheid gemaakt in verschillende bewegingsgroepen:

1. Zwemmers: soorten die voornamelijk in de waterkolom leven,
2. Bodemlopers: soorten die voornamelijk op de bodem leven,
3. Klimmers: soorten die voornamelijk in de vegetatie leven.

In totaal zijn voor deze 3 verschillende bewegingsgroepen 6 verschillende type barrières onderzocht te weten diameter, positie en afstand van de buis, stroming in de buis en sloot- en moeras omstandigheden.

Uit de resultaten blijkt dat:

- Zowel kleine diameters als lange afstanden die verbindingen kenmerken werken als indirecte barrières voor dispersie;
- Verticale gladde wanden een absolute fysieke barrière zijn voor bodemlopers als *Asellus*. Voor bodemlopers is het essentieel als een verbindingsbuis contact maakt met de bodem;
- Stroming en lichtcondities geen invloed lijken te hebben op de verspreiding van de onderzochte groepen. Beide parameters moeten echter nader worden onderzocht;

- Verspreiding door graszoden en een hygropetrische waterlaag (moeras) geen absolute fysieke barrière op werpt voor de onderzochte bewegingsgroepen;
- De grote variatie in de tijd totdat dispersie plaatsvindt, laat zien dat de verspreiding wellicht niet doelgericht is.

Aanbevelingen die uit dit onderzoek volgen zijn:

- Een grotere kans op dispersie van verschillende soorten, kan worden bewerkstelligd door:
 - Het vergroten van de diameter van een duiker in een veldsituatie;
 - Het verkorten van de lengte van een duiker in de veldsituatie;
 - Het kiezen van een verbinding die zich in het midden van de kolom bevindt, maar door een verbinding (bijvoorbeeld een schuin talud) met de bodem wordt verbonden. Waar mogelijk verdienen open verbindingen de voorkeur.
- Om de kans op terugkeer van doelsoorten na herstel te voorspellen, is het aan te bevelen om de reeds uitgevoerde experimenten te herhalen met doelsoorten met een aangepaste experimentele opstelling die meer lijkt op een veldsituatie of zelfs in de veldsituatie gesitueerd is.

1 Inleiding

1.1 Achtergrond

Ecologisch herstel van oppervlaktewateren blijft, ook na het nemen van een groot aantal verschillende maatregelen, vaak uit (Nijboer 2004, Verdonschot 1995). In sommige herstelprojecten is wel daadwerkelijk herstel van de natuurlijke omstandigheden in het water opgetreden, hetgeen af te leiden is uit een goede waterkwaliteit en de aanwezigheid van de juiste habitats voor het voorkomen van indicator- en doelsoorten. Toch blijkt in een deel van de gevallen dat de gewenste soorten niet of slechts voor een deel terugkeren (Bond & Lake 2003, Beltman et al. 2005). De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in de capaciteit van de soorten om de afstand naar een hersteld oppervlaktewater te overbruggen.

Om een hersteld oppervlaktewater te koloniseren dienen soorten het water in de eerste plaats te bereiken. Dit kan door middel van kunstmatige introductie of door dispersie van de soort. Er zijn verschillende definities van dispersie. In dit rapport is de definitie van Bohonak & Jenkins (2003) gehanteerd, waarin onder dispersie ‘de beweging van individuen over populatiegrenzen’ wordt verstaan. Met deze definitie is verplaatsing van soorten waarbij geen nieuwe habitats worden bereikt uitgesloten. Uit een voorgaande literatuurstudie (Nijboer & Verdonschot 2006) is gebleken dat dispersie van aquatische organismen op verschillende manieren plaatsvindt. Passief door bijvoorbeeld stroming tussen locaties (Bilton et al. 2001) of transport via watervogels (Wesseling et al. 1999), of actief, door bijvoorbeeld zwemmen (Williams, 1977) of kruipen over land (Kerney 1999). Dispersie van organismen kan in verschillende levensstadia plaats vinden. Daarnaast is de dispersiecapaciteit soortspecifiek en hangt onder andere af van een combinatie van levensstadium, dispersieroute en seizoen (Nijboer & Verdonschot 2006).

Ondanks de verschillende mogelijkheden van dispersie afhankelijk van levensstadium, routes en seizoen, kunnen er barrières optreden voor dispersie die de verspreiding van bepaalde organismen naar herstelde oppervlaktewateren voorkomen. Zo zijn er natuurlijke barrières, zoals een stuk land- of stroming tussen twee wateren, maar daarnaast zijn er ook kunstmatige barrières waarbij gedacht kan worden aan bodemvallen, stuwen, vispassages en duikers (Pechlaner 1986). In zowel stilstaande als stromende wateren zijn duikers veel gebruikte objecten om het water onder een stuk land, een weg, een spoorlijn of een ander water door te leiden. Er zijn verscheidene onderzoeken uitgevoerd waarbij de barrièrewerking van licht-donker (Kay & Lewis 1970, Rogers & Kane 1979), diameter (Driessen & Van der Meer 1981) en lengte (Bless 1985) van duikers op vissen is onderzocht. Ook zijn er verscheidene onderzoeken naar de barrièrewerking van stroming in duikers op vissen onderzocht (McGrath 1985, Gauley et al. 1966, Clay 1961). Hieruit bleek dat deze factoren een barrière voor dispersie van vissen kunnen vormen. Het effect van deze barrières op dispersie van macrofauna is echter onbekend.

1.2 Doelstelling

Om te onderzoeken welke factoren barrières opwerpen voor dispersie van macrofauna, is de verspreiding van macrofauna in dit onderzoek experimenteel onderzocht.

Het onderzoek heeft als doelstelling het bepalen van:

- Absolute fysieke barrières voor dispersie van aquatische macrofauna;
- Indirecte barrières voor dispersie van aquatische macrofauna.

In het onderzoek zijn verschillende bewegingsgroepen onderscheiden:

1. Zwemmers: soorten die voornamelijk in de waterkolom leven.
2. Bodemlopers: soorten die voornamelijk op de bodem leven.
3. Klimmers: soorten die voornamelijk in de vegetatie leven.

De bewegingsstrategie van soorten kan bepalend zijn voor de mogelijkheid en mate van dispersie. De gekozen soorten hebben een verschillend locomotie systeem waardoor er verschillen zullen zijn in de barrières die optreden voor elke bewegingsgroep. In totaal zijn er 6 verschillende typen barrières onderzocht voor 3 verschillende bewegingsgroepen. In dit onderzoek is dispersie door de lucht buiten beschouwing gelaten. In de literatuur wordt dispersie vaak als succesvol beschouwd als een soort zich na het bereiken van het herstelde oppervlaktewater vestigt en reproduceert en dit leidt tot een succesvolle kolonisatie. In dit onderzoek zijn echter alleen de direct aantoonbare barrières voor verspreiding onderzocht, waarbij de eventuele kolonisatie op een nieuwe locatie buiten beschouwing is gelaten. Wel is er onderscheid gemaakt tussen absolute fysieke barrières en indirecte barrières. Bij het aanwijzen van absolute fysieke barrières is gekeken is of een soort zich al dan niet kan verspreiden als gevolg van de barrière. Indirecte barrières zijn aangewezen door het onderling vergelijken van de tijd die nodig is voor de verspreiding van organismen door een bepaalde verbinding.

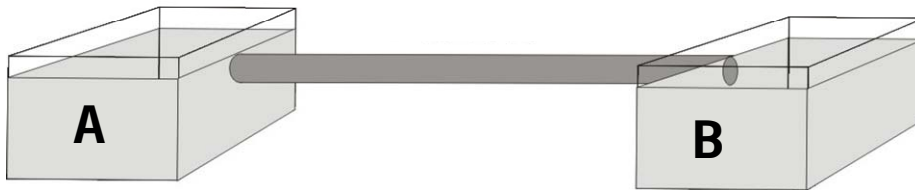
1.3 Leeswijzer

In hoofdstuk 2 is de opzet van het experiment beschreven, met de gebruikte barrières en aquatische macrofauna soorten. In hoofdstuk 3 zijn de opzet en resultaten van de pilot experimenten besproken. In hoofdstuk 4 zijn vervolgens de resultaten van het experiment besproken. Tenslotte zijn in hoofdstuk 5 de resultaten bediscussieerd en zijn de conclusies en aanbevelingen voor vervolgonderzoek beschreven.

2 Materiaal en methode

2.1 Algemene opzet

Het uitgangspunt van het onderzoek is een veldsituatie waarin 2 wateren door een duiker verbonden zijn. Deze situatie is nagebootst in het laboratorium. De verplaatsing van organismen van aquarium A naar aquarium B door een buis is hierbij onderzocht (Figuur 1).



Figuur 1. Basisopstelling: 2 aquaria verbonden met een duiker. De verplaatsing van macrofauna organismen van aquarium A naar B is onderzocht.

De basisopstelling van het experiment bestond uit 63 opstellingen van 2 aquaria (afmetingen: 40.5x25.7x22.0 cm, random positie in een klimaatkamer) die door middel van een buis aan elkaar verbonden zijn. Het experiment is uitgevoerd in een klimaatkamer onder constante licht condities en een constante temperatuur van 18°C. Met behulp van een tijdschakelaar is een dagritme van 12 uur licht en 12 uur donker ingesteld waarbij de verlichting van 08.00 tot 20.00 uur aan stond. Alle aquaria zijn met gelijke hoeveelheid slootwater gevuld, tot 3 cm onder de rand en met een bruissteen belucht.

Bij het experiment zijn de organismen in het eerste aquarium (A) geplaatst en is de verspreiding naar het tweede aquarium (B) getoetst. De verbindingsbuis is exact in het midden van de grote zijde van de aquaria (40.5x22.0 cm) geplaatst en is gemaakt van doorzichtig pvc, zodat macrofauna die zich in de buis bevindt eveneens geteld kan worden. De buizen zijn tijdens het experiment met donker plastic verduisterd om eventuele invloeden van licht op dispersie uit te sluiten.

2.2 Selectie van soorten

De bewegingsstrategie van soorten kan bepalend zijn in de mogelijkheid en mate van dispersie. Voor bijvoorbeeld een soort die alleen op de bodem van een ecosysteem leeft zou een buis aan de oppervlakte een barrière voor dispersie kunnen vormen, waar dit voor een soort met een zwemmende levensstijl geen beperking hoeft te zijn. In het onderzoek is onderscheid gemaakt in verschillende bewegingsgroepen:

- soorten die voornamelijk in de waterkolom leven (zwemmer);
- soorten die voornamelijk op de bodem leven (bodemloper);
- soorten die voornamelijk in de vegetatie leven (klimmer).

Om inzicht te krijgen in het effect van verschillende barrières en bewegingsgroepen zijn 3 soorten (*Gammarus pulex*, *Asellus aquaticus*, en *Radix pergera/ovata*) geselecteerd, elk uit 1 van de drie bewegingsgroepen (respectievelijk zwemmer, bodemloper en klimmer).



Figuur 2. Van links naar rechts *Gammarus pulex*, *Asellus aquaticus*, en *Radix pergera/ovata*

Deze soorten zijn uit praktische overwegingen gekozen. De soorten komen in grote dichtheden voor en zijn daarom makkelijk uit het veld te verzamelen. Daarnaast zijn deze soorten relatief groot (± 10 mm) waardoor ze onder experimentele condities gemakkelijk te tellen zijn. In dit experiment zijn uitsluitend volwassen individuen getoetst en de barrières voor andere levensstadia zijn buiten beschouwing gelaten. Tevens zijn soorten die zich via de lucht verspreiden buiten beschouwing gelaten. De soorten zullen in de rest van dit rapport aangeduid worden als *Gammarus*, *Asellus* en *Radix*, zonder herhaling van de specifieke soort aanduiding.

2.3 Pilot studies

Voor de start van het experiment zijn 4 pilot-studies uitgevoerd (Bijlage 2). Omdat de resultaten van elke pilot-studie bepalend zijn geweest voor de vervollexperimenten, zijn zowel de opzet als de resultaten van deze studies beschreven in een apart hoofdstuk (hoofdstuk 3).

2.4 Algemene opzet van het experiment

Alle aquaria zijn identiek ingedeeld en zijn voor 50% gevuld met slootwater en voor 50% met kraanwater. Op de bodem is als substraat 2 cm zand aangebracht. Daarnaast is in alle bakken voldoende voedsel en beschutting aangebracht. Voor de soorten *Gammarus* en *Asellus* is detritus toegevoegd en voor de soort *Radix* is een met algen begroeide tegel (13x13 cm) toegevoegd. Dit is zowel in aquarium A als B geplaatst om dispersie ten gevolge van habitatvoorkeur uit te sluiten. Alle aquaria waarin *Radix* getoetst is, zijn afgedicht met een doorzichtige acrylplaat. Hierdoor kunnen er geen individuen ontsnappen en blijven de lichtcondities in de aquaria gelijk. Op T_0 zijn van elke soort 20 individuen in een aparte opstelling in aquarium A geplaatst en is de tijd die nodig is voor de verspreiding naar aquarium B genoteerd. Omdat aangenomen kan worden dat wanneer één individu zich kan verspreiden naar een nabijgelegen water, de overige individuen van dezelfde soort daar fysiek ook toe

in staat zijn, is slechts het tijdstip waarop het eerste individu zich naar aquarium B verspreid heeft, genoteerd.

In totaal zijn 6 verschillende eigenschappen van een verbinding tussen twee waterlichamen getest, te weten

- diameter;
- positie;
- afstand;
- stroming;
- sloot;
- moeras.

Van de eigenschappen zijn verschillende opties getest (Bijlage 1) die hieronder in detail zijn besproken. Tevens zijn er 2 verschillende controle experimenten uitgevoerd, waarbij gekeken is naar de verspreiding bij een volledige verbinding of geen verbinding tussen de aquaria. Alle experimenten zijn voor alle 3 de soorten (bewegingsgroepen) apart en per soort in drievoud uitgevoerd.

2.4.1 Controle experiment

Er zijn 2 controle experimenten uitgevoerd. Het eerste controle experiment bestaat uit 2 aquaria waartussen geen verbinding aanwezig is. Op deze wijze is onderzocht of dispersie via een andere route dan de verbindingsbuis kan worden uitgesloten. Het tweede controle experiment bestond uit 2 aquaria met een volledige opening tussen aquaria. Hiermee is de mate van dispersie in een situatie zonder barrière getoetst. Een schematische weergave van de experimentopstelling is weergegeven in Bijlage 1.

2.4.2 Diameter

De invloed van de diameter van de buis op dispersie is met 3 verschillende diameters getoetst. Om de kans tussen veldsituatie en experiment gelijk te houden is de buisdiameter aangepast aan een ‘duiker:oever’ ratio in een veldsituatie. Voor de aquaria is deze omgerekend een buisdiameter van ongeveer 2 cm. Naast een diameter van 2 cm zijn ook de diameters 4 cm en 6 cm getoetst. De lengte van de buis tussen beide aquaria is in het experiment constant gehouden (0.7 m). Voor de soort *Gammarus* is de buis op positie 2 (Bijlage 1) geplaatst en voor de soorten *Asellus* en *Radix* is de buis op positie 1 geplaatst omdat positie 2 en 3 voor deze soorten een barrière vormden.

2.4.3 Positie

Om te toetsen of de verticale positie van de buis in de waterkolom een beperkende werking op dispersie van macrofauna heeft, is de invloed van 3 verschillende posities op de dispersiesnelheid getoetst. Bij de eerste positie is de opening van de buis op gelijke hoogte met de bodem geplaatst, bij de tweede positie vlak onder de

waterspiegel en bij de derde positie is het midden van de opening van de buis gelijk geplaatst aan de waterspiegel. In deze laatste positie is dus de helft van de buis gevuld met water en de andere helft met lucht. Zowel de diameter (4 cm) als de lengte van de buis (0.7 m) tussen beide aquaria is in dit experiment constant gehouden (Bijlage 1).

2.4.4 Afstand

Om het effect van de lengte van de buis op dispersie te bepalen zijn 3 verschillende lengtes van de buis getoetst. Hiervoor is een opstelling gemaakt met een korte buis (0.35 m, halve lengte) en een lange buis (1.40 m, dubbele lengte) en een basisopstelling (0.7 m). Voor alle experimenten is een buis met een diameter van 4 cm gebruikt. Voor de soort *Gammarus* is de buis op positie 2 (Bijlage 1) geplaatst en voor de soorten *Asellus* en *Radix* is de buis op positie 1 geplaatst, omdat positie 2 en 3 voor deze soorten een barrière vormden.

2.4.5 Stroming

Om de invloed van stroming te testen zijn 2 verschillende opstellingen gemaakt. In de eerste opstelling is een waterpomp (Ferplast Blupower, 600 l/h) in aquarium B geplaatst. De uitstroom van de pomp is in aquarium A geplaatst waardoor er een stroom door de buis van aquarium A naar B ontstond. Hiermee is een stroming van de ene naar de andere locatie gesimuleerd. De tweede opstelling was gelijk aan de eerste opstelling, echter de pomp is hierbij in aquarium A geplaatst. Hiermee is een tegenstroming van locatie B naar locatie A gecreëerd. De stroming in de buis met behulp van een stroomsnelheidsmeter gemeten en was in alle opstellingen 0.03 ± 0.01 m/s. Voor de soort *Gammarus* is de buis (diameter: 4 cm, lengte 0.7 m) op positie 3 (Bijlage 1) geplaatst. Voor de soorten *Asellus* en *Radix* is de buis (diameter: 4 cm, lengte 0.7 m) op positie 1 geplaatst omdat positie 2 en 3 voor deze soorten een barrière vormden.

2.4.6 Sloot en moeras

De simulatie van een sloot bestaat uit een buis welke voor de helft gevuld is met water en de andere helft met lucht (positie 3). Hierbij is het plastic om de buis verwijderd om de natuurlijke lichtcondities van een sloot na te bootsen. Het 'sloot-experiment' verschilt alleen wat betreft lichtcondities met de hoogste opstelling van het 'positie-experiment' waarbij de buis verduisterd is om een duiker onder de grond te simuleren. Voor alle experimenten is een buis met een diameter van 4 cm gebruikt. Voor de soort *Gammarus* is de buis (diameter: 4 cm, lengte 0.7 m) op positie 3 (Bijlage 1) geplaatst. Voor de soorten *Asellus* en *Radix* is de buis (diameter: 4 cm, lengte 0.7 m) op positie 1 geplaatst, omdat positie 2 en 3 voor deze soorten een barrière vormden.

Om te onderzoeken of de macrofauna zich ook via een moeras kan verspreiden is een moerasopstelling gesimuleerd (Figuur 3, Bijlage 1). 2 plexiglas platen zijn in een bestaand aquarium geplaatst, waardoor aquaria van gelijke afmetingen (40.5x25.7x22.0 cm) als in de andere opstellingen zijn verkregen. Deze platen zijn met behulp twee draadeinden voor versteviging aan elkaar gemonteerd. Tussen deze platen is een goot (lengte: 67 cm) geplaatst, waarin homogene graszoden zijn gelegd. Aan de randen van het plexiglas is een rubber strip geplaatst, waardoor dispersie via kieren tussen het plexiglas, het aquarium en de goot is voorkomen. Op de bodem van de aquaria is zand aangebracht, waarmee dispersie via de onderzijde van het plexiglas is voorkomen. De aquaria zijn gevuld totdat er een hygropetrische waterlaag is ontstaan en daarmee een moeras is gesimuleerd. De experimenten voor *Gammarus* en *Radix* zijn in de hoge moerasopstelling uitgevoerd. Omdat de hoge positie van de opstelling (Figuur 3) voor *Asellus* een absolute fysieke barrière vormt, is een tweede opstelling gemaakt waarbij het moeras op gelijke hoogte met de bodem van het aquarium is geplaatst.



Figuur 3. Moeras-opstelling (Foto: Roelant Snoek).

2.4.7 Dataverzameling

Omdat uit de pilot-studies bleek dat de snelheid van dispersie aanzienlijk verschilt tussen de soorten, is er in het eerste experiment het tel-interval voor elke soort bepaald. Er is gedurende het experiment met korte intervallen geteld waarmee een

idee is verkregen van de snelheid van dispersie voor elke soort. Op basis van deze gegevens is het tel-interval voor de vervollexperimenten vastgesteld (Tabel 1). Omdat er niet 's nachts is geteld is er met regelmaat een sprong in het tel-interval te zien. Elk experiment is beëindigd indien er een lange periode (meer dan 200 uur) geen activiteit meer is waargenomen.

Tabel 1. Overzicht van het tel-interval voor elke soort. Tijden voor *Gammarus* en *Asellus* zijn in minuten, voor *Radix* in uren.

Tijd	<i>Gammarus</i>	<i>Asellus</i>	<i>Radix</i>
T1	5 (min)	15 (min)	13 (uur)
T2-T11	10-55	30-165	14 - 23
T12	60	190	37
T13-T23	65-115	195-345	38-48
T24	120	360	60
T25-T31	125-160	375-480	61-67
T32	165	1380	68

2.4.8 Criterium voor dispersie

Het doel van de experimenten is te bepalen welke eigenschappen van een verbinding tussen twee waterlichamen een barrière voor dispersie kunnen vormen voor de soorten uit de verschillende bewegingsgroepen. Hierbij is onderscheid gemaakt tussen een *absolute fysieke barrière* en een *indirecte barrière*. Omdat aangenomen kan worden dat wanneer één individu zich kan verspreiden naar een nabijgelegen water, de overige individuen van dezelfde soort daar fysiek ook toe in staat zijn, is besloten dat het moment waarop 1 individu zich naar aquarium B verspreid heeft, gedefinieerd wordt als het moment waarop dispersie heeft plaatsgevonden. Indien geen enkel individu in staat is het nabij gelegen water te bereiken, is er sprake van een *absolute fysieke barrière* voor dispersie. De tijd die nodig is voordat het eerste individu aquarium B heeft bereikt, geeft de mate aan waarin een bepaalde factor bijdraagt aan *indirecte barrière* voor dispersie optreedt.

2.5 Data-analyse

De resultaten van alle experimenten zijn voor elke soort afzonderlijk geanalyseerd. Hierbij zijn de resultaten van elk experiment met de resultaten van de controle experimenten in één grafiek gecombineerd. Door de tijdsduur van de verschillende barrière experimenten te vergelijken met het tweede controle experiment, is een indicatie verkregen van een eventuele barrière voor dispersie. Vanwege een te geringe data-set zijn er geen statistische analyses uitgevoerd.

3 Pilot studies

Voor de start van het experiment zijn 4 pilot-studies uitgevoerd (Bijlage 1). Omdat de resultaten van elke pilot-studie bepalend zijn voor de vervollexperimenten zijn zowel de opzet als de resultaten van deze studies hieronder kort beschreven.

3.1 Pilot-studie 1

Het doel van de eerste pilot-studie was te testen of er dispersie van macrofauna plaats vindt onder experimentele omstandigheden. Hiervoor is een opstelling gemaakt waarbij 2 aquaria (40x24x21 cm) door middel van een buis (diameter: 4 cm, lengte: 1m) met elkaar verbonden zijn. De buis is exact in het midden van de grote zijde (40x24 cm) van het aquarium geplaatst. De aquaria zijn gevuld met kraanwater. In het eerste aquarium (A) is de waterplant *Callitriche sp.* geplaatst, wat een habitat voor de macrofauna vormt. Vervolgens zijn in het eerste aquarium (A) 40 individuen van de soort *Limnephilus lunatus*, een kokerjuffer, geplaatst. Gedurende 2 dagen is 3 maal per dag geteld (09:00, 13:00 en 17:00) waar de individuen zich in de opstelling bevonden. Na 2 dagen zijn er 100 *Potamopyrgus antipodarum* en 20 *Gammarus pulex* individuen aan aquarium A toegevoegd. Vervolgens zijn alle soorten 8 dagen lang geteld en is hun positie (aquarium A, B of in de buis) genoteerd.

Hetzelfde experiment is nogmaals uitgevoerd, waarbij de waterplant *Callitriche sp.* in beide aquaria (A+B) is geplaatst. Hierbij zijn er 20 *Radix ovata*, 40 *Limnephilus lunatus* en 20 *Gammarus pulex* individuen samen in aquarium A geplaatst. Gedurende 12 dagen is er om de dag geteld en is de positie van de soorten genoteerd.

Resultaat

- Dispersie van macrofauna vindt plaats onder experimentele omstandigheden.
- Er is een indicatie invloed van habitat op macrofauna omdat er meer dispersie plaats vond wanneer zowel in aquarium A als B de plant *Callitriche sp.* was geplaatst.
- De soort *P. antipodarum* is te klein om te tellen.
- Waterplanten bemoeilijken het tellen.

3.2 Pilot studie 2

Omdat het dispersie experiment op grote schaal plaats vindt, is er gezocht naar de meest efficiënte manier van het tellen van de macrofauna. Uit de pilot-studie 1 bleek dat de grootte van een soort van belang is voor het eenvoudig kunnen tellen. Daarom zijn de soorten *Gammarus*, *Asellus* en *Radix* geselecteerd. Omdat de waterplanten het tellen bemoeilijken is in deze pilot-studie getoetst of er ook dispersie van macrofauna plaats vindt in aquaria waar geen waterplanten zijn geplaatst. Voor deze studie is een opstelling gebruikt waarbij 2 aquaria door middel

van een buis (diameter: 4 cm, lengte: 0.7 m) met elkaar verbonden zijn. De aquaria zijn gevuld met kraanwater. De buis is vlak boven de bodem geplaatst zodat ook de bodemsoort *Asellus* zich eenvoudig naar aquarium B kan verplaatsen. Elke soort is in drievoud in een aparte opstelling getoetst. Hierbij zijn 20 individuen in aquarium A geplaatst en is hun positie in de opstelling drie dagen genoteerd.

Resultaat

- In aquaria zonder enige vorm van habitat vindt geen dispersie plaats.
- De soorten *Gammarus*, *Asellus* en *Radix* worden na verloop van tijd inactief in een aquarium zonder beschutting en andere habitat.

3.3 Pilot-studie 3

Uit pilot-studie 2 bleek dat het ontbreken van een geschikte habitat de activiteit en het overleven van de soorten beïnvloed. Hiervoor is in de 3^e pilot-studie in dezelfde opstelling op de bodem een laag grind aangebracht. Tevens zijn in alle aquaria een aantal waterplanten van de soort *Potamogeton pectinatus* geplaatst. Deze waterplant heeft een eenvoudige structuur waarbij de macrofauna gemakkelijk geteld kan worden. In deze studie is dezelfde opstelling en methode als in pilot-studie 2 gebruikt.

Resultaat

- De soorten zijn in deze opstelling onvoldoende zichtbaar voor een efficiënte telling. Dit is voornamelijk veroorzaakt door het grind, waar de soorten in kruipen.
- Alle soorten zijn in deze opstelling inactief en er vindt geen dispersie plaats.

3.4 Pilot-studie 4

In de eerste plaats is het grind uit pilot-studie 3 vervangen door fijn zand. Dit om te voorkomen dat de macrofauna zich in het bodemsubstraat kan verschuilen en om het tellen te vergemakkelijken. Daarnaast zijn, om de activiteit van de macrofauna te verhogen, alle aquaria voor 50% gevuld met slootwater en 50% met kraanwater. Het doel hiervan is een geschikte leefomgeving te creëren met meer natuurlijke omstandigheden. Door het gebruik van het slootwater is een gebalanceerde hoeveelheid nutriënten toegevoegd waardoor algen beter groeien onder experimentele omstandigheden. De algen dienen vervolgens als voedselbron voor de soort *Radix*.

Het doel van de 4^e pilot-studie was te bepalen welke factoren de motivatie voor dispersie van de macrofauna beïnvloeden. Deze studie is uitgevoerd omdat de macrofauna in pilot-studie 2 en 3 volledig inactief waren. In deze studie is stapsgewijs elke dag het habitat uitgebreid en zijn de effecten hiervan op de macrofauna genoteerd. De eerste dag bestond de opstelling uit alleen zand als substraat. De tweede dag is hier een tegel (13x13 cm) aan toegevoegd, die als schuilplaats voor *Gammarus* en *Asellus* kon dienen. De tegel is aan één zijde ondersteund waardoor er

een ruimte onder de tegel als schuilplaats ontstond. Op de derde dag zijn hier half verteerde bladeren aan toegevoegd welke als voedselbron diende. Tot slot is er op de laatste dag een kleine hoeveelheid detritus toegevoegd wat voor de soorten *Gammarus* en *Asellus* als voedselbron en schuilplaats kon dienen.

Resultaat

- Alle soorten zijn actief in een opstelling met slootwater in plaats van kraanwater.
- Dispersie vindt bij *Gammarus* en *Asellus* binnen een dag plaats.
- Dispersie vindt bij *Radix* binnen 2 dagen plaats.
- *Radix* is ook buiten de aquaria gevonden.
- Het toevoegen van een schuilplaats in de vorm van een tegel en/of detritus lijkt bij te dragen aan de activiteit van de macrofauna.
- De activiteit van *Gammarus* en *Asellus* lijkt in de loop van de tijd af te nemen
- Er is veel variatie tussen het aantal individuen dat zich verspreidt in de verschillende herhalingsopstellingen.

3.5 Conclusies uit de pilot-studies

Uit de pilot-studies is gebleken dat:

- Een geschikt habitat belangrijk is voor de activiteit van macrofauna in een experimentele opstelling. Duidelijk is dat er zonder geschikt habitat geen dispersie plaats vindt;
- Voor een geschikt habitat het belangrijk is om de aquaria te vullen met slootwater en daar een structuur voor beschutting en voedsel (detritus) aan toe te voegen;
- De snelheid waarmee de soorten zich verspreiden, verschilt tussen de soorten maar ook binnen de soort. Daarom is het van belang met een kort tijdsinterval te tellen. Hiermee kan worden voorkomen dat er verspreiding optreedt van aquarium B naar aquarium A (organismen zijn weer terug bij het beginpunt) zonder dat dit opgemerkt is en de resultaten beïnvloedt. Dispersie kan bij *Gammarus* en *Asellus* al na enkele minuten plaats vinden, bij *Radix* vindt er op zijn vroegst na een aantal uren dispersie plaats. Het tijdsinterval van het tellen zal tijdens de experimenten per soort afgestemd moeten worden;
- Het belangrijk is om voor elk experiment individuen te gebruiken die vlak daarvoor uit het veld verzameld zijn of uit een kweek afkomstig zijn die al geruime tijd stabiel is, omdat de activiteit gedurende het experiment af neemt;
- De aquaria voor *Radix* aan de bovenkant afgedicht dienen te worden, omdat de soort zich anders buiten de aquaria verspreidt.

4 Resultaten

De resultaten van de experimenten zijn per eigenschap, die een barrière kan vormen, van de verbinding weergegeven. In alle grafieken is op de y-as het type experiment en op de x-as de tijd weergegeven. Elk experiment bestond uit 3 herhalingen, waarbij steeds de tijd tot het eerste individu de verbinding is gepasseerd, is opgenomen. De resultaten van de (herhalings)experimenten zijn alle drie naast elkaar weergegeven. Het experiment i ten einde zodra bij alle herhalingen dispersie had plaats gevonden. Herhalingen waar geen dispersie plaats heeft gevonden, zijn gearceerd weergegeven.

4.1 Controle

Er heeft geen dispersie plaats gevonden in alle controle opstellingen die bestonden uit 2 gescheiden aquaria zonder verbinding (C1). Hierdoor is uitgesloten dat in de experimenten dispersie van *Asellus*, *Gammarus* en *Radix* via een andere weg dan de buis heeft plaats gevonden. De resultaten van het eerste controle-experiment (C1) zijn dan ook verder niet in grafieken weergegeven.

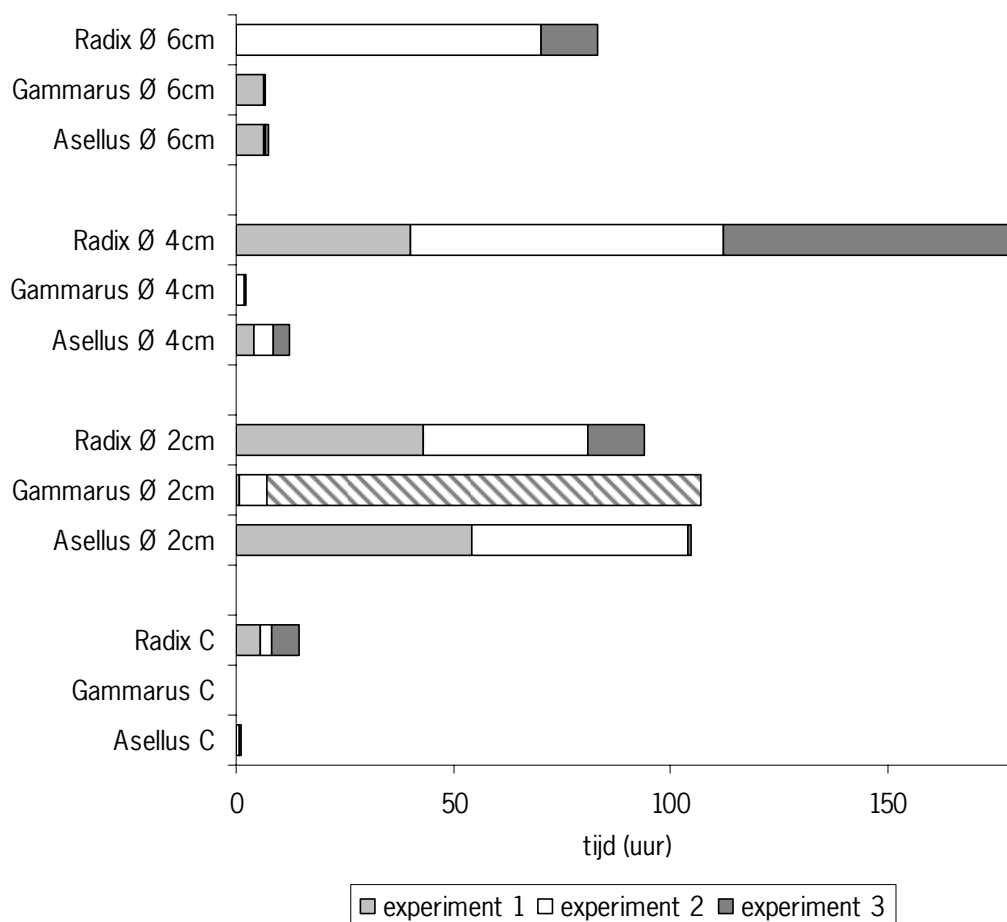
Uit het tweede controle experiment, met een open verbinding (C), blijkt dat alle soorten zich verspreid en over beide aquaria (Figuur 4). Dit geeft aan dat de soorten onder experimentele omstandigheden actief zijn en zich kunnen verspreiden. Daarnaast blijkt dat dispersie bij een open verbinding snel plaats vindt. *Gammarus* blijkt zich in alle herhalingen al bij het eerste telmoment (5 min.) al naar aquarium B verspreid te hebben, bij *Asellus* vindt dit binnen 30 minuten plaats en bij *Radix* binnen 6.5 uur (Figuur 4).

4.2 Diameter

Uit Figuur 4 blijkt dat de getoetste diameters geen absolute fysieke barrière voor dispersie vormen voor de 3 verschillende bewegingsgroepen, omdat dispersie zowel in de opstelling D1 ($\varnothing=2$ cm), D2($\varnothing=4$ cm), als D3 ($\varnothing=6$ cm) heeft plaatsgevonden. Echter, de diameter van de buis speelt wel een rol en bepaalt de dispersiesnelheid. Ten opzichte van een geheel open verbinding neemt de snelheid van de dispersie sterk af bij verspreiding door een buis. Voor de zwemmer *Gammarus* en de bodemloper *Asellus* geldt dat vooral de kleinste diameter ($\varnothing=2$ cm), zorgt voor een langzamere verspreiding. Er is in mindere mate een indirecte barrière waarneembaar bij een diameter van 6 centimeter, waar zowel *Asellus* als *Gammarus* zich in 2,5 uur door verspreiden. Echter bij een diameter van 2 centimeter duurt het gemiddeld 35 uur voordat het eerste individu de verbinding is gepasseerd (Figuur 4).

Radix heeft duidelijk meer moeite om de verbindingsbuis te passeren. Niet alleen bij de kleinste diameter, waar de verspreiding gemiddeld 31 uur duurt, maar ook bij de 4 centimeter brede buis is gemiddeld 60 uur nodig voordat de eerste *Radix* is

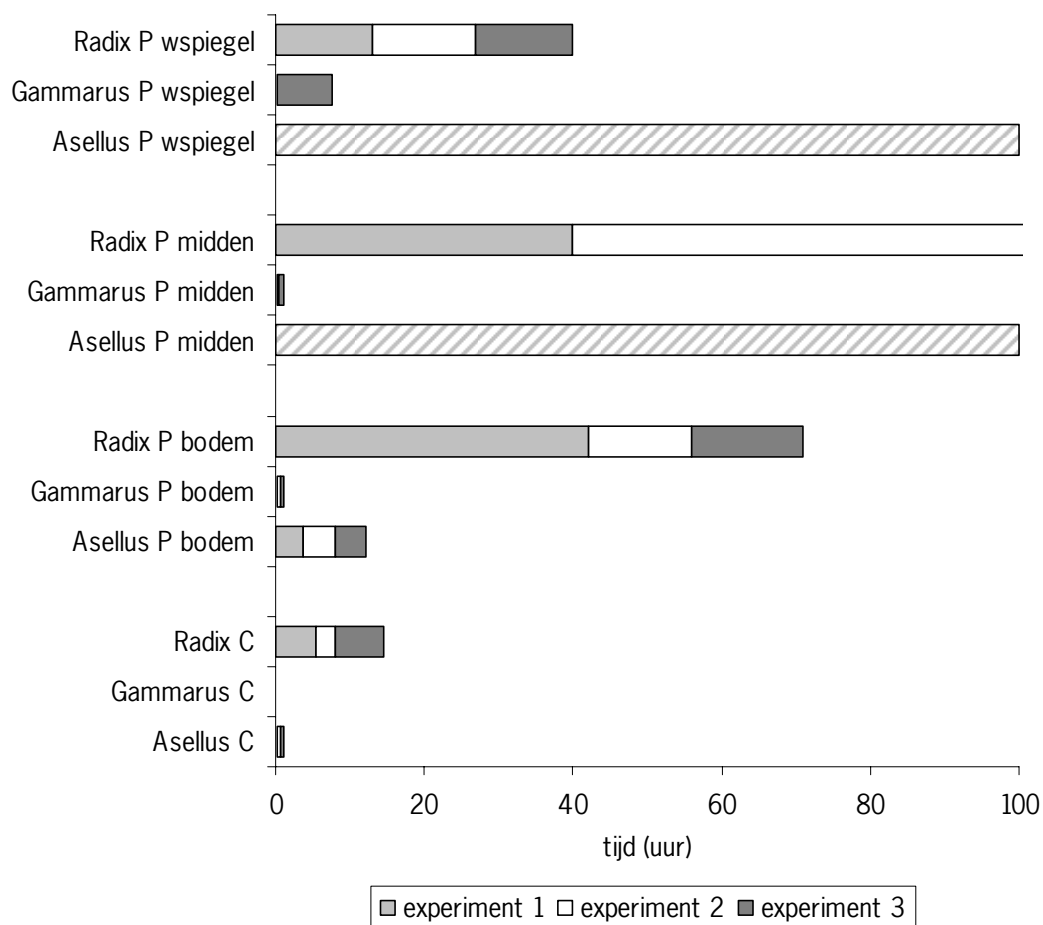
gepasseerd. Bij de grootste diameter heeft *Radix* gemiddeld 42 uur nodig voor de verspreiding.



Figuur 4. Dispersie snelheid (x-as) per soort in controle- (C) en diameter (Ø) experimenten (y-as). Experimenten zijn uitgevoerd met diameters van 2, 4, en 6 cm.

4.3 Positie

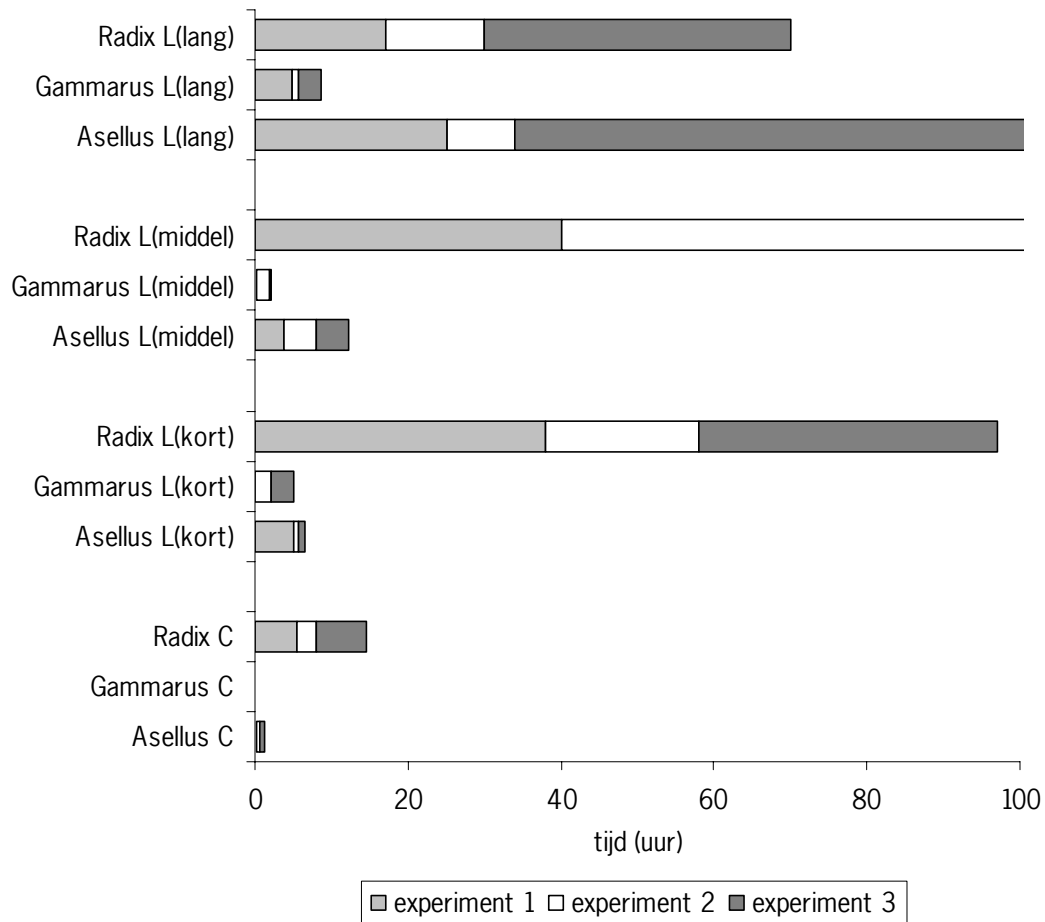
De positie van de buis in de opstelling vormt geen absolute fysieke barrière voor dispersie van de zwemmer *Gammarus* en de klimmer *Radix*, aangezien dispersie bij alle posities heeft plaatsgevonden (Figuur 5). Echter voor de bodemloper *Asellus* is de positie van de buis uiterst belangrijk. De soort heeft zich alleen verspreid indien de buis op de bodem van het aquarium is geplaatst. Wanneer de buis zich in het midden van de waterkolom of vlak onder de waterspiegel bevindt, treed geen dispersie op. Daarmee is de positie van de buis een absolute fysieke barrière voor deze bewegingsgroep.



Figuur 5. Dispersie snelheid (x-as) per soort in controle- (C) en positie (P) experimenten (y-as). P midden is een buis halverwege de waterspiegel, P wspiegel is een buis vlak onder de waterspiegel en P bodem is een buis op de bodem van het aquarium.

Indirecte barrières zijn aan te wijzen voor de zwemmer *Gammarus*, daar waar bij een buis in het midden of op de bodem de verspreiding steeds binnen een uur plaats vindt, duurt het bij de buis vlak onder de waterspiegel soms enkele uren. Voor de klimmer *Radix* geldt dat de verspreiding het snelst gaat via de waterspiegel, daarna de buis op de bodem het snelst wordt ontdekt en de buis midden in de waterkolom het moeilijkst te bereiken blijkt.

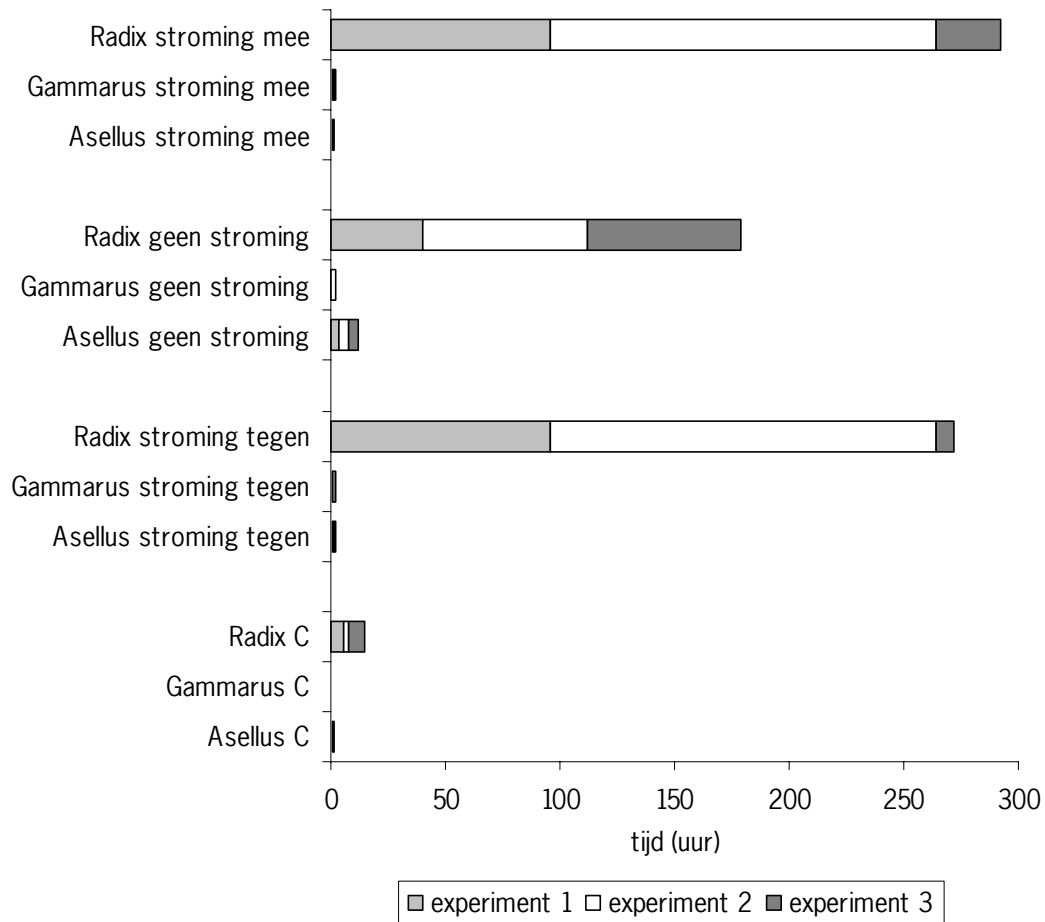
4.4 Afstand



Figuur 6. Dispersie snelheid (x-as) per soort in controle- (C) en afstand (L) experimenten (y-as). L(kort) is een buis van 35 cm, L(middel) is een buis van 70 cm L(lang) is een buis van 140 cm.

De afstand waarover dispersie plaatsvindt, hier nagebootst door een buis met variërende lengte, vormt geen absolute fysieke barrière voor de getoetste bewegingsgroepen. Bij alle buislengtes vindt in alle herhalingsexperimenten voor alle 3 de groepen uiteindelijk verspreiding plaats (Figuur 6). Voor zowel de bodemlopers als de zwemmers geldt dat de lengte wel een indirecte barrière vormt. Vindt bij korte en middelgrote afstanden de verspreiding van de bodemloper *Asellus* nog plaats binnen 5 uur, bij een lange afstand duurt het 10 tot 177 uur. De verspreiding bij langere afstanden kost dus meer tijd.

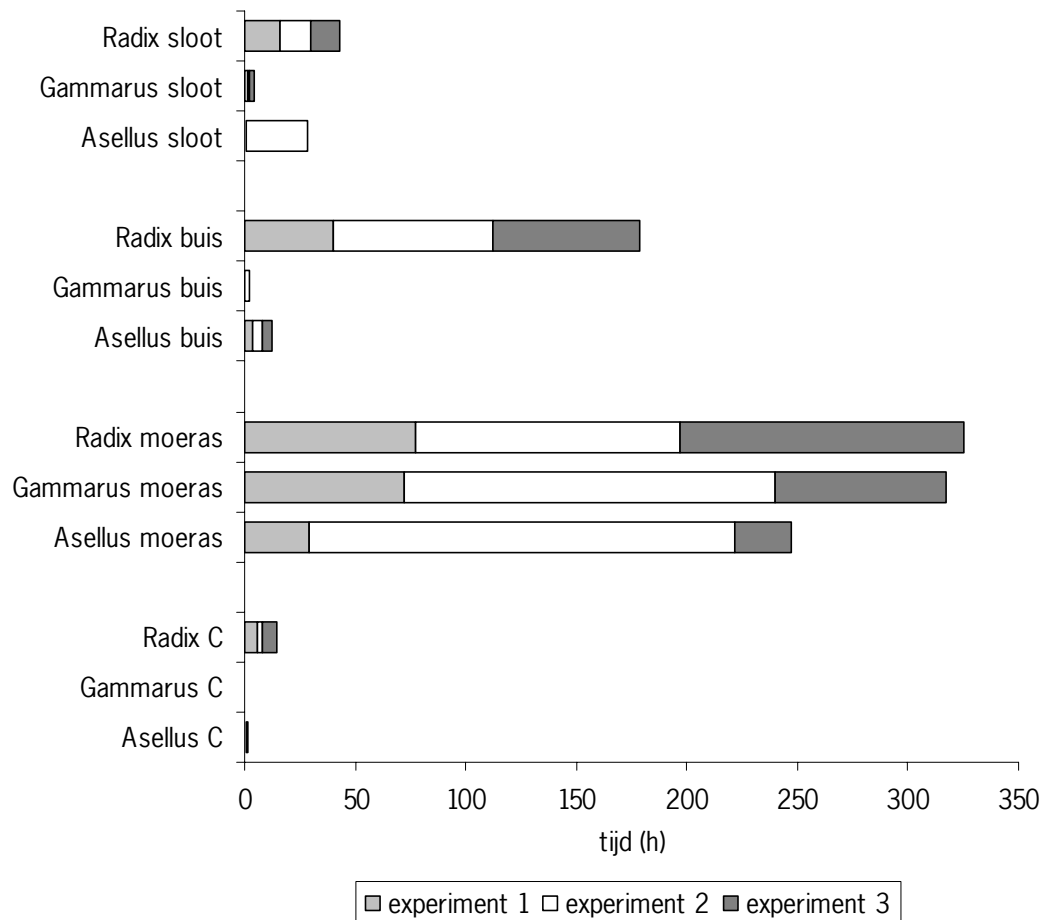
4.5 Stroming



Figuur 7. Dispersie snelheid (x-as) per soort in controle- (C) en stroming (stroming) experimenten (y-as). De dispersie snelheid is getest zonder stroming (geen stroming), met stroming mee van 0.03 m/s en met stroming tegen van 0.03 m/s.

Er is geen enkele invloed van stroming op de dispersiesnelheid van de verschillende bewegingsgroepen. De klimmer *Radix* doet langer over het verspreiden, zowel met als zonder stroming (Figuur 7). Stroming is in de huidige experimentele opstelling dan ook geen absolute fysieke of indirecte barrière voor de onderzochte bewegingsgroepen.

4.6 Sloop en Moeras



Figuur 8. Dispersie snelheid (x-as) per soort in controle- (C) en sloot en moeras experimenten (y-as). De dispersie snelheid is getest in een verbinding met lucht en natuurlijke lichtcondities (sloop) en graszoden met een hygropetriscche waterlaag (moeras).

Een verbinding die half gevuld is met lucht en natuurlijke lichtcondities (sloop) is geen absolute fysieke barrière voor de onderzochte groepen. De klimmer *Radix* verplaatst zich sneller door een dergelijke opstelling dan door een buis (Figuur 8). Bij de bodemlopers en zwemmers is de verspreiding door sloot en buis vergelijkbaar snel. Een verbinding met graszoden en een hygropetriscche waterlaag (moeras) werpt eveneens geen absolute fysieke barrière op voor de onderzochte bewegingsgroepen. Een verbinding van deze aard werkt echter wel als een indirecte barrière. De verspreiding door een moeras duurt vele malen langer dan door een buis gevuld met water.

5 Discussie

5.1 Diameter

Uit de experimenten blijkt dat de getoetste diameters geen absolute fysieke barrière vormen voor dispersie van de onderzochte bewegingsgroepen klimmer, zwemmer en bodemloper. Echter, de diameter van de buis treedt wel op als indirecte barrière en bepaalt de dispersiesnelheid, waarbij de dispersie door een kleinere buisdiameter meer tijd kost. De invloed van diameter wordt bevestigd door het tweede controle experiment met 100% doorgang, waarin dispersie in alle experimenten verreweg het snelst heeft plaats gevonden. Het vergroten van de diameter van een duiker in een veldsituatie zou dan ook moeten leiden tot een grotere kans op dispersie van verschillende soorten.

5.2 Positie

De positie van de buis blijkt een absolute fysieke barrière te vormen voor de dispersie van de ‘bodemloper’ *Asellus*. *Asellus* verspreidt zich namelijk alleen indien de buis op gelijke hoogte met de bodem is geplaatst. Dit geeft aan dat een duiker waarvan de opening zich vrij in de waterkolom bevindt, een barrière kan vormen voor dispersie voor organismen die zich uitsluitend op de bodem voortbewegen. Voor soorten uit de bewegingsgroepen ‘zwemmer’ en ‘klimmer’ vormt de positie van de buis geen absolute fysieke barrière. Indirecte barrières zijn aan te wijzen voor de zwemmer *Gammarus*, waarbij de verspreiding langzamer plaatsvindt als de buis zich vlak onder de waterspiegel bevindt. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat de snel zwemmende *Gammarus* een gewilde prooi is voor bijvoorbeeld vogels of andere predatoren die vanaf boven jagen. Het is daarom niet waarschijnlijk dat *Gammarus* zich onnodig aan het wateroppervlak begeeft. Voor de klimmer *Radix* geldt dat de verspreiding het snelst gaat via de waterspiegel en de buis midden in de waterkolom het moeilijkst te bereiken blijkt. *Radix* behoort tot de orde van de longslakken (Pulmonata). Longslakken nemen in hun huisje een luchtbel mee om te ademen. Ze gaan regelmatig naar het wateroppervlak om een nieuwe luchtbel te verzamelen. Daarbij kunnen ze niet alleen klimmen door gebruik te maken van substraat, maar ook omhoog bewegen met behulp van de luchtbel. Het wateroppervlak bereiken en vervolgens een ander aquarium bereiken blijkt een efficiënte dispersie methode te zijn voor deze bewegingsgroep. Uit bovenstaande kan worden gelezen dat de verschillende groepen verschillende voorkeuren hebben wat betreft de positie van een verbindingsbuis. Een verbindingsbuis op de bodem zal in veel praktijksituaties van stilstaande wateren complicaties met zich meebrengen, zoals zuurstofloosheid of het dichtslibben van de buis met plantenresten. Het is daarom wellicht raadzaam een verbinding te kiezen die zich in het midden van de kolom bevindt, maar door een verbinding (bijvoorbeeld een schuin talud) met de bodem wordt verbonden. Waar mogelijk verdienen open verbindingen de voorkeur.

5.3 Afstand

De afstand waarover dispersie plaatsvindt, vormt geen absolute fysieke barrière voor de getoetste bewegingsgroepen. Voor zowel de bodemlopers als de zwemmers geldt dat de lengte wel een indirecte barrière vormt, omdat de dispersie over langere afstanden meer tijd kost.

5.4 Stroming

De gebruikte stroming van 0.03 m/s is geen barrière voor dispersie van de onderzochte groepen. Uit veldmetingen blijkt dat de stroming in duikers die stilstaande wateren met elkaar verbinden snelheden tot 0.6 m/s bereikt. Wellicht is de snelheid van 0.03 m/s ook voor organismen van stilstaande wateren van een dergelijke kleine orde van grote dat ze hiervan geen voordeel of hinder ondervinden. Het is aan te raden om dit experiment in de toekomst te herhalen met een stroomsnelheid die in de buurt ligt van snelheden die in het veld zijn gemeten.

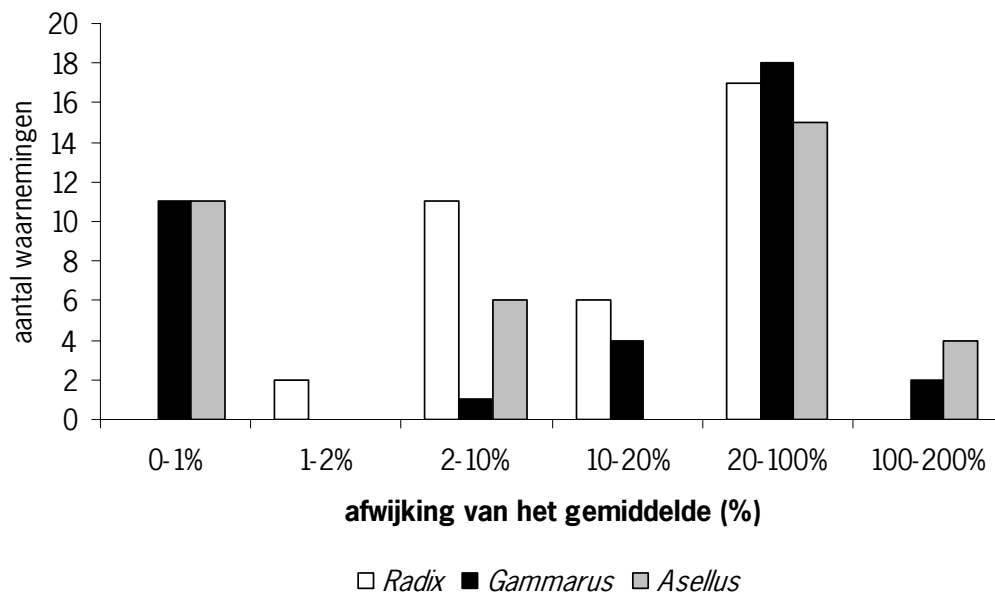
5.5 Sloot en Moeras

Een verbinding die half gevuld is met lucht en natuurlijke lichtcondities (sloot) of een verbinding met graszoden en een hygropetrische waterlaag (moeras) werpen geen absolute fysieke barrière op voor de onderzochte bewegingsgroepen. De moerasopstelling werkt wel als een indirecte barrière. Het is de vraag of de organismen moeite hebben met de verspreiding door een dergelijke opstelling of dat de graszoden een toereikende hoeveelheid voedsel bieden, waardoor de organismen geen noodzaak voelen om zich verder te verspreiden.

5.6 Dag- Nacht ritme

Het effect van licht en dag- nacht ritme is in het huidige onderzoek niet nader onderzocht. Van de uitgevoerde experimenten is echter wel bekend of de dispersie 's nachts of overdag heeft plaatsgevonden. Van alle experimenten samen heeft slechts 14% van de dispersie 's nachts plaatsgevonden. Er zijn duidelijke verschillen tussen de soorten: *Gammarus* verspreid zich altijd overdag, *Asellus* verspreid zich in 11% van de gevallen 's nachts, terwijl *Radix* zich in 33% van de keren 's nachts verspreid. Hoewel de verspreiding dus bij voorkeur overdag plaats vindt, lijkt vooral *Radix* ook 's nachts actief te zijn. Dit verschil kan verklaard worden door de starttijd van de experimenten, die in de ochtend is gelegen. Bij *Gammarus* en *Asellus* vindt de dispersie vaak binnen enkele uren plaats, een tijdstip dat nog steeds gedurende de dag is. *Radix* doet er gemiddeld vaak langer over en verspreid zich daardoor vaker 's nachts.

5.7 Variatie



Figuur 9. Variatie in de tijdsduur (in uren) van de experimenten van de 3 verschillende soorten, berekend als de afwijking van het gemiddelde.

Er is grote variatie in de tijd tot er dispersie heeft plaats gevonden tussen de herhalingsexperimenten van dezelfde opstelling. Dit wijst er wellicht op dat er geen doelgerichte dispersie naar een naastgelegen aquarium heeft plaats gevonden, maar dat dispersie in bepaalde mate een kwestie van kans is. Omdat dit in een veldsituatie eveneens het geval is, zal dispersie door een duiker wellicht een kwestie van kans zijn. Ter illustratie is de gemeten variatie, gedefinieerd als de afwijking van het gemiddelde (in % van het gemiddelde), uitgezet voor de 3 onderzochte groepen. Voor *Gammarus* en *Asellus* geldt dat de meeste variatie binnen een uur van het gemiddelde is. Voor *Radix* is er in meerdere experimenten een variatie van 10 tot 50 uur van het gemiddelde waargenomen. Als deze afwijking relatief ten opzichte van het gemiddelde wordt genomen (Figuur 9), blijkt dat voor alle drie de groepen de meeste experimenten 20 tot 100% van het gemiddelde variëren. Als deze variatie gezien zou worden als een maat voor de doelgerichtheid van de verspreiding, zou hiermee geconcludeerd kunnen worden dat de verspreiding wellicht niet doelgericht is.

Omdat de dispersiesnelheid soms grote variatie vertoonde zijn er verschillende antwoorden gezocht die deze variatie zouden kunnen verklaren. De verklaringen zijn niet voor de hand liggend, maar kunnen niet worden uitgesloten en zijn daarom hier opgesomd:

- De organismen functioneerden niet optimaal onder de experimentele omstandigheden (bijvoorbeeld verkeerde voedsel, gebrek aan beschutting, ander water);
- De organismen hebben een beweegreden om zich te verspreiden die met de huidige experimentele opstelling niet aanwezig is (bijvoorbeeld ontsnappen aan een predator, voedsel of geurspoor van mede soortgenoten);
- De organismen zijn in de momenten dat er niet geobserveerd werd heen en weer bewogen door de verbindingsbuis.

5.8 Experimentele opstelling

In het huidige onderzoek is gekozen om een veldsituatie van 2 wateren verbonden door een duiker na te bootsen met behulp van kleine aquaria. Daarnaast is gekozen om drie verschillende bewegingsgroepen te onderzoeken, waarbij representatieve soorten zijn gekozen op basis van praktische overwegingen (algemeen voorkomend, groot formaat). Om de kans op terugkeer van doelsoorten na herstel te voorspellen, is het aan te bevelen om de reeds uitgevoerde experimenten te herhalen met doelsoorten. Aanpassingen aan de opstelling waardoor deze meer lijkt op een veldsituatie of het verplaatsen van het experiment van het laboratorium naar de veldsituatie zijn daarbij eveneens aan te bevelen. Dit omdat de verwachting is dat de kwetsbare doelsoorten niet in grote aantallen aanwezig zijn en ook niet geschikt zijn voor het houden in een aquarium, waardoor aanpassingen aan de experimentele opzet noodzakelijk zijn.

Tot verder onderzoek meer duidelijkheid geeft over de verspreiding van doelsoorten, kunnen de resultaten van dit onderzoek worden geëxtrapoleerd voor doelsoorten. De dispersiemethoden (bewegingsgroepen) van de aquatische Rode Lijst soorten en Typische soorten zijn daarom als bijlage toegevoegd (Bijlage 3). De conclusie en aanbevelingen die uit dit onderzoek volgen, zouden van toepassing kunnen zijn op de klimmers, bodemlopers en zwemmers uit deze Bijlage.

5.9 Conclusies

- Zowel kleine diameters als lange afstanden die verbindingen kenmerken, werken als indirecte barrières voor dispersie.
- Verticale gladde wanden zijn een absolute fysieke barrière voor bodemlopers als *Asellus*. Voor bodemlopers is het essentieel als een verbinding contact maakt met de bodem.
- Stroming en lichtcondities lijken geen invloed te hebben op de verspreiding van de onderzochte groepen. Beide parameters moeten echter nader worden onderzocht.
- Verspreiding door graszoden en een hygropetrische waterlaag (moeras) werpen geen absolute fysieke barrière op voor de onderzochte bewegingsgroepen.
- De grote variatie in de tijd totdat dispersie plaatsvindt, laat zien dat de verspreiding wellicht niet doelgericht is.

5.10 Aanbevelingen

- Een grotere kans op dispersie van verschillende soorten, kan worden bewerkstelligd door:
 - Het vergroten van de diameter van een duiker in een veldsituatie;
 - Het verkorten van de lengte van een duiker in de veldsituatie;

- Het kiezen van een verbinding die zich in het midden van de kolom bevindt, maar door een verbinding (bijvoorbeeld een schuin talud) met de bodem wordt verbonden. Waar mogelijk verdienen open verbindingen de voorkeur.
- Om de kans op terugkeer van doelsoorten na herstel te voorspellen, is het aan te bevelen om de reeds uitgevoerde experimenten te herhalen met doelsoorten met een aangepaste experimentele opstelling die meer lijkt op een veldsituatie of zelfs in de veldsituatie gesitueerd is.

Literatuur

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

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

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

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

Clay, C.H., 1961. Fishways and other Fish Facilities. The department of Fisheries of Canada, Ottawa, Canada.

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

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

Gauley, J.A., Weaver, C.R. & Thompson, C.S., 1966. Research on fishery problems, May 1960-April 1965. U.S. Fish and Wildlife Service, Report to Army Corps of Engineers, North Pacific Division.

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

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

McGrath, C.J., 1985. The role of the fisheries engineer in the design and execution of arterial drainage schemes. In: Alabaster J.S. Habitat Modifications and Freshwater Fishes. Proc. Symp. Europ. Inland Fish. Butterworths, London. 98-103.

Nijboer, R.C., 2004. Een expertsysteem voor de keuze van hydrologische maatregelen. I. Literatuurstudie naar hydrologische maatregelen en de effecten op sloot- en beekecosystemen. Alterra-rapport 1066, Alterra WUR, Wageningen.

Nijboer, R.C. & Verdonschot, P.F.M., 2006. Dispersie van aquatische organismen; Verspreidingsmogelijkheden en onderzoeksmethoden. Alterra-rapport 1365. Alterra WUR, Wageningen.

Pechlaner, R., 1986. Traps for drift and barriers for the upward migration of invertebrates in the rhithral zone of running waters. (G.e.) Wass. Abwass. 30: 421-63

Rogers, A. & Cane, A., 1979. Upstream passage of adult salmon through an unlit tunnel. Fish. Mgmt 10-2: 87-92

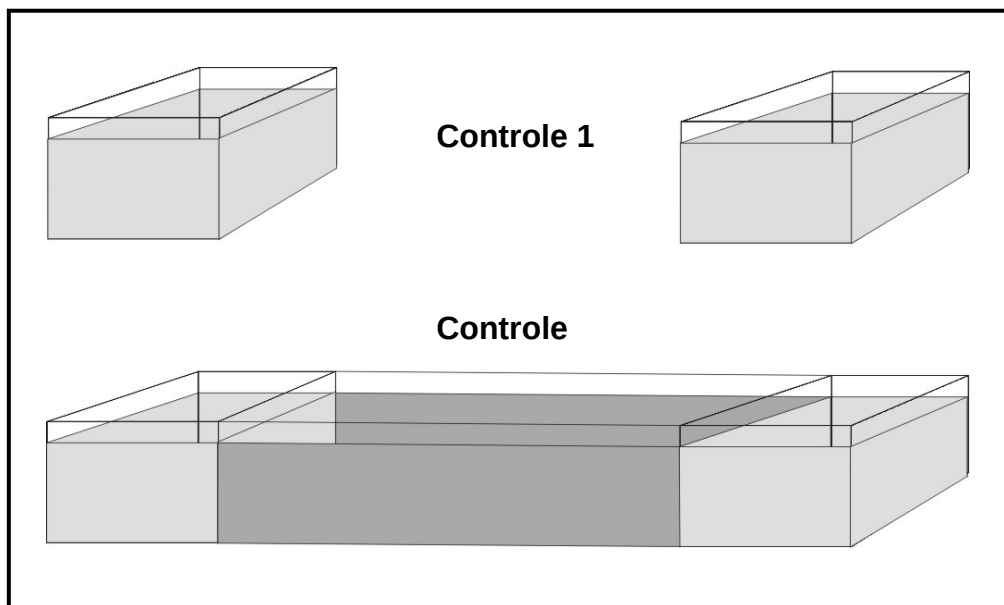
Verdonschot, P.F.M. (red.), 1995. Beken stromen, leidraad voor ecologisch beekherstel. Handleiding opgesteld door de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer in opdracht van STOWA. STOWA rapport 95-03, WEW-06.

Wesseling, F.P., Cadec, G.C. & Renema, W., 1999. Flying high: On the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. Geologie en Mijnbouw 78 (2):165-174

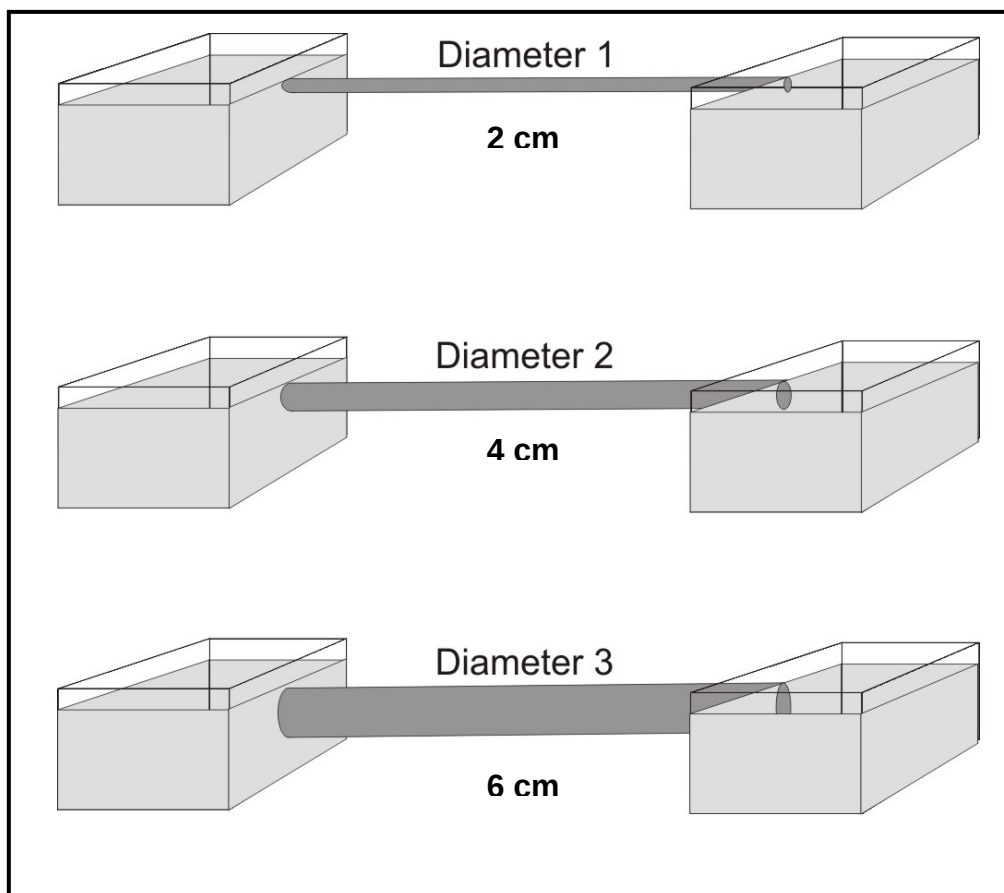
Williams, N.E. & Hynes, H.B.N. 1977. Movements of benthos during recolonization of temporary streams. Oikos 29: 306-312.

Bijlage 1 Experimentele opzet

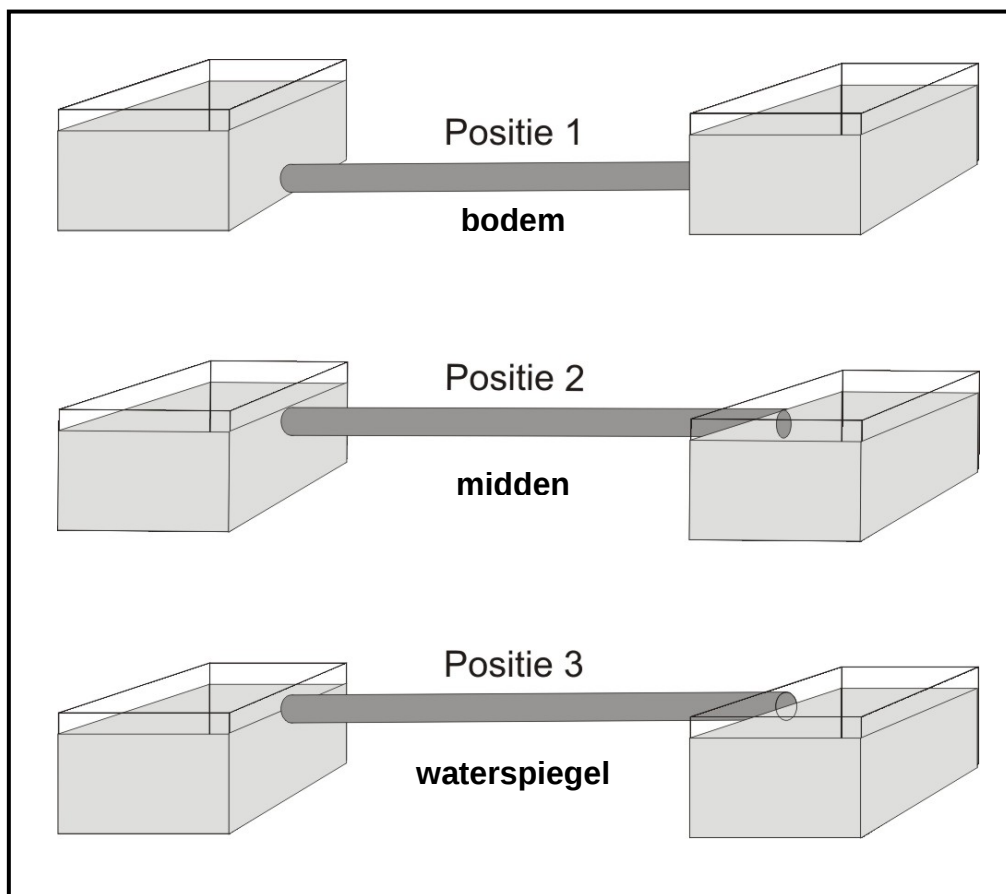
Opzet controle experimenten (C, C1):



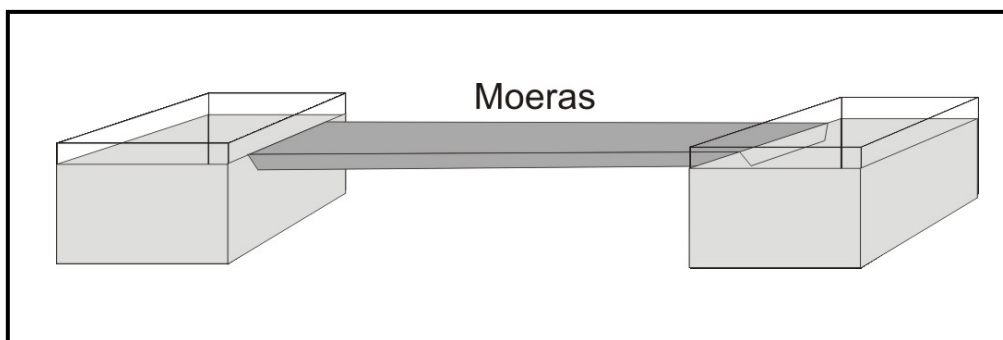
Opzet diameter experimenten (Ø 2 cm, Ø 4 cm, Ø 6 cm):



Opzet positie experimenten (P1, P2, P3)



Opzet moeras experiment (M1)



Bijlage 2 Overzicht van alle uitgevoerde pilot-studies en experimenten

opstelling	code	
pilot-studie		
Dispersie	1	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 100 cm lang, in het midden van het aquarium, kraanwater, waterplant.
Geen habitat	2	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak boven de bodem, kraanwater, geen habitat.
Habitat 1	3	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak boven de bodem, grind, waterplant
Habitat 2	4	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak boven de bodem, fijn zand, 50% slootwater, tegel, bladeren, detritus.
experiment:		50% slootwater, tegel, detritus
Controle 1	C1	2 losse aquaria zonder buis (0% doorgang)
Controle 2	C	1 lang aquarium (100% doorgang, 70 cm lang)
Diameter 2	Ø4 cm	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak onder de waterspiegel
Positie 2	P midden	
Afstand 2	L(middel)	
Diameter 1	Ø2 cm	2 aquaria verbonden met een 2 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak onder de waterspiegel
Diameter 3	Ø6 cm	2 aquaria verbonden met een 6 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak onder de waterspiegel
Positie 1	P bodem	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak boven de bodem
Positie 3	P wspiegel	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, halverwege de waterspiegel.
Afstand 1	L(kort)	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 35 cm lang, vlak onder de waterspiegel
Afstand 3	L(lang)	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 140 cm lang, vlak onder de waterspiegel
Stroming 1	Stroming mee	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak onder de waterspiegel, met stroming van aquarium A naar B.
Stroming 2	Stroming tegen	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, vlak onder de waterspiegel, met stroming van aquarium B naar A.
Sloot	Sloot	2 aquaria verbonden met een 4 cm Ø buis, 70 cm lang, halverwege de waterspiegel zonder verduistering om de buis
Moeras	Moeras	1 lang aquarium, met moerasgoot (doorgang: 15 cm breed, 67 cm lang) tussen 2 afgesloten delen.

Bijlage 3 Dispersiemethoden

Tabel 2 Dispersiemethoden van aquatische Rode lijst- en Typische soorten.

wetenschappelijke naam	soortgroep	stadium	dispersie methode 1	dispersie methode 2
<i>Bufo calamita</i>	amfibieën	larve (adult semi)	zwemmer	bodemloper
<i>Rana arvalis</i> ssp. <i>arvalis</i>	amfibieën	larve (adult semi)	zwemmer	springer
<i>Rana lessonae</i>	amfibieën	larve (adult semi)	zwemmer	springer
<i>Salamandra salamandra</i> ssp. <i>terrestris</i>	amfibieën	larve (adult semi)	zwemmer	bodemloper
<i>Triturus helveticus</i> ssp. <i>helveticus</i>	amfibieën	larve (adult semi)	zwemmer	bodemloper
<i>Ameletus balcanicus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ametropus fragilis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis buceratus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis digitatus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis lutheri</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis muticus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis niger</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis rhodani</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis tracheatus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Baetis vernus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Brachycercus harrisella</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Caenis lactea</i>	haften	larve	vlieger	bodemloper
<i>Caenis rivulorum</i>	haften	larve	vlieger	bodemloper
<i>Centroptilum pennulatum</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Choroterpes picteti</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus affinis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus dispar</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus insignis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus lateralis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus torrentis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ecdyonurus venosus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ephemera glaucops</i>	haften	larve	vlieger	bodemloper
<i>Ephemera vulgata</i>	haften	larve	vlieger	bodemloper
<i>Ephemerella ignita</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Habroleptoides modesta</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Habrophlebia lauta</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Heptagenia coerulans</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Heptagenia flava</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Heptagenia fuscogrisea</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Heptagenia longicauda</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Heptagenia sulphurea</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Isonychia ignota</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leptophlebia marginata</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leptophlebia vespertina</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Oligoneuriella rhenana</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Palingenia longicauda</i>	haften	larve	vlieger	bodemloper
<i>Paraleptophlebia cincta</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Potamanthus luteus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Siphonurus aestivalis</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Siphonurus alternatus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Siphonurus armatus</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Siphonurus lacustris</i>	haften	larve	vlieger	zwemmer
<i>Adicella filicornis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	?
<i>Agapetus ochripes</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper

wetenschappelijke naam	soortgroep	stadium	dispersie methode 1	dispersie methode 2
<i>Agrypnia obsoleta</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Allogamus auricollis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Anabolia brevipennis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Annitella obscurata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Apatania fimbriata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Athripsodes albifrons</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Ceraclea alboguttata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Ceraclea dissimilis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Ceraclea nigronervosa</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Drusus annulatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Drusus trifidus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Ernodes articularis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Glossosoma conformis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Goera pilosa</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Grammotaulius nitidus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Grammotaulius submaculatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hagenella clathrata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Halesus tessellatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Holocentropus insignis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydatophylax infumatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydropsyche dinarica</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Hydropsyche fulvipes</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Hydropsyche instabilis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Hydropsyche modesta</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Hydroptila cornuta</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydroptila dampfi</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydroptila pulchricornis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydroptila sparsa</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Hydroptila tineoides</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Ithytrichia lamellaris</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Lasiocephala basalis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Lepidostoma hirtum</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Leptocerus interruptus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Leptocerus tineiformis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus auricula</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus binotatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus bipunctatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus centralis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus elegans</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus fuscicornis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus griseus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus ignavus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus incisus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus luridus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus marmoratus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus nigriceps</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus stigma</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Limnephilus vittatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Lithax obscurus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Lype phaeopa</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	?
<i>Melampophylax mucoreus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Micrasemodes minimus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Molanna albicans</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	graver

wetenschappelijke naam	soortgroep	stadium	dispersie methode 1	dispersie methode 2
<i>Neureclepsis bimaculata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Notidobia ciliaris</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	graver
<i>Odontocerum albicorne</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Oecetis notata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Oligoplectrum maculatum</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Oligostomis reticulata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Oxyethira falcata</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Parachiona picicornis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Plectrocnemia brevis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Potamophylax luctuosus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Psychomyia pusilla</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Ptilocolepus granulatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Rhadicleptus alpestris</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Sericostoma flavicorne</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	graver
<i>Setodes argentipunctellus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Setodes punctatus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Setodes viridis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Silo piceus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	bodemloper
<i>Stenophylax permistus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Tinodes pallidulus</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Tinodes unicolor</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	klamper
<i>Triaenodes reuteri</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Triaenodes simulans</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Trichostegia minor</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	zwemmer
<i>Wormaldia occipitalis</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	?
<i>Wormaldia subnigra</i>	kokerjuffers	larve	vlieger	?
<i>Aeshna isocles</i> ssp. <i>isocles</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Aeshna subarctica</i> ssp. <i>elisabethae</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Aeshna viridis</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Brachytron pratense</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Calopteryx splendens</i> ssp. <i>splendens</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Calopteryx virgo</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Coenagrion armatum</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Coenagrion bastulatum</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Coenagrion mercuriale</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Cordulegaster boltonii</i> ssp. <i>boltonii</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Gomphus flavipes</i> ssp. <i>flavipes</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Lestes virens</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leucorrhinia albifrons</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leucorrhinia caudalis</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leucorrhinia dubia</i> ssp. <i>dubia</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Libellula fulva</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nehalennia speciosa</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Ophiogomphus cecilia</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Orthetrum brunneum</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Orthetrum coerulescens</i>	libellen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Somatochlora arctica</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	libellen	larve	vlieger	?
<i>Sympecma fusca</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Sympecma paedisca</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Sympetrum depressiusculum</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Sympetrum pedemontanum</i>	libellen	larve	vlieger	zwemmer
<i>Bdellocephala punctata</i>	platwormen	geheel	klimmer	

wetenschappelijke naam	soortgroep	stadium	dispersie methode 1	dispersie methode 2
<i>Crenobia alpina</i>	platwormen	geheel	klimmer	
<i>Dugesia gonocephala</i>	platwormen	geheel	klimmer	
<i>Planaria torva</i>	platwormen	geheel	klimmer	
<i>Polycelis felina</i>	platwormen	geheel	klimmer	
<i>Anisus vorticulus</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Gyraulus laevis</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Gyraulus riparius</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Heleobia stagnorum</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Hydrobia ventrosa</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Myxas glutinosa</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Omphiscola glabra</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Pisidium amnicum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium bibernicum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium personatum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium pseudosphaerium</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium pulchellum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium supinum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pisidium tenuilineatum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Pseudanodonta complanata</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Sphaerium rivicola</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Sphaerium solidum</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Unio crassus</i>	slakken	geheel	graver	
<i>Valvata macrostoma</i>	slakken	geheel	klimmer	
<i>Amphinemura standfussi</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Amphinemura sulciollis</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Euleuctra geniculata</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Isogetus nubecula</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Isoptera grammatica</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Isoptera serricornis</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Leuctra fusca</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Leuctra nigra</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Marthamea seysii</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nemoura avicularis</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nemoura cambrica</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nemoura dubitans</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nemoura marginata</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Nemurella pictetii</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Perlodes microcephalus</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Protonemura meyeri</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Protonemura nitida</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Taeniopteryx nebulosa</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Xanthoperla apicalis</i>	steenvliegen	larve	vlieger	bodemloper
<i>Acipenser sturio</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Alosa fallax</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Barbatula barbatulus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Barbus barbus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Carassius carassius</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Chondrostoma nasus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Esox lucius</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Gobio gobio</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Lampetra planeri</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Leucaspis delineatus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Leuciscus cephalus</i>	vissen	geheel	zwemmer	

wetenschappelijke naam	soortgroep	stadium	dispersie methode 1	dispersie methode 2
<i>Leuciscus idus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Leuciscus leuciscus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Lota lota</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Misgurnus fossilis</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Phoxinus phoxinus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Rhodeus amarus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Salmo trutta fario</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Thymallus thymallus</i>	vissen	geheel	zwemmer	
<i>Tinca tinca</i>	vissen	geheel	zwemmer	

