

Ongewervelde fauna van ontkleide uiterwaarden

Ongewervelde fauna van ontkleide uiterwaarden

Eindrapport

J.H. Faber

G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis

J. Burgers

B. Aukema

R.J.M. van Kats

G.F.P. Martakis

D.R. Lammertsma

A.P. Noordam

Alterra-rapport 372

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

REFERAAT

Faber, J.H., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, J. Burgers, B. Aukema, R.J.M. van Kats, G.F.P. Martakis, D.R. Lammertsma en A.P. Noordam, 2002. *Ongewervelde fauna van ontkleide uiterwaarden; Eindrapport*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 372. 122 blz. 21 fig.; 22 tab.; 65 ref.

Na herinrichting van enkele uiterwaarden langs de Waal werden natuurwaarden en ecologische ontwikkeling in beeld gebracht door monitoring van ongewervelde dieren. Het onderzoek was vooral gericht op het vaststellen van ontwikkelingen in de soortenrijkdom na ontkleien. De nieuwe biotopen werden snel ingenomen door een steeds groeiend aantal soorten, waarbij verschillende gemeenschappen konden worden gekarakteriseerd. De fauna van vochtige, open oevers en droge, zandige plaatsen kende veel pionierssoorten, waaronder diverse met hoge natuurwaarde. Vooral onder spinnen, kevers en wespen werden zeldzame en bedreigde soorten aangetroffen. Zonder gericht beheer nemen de pioniermilieus in betekenis af na de vier eerste jaren. Al dan niet reliëfvolgend ontkleien heeft in deze beginperiode niet tot differentiatie geleid.

Trefwoorden: Afferdensche en Deestsche Waarden, evertetraten, fauna, inundatie, monitoring, natuurontwikkeling, Stiftsche Uiterwaarden

ISSN 1566-7197

Bij het omslag:

Boven: Grindwolfspin (*Arctosa cinerea*), foto: Heiko Bellmann

Linksonder: Ewijkse plaat, foto: J.H.J. Schaminée

Middenonder: Onderzoekslocatie Afferdensche en Deestsche Waarden, foto: Ruud van Kats

Rechtsonder: Afferdensche en Deestsche Waarden, false colour luchtfoto: Deltaphot, Middelburg (1997), digitale montage: RWS-Meetskundige Dienst, Delft

Dit rapport kunt u bestellen door € 26 over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 372. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

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

Niets uit deze uitgave mag worden 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	13
2 Materiaal en methoden	15
2.1 Locaties	15
2.2 Onderzoeksopzet	15
2.2.1 Korte beschrijving methodiek monitoring	16
2.2.2 Onderzoeksvariabelen	17
2.2.3 Canonische correspondentieanalyse	18
2.2.4 Vooranalyse van de databases	18
2.2.5 Database manipulatie	19
3 Resultaten en conclusies	23
3.1 Uiterwaardverlaging	25
3.2 Inundatie	28
3.2.1 Omgevingsvariabelen	30
3.2.2 Kensoorten en indicatorsoorten	31
3.2.3 <i>Diptera</i>	33
3.2.4 <i>Coleoptera</i>	35
3.2.5 <i>Hymenoptera, Aculeata</i>	37
3.2.6 <i>Araneida</i>	39
3.2.7 <i>Heteroptera</i>	41
3.3 Bodemtextuur en vegetatiestructuur	43
3.3.1 Omgevingsvariabelen	45
3.3.2 Kensoorten en indicatorsoorten	46
3.3.3 <i>Diptera</i>	47
3.3.4 <i>Coleoptera</i>	49
3.3.5 <i>Hymenoptera, Aculeata</i>	52
3.3.6 <i>Araneida</i>	54
3.3.7 <i>Heteroptera</i>	56
3.4 Algemene ontwikkelingen en natuurwaarden	58
3.4.1 <i>Diptera</i>	58
3.4.2 <i>Coleoptera</i>	61
3.4.3 <i>Hymenoptera, Aculeata</i>	63
3.4.4 <i>Araneida</i>	64
3.4.5 <i>Heteroptera</i>	70
3.5 Betekenis ongewervelden in voedselweb	71
3.5.1 Hoogteligging	71
3.5.2 Regenwormen	73
3.5.3 Geleedpotigen	74
3.5.4 Interpretatie en conclusies	78

4	Discussie	79
4.1	Methodologie	79
4.2	Vergelijking van uiterwaarden	81
4.3	Vergelijking van jaren	82
4.3.1	Inundatie	82
4.3.2	Kolonisatie en successie	84
4.4	Fauna gemeenschappen	86
4.5	Inrichten op omgevingsvariabelen	90
	Literatuur	95

Bijlagen

1	Soortenlijst naar vangsten in referentiegrasland (Ref.) en ontkleid terrein (Ontkl).	101
2	Kensoorten langs ordinatie-assen 2 en 3: inundatie en bodemgesteldheid	113
3	Indicatorsoorten langs ordinatie-assen 2 en 3: inundatie en bodemgesteldheid	115
4	Kensoorten langs ordinatie-assen 2 en 4: korrelgrootte <1000µ en bedekkingsgraad van de vegetatie	117
5	Indicatorsoorten langs ordinatie-assen 2 en 4: bodemtextuur en vegetatiestructuur	119
6	Dichtheid in termen van aanwezige biomassa van geleedpotigen in relatie tot hoogteligging van het terrein in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftsche Uiterwaarden (SU)	121

Woord vooraf

Dit rapport beschrijft een onderzoek aan databases over ongewervelde fauna die werden verkregen uit monitoringsonderzoek in heringerichte uiterwaarden van het Rijnakken rivierengebied, verricht in de periode 1997-2000. Het onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA), en werd medegefinancierd door het Ministerie van LNV, Directie Wetenschap en Kennisoverdracht. Het maakt onderdeel uit van het RIZA-onderzoeksprogramma 'TOR*ECONUIT' naar de effecten van ontkleining van uiterwaarden. Dit was gericht op een wetenschappelijke onderbouwing van de optimalisatie van kansen voor natuur bij de uitvoering van rivierverruimende maatregelen. Het programma heeft een nadrukkelijke component met betrekking tot de inventarisatie van fauna, flora en vegetatie van ontkleide uiterwaarden langs de Waal en IJssel in relatie tot abiotische factoren. In dit kader werd de monitoring van ongewervelde fauna verzorgd door Alterra.

Met dank aan A. Remmelzwaal (RIZA) voor zijn bijdrage aan de interpretatie van biomassagegevens, en M. Platteeuw (RIZA) voor een tekstuele en redactionele screening van de concept tekst voor dit rapport.

Samenvatting

Er bestaan vergaande plannen voor de herinrichting van uiterwaarden, waarin maaiveldverlaging een belangrijke plaats inneemt. Maaiveldverlaging vergroot de waterdoorvoerende capaciteit van het winterbed, maar biedt ook mogelijkheden voor natuurontwikkeling. De onderhavige studie maakt onderdeel uit van het onderzoeksproject 'Ecologische ontwikkelingen na uiterwaardverlaging' (TOR*ECONUIT) dat door het RIZA wordt uitgevoerd. Het onderzoek dient de ecologische ontwikkelingen van uiterwaarden en natuurwaarden in beeld te brengen zoals die zich na ontkleining voordoen. In het kader van dit project worden o.m. in de Afferdensche en Deestsche Waarden bij Druten en de Stiftsche Uiterwaarden bij Ophemert de ontwikkelingen gevolgd over meerdere jaren en wordt gezocht naar oorzaken en mechanismen die een rol spelen bij waargenomen ontwikkelingen. Het voorliggende rapport geeft de resultaten van een waarnemingsprogramma voor ongewervelde dieren in de bodem en vegetatie op herinrichtingslocaties in relatie tot de hoogteligging ten opzichte van de rivier. Het onderzoek is enerzijds gericht op het vaststellen van ontwikkelingen in de biodiversiteit van deze fauna na ontkleining, anderzijds wordt bestudeerd in hoeverre evertetraten voor foeragerende vogels en zoogdieren van belang kunnen zijn. Dit rapport geeft een verslag van een onderzoek aan de databases die werden opgebouwd in de eerste vier jaren na herinrichting. De resultaten geven duidelijk aan dat de nieuwe biotopen worden ingenomen door een op termijn groeiend aantal soorten ongewervelde dieren. De fauna van de lagere gebiedsdelen is in het algemeen kenmerkend voor vochtige, open oevers. In de hoger gelegen gebiedsdelen blijken goede kansen aanwezig voor pionierssoorten van droge, zandige plaatsen. Vooral onder spinnen, kevers en wespen worden diverse zeldzame en bedreigde soorten aangetroffen.

De resultaten van een canonische correspondentieanalyse laten zien dat de soortensamenstelling van de entomofauna zich primair laat differentiëren naar referentie graslandlocaties die niet ontkleide werden, en ontkleide locaties in de uiterwaarden. Deze verschillen vallen samen met een hoog gehalte aan klei en organische stof in de bodem en een hoge bedekkingsgraad van de vegetatie in de referentielocaties. Als tweede ordenend cluster van omgevingsvariabelen blijken de overstromingsduur en het tijdstip van bemonsteren na het droogvallen van een locatie van belang. Op grond van deze clusters van omgevingsvariabelen kunnen binnen ontkleide uiterwaarden kenmerkende biotopen worden onderscheiden aan de weerszijden van de hoogtegradiënt ten opzichte van het gemiddelde rivierpeil. In overgangssituaties werden weinig kenmerkende soorten aangetroffen. Op het derde plan blijkt de fauna te differentiëren in relatie tot grofzandige bodemtextuur en relatief hoge vegetatiebedekking op hooggelegen ontkleide plots versus een relatief lutumhoudende en kale bodem op de middelste en lage delen van beide uiterwaardgebieden.

Er werden drie duidelijke clusters van soorten verkregen uit de correspondentieanalyse, waarbij differentiërende abiotische milieucondities met betrekking tot

overstroming, bodemgesteldheid en vegetatiestructuur konden worden aangegeven. De beschrijving van deze clusters van soorten heeft algemene betekenis voor het rivierengebied en is niet beperkt tot de onderzoeksgebieden. Aangezien de database niet uitputtend kon worden geanalyseerd, werd één van deze gemeenschappen op basis van veldwaarnemingen en *expert judgement* verder uitgesplitst in relatie tot de ruigte en bedekkingsgraad van de vegetatie. In totaal worden vier gemeenschappen beschreven en gerelateerd aan uiterwaardecotopen van het ecotopenstelsel voor het rivierengebied (Rademakers & Wolfert 1994):

1. Oevergemeenschap;
2. Gemeenschap van open, relatief droge zandgrond;
3. Gemeenschap van ruig uiterwaardengrasland op relatief droge zandgrond;
4. Gemeenschap van grasland in niet ontkleid terrein (referentiegrasland).

De kennis van karakteristieke milieucondities voor deze vier gemeenschappen kan door inrichter en beheerder worden gebruikt om op gerichte wijze veldcondities te scheppen die de biodiversiteit en natuurwaarden aan entomofauna vergroten en in termen van voedselaanbod (biomassa) de aantrekkelijkheid van uiterwaarden voor met name vogels optimaliseren.

De onderzoeksgebieden vertegenwoordigen wetenschappelijk interessante en beleidsmatig bijzondere natuurwaarden; in termen van biodiversiteit van ongewervelden heeft het proces van natuurontwikkeling in de eerste jaren na inrichting een zeer bemoedigend verloop. Voor een groot aantal taxa werd verband gelegd met de hoogteligging van het habitat ten opzichte van de rivier (inundatieduur en -frequentie), openheid van de vegetatie (pioniermilieu's), of begrazing door paarden en koeien. Zo werden op laaggelegen plots al kort na herinrichting veel oeverfauna elementen aangetroffen, waaronder zeldzame soorten als *Bembidion striatum* en *Arctosa cinerea* (Grindwolfspin), en werd op open, droge zandbodems een toename van groefbijen, graafwespen en spinnedoders gevonden. De toenemende begroeiing maakt echter dat soorten van droge, open plekken soms in het gedrang komen. De samenstelling van de ongewerveldenfauna vertoonde een betrekkelijk grote ruimtelijke heterogeniteit.

In het ontkleide terrein werd het voedselaanbod voor foeragerende vogels en andere predatoren vooral bepaald door geleedpotigen. De aanwezige biomassa aan insecten, wormen en spinnen was in de regel laag, zodat de ontkleide uiterwaarden ondanks de aantrekkelijke land-water overgangen als foerageergebied (nog?) weinig te bieden hebben voor bijvoorbeeld steltlopers. Voor andere insectenetende vogels en zoogdieren was lokaal op ruige plaatsen meer aanbod, maar ook deze is van jaar tot jaar afhankelijk van de overstromingsduur. In het natte jaar 1999 werd in de drogere gebiedsdelen in de regel een verlaagde soortenrijkdom en biomassa aangetroffen. Sommige soorten en soortengroepen werden nauwelijks of niet meer waargenomen (zoals slakkendodende vliegen, zaadetende loopkevers en bladetende haantjes), andere werden dat jaar aangetroffen op hoger gelegen terreindelen (oeverkevers en spinnen). In zijn totaliteit is de biomassa van geleedpotigen sterk afhankelijk gebleken van de hoogteligging van het terrein. De dichtheden in referentiegrasland en op

hooggelegen ontkleide terreindelen lijken ongeveer tweemaal zo hoog te zijn geweest als op laaggelegen delen.

Onder de geleedpotigen domineren op alle zandlocaties aanvankelijk spinnen. Op de lage locaties (waar eigenlijk sprake is van permanente pioniersomstandigheden) is deze dominantie in stand gebleven gedurende de onderzoeksperiode. Op de middelste en hoge locaties zijn in het tweede en derde jaar *Coleoptera* en *Diptera* tot dominantie gekomen. *Aranenea* blijken vooral onder relatief natte omstandigheden hoge biomassa's te bereiken. Het gaat daarbij vooral om grote (zware) soorten. Het ontkleide gebied onderscheidt zich verder van referentiegrasland door een relatief zwaar aandeel van *Hymenoptera* en *Heteroptera*. In de loop der jaren lijkt het aandeel *Hymenoptera* er te dalen en *Heteroptera* juist te stijgen, hetgeen samenhangt met toenemende bedekking en afnemend structuurverschil in de vegetatie.

In termen van biomassa wordt de ongewervelde fauna in de referentiegraslanden gedomineerd door regenwormen. In ontkleide terreindelen spelen deze dieren echter met dichtheden van minder dan een gram per vierkante meter nog een verwaarloosbare rol. De regenwormenfauna in ontkleide uiterwaarden is bovendien erg kwetsbaar gebleken voor hoge waterstanden. In de Duursche Waarden werd op een zavelige bodem na ca. 15 jaren een lage tot enigszins normale dichtheid geconstateerd (afhankelijk van de hoogteligging), in vergelijking tot natuurlijke graslanden en weilanden. Er werd hier echter niet ontkleid, zodat een grotere uitgangspopulatie aanwezig was. Ook de diversiteit was hier wat groter dan in ontkleide uiterwaarden.

1 **Inleiding**

In het kader van het beleid voor de grote rivieren, zoals beschreven in de nota 'Ruimte voor de rivier', wordt gestreefd naar een groter capaciteit voor waterberging met betrekking tot de zomerbedding en vergroot watervoerend vermogen van het rivierbed in de uiterwaarden. Voor veel uiterwaarden zijn inrichtingsprojecten in voorbereiding of reeds in uitvoering, waarbij verlaging van het maaiveld een belangrijke maatregel vormt. Verruiming van het winterbed kan zo een effectieve maatregel zijn om waterstanden bij maatgevende afvoeren te verlagen. Naast het vergroten van de veiligheid wordt ook gezocht naar mogelijkheden voor natuurontwikkeling. In dat kader wordt vooral gedacht aan al dan niet reliëfvolgend ontkleien, waarbij de onnatuurlijk dikke kleipakketten achter de zomerkade tot op de zandige ondergrond worden verwijderd.

De verlaging van het maaiveld heeft grote gevolgen voor de ecosystemen in de uiterwaarden. Allereerst veranderen de frequentie, duur en diepte van inundatie, waardoor ook erosie- en sedimentatieprocessen veranderen. Daarnaast wordt met de vergraven bovengrond ook de oude vegetatie met zaadbank en al verwijderd en blijft van de levensgemeenschap in de bodem ook niet veel over. Na inrichting resulteert bovendien een pioniersituatie op zand, zodat het al met al moeilijk valt te voorspellen hoe 'nieuwe natuur' zich zal ontwikkelen en door welke natuurwaarden deze zich zal kenmerken.

Het is ecologisch en rivierkundig van belang om de ontwikkeling van nieuwe ecotopen te volgen en te onderzoeken hoe deze ontwikkelingen zijn te sturen, opdat duidelijk wordt in hoeverre doelstellingen uit het veiligheidsbeleid en uit het natuurbeleid gezamenlijk kunnen worden gerealiseerd. Op grond van deze overweging is door het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA) een aantal onderzoeksprojecten gestart waarmee aandacht wordt besteed aan verschillende aspecten van inrichting en beheer van uiterwaarden.

De voorliggende studie maakt onderdeel uit van het onderzoeksproject 'Ecologische ontwikkelingen na uiterwaardverlaging' (TOR*ECONUIT) dat door het RIZA wordt uitgevoerd. Het onderzoek dient de ecologische ontwikkelingen na ontkeiling in beeld te brengen. In het kader van dit project worden de ontwikkelingen gevolgd in twee uiterwaarden langs de Waal, waar reeds werd ontkeild. Het betreft de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) bij Druten en de Stiftsche Uiterwaarden (SU) bij Ophemert, waarvoor in beide situaties het inrichtingsplan voor een deel reeds werd uitgevoerd. De van 1989 daterende herinrichting van de Duursche Waarden langs de IJssel bij Olst is eveneens onderwerp van studie. Hier werd niet ontkeild, maar werd een strang uitgegraven. Via het monitoren van ontwikkeling over meerdere jaren – in de periode van 1997 tot 2000 - werd gezocht naar oorzaken en mechanismen die een rol spelen bij waargenomen ontwikkelingen.

Deze inzichten kunnen dan een basis vormen voor richtlijnen bij toekomstige inrichtingsprojecten.

Alterra heeft mede in opdracht van RIZA geparticipeerd in dit onderzoek met een waarnemingsprogramma voor enkele groepen ongewervelde dieren in bodem en vegetatie. Het onderzoek richtte zich op het voorkomen van regenwormen en geleedpotige macrofauna op ontkleide locaties in relatie tot de hoogteligging ten opzichte van de rivier. Het onderzoek was vooral gericht op het vaststellen van ontwikkelingen in de biodiversiteit van deze fauna na ontkleining; anderzijds werd bestudeerd in hoeverre ongewervelden voor foeragerende vogels en zoogdieren van belang kunnen zijn.

Dit rapport geeft een verslag van het onderzoek dat werd verricht aan de inmiddels opgebouwde databases omtrent het voorkomen van evertibraten in de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden langs de Waal. Om het voorkomen van deze dieren te kunnen verklaren in het licht van de belangrijkste milieufactoren werd gebruikt gemaakt van door het RIZA ter beschikking gestelde databases over waterstanden, bodemgesteldheid en vegetatiestructuur. De doelstelling van dit onderzoek was om de milieufactoren te achterhalen die het meest bepalend zijn voor het voorkomen van de entomofauna, te beschrijven welke typerende soorten, gemeenschappen en natuurwaarden kunnen worden herkend, en wat daarbij de typerende milieucondities zijn geweest waarmee een inrichter rekening kan houden.

2 Materiaal en methoden

2.1 Locaties

Het onderzoek van project ECONUIT werd uitgevoerd in verschillende uiterwaarden in het Rijntakkengebied. Twee locaties bevinden zich langs de Waal in de Afferdensche en Deestsche Waarden bij Druten en de Stiftsche Uiterwaarden bij Ophemert. Als onderdeel van een inrichtingsplan is in deze uiterwaarden inmiddels het maaiveld verlaagd in gedeelten van het terrein waar een toekomstige nevengeul komt te lopen.

Afferdensche en Deestsche Waarden (Afferden)

In de Afferdensche en Deestsche Waarden is in 1996 een ontworpen reliëf aangelegd, waarbij het ontkleide gebied deel uit maakt van een groter deel van de uiterwaard binnen de zomerkade dat inmiddels geheel is ingericht. In de toekomst zal de zomerkade worden doorstoken ten behoeve van een meestromende nevengeul. Gedurende het onderzoek hebben de onderzoekslocaties niet in constant direct contact gestaan met de Waal. Naast de ontkleide delen is in het gebied ook grasland aanwezig en moerasbos met een ondergroei van ruigte. Het gebied wordt integraal begraaasd met paarden en koeien.

Stiftsche Uiterwaarden (Ophemert)

In de Stiftsche Uiterwaarden is in 1995 en 1996 reliëfvolgend ontkleid in een gebied dat deels binnen de zomerkade ligt en deels daarbuiten. Op termijn zal de zomerkade worden doorstoken bij de aanleg van een meestromende nevengeul. Het gebied is vanaf 1998 in begrazingsbeheer genomen (koeien), waarbij ook niet-ontkleide graslanden en hakgriend werden betrokken.

2.2 Onderzoeksopzet

De monitoring van entomofauna in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en in de Stiftsche Uiterwaarden (SU) werd jaarlijks uitgevoerd in de periode 1997–2000, respectievelijk 1997–1999. De Ausgangssituatie voor de inventarisaties in onderzoeksgebieden is elders beschreven (Faber *et al.* 1999, 2000).

In beide uiterwaardencomplexen werd de op de bodem en in de vegetatie voorkomende arthropodenfauna bemonsterd. De bemonstering werd uitgevoerd langs een stelsel van raaien loodrecht op de waterlijn, met plots op verschillende hoogten. Per plot werden twee meetpunten bemonsterd. Er zijn vijf raaien uitgezet en er werden verschillende hoogteklassen gevolgd (ADW: raainummers 2 t/m 6, plots 'hoog', 'midden', 'laag'; SU: raainummers 1 t/m/5, plots 'hoog' en 'laag'). Daarnaast werden in beide gebieden telkens twee referentieplots in grasland op de hogere, niet-ontkleide delen in duplo bemonsterd. De precieze situering van monsterpunten is beschreven in Faber *et al.* (1999).

2.2.1 Korte beschrijving methodiek monitoring

De adulte arthropodenfauna werd verzameld met behulp van vangkegels met een oppervlakte aan de basis van 1 m². Er werd jaarlijks gedurende vier perioden van elk twee weken gevangen, per plot telkens met twee kegels. Na elke week werden de vallen geleegd, zodat per periode per plot per meetpunt twee waarnemingen werden verkregen. In totaal werden jaarlijks dus in principe $4 \times 2 \times 2 = 16$ waarnemingen per plot verricht. In de praktijk werd deze frequentie niet gerealiseerd wanneer plots door inundatie ontoegankelijk waren. Met name in het jaar 1999 werd vanwege de lang aanhoudende hoge waterstanden in de Stifische Uiterwaarden maar zeer beperkt verzameld op de laaggelegen plots. Voor een overzicht van de vangsten wordt verwezen naar de jaarlijkse verslagen van de monitoring (Faber *et al.* 1999, 2000, 2001).

De analyse van de entomofauna is nagenoeg geheel gebaseerd op soorten. Dit maakt een koppeling naar de soorteigen ecologie mogelijk. De volgende ordes geleedpotigen zijn bij het onderzoek betrokken: spinnen en hooiwagens (*Araneida*), kevers (*Coleoptera*), vliegen en muggen (*Diptera*), wantsen (*Heteroptera*) en mieren, bijen en niet-parasitaire wespen (*Hymenoptera*). De vangsten zijn doorgaans gedetermineerd tot op soortniveau. De determinatie en de taxonomische bibliografie werd in eerdere rapporten toegelicht (Faber *et al.* 1998, 1999, 2000). Per soort is het aantal individuen geteld.

Door het RIZA werden gegevens toegeleverd omtrent de milieucondities van de terreinen.

Het *waterpeil* werd continu vastgesteld met behulp van peilbuizen met automatisch registrerende drukopnemers op meerdere locaties in beide uiterwaarden. De output werd als dagelijkse waterstand in centimeters geanalyseerd.

De *bodemgesteldheid* werd eenmalig in 1998 opgenomen, na de herinrichting. Op basis van mengmonsters binnen op het oog homogene en qua overstromings-karakteristieken eveneens identieke deelreinen (zie verder) werden bepalingen verricht aan textuur, kalkgehalte, zuurgraad, organische stof en nutriëntenrijkdom.

De *vegetatie* werd jaarlijks opgenomen in september aan de hand van pq's, die in tweevoud aan weerszijden van de entomofaunaplots op de hoogtelijn waren gesitueerd. Eventuele andere pq's in de buurt van de plots die niet op de hoogtelijn gelegen waren, zijn buiten beschouwing gelaten. Ten behoeve van ons onderzoek werden uitsluitend structuurparameters van de vegetatie (hoogteverschillen, bedekkingsgraad) geselecteerd.

2.2.2 Onderzoeksvariabelen

Waterpeil

- De *droogvalperiode* ('droogval') werd berekend als de periode (in dagen) tussen het droogvallen van een locatie en een daarop volgende bemonstering (het midden houdende van een tweewekse vangperiode). Als bijvoorbeeld 7 maart de plot droog kwam te staan (*i.e.* peilbuis afgelezen op 0 cm) en op 25 april werd voor het eerst gemonsterd, dan betekent dit een droogvalperiode van 56 dagen. Voor een vangperiode nog eens zes weken later is de droogvalperiode $56+42=98$ dagen, wanneer er in de tussentijd althans geen nieuwe overstroming heeft plaatsgevonden.
- De droogvalperiode is een maat voor de snelheid waarmee soorten het drooggevallen terrein herbezetten, en kan tevens enige binding met het seizoen weergeven;
- De *inundatievrije periode* ('inundatievrij') werd berekend aan de hand van de dagelijkse waterstanden en geeft aan hoeveel dagen per jaar voorafgaand aan de bemonsteringen de bemonsteringslocatie niet onder water heeft gestaan. Om de periode te synsynchroniseren met de overstromingscyclus van het winterseizoen en met het monitoringsprogramma als geheel, werd de inundatievrije periode bepaald als het aantal inundatievrije dagen op een locatie in de periode van 1 oktober van het voorafgaande jaar (na de laatste bemonstering, of voorafgaand aan de start van het monitoringsprogramma) tot 1 oktober van het lopende monsterjaar (net na de laatste bemonstering van dat jaar).
De inundatievrije periode geeft een ecologische maat voor het effect van overstromingsduur voorafgaand aan het bemonsteren op het voorkomen van soorten.

Bodem

- *Textuurfracties* van lutum ($<2\ \mu\text{m}$) tot grof zand (1-2 mm), opgegeven als cumulatieve fracties van een gemengd grondmonster van een deelgebied: <2 , <16 , <32 , <50 , <63 , <125 , <250 , <500 , <1000 en $<2000\ (\mu\text{m})$;
- *Organisch stofgehalte*, opgegeven als percentage droge stof in een gemengd grondmonster, bepaald via gloeiverlies;
- *Kalkgehalte*, opgegeven als percentage op basis van droge stof in een gemengd grondmonster;
- *Stikstofgehalte*, opgegeven als Kjeldahl-stikstof (in mg N/kg ds) in gemengd grondmonster;
- Zuurgraad van de bodem (opgegeven als pH-KCl) in gemengd grondmonster.

Vegetatie

- *Bedekkingsgraad*, opgegeven als het percentage van de bodem dat via projectie met vegetatie is bedekt;
- *Gemiddeld hoogste hoogte* ('Hhoog'), het berekende gemiddelde van de opgegeven gemiddelde maximale hoogte van de vegetatie in de beide pq's;
- *Gemiddeld laagste hoogte* ('Hlaag'), het berekende gemiddelde van de opgegeven gemiddelde minimale hoogte van de vegetatie in de beide pq's;

- *Hoogtestructuur* ('structuur'), berekend als het verschil tussen de gemiddeld hoogste hoogte en de gemiddeld laagste hoogte;
- *Maximale hoogte* ('Hmax'), de opgegeven maximale hoogte van de vegetatie in de beide pq's;

2.2.3 Canonische correspondentieanalyse

De data zijn geanalyseerd met behulp van Canonische Correspondentie Analyse (CCA) met behulp van het statistisch pakket CANOCO (versie 4, Ter Braak & Smilauer 1998). De canonische benadering biedt de mogelijkheid dat relaties tussen soortensamenstelling en omgevingsvariabelen kunnen worden herkend. Hierbij worden de waarnemingen aan voorkomen en aantallen van individuele soorten beschouwd als een grote puntenwolk. Vervolgens wordt bepaald of de uitgestrektheid van de puntenwolk in een bepaalde richting samenvalt (correleert) met een omgevingsvariabele. Nadat de uitgestrektheid in de meest relevante richting is onderzocht wordt de uitgestrektheid in de daarna meest relevante richting gezocht. Op deze manier ontstaat een volgorde van factoren en bijbehorende soorten.

Voor uitvoering van correspondentieanalyse werd prioriteit gelegd bij het beschrijven van duidelijk herkenbare en voor beheer bruikbare (*i.e.* stuurbare) gemeenschappen. Daarom is ervoor gekozen om de variatie in de tijd (ontwikkelingen als gevolg van successie, fluctuaties van jaar tot jaar, en seizoensvariatie) niet primair te onderzoeken, maar de analyse daarentegen te focusen op ruimtelijke variatie en de verschillen in entomofauna tussen locaties. De vier onderzoeksjaren werden als covariabele in de analyse verwerkt; ook zijn de herhalingen van monsternames binnen een jaar ('seizoenen') afzonderlijk in de analyse verwerkt. De jaargang na herinrichting werd niet expliciet in de labelling van data meegenomen. In de grafische output worden echter alleen de jaargemiddelden weergegeven, teneinde de figuren overzichtelijk te houden.

2.2.4 Vooranalyse van de databases

Een vooraf uitgevoerde analyse op de omgevingsvariabelen liet zien dat een aantal variabelen zeer vergelijkbare trends vertoonde. Dit betekent dat de gegevens voor deze variabelen afhankelijk van elkaar zijn en een probleem kunnen vormen als ze tegelijkertijd in de multivariate analyse worden opgenomen.

Een voorbeeld hiervan zijn de bodemgehalten aan organische stof en lutum die een zeer directe onderlinge relatie vertoonden met siltfracties ($<250\ \mu\text{m}$). Hierbij was de correlatiecoëfficiënt ongeveer 0.98, hetgeen betekent dat de gegevens dus vrijwel precies dezelfde verschillen vertoonden tussen de onderzoekslocaties.

Uit een analyse van onderlinge afhankelijkheden bleek dat onderstaande variabelen als sterk gecorreleerde groepen konden worden beschouwd en beter dienden te worden samengevoegd:

- Organische stof, lutum en alle fracties bodemdeeltjes kleiner dan 250 µm, en stikstofgehalte.
De correlaties tussen deze variabelen liggen tussen 84% en 99%. Deze variabelen zijn gezamenlijk in de analyse vertegenwoordigd door de fractie organische stof, onder de noemer '*Lutum en OS*'. Het stikstofgehalte van de bodem correleerde voor 94% met lutum en voor 99,8% met organisch stof; deze is daarom hieronder samengenomen;
- De zandfracties (500 - 2000 µm).
De correlaties tussen deze variabelen liggen tussen 84% en 100%. Deze variabelen zijn in de analyse vertegenwoordigd door de zandfractie kleiner dan 1000 µm, onder de noemer '*Fijn Zand*'. Deze keuze is mogelijk omdat de fracties tussen 500 en 2000 µm onderling nauwer verwantschap vertonen dan met fijnere fracties (< 250 µm). De fractie <1000 µm bevat dus ook de lutum en siltfracties. Bij hoge waarden van Fijn Zand, bijvoorbeeld 100%, is er geen grof zand aanwezig. Bij lagere waarden, bijvoorbeeld 93%, is er 7% zand aanwezig grover dan 1000 µm. Lage waarden van Fijn Zand wijzen dus op aanwezigheid van grof zand;
- De variabelen structuur en gemiddelde hoogste hoogte.
Deze variabelen vertoonden een correlatie van 96%. Er is voor gekozen om alleen de variabele '*Structuur*' uit het cluster van hoogte-variabelen op te nemen, naast bedekkingsgraad.

2.2.5 Database manipulatie

Onderzoek naar de relatie tussen vangsten en omgevingsvariabelen staat of valt met de kwaliteit van de data. Wat dat betreft geldt ook hier dat de keten van bewerkingen zo sterk is als zijn zwakste schakel. In ons onderzoek waren veel en gedetailleerde gegevens bekend over de aanwezigheid van entomofauna, terwijl minder gedetailleerde informatie beschikbaar was over omgevingsvariabelen. De gegevens over vegetatie en bodem legden beperkingen op aan de kracht van de analyse, vanwege de beperkte frequentie t.o.v. de monitoring van waterpeilen en entomofauna.

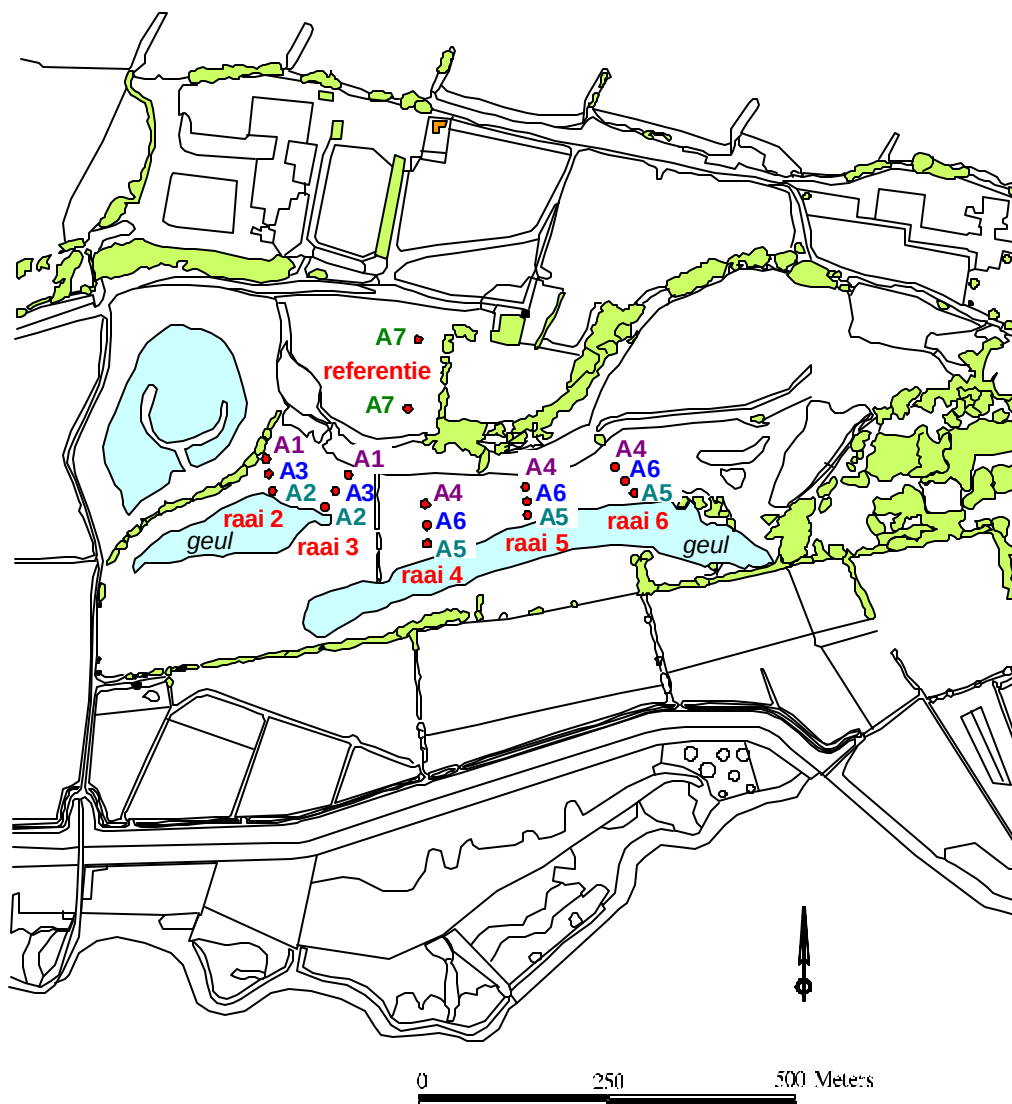
Over de vegetatie waren weliswaar voor alle jaren gegevens beschikbaar, maar opnamen werden slechts eenmaal per jaar gemaakt, in september. Dit betekent dat voor alle vier periodes in het jaar waarin de entomofauna werd bemonsterd slechts een enkele set vegetatiegegevens beschikbaar was, die alleen directe betrekking had op de herfstvangst. Om de vegetatiegegevens toch te kunnen gebruiken is ervoor gekozen om de gegevens te kopiëren naar alle vier momenten van de faunabemonstering binnen het betreffende jaar. De onderliggende aanname is dat er een lineair verband bestaat tussen de begroeiing aan het eind van de zomer en die in de voorafgaande maanden. Met betrekking tot de fenologische ontwikkelingsstaat van de vegetatie is dat natuurlijk niet terecht, maar voor de soortensamenstelling op zich bepaald acceptabel.

De beschikbaarheid van bodemgegevens was een nog sterker beperkende factor. Hier waren alleen gegevens beschikbaar van 1998. Onder de aanname dat bodemgegevens binnen de onderzoeksperiode niet zijn veranderd is ervoor gekozen om deze eenmalige metingen ook te gebruiken voor de andere jaren, door ze voor alle latere jaren binnen de database te kopiëren.

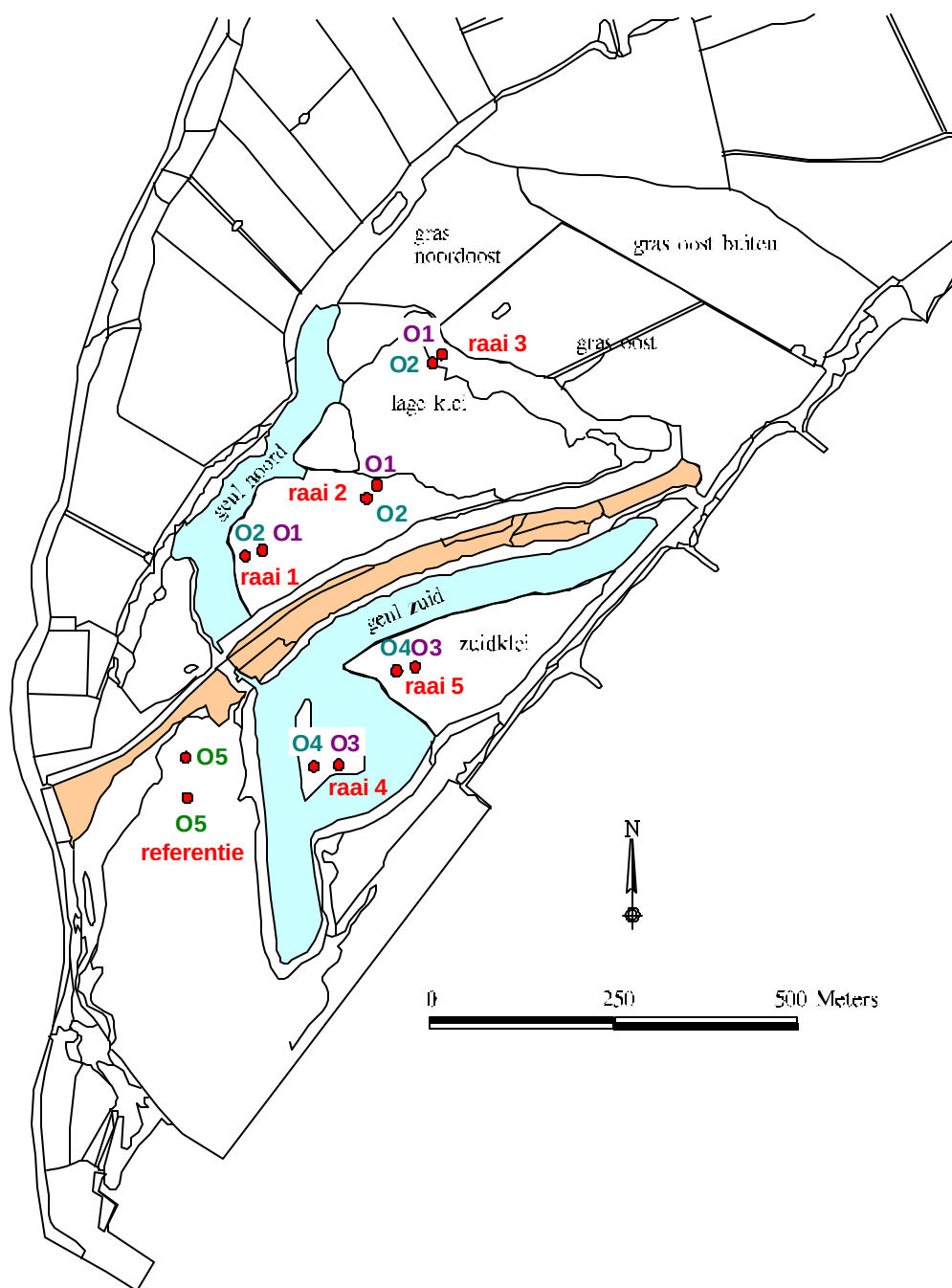
Verder zijn er keuzes gemaakt voor de mate van detail waarmee de monsters werden geanalyseerd. Uitgaande van een vraagstelling naar indicatorsoorten en omgevingskarakteristieken van typerende biotopen die kunnen dienen als vuistregels voor inrichting en beheer, leidde dit tot de volgende keuzes:

- De invloed van seizoenen en jaren op de uitkomsten moet ondergeschikt zijn aan de vraag naar heldere richtlijnen voor inrichting. Ieder jaar een andere indeling of een ander beheer is verre van wenselijk. De onderzoeksjaren (vier in getal) en de perioden van monsternamen binnen de jaren (meestal vier) zijn om deze reden als co-variabelen opgenomen. Dit betekent dat de resultaten niet afhankelijk zijn van jaren of seizoenen;
- Samenvoegen van monsterlocaties tot twaalf clusters van plots. Deze keuze vergemakkelijkt de interpretatie van de analyse. Omdat de monsters steeds per cluster van twee of drie plots eenzelfde ecologische situatie vertegenwoordigen, zijn de monsters in deze groepen samengenomen (fig. 1 en 2). Voor een gedegen statistische analyse blijven voldoende monsters over, omdat van ieder cluster nog metingen over vier jaren beschikbaar zijn, (meestal) in 4 perioden per jaar. Deze keuze is ook ingegeven door het feit dat de bodemgegevens niet op het gedetailleerde niveau van afzonderlijke plots beschikbaar waren, maar eveneens op het niveau van 12 deelgebieden.

Tenslotte: uit de aard van een statistische analyse volgt dat voldoende gegevens beschikbaar moeten zijn voor analyse. Het voorkomen van soorten die in zeer lage frequentie en in lage aantallen werden aangetroffen (één of twee maal in de onderzoeksperiode met een enkel exemplaar) kan daarom niet met statistische technieken worden geanalyseerd. Omdat dergelijke soorten niettemin van belang kunnen zijn, omdat zij bijvoorbeeld landelijk gezien zeldzaam zijn en een grote natuurwaarde vertegenwoordigen, wordt hier apart aandacht aan besteed.



Figuur 1. Ligging van monsterpunten in de Afferdensche en Deestsche Waarden, als uitgangspunt voor canonische correspondentieanalyse geclusterd naar vergelijkbare karakteristieken voor bodem en inundatie. Ontkleide plots Hoog: A1, A4; Midden: A3, A6; Laag: A2, A5; Referentiegrasland: A7



Figuur 2. Ligging van monsterpunten in de Stijfsche Uiterwaarden, als uitgangspunt voor canonische correspondentieanalyse geclusterd naar vergelijkbare karakteristieken voor bodem en inundatie. Ontkleide plots Hoog: O1, O3; Laag: O2, O4; Referentiegrasland: O5.

3 Resultaten en conclusies

In de vier jaren van monitoring werd een groot aantal soorten in de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden aangetroffen. In algemene zin kan gesteld worden dat na herinrichting van deze uiterwaardcomplexen in deze eerste jaren van herkolonisatie de nieuw gevormde terreinen goed toegankelijk waren voor, en ook snel bezet werden door koloniserende entomofauna. Tabel 1 geeft een overzicht van de soortenrijkdom in deze beginperiode.

Tabel 1. Het totaal aantal waargenomen geledpotigen in het monitoringsonderzoek

Orde	Aantal soorten	Aantal exemplaren
<i>Araneida</i>	147	26598 ¹
<i>Coleoptera</i>	249	7571
<i>Diptera</i>	387	29164
<i>Heteroptera</i>	72	4677
<i>Hymenoptera</i>	64	1642
totaal	919	69652

De soortensamenstelling van de entomofauna was significant gerelateerd aan bijna alle onderzochte omgevingsvariabelen (tabel 2). Alleen de significantie van de relatie met de hoogtestructuur van de vegetatie was laag. Hier is de kans op geen relatie net iets groter dan 1 op 20 (7%). Het totaal van de op basis van omgevingsvariabelen verklaarde varianties bedraagt 12% (0.526 van 4.483). Gegeven dat abundantiegegevens (tellingen) en aanwezigheid/afwezigheidsgegevens gewoonlijk vrij lage verklaarde variantiepercentages geven, zeker wanneer geanalyseerd met CCA (Gauch 1982), stemmen deze uitkomsten tot grote tevredenheid.

Tabel 2. Het voorkomen van entomofauna in de onderzoeksgebieden zoals in totaliteit te verklaren door de onderzochte omgevingsvariabelen.

Variabele naam	Fractie verklaarde variantie	P	F
Organisch stof	0.16	.001	5.97
Droogval	0.13	.001	4.76
Inundatievrij	0.07	.001	2.73
Bedekking	0.05	.001	1.77
Korrel <1000	0.05	.001	1.79
Kalk	0.03	.001	1.42
Structuur	0.04	.071	1.22

Het relatieve belang van de onderzochte omgevingsvariabelen op de eerste vier assen van de CCA is weergegeven in tabel 3. De *t*-waarden voor de meest dominante variabelen zijn telkens in een vet lettertype weergegeven.

¹ Inclusief juveniele, niet gedetermineerde spinnen.

Canonische regressiecoëfficiënten, zoals weergegeven in deze tabel, zijn coëfficiënten van een gewogen multiële regressie van de monsterscores op de gestandaardiseerde omgevingsvariabelen. Met andere woorden, de regressiewaarden zijn een maat voor de bijdrage van een omgevingsvariabele aan een bepaalde as.

De *t*-waarden zijn een maat voor de significantie van de bijdrage van de omgevingsvariabelen aan de assen. De vet gedrukte waarden geven de meest belangrijke variabelen aan op de betreffende as. Er kan hier worden gesteld dat waarden groter of gelijk aan 1.98 nodig zijn voor een significantie van 95%.

Tabel 3. Relatief belang van omgevingsvariabelen op de eerste vier assen van de CCA. De meest belangrijke variabelen zijn in een vet lettertype weergegeven; ns, niet significant.

Variabele	Regressiecoëfficiënten				t-Waarden			
	As 1	As 2	As 3	As 4	As 1	As 2	As 3	As 4
Droogval	1239	,0072	1,1519	1180	2,39	12,48	9,38	-1,14 ^{ns}
Structuur	586	,0109	0,0014	1719	1,86 ^{ns}	0,22 ^{ns}	0,01 ^{ns}	2,73
Bedekking	3470	,0533	-0,4493	3248	5,85	-0,57 ^{ns}	-3,19	7,81
Org. Stofgehalte	551	,3270	-0,5585	5453	4,31	-4,58	5,14	-5,97
Kalkgehalte	512	,2033	0,0250	3815	1,34 ^{ns}	-3,40	0,28 ^{ns}	-1,07 ^{ns}
Fijn zand <1000	803	,2119	-0,2217	3733	2,04	-3,45	-2,34	-13,65
Inundatievrij	1074	,1950	-1,2572	1792	2,08	2,43	-10,27	1,74 ^{ns}
Fractie verklaard:					0,33	0,24	0,14	0,09

Op de opeenvolgende assen uit de CCA zijn de volgende variabelen dus het meest van belang:

As 1: het organische stof gehalte en de bedekking

As 2: de periode droog voor vangen en organische stof arme bodems

As 3: de periode droog voor vangen en organische stof rijke bodems

As 4: de fracties grof zand en de vegetatiebedekking.

In de volgende paragrafen wordt besproken wat dit betekent voor de indeling van locaties en entomofauna in relevante gemeenschappen. Daarbij komen op twee manieren statistische relaties tussen soorten en omgevingsvariabelen aan bod: indicatorsoorten en kensoorten.

Indicatorsoorten

Als een soort langs een van de assen van de CCA een duidelijke toename of afname vertoont, dan is deze soort een goede indicator van de omgevingsvariabele van deze as. Goede indicatoren komen dus in meerdere milieus voor, waarbij de mate van voorkomen een relatie vertoont met een omgevingsvariabele. Er is voor de onderzochte soorten uitgerekend of ze een significante relatie vertonen met een van de omgevingsvariabelen. Daarbij werd een overschrijdingskans $P < 0,05$ gehanteerd. Bij lagere significantie werd een soort geen status als indicator gegeven. Uitleg van de berekening van significantie voor deze soorten is te vinden in Ter Braak (1996, blz 251). Een positieve relatie duidt op een toename van de soort met een hogere waarde van de omgevingsvariabele, een negatieve relatie op een toename van de soort bij een lagere waarde.

Kensoorten

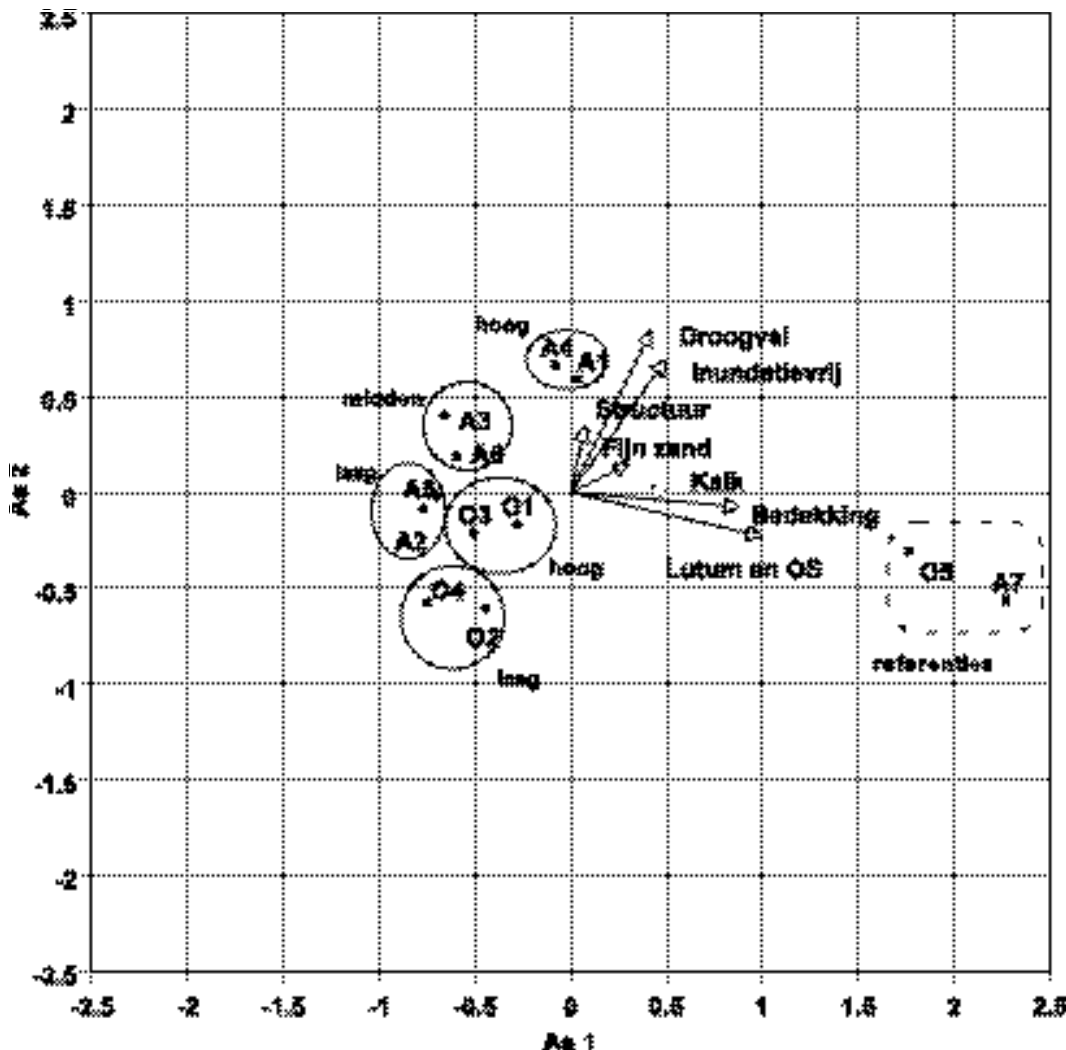
Andere soorten komen heel specifiek voor in een bepaald biotoop, terwijl ze daarbuiten niet of nauwelijks zijn te vinden. Daarmee beschouwen we deze soorten als kensoorten van deze biotopen. Omdat ze zo specifiek zijn in hun voorkomen, zijn kensoorten niet altijd goede indicatoren voor een omgevingsvariabele, omdat ze maar in zo weinig milieu's abundant zijn. Vooral wanneer aan de specifieke habitat-eisen niet wordt voldaan, zullen kensoorten niet of nauwelijks worden aangetroffen, terwijl indicatorsoorten ook onder suboptimale condities al aanwezig kunnen zijn. Wanneer maatregelen worden voorgenomen ter verbetering van een terrein, hebben indicatoren dus in veel gevallen meer betekenis bij het onderkennen en beoordelen van de gewenste ontwikkelingen, en is het verschijnen van kensoorten voor de specifieke situatie een bevestiging van het bereiken van het doel.

Uitleg van de berekening van significantie voor kensoorten is te vinden in de PC-ORD handleiding van 1999 (blz 202) en stamt van Dufrêne & Legendre (1997). Ook voor het herkennen van kensoorten werd een overschrijdingskans $P < 0,05$ gehanteerd.

Door de verschillende wijzen van berekening van indicatorsoorten en kensoorten kan het voorkomen dat een soort als beide wordt aangemerkt.

3.1 Uiterwaardverlaging

Na multivariate analyse van de integrale dataset (*i.e.* over de jaren heen, voor de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden samengenomen) komt primair in de uitkomsten een groot verschil naar voren tussen ontkleide terreindelen en de referentiegraslanden. Dit blijkt uit het feit dat op de eerste as uit de CCA deze biotopen van elkaar gescheiden worden. Figuur 3 geeft het ordinatiediagram weer voor as 1 en as 2. Duidelijk is hier de gezamenlijke clustering van de referentiegraslanden in beide uiterwaardcomplexen en de zeer aparte groepering ten opzichte van de plots in ontkleide terrein. De ontkleide terreinen vertonen onderling veel minder onderscheid langs de primaire as. Men kan dan ook veronderstellen dat langs as 1 van dit diagram de effecten van uiterwaardverlaging op bodem en vegetatie staan weergegeven, zoals die zich weerspiegelen in het voorkomen van entomofauna. De scheiding van terreintypen langs as 1 valt vooral samen met verschillen in gehalten aan organische stof en lutum in de bodem (ontkleien). Daarnaast speelt ook een hogere bedekkingsgraad van de vegetatie in de referentiegraslanden. De ontkleide terreinen vertonen onderling een duidelijk minder groot onderscheid met betrekking tot deze milieufactoren.



Figuur 3 CCA ordinatiediagram voor assen 1 en 2 met centroiden van de terreindelen en vectortijlen voor de voornaamste milieufactoren.

Legenda: A1 en A4, ADW-Hoog; A3 en A6, ADW-Midden; A2 en A5, ADW-Laat; A7, ADW-referenties; O1 en O3, SU-Hoog, O2 en O4, SU-Laat; O5, SU-referenties.

Voor wie de resultaten van uiterwaardverlaging door ontkleining met eigen ogen in het veld heeft aanschouwd is het bovenstaande geen schokkende observatie. De veranderingen in bodemgesteldheid en vegetatie in de overgang van uiterwaard-grasland naar kaal of spaarzaam begroeid zand zijn hemelsbreed. In die zin is dit resultaat dus voordehandliggend. Tegelijkertijd is het ook van betekenis dat dergelijke veranderingen in het milieu dermate bepalend zijn voor het voorkomen van entomofauna, dat dit als eerste factor zichtbaar wordt uit de analyse. Andere voorwaardescheppende milieufactoren zijn kennelijk minder van belang geweest.

Hierbij kan methodologisch overigens niet worden uitgesloten dat ook de verlaging van het maaiveld *op zichzelf* een essentiële factor is geweest die aan deze primaire scheiding van soorten heeft bijgedragen, via een grotere rol van inundatie. De proefopzet heeft immers niet voorzien in laaggelegen referentie graslandlocaties.

Maar hoe dan ook komt inundatie als een dominante omgevingsvariabele uit de analyse naar voren (zie § 3.2).

In tabel 4 wordt een algemeen beeld gegeven van de soortverscheidenheid van de onderzochte ordes geleedpotigen in referentiegraslanden en ontkleide terreindelen van beide uiterwaarden. In het algemeen is het aantal soorten in ontkleide terreinen groter dan in de uitgangssituatie van het oude grasland. Deze toename in diversiteit komt vooral in de Afferdensche en Deestsche Waarden duidelijk tot uiting. In referentiegrasland komen in totaal 432 soorten voor, terwijl in ontkleide gebieden in totaal 838 soorten werden gevonden.

Ondanks de enorme verandering van het biotoop als gevolg van het ontkleien, is het niet zo dat de fauna van het oude grasland op humeus kleiige bodem geheel wordt vervangen door een fauna van open, zandige en weinig humeuze bodem: van de 432 soorten uit het referentiegrasland werden er 341 teruggevonden op de ontkleide terreinen. Viervijfde van de diversiteit blijft dus op (korte termijn) behouden. Overigens betreft dit voornamelijk algemene graslandsoorten, die niet gebonden zijn aan het uiterwaardmilieu en ook daarbuiten algemeen voorkomen (bijlage 1, Lammertsma *et al.* 2001). Het is daarom niet zinvol om op basis van de soorten op de referentielocaties een specifieke 'uiterwaardengrasland' gemeenschap te benoemen; het gaat eerder om een algemene graslandgemeenschap (zie verder §4.4). De graslandsoorten die verdwijnen bij maaiveldverlaging zijn waarschijnlijk vooral gevoelig voor het verlies aan vegetatiestructuur (bedekking) of, in sommige gevallen, specifieke waardplanten.

Tabel 4. Het aantal waargenomen soorten geleedpotigen sinds de herinrichting in relatie tot hoogteligging van het terrein.

Orde	ADW				SU		
	Referentie	Hoog	Midden	Laag	Referentie	Hoog	Laag
<i>Araneida</i>	63	93	87	94	42	69	55
<i>Coleoptera</i>	97	116	110	133	79	81	84
<i>Diptera</i>	145	196	164	158	116	118	97
<i>Heteroptera</i>	19	51	44	31	9	19	21
<i>Hymenoptera</i>	16	41	32	23	8	20	10
<i>totaal</i>	340	497	437	439	254	307	267

Van de andere kant bezien is het aandeel algemene graslandsoorten van het referentiegebied in de fauna van ontkleide terreinen vrij klein: van de in totaal 838 aangetroffen soorten maakten zij maar 40% uit. De betekenis van ontkleide terreindelen voor de soortverscheidenheid van entomofauna in de uiterwaard is in het algemeen dus behoorlijk veel groter dan die van oude graslanden. De fauna kan worden aangetrokken door uiteenlopende aspecten van het nieuwe biotoop, zoals het pionierkarakter, de grotere invloed van het water, een zandige bodem of aanwezigheid van specifieke waardplanten.

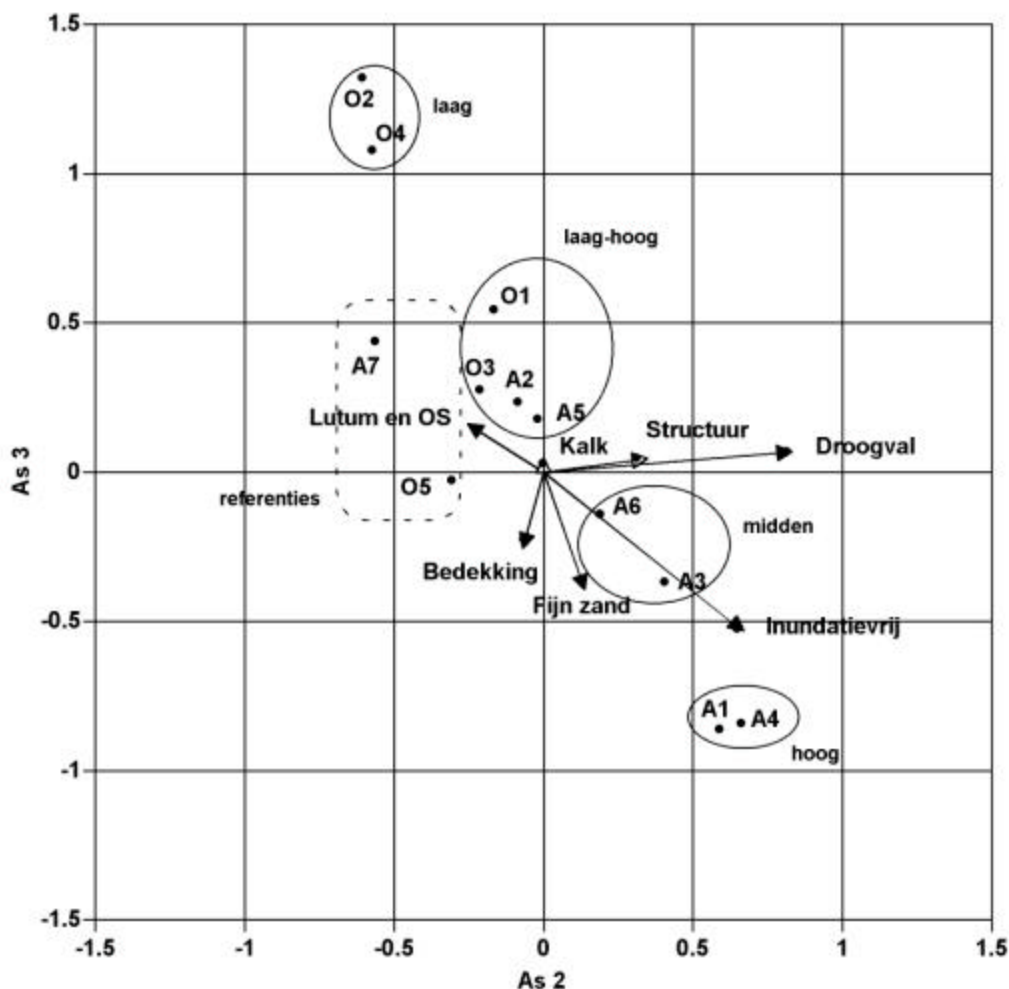
Voor een inrichter betekent dit in grote lijnen dat ontkleien van uiterwaardgrasland betrekkelijk weinig destructief is voor wat er zit (20% verlies aan soorten) en dat er in ieder geval in de eerste jaren veel voor terug komt (een verdubbeling van diversiteit).

De vraagstelling achter dit onderzoek betrof echter niet zozeer het aantonen en beschrijven van entomofaunistische verschuivingen als gevolg van ontkleien, maar juist het beschrijven van ontwikkelingen binnen ontkleide terreinen en het achterhalen van achterliggende mechanismen. Zoals uit tabel 4 al naar voren komt, was de soortverscheidenheid van geleedpotigen niet gelijkelijk verdeeld tussen de beide uiterwaardcomplexen, noch daarbinnen in relatie tot de hoogteligging van het terrein. De volgende paragrafen zijn daarom gewijd aan milieufactoren die na 'uiterwaardverlaging' eveneens van groot belang zijn voor de inrichter bij het sturen op veiligheid en ecologische ontwikkeling. Uit de CCA komen clusters van milieufactoren naar voren, die naar onze interpretatie vooral gerelateerd zijn aan inundatie in de eerste plaats, en vegetatiestructuur in de tweede plaats. Tenslotte zal aandacht worden besteed aan entomofaunistische natuurwaarden en algemene ontwikkelingen.

3.2 Inundatie

Er werden twee variabelen gebruikt om overstroming van de monitoringsplots te kenschetsen. 'Inundatievrij' is een maat voor de omvang van inundatieperioden; deze wordt uitgedrukt in het aantal overstromingsvrije dagen per jaar. 'Droogval' is een maat voor de periode na het droogvallen van een plot en het midden van een vangstperiode. De variabele wordt uitgedrukt als het gemiddeld aantal overstromingsvrije dagen vóór een vangst in een cluster van plots met gelijke hoogteligging. De snelheid waarmee soorten het drooggevalen terrein herbezetten wordt hiermee dus uitgedrukt. Omdat de monitoring op tamelijk constante momenten in het jaar werd uitgevoerd, en omdat er nooit korte inundaties tussen de vangperiodes binnen hetzelfde jaar zijn geweest, is deze variabele grofweg vergelijkbaar met het moment van inundatie in het seizoen, zodat ook seizoensgebondenheid erin tot uitdrukking kan komen.

Overstromingsvariabelen blijken na het basale ('primaire') effect van uiterwaardverlaging (§3.1) een tweede milieuaspect waarop locaties kunnen worden gescheiden. Daarnaast spelen ook bodemfactoren een rol op dit 'secundaire' niveau. Bij analyse van alle omgevingsvariabelen blijken overstromingskarakteristieken en bodemgesteldheid gezamenlijk verantwoordelijk voor een sterke scheiding van deelgebieden (clusters van plots) op dit tweede plan. De groepering (ordinatie) van de deelgebieden langs as 2 en as 3 is weergegeven in figuur 4. Heel duidelijk blijkt hieruit een sterke gradiënt van de hoge, relatief droge terreinen naar de lage en natte terreinen. Zoals de vectorpijlen aangeven valt deze gradiënt samen met veel inundatievrije dagen en een relatief laag gehalte aan lutum en organische stof in de Afferdensche en Deestsche Waarden. In de Stiftsche Uiterwaarden is sprake van meer inundatie, en is de bodem relatief wat rijker aan organische stof en/of klei.



Figuur 4. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met centroiden van de terreindelen en vectortpijlen voor de voornaamste milieufactoren.

Legenda: A1 en A4, ADW-Hoog; A3 en A6, ADW-Midden; A2 en A5, ADW-Laag; A7, ADW-referenties; O1 en O3, SU-Hoog; O2 en O4, SU-Laag; O5, SU-referenties.

Op basis van de ligging van de monsterclusters langs de milieugradiënt in figuur 4 is besloten tot een indeling van de monsters in vier groepen. Deze zijn omcirkeld aangegeven. Het doel van deze clustering is te komen tot eenvoudige, voor inrichting en beheer goed herkenbare terreintypen met bijbehorende soortengemeenschappen. Er is een vierdeling gemaakt in milieutypen (tabel 5), gebaseerd op de verschillen binnen de totale variatie die we in ons onderzoek zijn tegengekomen. Een bredere classificatie is denkbaar, wanneer sprake zou zijn van een ruimere variatie in milieuomstandigheden.

Tabel 5. Indeling van terreinhoogten van Afferdensche en Deestsche Waarden (A) en Stiftsche Uiterwaarden (O) in categorieën met betrekking tot inundatie- en bodemgesteldheidskenmerken.

Deelgebied	Categorie	Karakteristiek milieu
A1, A4	hooggelegen plots	weinig inundatie, arm aan OS en lutum
A3, A6	middelhoog gelegen plots	betrekkelijk weinig inundatie, relatief arm aan OS en lutum
A2, A5, O1, O3	middellaag gelegen plots	betrekkelijk veel inundatie, relatief rijk aan OS en lutum
O2, O4	laaggelegen plots	veel inundatie, rijk aan OS en lutum

De clustering van gemeenschappen langs as 2 en 3 laat zien dat het aantal inundatievrije dagen sterk bepalend is voor de vorming van soortengemeenschappen. Het blijkt dat de hoge locaties van de Stiftsche Uiterwaarden en de lage locaties van de Afferdensche en Deestsche Waarden een vergelijkbare soortensamenstelling hebben. Dit laat zien dat overstromingsduur de werkelijk sturende factor is, en niet de (relatieve) ligging van de monsterlocaties op ‘hoge’ of ‘lage’ posities in de Afferdensche en Deestsche Waarden en de Stiftsche Uiterwaarden.

De betekenis van deze groepsindeling voor het beheer hangt af van de relatie van deze groepsindeling met duidelijke grenzen van omgevingsvariabelen enerzijds, en de aanwezigheid van goede indicatorsoorten anderzijds. Of aan deze voorwaarden wordt voldaan, wordt in de hieronder beschreven analyses bekeken.

3.2.1 Omgevingsvariabelen

De in het voorgaande ruwweg beschreven categorieën van monitoringsplots zijn nu nader te preciseren op basis van de databasegegevens voor alle omgevingsvariabelen. De gemiddelde waarden van omgevingsvariabelen voor de vier categorieën worden vermeld in tabel 6. Afgezien van de variabelen organische stof en lutum vertonen alle omgevingsvariabelen een afname van hoge terreinen naar lage terreinen. Het organisch stofgehalte en lutumfractie is in lage terreinen juist hoger. Bovendien is het verloop van de omgevingsvariabelen vrij gradueel, zonder duidelijke sprongen tussen de vier groepen.

Op basis van de karakterisering van deze terreincategorieën kan vervolgens de entomofauna worden geanalyseerd met betrekking tot de responsen op de respectievelijke waarden van de omgevingsvariabelen. Zoals eerder aangegeven kan hierbij worden gelet op kensoorten met een typisch voorkomen dat grotendeels samenvalt met een van deze categorieën, en indicatorsoorten met een graduele respons evenredig met de omgevingsvariabele.

Tabel 6. Karakterisering van milieucondities voor entomofaunagemeenschappen naar terreinhoogten (L, M, H) van Afferdensche en Deestsche Waarden (A) en Stiftsche Uiterwaarden (O) op basis van ordinatie langs assen 2 en 3, vooral met betrekking tot overstromingskarakteristieken.

Verklaring van de eenheden: Korrel <1000 als % minerale delen <1000 µm; Lutum in % droge stof; Kalk in % droge stof; Bedekking als % geprojecteerd oppervlak; Inundatievrij in dagen per jaar; Droogval als gemiddelde ontwikkelingstijd na inundatie in dagen; Vegetatiestructuur als hoogteverschil in cm.

Variabele	AH	AM	ALOH	OL
Inundatievrij	345	325	297	211
Droogval	165	139	116	47,1
Lutum	0,5	0,6	0,6	0,7
Vegetatiebedekking	53,0	22,1	18,1	10,4
Korrel <1000	99,4	99,2	98,4	97,6
Kalkgehalte	5,1	5,1	4,9	4,4
Vegetatiestructuur	27,1	13,8	16,7	5,9
Aantal waarnemingen	32	44	32	14

3.2.2 Kensoorten en indicatorsoorten

Van de in totaal 929 soorten geleedpotigen in de database blijken er 62 te zijn met een verspreiding die zeer sterk is gekoppeld aan één van de vier bovenbeschreven terreincategorieën. Hoewel de waarden van de omgevingsvariabelen geleidelijke overgangen vertegenwoordigen tussen deze vier categorieën, is het verassend te zien dat er een duidelijke tweedeling bestaat in kensoorten van deze categorieën (bijlage 2). Enerzijds is er een duidelijke groep soorten die specifiek voorkomt op 'hooggelegen plots' (ADW-Hoog), anderzijds is er een groep die specifiek gebonden is aan 'laaggelegen plots' (SU-Laag). In het middentraject blijken bijna geen specifieke soorten voor te komen. In faunistisch opzicht zijn deze tussencategorieën daarom minder relevant, althans binnen de onderzoekstermijn. Het is onduidelijk of deze milieutypen op langere termijn toch een niche kunnen bieden voor andere soorten. Ook is onduidelijk in hoeverre de omgevingskarakteristieken op termijn constant en werkelijk typerend zijn. Ten aanzien van de bodemgesteldheid mag worden verwacht dat deze zich als gevolg van afzetting van slib vooral op de laaggelegen plots nog zal ontwikkelen. Met inachtneming van deze onzekerheden kunnen de soortengroepen zoals aangegeven in bijlage 2 dus aangemerkt worden als kenmerkende soorten in de gemeenschappen van geleedpotigen in de fauna van de terreintypen uit tabellen 5 en 6.

Deze gemeenschappen kunnen daarnaast nog worden gekenmerkt door indicatorsoorten. Dergelijke soorten komen veelal over een veel breder traject van een bepaalde omgevingsvariabele voor, en vertonen een duidelijke toe- of afname langs de gradiënt. In verband met het grote aantal soorten hebben we ons beperkt tot de soorten die significant correleren met *zowel* overstromingsduur als droogvalperiode. Hiermee wordt tevens het aantal toevallig optredende correlaties beperkt. In de omgang met betrekking tot de overstromingsvariabelen zijn dan in principe vier verschillende strategieën in het voorkomen van de fauna denkbaar (tabel 7). Bij analyse van de responsen van soorten bleken echter in de praktijk eigenlijk alleen de

laatste drie strategieën herkenbaar (bijlage 3). Strategie 1 werd slechts bij *Tachypeza nubila* (Diptera) aangetroffen, zodat de aandacht vooral naar de overige groepen dient uit te gaan. Bij de significant op droogvalperiode en overstromingsvrije dagen reagerende soorten was vaak tevens sprake van een verband met de bodemgesteldheid in termen van organisch stofgehalte en lutum. Snel of vroeg optredende indicatoren van langdurig inunderende plots bleken altijd positief te correleren met organisch stof/lutum.

Tabel 7 Strategieën van indicatorsoorten op basis van voorkomen in relatie tot inundatie, weergegeven als tendensrichting van de respons op een overstromingsvariabele (d.w.z. het teken van de correlatiecoëfficiënt).

Groep	Overstromings-vrije dagen	Droogval-periode	Strategie
1.	+	+	soort verschijnt laat na droogvallen, des te meer naarmate de overstromingsduur korter is geweest
2.	+	-	soort verschijnt kort na overstroming, des te meer naarmate de overstromingsduur korter is geweest; soms een negatieve relatie met organisch stof/lutumgehalte van bodem
3.	-	+	soort verschijnt laat na droogvallen, maar des te minder naarmate de overstroming langer heeft geduurd; niet zelden een positieve relatie met organisch stof/lutumgehalte van bodem
4.	-	-	soort verschijnt kort na overstroming, maar des te minder naarmate de overstroming langer heeft geduurd; altijd een positieve relatie met organisch stof/lutumgehalte van bodem

Gemeenschappen

De kensoorten en indicatorsoorten kunnen gezamenlijk worden beschouwd als de kenmerkende entomofaunistische gemeenschappen voor het onderzoeksgebied op basis van inundatie. Hiertoe vallen indicatoren uit de groep met overstromingsstrategie 4 goed samen met de kensoorten van laaggelegen plots. In mindere mate kunnen ook de indicatoren uit de met groep overstromingsstrategie 3 hiertoe gerekend worden, vooral als later in het seizoen verschijnende elementen. Deze gemeenschap kan worden aangeduid als de *'bevergemeenschap'*. Het verband met de eerder beschreven karakterisering van het terrein ligt dus vooral bij het cluster 'OL', en in mindere mate ook 'ALOH'. Deze fauna heeft waarschijnlijk directe relatie met de zomerbedecotopen (cf. Rademakers & Wolfert 1994) zandstranden (zs2) en slikoevers (zs3) (Lammertsma *et al.* 2001).

Indicatoren met overstromingsstrategie 2 worden samengenomen met kensoorten van hooggelegen plots tot een kenmerkende gemeenschap voor kort inunderende, zandige terreinen. Vooral indicatoren onder de *Diptera* en enkele *Coleoptera* blijken hier tevens als kensoort te kunnen worden aangemerkt. Deze gemeenschap zullen we aanduiden met *'relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap'*. Er is een duidelijk verband met lokaties van het cluster 'AH'.

De enkele kensoorten die halverwege de inundatiegradiënt worden aangetroffen op de terreinclusters ADW-Midden en ADW-Laaag + SU-Hoog vormen onvoldoende aanleiding om een aparte gemeenschap te formeren. Er zijn ook geen indicatorsoorten die juist hier pieken, omdat de binnen deze ordinatie relevante milieuvariabelen op deze terreinclusters intermediaire waarden aannemen. Soms zijn kensoorten hier echter wel soorten die reageren op de dynamiek van inundatie, en een respons geven tussen de beide voornoemde gemeenschappen in. In geval van de spin *Gnathonarium dentatum* gaat het inderdaad om een obligaat hygrofiele soort, die tevens binding heeft met enige kruidlaag; een combinatie van behoeften die wellicht juist halverwege de hoogtegradiënt op locaties ADW-Midden het best worden vervuld (bijlage 2). Het is misschien ook een soort die zich dynamischer langs de hoogtegradiënt beweegt, met de jaarlijkse verschillen in inundatie mee. Dit soort verschijnselen zou echter nader moeten worden onderzocht (via gerichte analyse van tijdseries bijvoorbeeld) alvorens er goede en betekenisvolle gevolgtrekkingen aan te kunnen ontleen.

In onderstaande subparagrafen worden de uitkomsten voor de verschillende ordes van geleedpotigen uit het monitoringsprogramma verder tot op soortsniveau uitgewerkt. De specifieke responsen op omgevingsvariabelen zoals die in de respectievelijke ordinatiediagrammen worden weergegeven, kunnen dan telkens worden vergeleken met de vectoren in figuur 4.

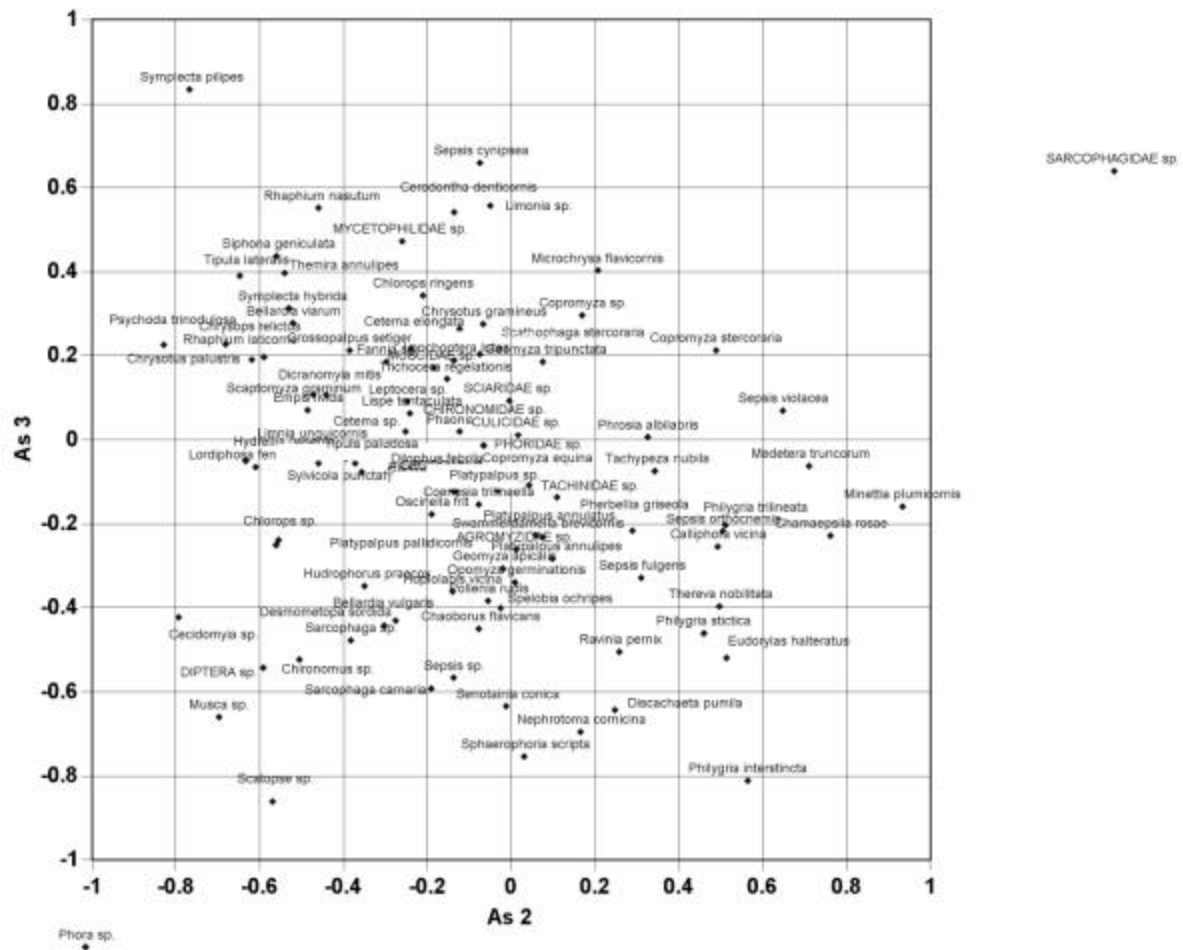
3.2.3 *Diptera*

Veruit de meeste *Diptera* die significant bleken te correleren met overstromingsvariabelen zijn habitat-generalisten en komen algemeen voor in Nederland. De meeste soorten hebben lange vliegtijden en kennen meerdere generaties per jaar, of komen zelfs jaarrond voor. Van soorten die kort na overstroming worden aangetroffen, kan worden aangenomen dat deze inundatie overleven of snelle kolonisten zijn. Van de soorten die geassocieerd zijn met lange droogvalperioden is de verwachting dat dit juist langzame kolonisten betreft. Over biotoopvoorkeuren en dispersiesnelheden van deze indicatoren is echter weinig bekend. Wel kan in globale zin de respons van soorten in relatie tot ordinatie-assen 2 en 3 (fig. 5) worden geduid.

Kensoorten

Het voorkomen van *Diptera* kensoorten van hooggelegen plots (*i.e.* de hoge plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden) kan samenhangen met de relatief dichte vegetatiebedekking en een relatief goed ontwikkeld bodemleven (regenwormen en emelten) waarop een aantal van deze soorten parasitair leeft. Deze *Diptera* zijn te karakteriseren als typische graslandfauna.

Daarentegen valt het voorkomen van *Psychoda trinodulosa* en *Limonia* soorten op laaggelegen plots (*i.e.* de lage plots in de Stiftsche Uiterwaarden) te verklaren uit de hogere bodemvochtigheid en grotere hoeveelheden organisch stof. Deze detritivore muggen zijn kenmerkend voor vochtige plaatsen.



Figuur 5. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met de respons van vliegen en muggen. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

Indicatorsoorten

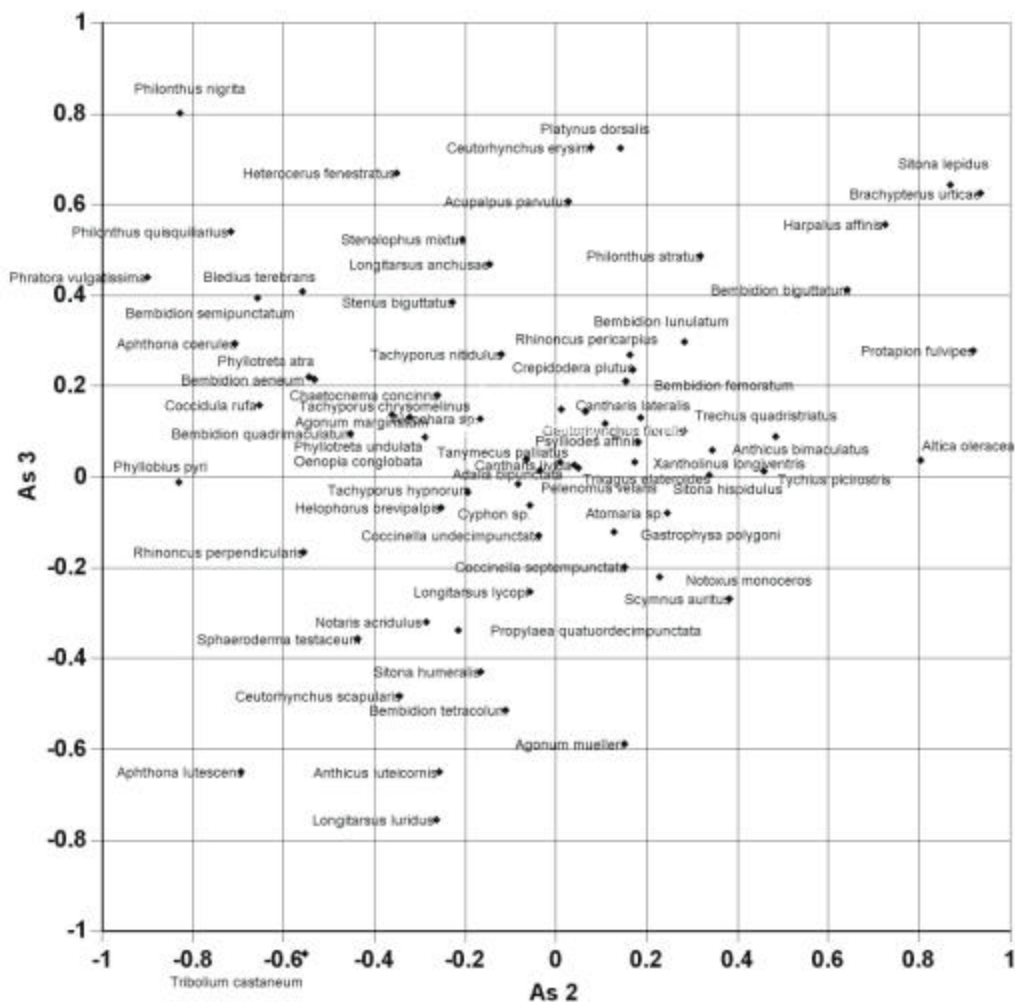
Soorten die samen blijken te gaan met lange inundatieperioden, zoals *Tipula lateralis* en *Themira annulipes*, zijn algemeen op vochtige plaatsen in Nederland. Uit de CCA komen zij naar voren aan de natte kant van het ordinatiediagram. *Empis livida* kwam naar voren als een indicatorsoort uit overstromingsstrategie Groep 4 (bijlage 3). Het is een algemene vlieg die vooral in moerassen en op vochtige plaatsen voorkomt. De soort wordt weinig in droge terreinen aangetroffen, en foerageert bij voorkeur op distels (Van der Goot 1989). De *Symplecta* soorten hebben larven die vooral in moerassen, aan de oevers van rivieren en in waterverzadigde grond voorkomen (Brindle 1967). *Dolichopodidae* zoals *Rhaphium* spp. en *Hydrophorus* spp. zijn typische oeversoorten (Meuffels 1978) die snel na langdurige overstromingen opduiken. Van *Dolichopodidae* is uit eerder onderzoek in duinhabitat bekend dat ze goede indicatoren zijn voor nat-droog gradiënten (Pollet & Grootaert 1996): de soortverscheidenheid en abundantie van deze metaalkleurige vliegen neemt toe van droog naar nat.

Tot de soorten die laat na een overstromingsperiode opduiken en een afkeur hebben van lange inundatieperioden (overstromingsstrategie Groep 3) behoren *Chrysotus gramineus* en *Sepsis cynipsea*. Dit zijn dominante graslandsoorten (Rief 1996, Van der Goot 1986).

Opomyza germinationis is een vlieg van de in Nederland en België soortenarme familie *Opomyzidae*, waarvan de larven in stengels van grassen leven. Het is ook weer een dominante soort van grasland, maar deze vertoonde overstromingsstrategie 2 en werd doorgaans aan een wat drogere kant van het spectrum gevonden.

3.2.4 Coleoptera

Bij de multivariate analyse komt langs assen 2 en 3 een duidelijke scheiding van kevers tot uitdrukking (fig. 6), die overeenstemt met de habitatvoorkeuren van de soorten, voor zover bekend.



Figuur 6. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met de respons van kevers. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

Kensoorten

Aan de natte bovenzijde van het diagram vinden we uitsluitend hygrofiele soorten die op een of andere manier van nattigheid houden. *Philonthus nigrita* (Staphylinidae-kortschildkevers) leeft in de nabijheid van *Sphagnum*, mos en detritus en is een soort die vrijwel uitsluitend langs rivieren voorkomt, altijd in de nabijheid van water. Ook *Philonthus quisquiliarius* (id.) is een typische soort van vochtige oevers. Bij de bladhaantjes (*Chrysomelidae*) vinden we soorten die uitsluitend voorkomen op planten die in de buurt van water voorkomen, zoals *Phratora vulgatissima* (op *Salix*) en *Aphthona coerulea* (oligofaag op *Iris*). *Bembidion semipunctatum* (Carabidae, loopkevers) is een kenmerkende soort van natuurlijke oevers van grote rivieren.

Enkele andere opvallende soorten uit het ordinatiediagram, die alle voorkomen op natte bodems (maar niet als kensoort na CCA significant werden herkend; bijlage 2) zijn: *Heterocerus fenestratus* (Heteroceridae, slibkevers), leeft in zelfgegraven gangen in natte klei en slib nabij oevers; *Bledius terebrans* (Staphylinidae, kortschildkevers), een psammofiele² algeneter van zandige oevers. Ook de loopkever *Stenolophus mixtus* is een soort van natte oevers, veelal met een rijkere vegetatie (met name *Carex*).

Aan de droge onderzijde van het diagram vinden we duidelijk xerofiele soorten. Het zijn soorten van akkers en velden (*Agonum muelleri*, een loopkever), droog fijn zand (*Anthicus luteicornis*, een mierkever), akkers en hagen (*Bembidion tetracolum*, een loopkever), droge grazige terreinen (*Notoxus monoceros*, een mierkever, met de meest sterke respons), droge weiden met *Plantago* (*Longitarsus luridus*, een haantje). Maar hoewel deze soorten in het ordinatiediagram duidelijk positie innemen, werden ze niet alle als kensoorten herkend (bijlage 2). Dat hangt samen met de significantie van de respons ($P > 0,05$).

Indicatorsoorten

Van de vier onderscheiden strategieën in omgang met inundatie (tabel 7) blijken er drie onder de *Coleoptera* herkend te kunnen worden (bijlage 3). Soorten met overstromingsstrategie 2 komen vrijwel meteen na droogvallen op, maar houden wel van wat droogte (correleren negatief met 'Droogvalperiode' en positief met 'Overstromingsvrije dagen'). Het zijn soorten die snel kunnen migreren, uitstekend kunnen vliegen en, op één soort na, leven op planten of detritus.

Soorten met overstromingsstrategie 3 komen relatief laat na droogvallen pas voor, maar houden wel van wat nattigheid (correleren positief met 'Droogvalperiode' en negatief met 'Overstromingsvrije dagen'). Deze soorten leven op of in de grond (carnivoren), òf zijn gebonden aan planten. Ze kunnen over het algemeen goed vliegen.

Soorten met overstromingsstrategie 4 komen vrijwel meteen na droogvallen en houden van nattigheid (correleren negatief met zowel 'Droogvalperiode' als 'Overstromingsvrije dagen'). De groep indicatoren bevat slechts vier kevers met een significante respons, waaronder *Agonum marginatum*, een soort van slootkanten en

² Levend tussen zand- of grindkorrels.

natte weiden. De andere drie zijn bladluiseter, planteneter en carnivoor/detritivoor, dus een trofisch heterogene groep.

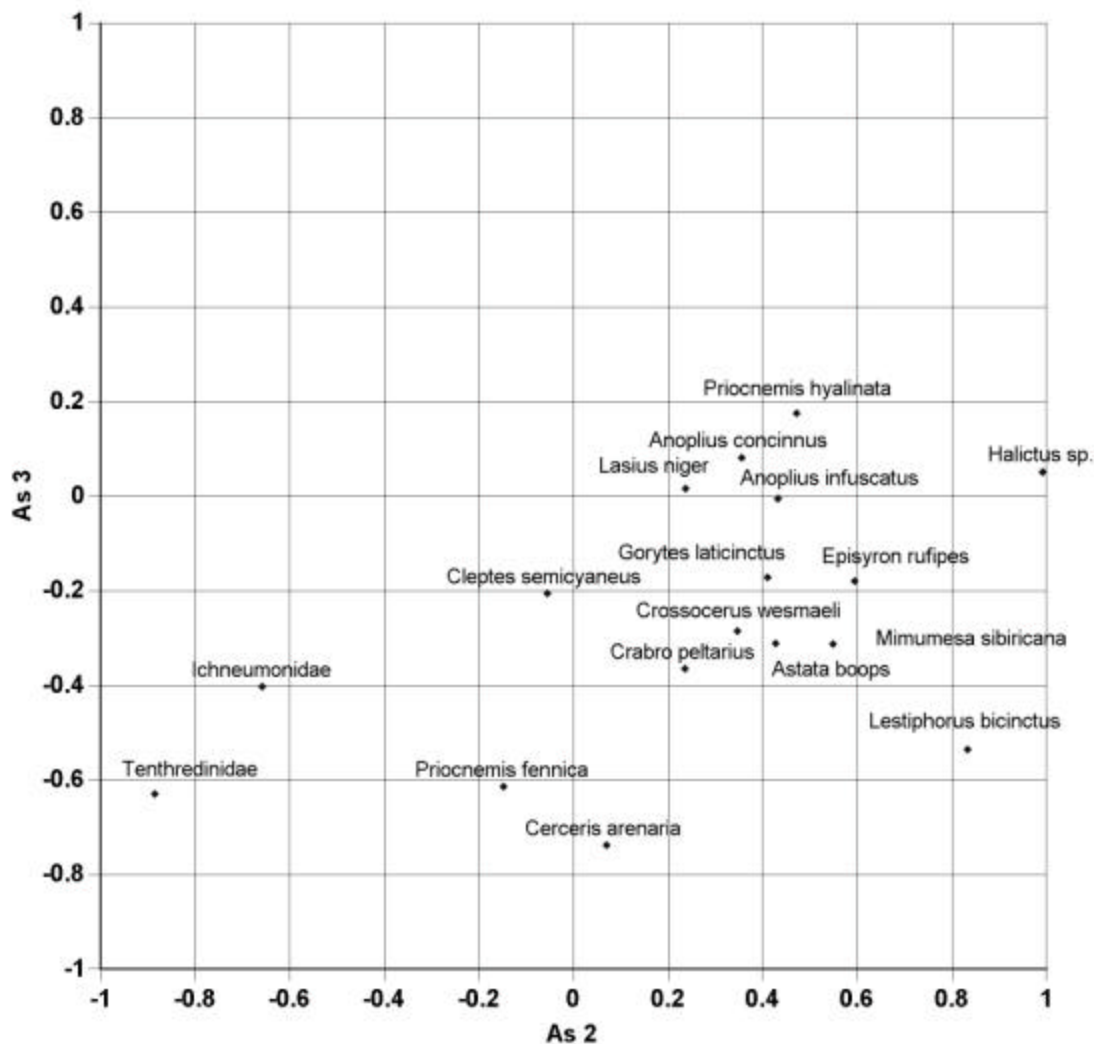
Binnen de snel na droogvallen verschijnende soorten wordt een groot deel van de bovengenoemde hygrofiele soorten weer teruggevonden; deze kevers worden linksboven in het ordinatiediagram weergegeven: *Philonthus nigrita*, *Ph. quisquiliarius* (*Staphylinidae*, kortschildkevers), *Heterocerus fenestratus* (*Heteroceridae*, slibkevers), *Bledius terebrans* (*Staphylinidae*, kortschildkevers) en *Bembidion semipunctatum* (*Carabidae*, loopkevers). Deze soorten bevinden zich tijdens hun actieve periode altijd in de directe nabijheid van het open water.

Laat na het droogvallen verschijnen de fytofage soorten en de gematigd xerofiele soorten. Enkele voorbeelden van aan planten gebonden soorten zijn: *Brachypterus urticae* (*Nitidulidae*), een algemeen voorkomende soort van *Urtica* (brandnetel), *Protopion fulvipes* (*Curculionidae*, snuitkevers), algemeen voorkomend op *Trifolium* (klavers) en *Altica oleracea* (*Chrysomelidae*, bladhaantjes) algemeen voorkomend op *Oenotheraceae* (teunisbloemen), *Rumex* (zuring) en *Polygonum* (waarschijnlijk varkensgras). Een gematigd xerofiele soort is *Harpalus affinis* (*Carabidae*, loopkevers) één van de meest algemeen in Nederland voorkomende zaadetende loopkevers.

De tweede groep van merendeels inundatiegevoelige soorten bevat dus veel wat algemenere soorten. Dit in tegenstelling tot de groep van inundatieverdragende soorten, waaronder relatief meer bijzondere soorten werden aangetroffen. Op de lagere plots komen soorten voor die alert reageren op het water, en na overstroming het gebied snel herbevolken via rekolonisatie (goede vliegers) of snelle emergentie (aangepaste overlevingsstrategie).

3.2.5 Hymenoptera, Aculeata

De belangrijkste vertegenwoordigers van de Orde *Hymenoptera* in ontkleide gebieden behoren tot twee families: *Pompilidae* (spinnedoders) en *Sphecidae* (graafwespen). Beide groepen blijken gevoelig voor de inundatie. Spinnedoders zijn duidelijk gevoelig voor langdurige inundatie. Wespen van deze familie komen voornamelijk voor op plaatsen die al vroeg in het seizoen droog vallen of in het geheel niet onderstromen (fig. 7). Na inundatie is een relatief lange periode van droogte noodzakelijk voor de ontwikkeling van ei tot imago in een warme, incuberende bodem.



Figuur 7. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met de respons van Hymenoptera.

Kensoorten

Hymenoptera stellen als groep vrijwel uniforme, specifieke habitatkwaliteitseisen ten aanzien van beschutte, warme en droge plaatsen in zand, löss en steenbodems (Wolf 1972). Binnen deze orde is dus geen grote diversiteit in typen van kensoorten te verwachten. Vier soorten spinnedoders (*Priocnemis hyalinata*, *Episyrus rufipes*, *Anoplius infuscatus* en *Anoplius concinnus*) verschijnen geclusterd in het ordinatiediagram, *Anoplius infuscatus* viel als enige van deze soorten significant aan te merken als kensoort (bijlage 2).

Een uitzondering op deze typische *Pompilidae*-clustering in het diagram vormt *Priocnemis fennica* met een voorkeur voor een vochtiger habitat. Dit is ook bekend uit de literatuur (Lefeber & Van Ooien 1988).

Voor de graafwespen *Astata boops*, *Crossocerus wesmaeli*, *Crabro peltarius*, *Mimusesa sibiricana* en *Gorytes laticinctus* valt een gelijksoortige clustering te constateren. Ook voor deze groep geldt een gevoeligheid voor inundatieduur en een positieve respons

op droogvalperiode. Deze soorten uit de familie *Sphedidae* hebben een sterke voorkeur voor zonnige, lichte zandige bodems (Blösch 2000). De eerste drie vielen aan te merken als kensoort.

Cerceris arenaria blijkt een afwijkende respons te vertonen, die wellicht samenhangt met wat meer vegetatiebedekking.

Indicatorsoorten

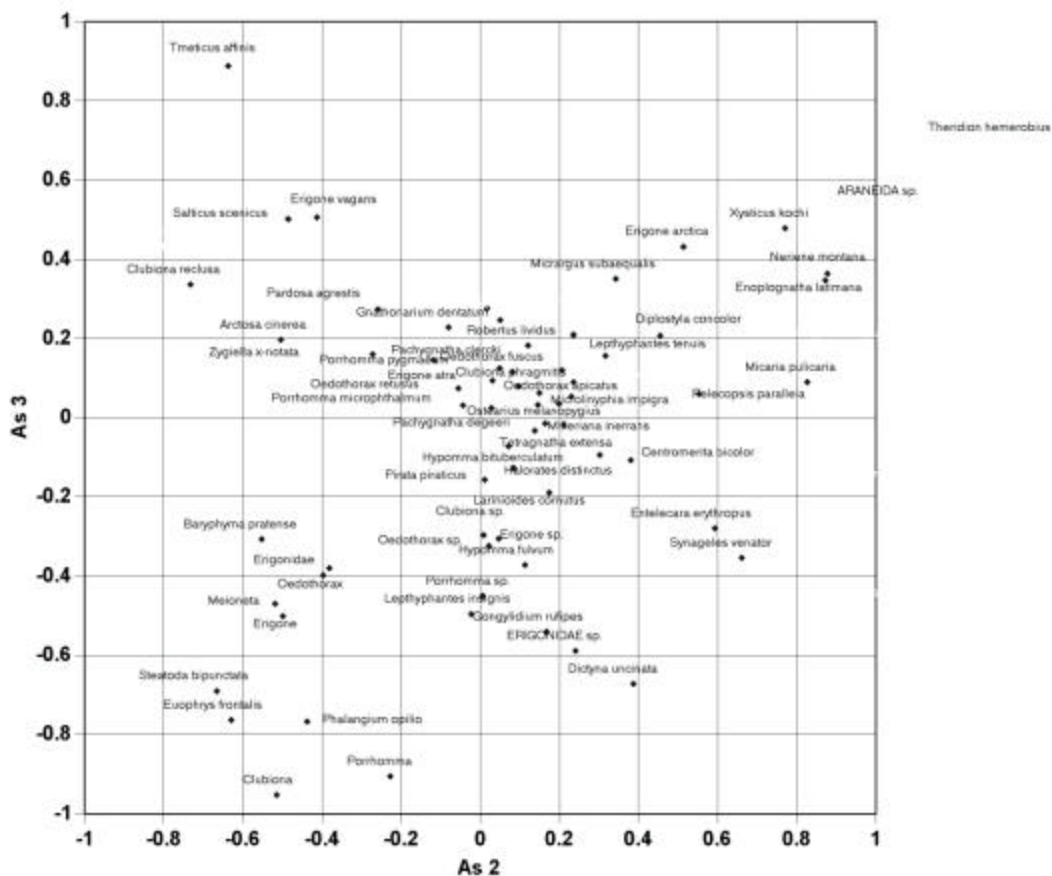
De goudwesp *Cleptes semicyaneus* (*Chrysididae*) kon als enige vertegenwoordiger van de *Hymenoptera* worden aangemerkt als een indicatorsoort. De soort viel te plaatsen onder overstromingsstrategie 3, samenhangend met een laat optreden na droogvallen en toch voorkeur voor relatief korte inundatievrije perioden. In het ordinatiediagram valt *C. semicyaneus* op met een van andere soorten afwijkende plaatsing door geringe relatie met overstromingsvariabelen. De soort parasiteert op bladwespen (*Tenthredinidae*), die juist in dichter begroeide plaatsen worden aangetroffen (zie ook §3.3.3).

3.2.6 Araneida

Het grote aantal aangetroffen soorten spinnen en hooiwagens reageert op pluriforme wijze op de omgevingsvariabelen. De respons op inundatie geeft een behoorlijke eerste schifting (fig. 8), maar het lijkt er op dat voor een kwart van de soorten andere factoren zoals vegetatiestructuur en bedekking een rol hebben gespeeld bij de verdeling in het veld.

Kensoorten

Er zijn drie spinnen als kensoort te onderscheiden binnen de groep met overstromingsstrategie 1, bestaande uit soorten die geconcentreerd voorkwamen in het cluster van hooggelegen plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden (bijlage 2). Deze soorten hebben een behoorlijk diverse achtergrond. De zeer algemene *Tetragnatha extensa* is bij uitstek karakteristiek voor hoogopgaande grasvegetaties van zeer nat tot matig vochtig. Dergelijke vegetaties stellen vanwege de beweeglijkheid hoge eisen aan de flexibiliteit en kracht van het web. Deze soort is hier misschien wel kampioen in. Na storm zijn niet zelden alle wielwebben volledig kapot, behalve die van veel *Tetragnatha*'s. *Dictyna uncinata* vormt een ander uiterste: evenals andere kaardespinnen zijn ze volledig aangewezen op starre structuren om het web aan te bevestigen. Bij *D. uncinata* is dit doorgaans struikgewas, in mindere mate starre hoge kruidvegetatie; breed geadapteerd wat vocht betreft. *Synageles venator* is een warmteminnende soort, die graag omhoog klimt, met in Nederland een optimum in helmpollen in de duinen. In zuidelijker landen is het vaak gewoon een huisspin op de muur naast andere springspinnen als *Salticus scenicus* en *Euophrys lanigera*.



Figuur 8. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met de respons van spinnen en hooiwagens. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

De kensoorten met overstromingsstrategie 2, uit de middenplots van de Afferdensche en Deestsche Waarden, betreffen twee spinnen die verrassenderwijs bij elkaar in een groep terecht zijn gekomen. *Milleriana inermis* is een soort van akkers en andere verstoorde plaatsen met gering vegetatiedek, niet noodzakelijk nat, vaak eerder nogal droog. *Gnathorarium dentatum* is obligaat hygroofiel en gesteld op enige kruidlaag, met als begeleidende soorten vrijwel steeds *Pachygnatha clercki*, *Bathypantes gracilis* en *Pirata piraticus* en andere vochtminnende soorten.

Er zijn geen spinnen als kensoort aan te merken met overstromingsstrategie 3, laaggelegen plots van de Afferdensche en Deestsche Waarden en de hooggelegen plots van de Stiftsche Uiterwaarden.

Kensoorten met overstromingsstrategie 4, uit de laaggelegen plots van de Stiftsche Uiterwaarden betreffen twee spinnen met een sterk optimum langs rivieren. Met name *Tmeticus affinis* is een soort van de rivierdelta die bijv. in de Biesbosch redelijk algemeen is. *Erigone vagans* en *Tmeticus affinis* zijn beide lokale soorten. *Tmeticus affinis* met een noordelijker areaal van IJsland tot Siberië, *Erigone vagans* ook meer zuidelijk, maar met bijvoorbeeld een zeer beperkt NW-areaal in Duitsland (<http://www.araneae.unibe.ch>). Vooral *Tmeticus affinis* houdt van een kruidlaag en is nogal eens in rietkragen te vinden.

Salticus scenicus werd in het ordinatiediagram dicht bij *Erigone vagans* aangetroffen. Het is echter een soort van zonnige muurtjes en schuttingen. De soort lijkt misplaatst aan de natte kant van het CCA-diagram.

De tak rechtsboven is wel duidelijk: het gaat hier om bewoners van hoge kruid- en struikvegetaties. Andere bewoners van dit biotoop, zoals *Dictyna uncinata* en *Gongylum rufipes*, staan hier dan weer opmerkelijk ver van verwijderd.

Indicatorsoorten

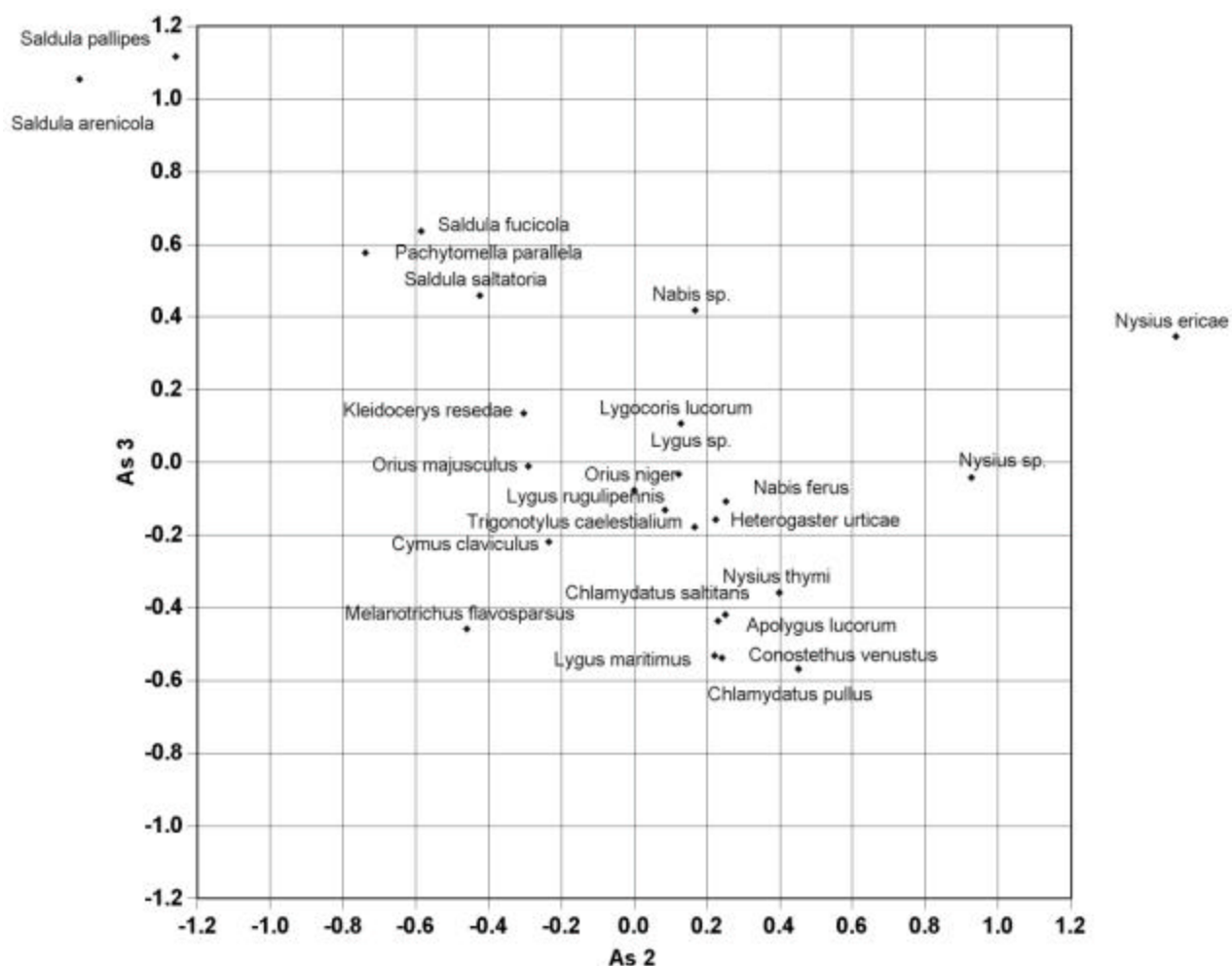
Er zijn veel spinnen die een significante relatie hebben met beide overstromingsvariabelen (bijlage 3), vooral soorten met strategieën 2 en 3 (cf. tabel 7). Voor wat betreft de respons op 'Droogvalperiode' blijken de meeste resultaten in overeenstemming met de verwachtingen. Voor *Pachygnatha clercki* werd een negatieve relatie verwacht, en in mindere mate ook voor *Erigone arctica* en *E. longipalpis*. Voor wat betreft de relatie met 'Inundatievrije periode' lijkt vooral de positieve respons van *Pirata piraticus* niet in overeenstemming met het feit dat deze soort altijd de waterrand volgt (meer dan bijvoorbeeld *Pardosa amentata* die wel met een negatieve respons uit de database naar voren is gekomen).

3.2.7 Heteroptera

De meeste soorten *Heteroptera* lijken vooral te reageren op de duur van inundatie en op de droogvalperiode na inundatie; soorten reageren doorgaans positief op de lengte van de droogvalperiode en overstromingsvrije periode (fig. 9). Dit betreft voornamelijk algemene graslandsoorten, zoals het geslacht *Nysius*. In het ordinatiediagram nemen deze een aparte plaats in op as 2. Maar er waren ook andere biotoopvoorkeuren herkenbaar onder de aangetroffen soorten.

Kensoorten

De meest sterke kensoorten van hooggelegen plots blijken *Nysius thymi*/*Nysius* sp. en *Chlamydatus pullus* (bijlage 2). Dit zijn soorten van drogere, zandige terreinen met spaarzame begroeiing. *Chlamydatus pullus* leeft tussen lage planten op droge plaatsen met kale plekken, vaak op *Papilionaceae* zoals *Medicago lupulina* en *Trifolium repens*. De soort overwintert als ei, en heeft twee generaties per jaar, waarvan de adulten van mei tot juli (eerste generatie) en van eind juli tot eind september (tweede generatie) verschijnen. Adulten vliegen en hebben dus een goed verbreidingsvermogen. *Apolygus lucorum* komt ook uit de analyse naar voren, en blijkt ook een kensoort met sterke voorkeur voor hooggelegen plots. Deze leeft monofaag op *Artemisia vulgaris*, overwintert als ei (eieren worden in dichte rijen afgezet in de stengels van de waardplant), heeft één generatie per jaar, en adulten verschijnen van juli tot in oktober/november. Adulten vliegen en hebben daarmee goede capaciteit voor verbreiding en koloniseren. Het is een 'ruderaal soort'.



Figuur 9. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 3 met de respons van wantsen.

De bodemgesteldheid in termen van organisch stof en lutumgehalte en de grof zandfractie lijkt voor een kleiner aantal soorten een belangrijke omgevingsfactor (fig. 9). Het gaat hier om vier soorten van het geslacht *Saldula* en *Pachytomella parallela*. Dit zijn tevens kensoorten van laaggelegen plots (bijlage 2). Deze vier saldiden, *S. arenicola*, *S. pallipes*, *S. saltatoria* en *S. fucicola* zijn polyfage predatoren en leven op kale, vochtige terreinen zoals oevers. Voor deze soorten is het niet direct de bodemgesteld die aantrekkingskracht uitoefent, maar de aanwezigheid van prooien langs de oeverzone. Ze overwinteren als adult.

Indicatorsoorten

Uit de CCA resulteren representanten voor alle overstromingsstrategieën, behalve die van Groep 1. De meeste indicatorsoorten behoren tot de groep met overstromingsstrategie 3 (bijlage 3).

Cymus clavicularius komt voor op spaarzaam begroeide, vochtige bodems op en onder kleine *Juncaceae* plantjes. De soort overwintert als adult, heeft één generatie per jaar, en zet de eieren af in mei-juni in bloemhoofdjes van de waardplant.

Lygus rugulipennis is een polyfage soort van ruderaal vegetaties. Hij overwintert als adult, heeft twee generaties per jaar (een kortlevende zomergeneratie en een herfstgeneratie, die overwintert), de eiafzetting vindt plaats in mei en in de zomer in delen van de waardplanten (bloemknoppen, stengels). Adulten vliegen frequent, vooral in de herfst.

Melanotrichus flavosparsus kan worden aangetroffen op *Chenopodiaceae*. De soort overwintert in het ei-stadium, heeft twee generaties per jaar en nieuwe adulten verschijnen vanaf half juni en vanaf eind augustus. De eieren worden in losse rijen afgezet in de stengels van de waardplanten. Adulten vliegen.

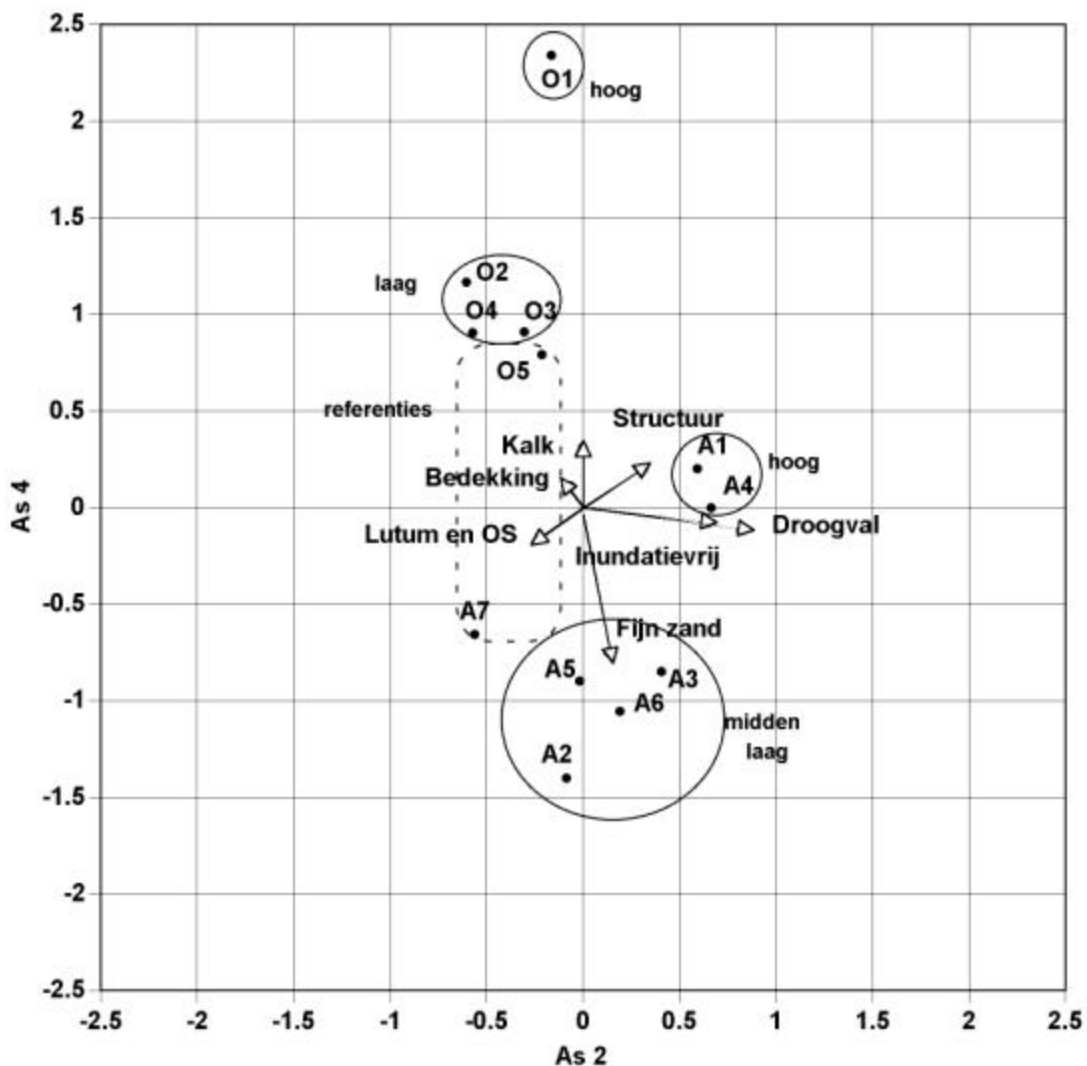
Orius niger is een polyfage predator, die leeft van o.a. tripsen en spintmijten in lage, open vegetaties. De soort overwintert als adult en heeft twee generaties per jaar. Adulten vliegen.

Apolygus lucorum werd al eerder als kensoort aangemerkt voor de hooggelegen terreinen van de Afferdensche en Deestsche Waarden.

Onder de soorten met overstromingsstrategie 2 werd voor de wantsen alleen *Lygocoris lucorum* als indicatorsoort verkregen (bijlage 3). De soortnaam *L. lucorum* is synoniem aan *Apolygus lucorum*, en het is dus vreemd dat eenzelfde soort meerdere strategieën aan de dag zou kunnen leggen, bovendien enigszins tegengesteld aan elkaar. Een verklaring hiervoor kan liggen in het feit dat de waardplant van *L. lucorum* vooral voorkomt op hoger gelegen plekken, waar de wants zich ter plekke voortplant maar pas in juli adult wordt. Bij de in het voorjaar direct na inundatie gevangen exemplaren kan het vooral gaan om dieren die zich elders ontwikkeld hebben en zich al vliegend verspreiden naar vacante plekken waar de adulten tijdelijk zijn verdwenen door inundatie. Een andere verklaring kan liggen in het feit dat de naamgeving in de loop van het onderzoek is veranderd, en dat vanwege de uiteenlopende karakteristieken van inundatie in de verschillende jaren de beide synoniemen zich door de relatief vaste seizoenaliteit in ontwikkeling alleen maar schijnbaar van elkaar zouden hebben onderscheiden in overstromingsstrategie.

3.3 Bodemtextuur en vegetatiestructuur

Na de primaire effecten van uiterwaardverlaging en de secundaire effecten van inundatie, waarin steeds bodemgesteldheid in termen van klei en organisch stof mede een rol speelde, komen op het derde plan opnieuw edafische factoren naar voren in combinatie met structuurkenmerken van de vegetatie. Zoals in tabel 3 aangegeven en in het ordinatiediagram met assen 2 en 4 geïllustreerd wordt (fig. 10), blijken onderzoekslocaties vooral gescheiden te worden op basis van omgevingsvariabelen zand en bedekking.



Figuur 10. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met centroiden van de terreindelen en vectortpijlen voor de voornaamste milieufactoren.

Legenda: A1 en A4, ADW-Hoog; A3 en A6, ADW-Midden; A2 en A5, ADW-Laag; A7, ADW-referenties; O1 en O3, SU-Hoog; O2 en O4, SU-Laag; O5, SU-referenties.

De groepering van de monsterclusters langs as 2 en as 4 is weergegeven in figuur 10. Uit de ligging van de groepen in het diagram blijkt dat de Stiftsche Uiterwaarden en Afferdensch en Deestse Waarden sterk van elkaar verschillen in aanwezigheid van zand en vegetatiebedekking, terwijl binnen beide uiterwaarden de verschillen in zandfractie en bedekking leiden tot een scheiding tussen hoge delen ten opzichte van de middelste en lage delen. Ten opzichte van assen 2 en 3 is nu op grond van de ordinatie van de groepen wel onderscheid te maken tussen Ophemert 1 (hoog), locaties achter de zomerkade in de Stiftsche Uiterwaarden, en Ophemert 3 (hoog), locaties die buiten de zomerkade liggen.

Zand

Zowel in de Afferdensch en Deestse Waarden als in de Stiftsche Uiterwaarden blijkt dat lage locaties minder zandig zijn dan hoge locaties (een hoge score op

‘Korrel <1000’, ‘fijn zand’, betekent weinig grof zand). Dit lijkt een gevolg te zijn van nieuwe afzetting van slib, alhoewel volgens het RIZA nauwelijks sprake is van sedimentatie (mond. meded. A.J. Remmelzwaal) en berusten de verschillen op kleine variaties in lokale bodemgesteldheid. De scheiding van beide uiterwaarden lijkt eveneens te berusten op een verschil in textuur. De bodem in de Afferdensche en Deestsche Waarden bestaat voor meer dan 99% uit fracties kleiner dan 1000 µm, terwijl in de Stiftsche Uiterwaarden een fractie grof zand aanwezig is (tabel 8).

Bedekking

De uiterwaarden in de Stiftsche Uiterwaarden zijn een groeiseizoen eerder ontkleed dan in de Afferdensche en Deestsche Waarden. Hierdoor heeft de vegetatie in Ophemert een jaar ‘voorsprong’. Dit verklaart de dichtere bedekking in de Stiftsche Uiterwaarden. Ook verschillen in begrazingsdruk kunnen hierbij hebben meegespeeld. Verder blijkt dat de bedekkingsgraad van de begroeiing op de middelste en lage plots lager is dan op de hoge, wat kan worden verklaard met langduriger en frequentere inundatie.

De betekenis van deze clustering van locaties voor inrichting en beheer hangt af van de relatie van deze indeling met een duidelijke karakterisering van omgevingsvariabelen enerzijds, en de aanwezigheid van goede indicatorsoorten anderzijds. Of aan deze voorwaarden wordt voldaan, wordt in onderstaande analyses bekeken. Daarbij zijn de referentielocaties buiten beschouwing gelaten.

Tabel 8 Karakterisering van milieucondities (CCA-variabelen) voor entomofaunagemeenschappen naar terreinhoogten (L, M, H) van Afferdensche en Deestsche Waarden (A) en Stiftsche Uiterwaarden (O), en binnen- (1) en buitenkaadse (3) ligging op basis van een ordinatie langs assen 2 en 4, vooral in relatie tot vegetatiestructuur en bodemtextuur.

Verklaring van de eenheden: Korrel <1000, Lutum, Kalk en Bedekking in % (droge stof), Inundatievrij en Droogval in dagen, Structuur in cm.

Variabele	AH	AM	AL	O1H	O3H	OL
Korrel <1000	99,4	99,2	99,3	96,0	98,5	97,6
Lutum	0,53	0,58	0,55	0,67	0,50	0,73
Kalk	5,1	5,1	4,7	7,0	3,7	4,4
Bedekking	53,0	22,1	20,0	18,4	12,6	10,4
Inundatievrij	165	139	135	114	62,3	47,1
Droogval	345	325	297	300	296	211
Structuur	27,1	13,8	16,6	28,4	5,3	5,9
<i>Aantal waarnemingen</i>	32	32	26	9	9	14

3.3.1 Omgevingsvariabelen

Op basis van de geclusterde soorten, omcirkeld in het ordinatiediagram (fig 10), kan een gemiddelde karakteristiek gegeven worden van het plaatselijk milieu op de verschillende plots. De plots zijn daarbij al samengenomen tot deelgebieden. Het lijkt nu zinvol om de laaggelegen plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden niet te onderscheiden van de plots midden op de raaien (laagste groep op as 4), hoewel deze

op grond van inundatiekarakteristieken wèl verschillend bleken (§3.2). De gemiddelde waarden van de belangrijkste omgevingsvariabelen in de aldus verkregen vier monsterclusters worden weergegeven in tabel 8. Hoewel in sommige gevallen hoogteklassen worden samengevoegd bij ordinatie op as 4 (clusters A2,A5-A3,A6 en O3-O2,O4), wordt in de tabel dan toch onderscheid gemaakt naar terreinhoogte, zodat met name de verschillen in overstromingsfrequentie inzichtelijk blijven en a.h.w. een marge aangeven. In afwijking van de eerdere indeling blijken de voorheen geclusterde plots van ADW-Laag en SU-Hoog nu gescheiden te worden op uiterwaard en in de Stiftsche Uiterwaarden op ligging binnen of buiten de zomerkade. De overige clusters komen overeen met de eerdere indeling.

Afgezien van organische stof en lutum vertonen alle omgevingsvariabelen een afname van hoge terreintypen naar lagere, althans binnen de Afferdensche en Deestsche Waarden. Binnen de Stiftsche Uiterwaarden zijn de tendensen afhankelijk van de ligging ten opzichte van de zomerkade. Bovendien is binnen de Stiftsche Uiterwaarden het verloop van de omgevingsvariabelen minder gradueel, waardoor de verkregen clusters in terreinhoogten niet langer vloeiend in elkaar over gaan.

3.3.2 Kensoorten en indicatorsoorten

Van de in totaal 929 soorten in de database blijken er 51 een verspreiding te hebben die zeer sterk is gekoppeld aan één van de vier bovenbeschreven terreincategorieën. Hoewel de omgevingsvariabelen niet altijd geleidelijk tussen deze categorieën veranderen, is het wat verassend te zien dat er een duidelijke vierdeling bestaat in kensoorten (bijlage 4):

- ADW-Laag en Midden;
- ADW-Hoog;
- SU-Laag en Hoog buiten de zomerkade;
- SU-Hoog achter de zomerkade.

De hoogste positie op as 4 wordt ingenomen door soorten van de hooggelegen binnenkaadse plots in de Stiftsche Uiterwaarden; de laagste positie is voor soorten van lage en middenplots in de Afferdensche en Deestsche Waarden. Er is opnieuw een duidelijke (soortenrijke) groep kensoorten die specifiek voorkomt op hooggelegen plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden. Verder is er nog een groep die specifiek gebonden is aan laaggelegen plots en de buitenkaads gelegen hoge plots in de Stiftsche Uiterwaarden.

De indicatorsoorten zijn veelal soorten die over een breed traject van omgevingsvariabelen voorkomen en een duidelijke toe- of afname vertonen langs de gradiënt. De indicatoren zijn in twee groepen te ordenen met betrekking tot de langs as 4 belangrijkste (zie tabel 3) twee variabelen 'Korrel <1000' en 'Bedekking' (tabel 9). De soortenlijst van deze indicatoren is als bijlage opgenomen (bijlage 5).

Tabel 9. Strategieën in voorkomen van indicatorsoorten met betrekking tot bodemdeeltjes kleiner dan 1000 μm en vegetatiebedekking, weergegeven als tendensrichting van de respons op de omgevingsvariabele (d.w.z. het teken van de correlatiecoëfficiënt).

	Bedekking	Fractie <1000 μ	Strategie
1	+	-	soort heeft positieve relatie met relatief dichte vegetatiebedekking en grof zandige bodem
2	-	+	Soort heeft een positieve relatie met kale grond en fijne bodemtextuur

Gemeenschappen

De kensoorten en indicatorsoorten kunnen gezamenlijk worden beschouwd als de kenmerkende entomofaunistische gemeenschappen op basis van bodemtextuur en vegetatiebedekking. Echter, anders dan voor inundatie vallen kensoorten en indicatorsoorten hier minder gemakkelijk *samen* te voegen tot typerende gemeenschappen. Indicatorsoorten met textuur/structuurstrategie 1 mogen worden verwacht te zijn gerelateerd aan de hooggelegen zandige en relatief dicht begroeide plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden, maar blijken na CCA regelmatig ook als kensoort voor hooggelegen plots in de Stiftsche Uiterwaarden (O1 en O3) te worden aangemerkt. De factoren die langs as 4 van betekenis zijn, zijn minder krachtig (verklarend) dan die langs as 3.

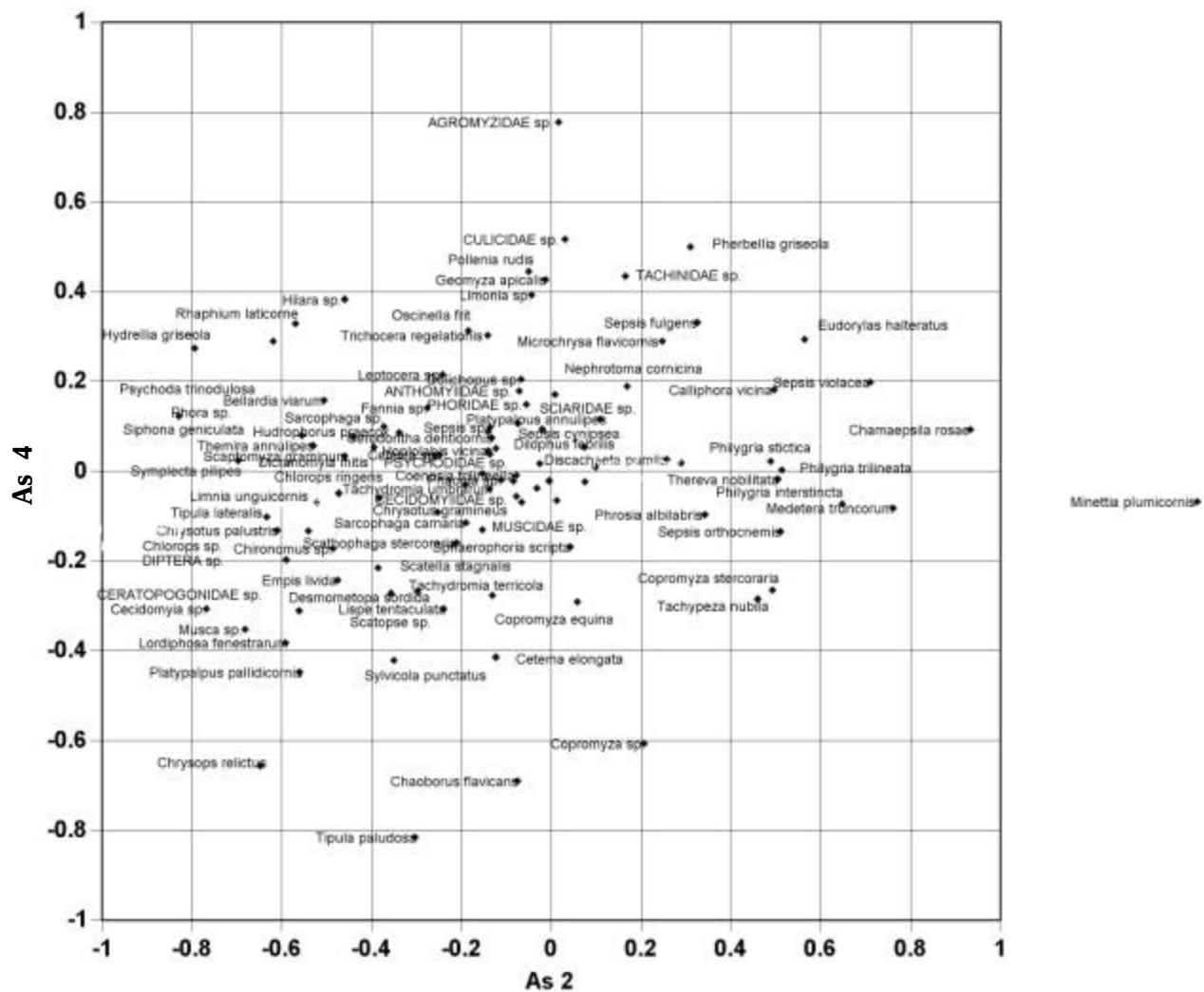
De meest gedetailleerde informatie over bovengenoemde trends volgt uit de analyse van de entomofauna op soortsniveau. In de volgende subparagrafen worden de uitkomsten voor de verschillende ordes van geleedpotigen uit het monitoringsprogramma verder tot op soortsniveau uitgewerkt. De specifieke responsen op omgevingsvariabelen zoals die in de respectievelijke ordinatiediagrammen worden weergegeven, kunnen dan telkens worden vergeleken met de vectoren in figuur 10.

3.3.3 Diptera

De respons van vliegen en muggen op omgevingsvariabelen 'Fijn zand' en 'Bedekking' wordt geïllustreerd in fig. 11.

Kensoorten

De uit de CCA voortgekomen karakteristieke soorten met expliciete voorkeur voor relatief droge, zandige omstandigheden (*cf.* hooggelegen plots A1 en A4 in de Afferdensche en Deestsche Waarden, fig. 10, bijlage 4) zijn typische soorten van vochtig tot droog grasland. In de Stiftsche Uiterwaarden zijn de karakteristieke soorten voor de hoge raaien soorten van vochtig grasland en oevers. De karakteristieke soorten voor de lage raaien in Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden zijn kenmerkende oeverbewoners.



Figuur 11. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met de respons van vliegen en muggen. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

Indicatorsoorten

Soorten zoals *Geomyza apicalis*, *G. balachowskyi* en *Opomyza germinationis* komen meer voor naarmate de bedekking van de vegetatie toeneemt en de bodem meer grof zand bevat: textuur/structuurstrategie 1 (bijlage 5). Aangezien deze soorten als larve gras eten, is een positief verband met een toename van de bedekking van de vegetatie te verwachten. Ditzelfde geldt voor een andere algemene soort als *Lonchoptera lutea*, die als larve tussen bladafval van grassen van schimmelhyphen en microorganismen leeft. Ook de als larve op regenwormen parasiterende soorten zoals *Pollenia rudis* en *Bellardia vulgaris* bevinden zich in deze groep. Het voorkomen van de satellietvlieg *Senotainia conica* kan niet direct verklaard worden door de milieuvariabelen. Deze soort is als larve een kleptoparasiet van *Sphecidae* en *Apidae*, en is mogelijk geassocieerd met hier voorkomende soorten *Hymenoptera* uit deze families.

Predatoren van kleine insecten zoals *Tachydromia terricola*, *Platypalpus annulatus*, een in de kruidlaag jagende soort van zowel bossen als open vegetaties, *Chrysotus gramineus* (predator van springstaarten) en de zweefvlieg *Sphaerophoria scripta* die als larve

bladluizen eet en als adult bloembezoeker is, hebben een voorkeur voor een hoge bedekking van de vegetatie en minder zandige bodems vanwege de hogere prooidichtheid bij een toename van de bedekking. *Ch. gramineus* is een dominante graslandsoort (Rief 1996).

Vooraf soorten die als larve mest en organisch afval eten blijken soorten die geassocieerd zijn met een lage bedekking en een fijnzandige of slibbige bodem (textuur/structuurstrategie 2; bijlage 5). Het betreft hier wenkvliegjes (*Sepsidae*) en soorten zoals *Copromyza equina*, *Sylvicola punctatus*, de wapenvlieg *Microchrysa flavicornis*, *Fannia* soorten en *Sciaridae*. Het voorkomen van deze taxa hangt naar verwachting nauw samen met het terreingebruik van de aanwezige grote grazers (mest) en met het organisch stofgehalte in de bodem, waarmee voor een aantal van deze taxa een positief verband werd gevonden.

Opvallend is de voorkeur voor een lage bedekking van de als larve herbivore *Agromyzidae*, *Oscinella frit*, *Chlorops ringens* en *Geomyza tripunctata*. Vooral de voorkeur van *Oscinella frit* voor lage bedekking lijkt hierbij vreemd, daar de soort een bekend plaaginsect is op landbouwgewassen (graan) en ook voorkomt in dichte rietvegetaties (Colyer & Hammond 1951, Duda 1933).

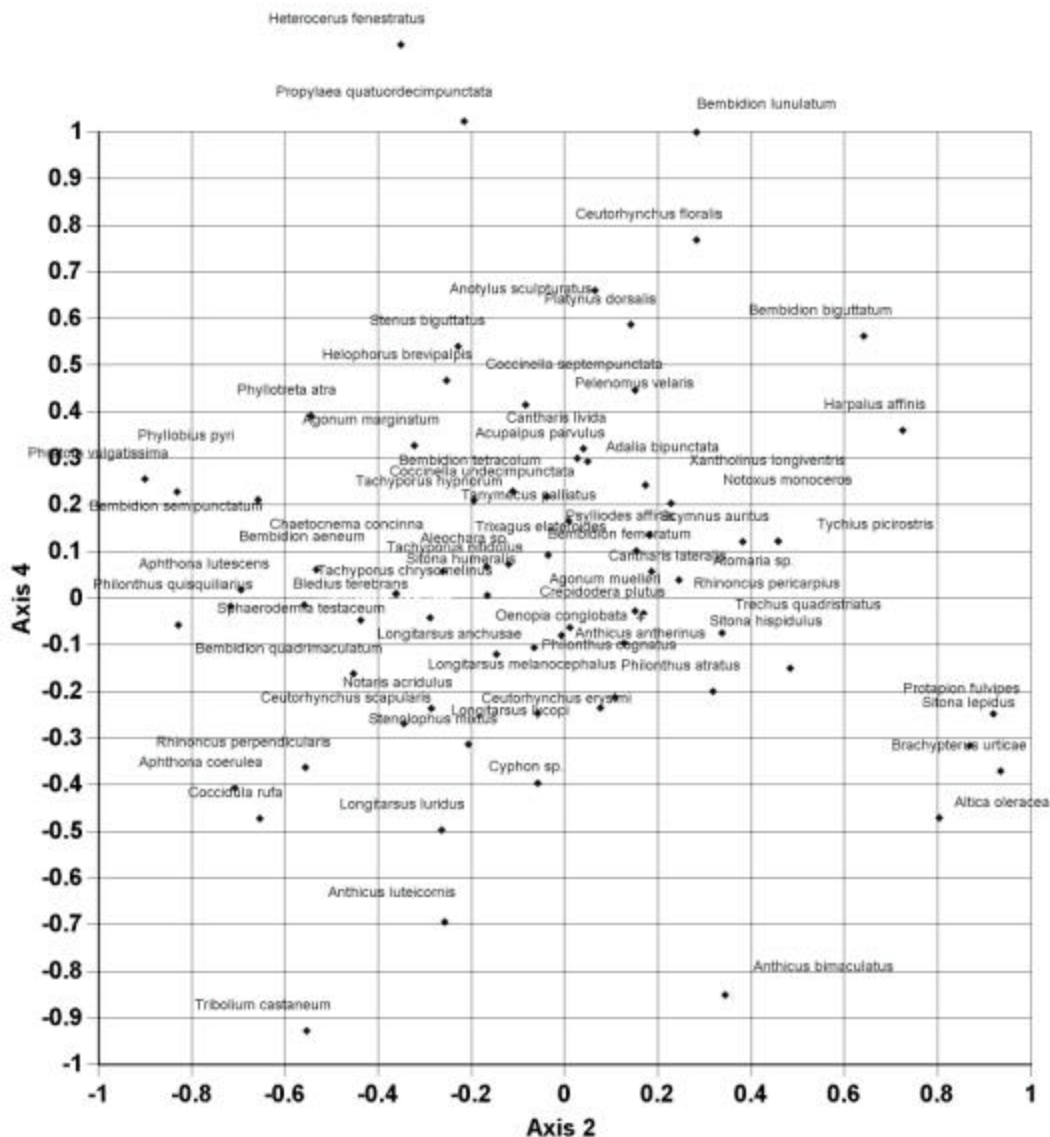
Het voorkomen van de slakkendodende vlieg *Limnia unguicornis* hangt nauw samen met het voorkomen van geschikte prooien (*Succinea* spp.) voor de larve, waarbij deze slakkendoder ook voorkomt in vochtige bossen. Een relatie met een afnemende bedekking lijkt dan ook minder waarschijnlijk.

De predator *Crossopalpus setiger* komt vooral voor langs zandige banken van meren en rivieren (Chvala 1975) en kan als kenmerkende soort van zandige bodems worden beschouwd.

3.3.4 Coleoptera

De respons van kevers op omgevingsvariabelen 'Fijn zand' en 'Bedekking' wordt geïllustreerd in fig. 12. Een expliciete relatie met fijn zand is lang niet altijd aan de orde; vaak is er ook sprake van een verband met nog fijnere textuur ('Lutum en OS').

Een duidelijk reactie op fijn zand is te zien bij *Anthicus*-soorten (*Anthicidae*, mierkevers). Deze houden van fijn zand, zelfs van stuifzanden, en komen veel in de duinen voor. In dit soort gebieden worden ze het meest aangetroffen, maar wel altijd in de buurt van water (psammofiel en ripicol). Het zijn voornamelijk detritivoren.



Figuur 12. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met de respons van kevers. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

Kensoorten

Van de kleine loopkeverfamilie *Anthicidae* werd *Notoxus monoceros* vooral op de hogere ontkleide delen in de Afferdensch en Deestse Waarden gevonden; deze soort gaf de hoogste indicatorwaarde op ordinaat-assen 2 en 4 (bijlage 4). Omdat deze plots veelal toch nog een open karakter hebben (zandige bodems), spelen secundaire factoren zoals in dit geval waarschijnlijk de aanwezigheid van bloemen, prooidieren en aas een doorslaggevende rol. Deze hoort thuis op droge grazige plekken en zandige oevers, in nabijheid van grassen en bloemen, onder droge plantenresten en in graspollen.

Een opvallende soort op de hogere plots was ook de snuitkever *Tanymecus palliatus*. Deze soort leeft op distels en netels en is herbivoor. De larven leven in de planten zelf.

Een kenmerkende soort van natte plekken is het loopkevertje *Bembidion semipunctatum*. De positie in het ordinatiediagram (fig. 12) suggereert dat het voorkomen van de soort het meest is gerelateerd aan de omgevingsvariabele 'Lutum en organisch stof'. Het is een kensoort van het monstercluster O1H (groep 4, bijlage 4).

De oevergraafkever *Heterocerus fenestratus* (*Heteroceridae*) vertoonde een extreme respons in het ordinatiediagram, en duikt op aan de andere kant van fijn zand. Het is een soort die leeft in gangen in nat zand en slib nabij oevers van poeltjes en stromend water.

De kortschildkever *Stenus biguttatus* (*Staphylinidae*) is geen kensoort, maar vertoonde een vergelijkbare respons als de oevergraafkever, zij het minder sterk. Beide soorten werden even zelden aangetroffen (bijlage 1), maar van *S. biguttatus* is echter meer bekend. Deze komt voor op zandige oevers (in onze analyse grofzandig), die met een dunne laag slib bedekt zijn en weinig of geen plantengroei vertonen. De soort wordt vaak aangetroffen in aangespoeld en rottend materiaal langs oevers. Het is een uitgesproken pioniersoort en een eerste kolonist van opgespoten terreinen. *Stenus*-soorten zijn opvallend aangepast: zij kunnen goed vliegen, hebben grote ogen (actieve jagers), hebben een aangepast vangapparaat (uitklapbare kameleon-tong) en kunnen met behulp van een door hen zelf afgescheiden vloeistof over het water lopen. Ze zijn gevoelig voor bepaalde vormen van waterverontreiniging omdat ze dan door de oppervlaktetension van het water zakken.

Opvallend in het ordinatiediagram is ook dat de waterkever *Helophorus brevipalpis* (*Hydrophilidae*, spinnende watertorren) blijkbaar ook een voorkeur heeft voor grof zand. Deze soort kan goed vliegen, en verschijnt snel in nieuwe watergebieden.

Met uitzondering van de hierboven genoemde zand-gebonden soorten lijkt de zandfractie van de bodem in het algemeen geen belangrijke milieuvariabele voor kevers (fig. 12). Het belang van zandige plekken en oevers komt later bij de bespreking van de soortenlijsten beter naar voren (§ 3.4.2).

Soorten die positief gerelateerd zijn aan vegetatiebedekking zijn meestal ook aan planten geassocieerd. Vaak gaat het om fytofage soorten op distels en brandnetels, altijd om relatief hoog opgroeiende planten. Een goed voorbeeld is de kensoort *Tanymecus palliatus* (snuitkevers, *Curculionidae*) (bijlage 4).

Indicatorsoorten

Textuur/structuurstrategie 1 kan tot uitdrukking komen door een relatie met bodemtextuur of met vegetatiestructuur, maar meestal niet beide. Een negatieve binding met zand (beter: positieve respons op slib) komt tot uitdrukking bij de oevergraafkever *Heterocerus fenestratus*. Vaker is sprake van binding aan een hoge bedekkingsgraad van de vegetatie. Voorbeelden hiervan zijn de loopkever *Notoxus monocerus* en het lieveheersbeestje *Coccinella undecimpunctata*.

Textuur/structuurstrategie 2 uit zich vooral door negatieve associatie aan vegetatiebedekking. Het zijn vaak fytofage soorten die aan laag blijvende planten gebonden zijn, zoals indicatorsoorten van het geslacht *Longitarsus* (bladhaantjes, *Chrysomelidae*) (bijlage 5). Hieronder werden ook twee graslandsoorten aangetroffen.

Binnen deze strategie is de mierkever *Anthicus antherinus* daarentegen een indicatorsoort die niet zozeer op bedekking reageert, maar op bodemtextuur; het is een zand-gebonden soort.

3.3.5 *Hymenoptera, Aculeata*

De respons van mieren, bijen en niet-parasitaire wespen op omgevingsvariabelen 'Fijn zand' en 'Bedekking' wordt geïllustreerd in fig. 13. De vegetatiestructuur heeft een belangrijke invloed op spinnedoders (*Pompilidae*). Een structuurrijke vegetatie met veel afwisseling en overgangen van open plekken naar lage tot hoge begroeiing biedt beschutting en beïnvloedt op gunstige wijze het microklimaat. Hier is een relatie met overstromingsvrije dagen en droogvalperiode verweven met vegetatiestructuur. Enkele soorten *Pompilidae* reageren duidelijk op dit cluster van omgevingsvariabelen. Ook de relatie met grof zand wordt evident geïllustreerd (negatieve respons op 'korrel1000').

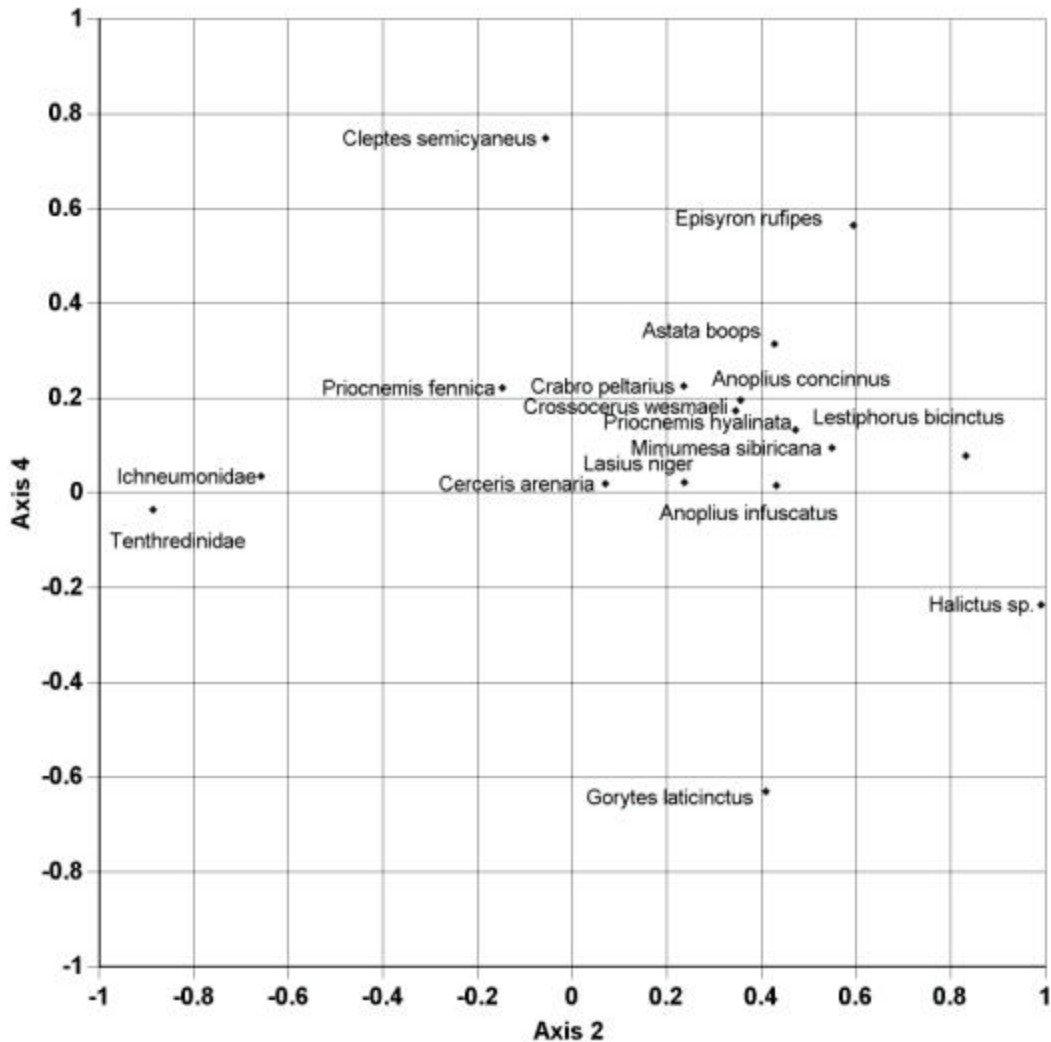
Kensoorten

De mier *Lasius niger* is een kensoort voor het milieu van monstercluster AH (groep 2, bijlage 4), en is gebonden aan een relatief droge, zandige bodem.

Het bijengeslacht *Halictus* is eveneens kenmerkend voor dit milieutype. In de hoge terreindelen is de bodem beter geschikt voor nestbouw. Bijen van dit geslacht hebben een sterke voorkeur voor spaarzaam begroeide of open zandige bodems die niet nat zijn. Het zand maakt het graven van de nesten mogelijk, en bij spaarzame begroeiing warmt de bodem door instraling voldoende op om de ontwikkeling van de eieren mogelijk te maken. Daarbij maakt de directe nabijheid van voldoende nectar en stuifmeel deze strook van het terrein erg geschikt.

De schildwesp *Crabro peltarius* en de graafwespen *Cerceris arenaria* en *Anoplius infuscatus* zijn al net zo afhankelijk van het zandige bodemtype. Veel *Pompilidae* (bijvoorbeeld ook *Priocnemis hyalinata* en *Episyron rufipes*) hebben eveneens een sterke voorkeur voor beschutte, warme droge plaatsen in zand, löss en steenbodems (Wolf 1972).

Episyron rufipes en *Anoplius concinnus* zijn kensoorten van monstercluster groep 3 (OL + O3H, 3, SU-Laag en Hoog buiten zomerkade). *E. rufipes* werd alleen in de beginperiode gevangen, en dan nog in zeer lage aantallen, *A. concinnus* kwam daarentegen voortdurend in redelijk hoge dichtheden voor op met name hoger gelegen plots. Een combinatie van factoren maakt juist dit deel van het gebied zo geschikt. De wesp *A. concinnus* is in Nederland niet algemeen, maar komt voor langs open en spaarzaam begroeide rivieroeveren. Ze is voor het bouwen van nesten afhankelijk van zandbodems. Als belangrijkste prooien worden wolfspinnen gepredeerd, waarvan *Pardosa amentata* eveneens massaal aanwezig is in hogere ontkleide delen.



Figuur 13. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met de respons van Hymenoptera.

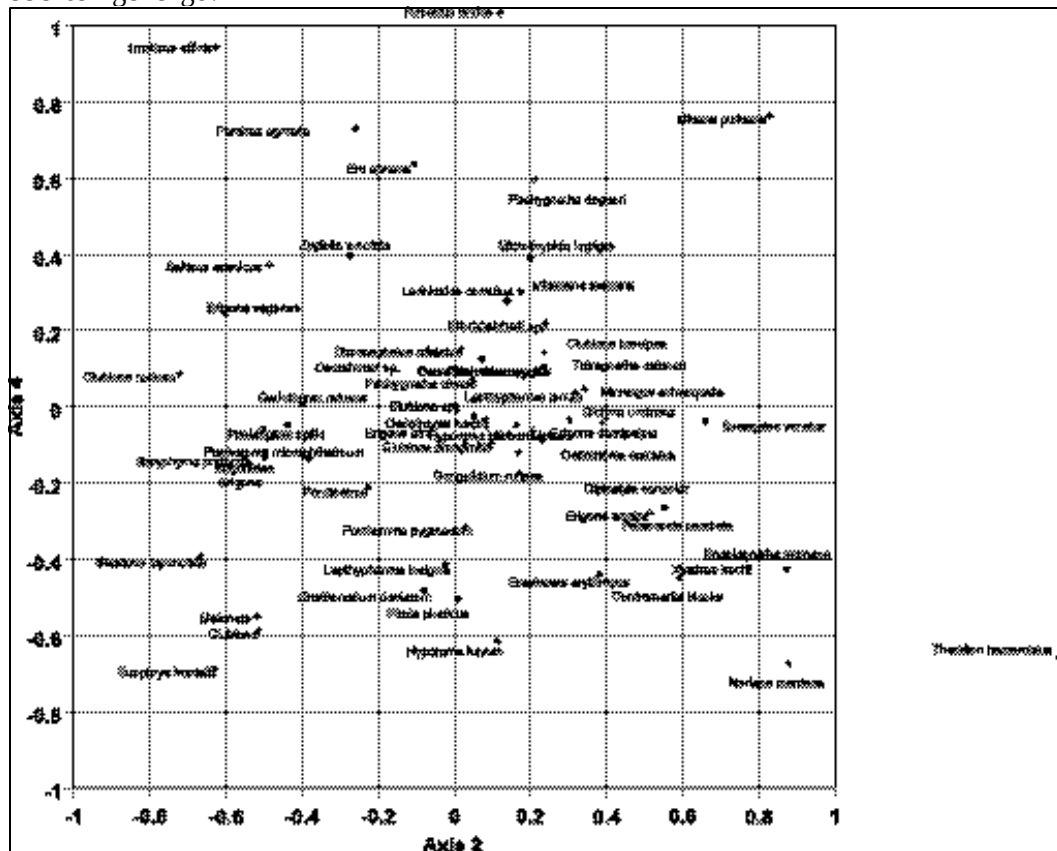
Indicatorsoorten

Er zijn slechts twee indicatorsoorten onder de *Hymenoptera*, beide met textuur/structuurstrategie 1. De spinnedoder *Priocnemis fennica* en de graafwesp *Cerceris arenaria* (de naam zegt het al) zijn beide gebonden aan open vegetaties op zandige bodem voor een goede ontwikkeling van eieren en larven.

Hoewel geen indicatorsoort, valt de extreme plaatsing van *Cleptes semicyaneus* (*Chrysididae*) in het ordinatiediagram (fig. 13) op. Deze goudwesp heeft een sterke voorkeur voor wat dichter begroeide plaatsen met hoge bedekkingsgraad, waar zij parasiteert op bladwespen (*Tenthredinidae*) (Kunz 1994), die zelf eveneens meer in dichter begroeide vegetaties voorkomen. Het is daarmee één van de weinige wespen waarvan het voorkomen niet was gerelateerd aan het bodemtype.

3.3.6 Araneida

De respons van spinnen en hooiwagens op omgevingsvariabelen 'Fijn zand' en 'Bedekking' wordt geïllustreerd in fig. 14. Bij ordening van de soorten langs assen 2 en 4 blijkt opnieuw de grote pluriformiteit in reacties op de omgevingsvariabelen. De respons op fijn zand ('Korrel <1000 µm'), de dominante variabele langs as 4, lijkt slechts een beperkte schifting te geven (fig. 14). Bedekkingsgraad en ook hoogteverschillen in vegetatie en inundatie s.l. hebben voor een brede scheiding in de soorten gezorgd.



Figuur 14. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met de respons van spinnen en hooiwagens. In het centrum van het assenstelsel is omwille van leesbaarheid het cluster van soorten beperkt weergegeven.

Kensoorten

Monstercluster 1 (ADW-Laat en Midden) kent slechts vijf kensoorten, waaronder drie spinnen (bijlage 4). *Gnathonarium dentatum* is een vochtminnende soort die altijd langs de waterlijn kan worden aangetroffen. *Porrhomma pygmaea* is daarentegen een soort van hoger opgaande moerasvegetatie met riet en dergelijke.

En hoewel het geen kensoort betreft, is in dit verband wel vermeldenswaard - vanwege een ecologische monografie (Van Wingerden 1977) - dat eenzelfde vochtminnende respons ook werd gevonden voor *Erigone arctica*. Deze soort wordt meestal gevonden in lage, open vegetatie (is bijvoorbeeld massaal op kwelders), maar niet in riet.

Cluster 2 (ADW-Hoog; groep 2, bijlage 4) bevat diverse kensoorten, maar slechts twee spinnen. *Dictyna uncinata* is evenals andere kaardespinnen aangewezen op starre structuren om het web aan te bevestigen. Dit is doorgaans struikgewas, maar hier in de Afferdensche en Deestsche Waarden betreft het de hogere kruidvegetaties voor zover voldoende rigide. De soort is euryoïk wat vocht betreft. In de uiterwaarden is zij altijd aanwezig in meidoornhagen of wilgengriendjes, daarbuiten in veel lagere dichtheden in starre hoge kruidlaag, maar nooit in gras.

Monstercluster 3 (SU-Laaag en Hoog buiten zomerkade) heeft weer een relatief zware vertegenwoordiging van spinnen onder de kensoorten (bijlage 4). Daaronder zitten bijvoorbeeld vochtminnende pioniers zoals *Oedothorax apicatus* en *Erigone vagans* (tegenwoordig *Prinerigone vagans* genoemd). De dwergspin *E. vagans* is een lokaal voorkomende soort van kale vochtige oevers. De relatie met de omgeving in dit cluster is dus vooral op basis van afwezigheid van vegetatie, of hoogstens een lage bedekkingsgraad. Verder valt *Robertus lividus* in deze groep erg op: voor deze soort is juist de aanwezigheid van een strooisellaag belangrijk. De toedeling is gebaseerd op negen exemplaren, waarvan zeven adulte mannetjes, die nogal eens in atypische milieu's terecht kunnen komen, ook aeronautisch (bijvoorbeeld een exemplaar in referentiegrasland). Er zat maar één volwassen vrouwtje onder de vangsten, dus lijkt deze soort hier geen echte kensoort.

Indicatorsoorten

Onder de bestudeerde geleedpotigen behoren spinnen tot de groepen waarvoor tamelijk vaak significante verbanden met fijn zand en bedekking gevonden (bijlage 5). Voor textuur/structuurstrategie 1 (tabel 9) werden 10 taxa als indicator benoemd. Toch is de bodemtextuur voor weinig spinnen van direct belang. Voor een hoog in riet of zeggepollen levende soort als *Larinioides cornutus* is slechts de aanwezigheid van hoger opgroeiende planten essentieel, evenals een vochtig milieu. Ook *Tmeticus affinis* houdt van een kruidlaag en is regelmatig in rietkragen te vinden. De verdeling van de vangsten met vangkegels versus potvallen (8:0 exemplaren) wijst op een sterke band met vegetatie. De soort lijkt haar optimum in rivierdelta's te hebben.

De variabele 'bedekking' zal vaker van direct belang zijn, al komen hierbij soms merkwaardige significante relaties boven. Vooral bij *Erigone vagans* is het positieve verband verbazingwekkend, omdat deze soort in de eerste jaren toch massaal aanwezig was op bijv. SU Raai 1 Laag, die toen zeer spaarzaam begroeid was. De status als kensoort is beter te begrijpen (zie boven). In mindere mate geldt deze bedenking ook voor *Pardosa amentata*, die normaliter massaal aanwezig kan zijn op kale akkers en matig begroeide wegbermen e.d.

Voor *Clubiona phragmitis* zou juist een positieve relatie met bedekking mogen worden verwacht, omdat deze soort een voorkeur heeft voor dichte rietkragen. Ook *Hypomma fulvum* heeft een optimum in weelderige moerasvegetaties. Deze soorten werden echter aangemerkt als indicatoren met textuur/structuurstrategie 2.

Spinnen vertonen als groep in het algemeen een grote respons op de textuur/structuurvariabelen, gezien de brede en extreme spreiding van soorten

binnen het ordinatiediagram (fig. 14). Aan de andere kant blijken er al met al betrekkelijk veel spinnen waarvan de status kensoort c.q. indicatorsoort discutabel lijkt. Misschien dat de lage aantallen van de soorten in kwestie, in combinatie met dispersie tijdens vangstperioden hieraan ten grondslag liggen, maar dit blijft vooralsnog onduidelijk.

3.3.7 *Heteroptera*

De respons van wantsen op omgevingsvariabelen 'Fijn zand' en 'Bedekking' wordt geïllustreerd in fig. 15. Uit dit ordinatiediagram komt vaak opnieuw een negatieve respons op inundatie naar voren, zoals eerder geconstateerd (§ 3.2.7). Hier bovenop komt nu een positieve respons op vegetatiestructuur. Het betreft dieren van hogere terreindelen die aangetrokken worden door ruig grasland met structuurvariatie in hoogte van de vegetatie. Bedekking lijkt minder van betekenis. Een andersoortige respons valt te constateren voor onder meer het geslacht *Saldula*, dat weer aan de natte kant van het spectrum bij slibbige oevers opduikt.

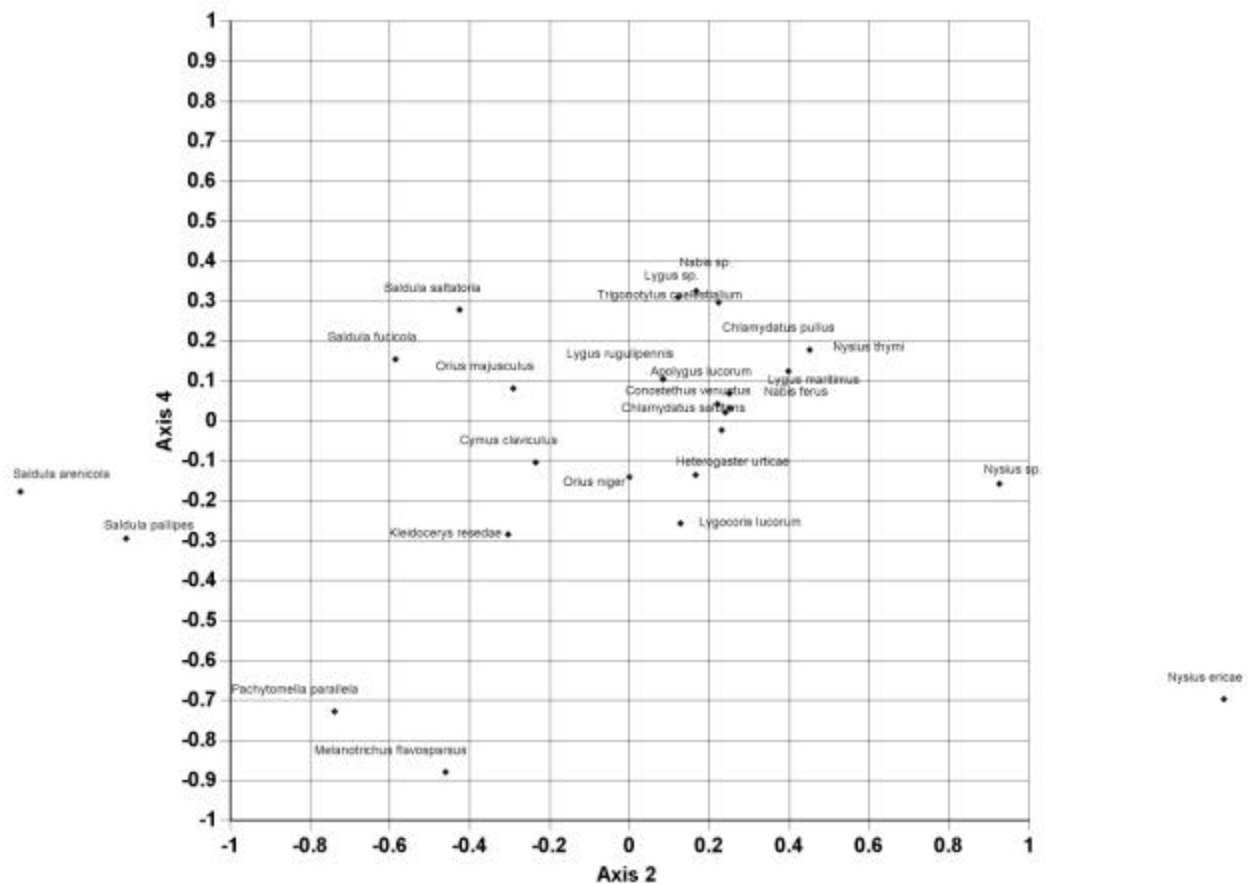
Kensoorten

Onder de wantsen werden alleen enkele kensoorten gevonden voor de meest extreme monsterclusters AH en OL (fig. 10, bijlage 4).

Tot de kensoorten van het cluster AH behoren *Nysius thymi* en *Chlamydatus pullus* en *Ch. saltitans*. Deze leven op de bodem in min of meer droge, zandige en spaarzaam begroeide terreinen.

Ook *Ch. pulicarius* heeft deze biotoopvoorkeur, maar kwam niet als kensoort met een eenzijdige voorkeur uit de analyse. *Plagiognathus chrysanthemi* leeft min of meer droge biotopen in kruidenrijke vegetaties (Southwood & Leston 1959: *especially common in dry waste areas*). Het is een polyfage soort, die onder andere vermeld wordt van *Senecio jacobaea*, *Matricaria maritima*, *Achillea millefolium*, *Medicago lupulina* en *Urtica dioica*. Overwintert als ei, heeft één generatie per jaar en adulten emergeren in de zomer tot in oktober. De eieren worden in plantenstengels afgezet. Het verspreidingsvermogen is goed (vliegende adulten).

Tot de kensoorten van het cluster OL behoren *Saldula pallipes* en *S. arenicola*. Deze waren ook al kensoort voor extreem hoge inundatiewaarden bij de laaggelegen delen van de Stifische Uiterwaarden. Het zijn polyfage predatoren van kale, vochtige terreinen zoals oevers. Voor deze soorten is het niet direct de bodemgesteld die aantrekkingskracht uitoefent, maar de aanwezigheid van prooien langs de oeverzone. Ze overwinteren als adult.



Figuur 15. CCA ordinatiediagram voor assen 2 en 4 met de respons van wantsen.

Indicatorsoorten

Onder de soorten met een evenredige respons in relatie tot de bedekkingsgraad van een grazige of kruidige vegetatie en de grofzandigheid van de bodem werden enkele wantsen herkend (bijlage 5). *Lygus rugulipennis* is een soort van ruderaal terreinen. *Saldula saltatoria* is een soort van oevers met grof zand of klei. Begroeiing is nodig als rust- en schuilplaats en voor het afzetten van de eieren; de soort foerageert echter op min of meer kale grond. *Trigonotylus caelestialium* is aan grassen gebonden (o.a. *Lolium perenne*), en overwintert als ei. De adulten vliegen en kunnen snel vanuit de omgeving koloniseren.

Bij de indicatoren voor een lage bedekkingsgraad en fijn zandige bodem werd een significante respons gevonden van *Apolygus lucorum*. Deze want is gebonden aan het voorkomen van Bijvoet (*Artemisia vulgaris*). De soort heeft tevens indicatieve waarde voor overstromingsduur en ontwikkelingstijd na droogvallen (zie § 3.2.7). Er is een generatie per jaar; er wordt overwinterd in het eistadium, en adulten verschijnen in juli. De relatie met open vegetatie en fijnzandige bodem lijkt te berusten op de overstromingsstrategie van de soort, waarvoor geschikte leefomstandigheden op hoge en middenplots in de Afferdensche en Deestsche Waarden in combinatie met aanwezigheid van de waardplant worden aangetroffen. Ook *Orius niger* heeft een significante relatie met open vegetatie en fijnzandige bodem, die samenvalt met zijn overstromingsstrategie van langdurige inundatie en snelle verschijning na

droogvallen. *Pachytomella parallella* leeft op de bodem tussen lage, soms dichte vegetatie (Southwood & Leston 1959: *its typical habitats are pastures or waste sites with short grass*). Zij overwintert als ei en heeft één generatie per jaar. De adulten verschijnen in de zomermaanden (juli en augustus). De soort verbreidt zich slecht doordat de vrouwtjes kortvleugelig zijn.

3.4 Algemene ontwikkelingen en natuurwaarden

Bij maaiveldverlaging in uiterwaardgrasland, waarbij tot op de zandlaag wordt afgegraven, mag worden verwacht dat er een grote verandering van soorten zal optreden. Nadat pioniersoorten (veelal zandminnende soorten van open terrein) het gebied aanvankelijk hebben gedomineerd, zullen er in de loop van de tijd wanneer de begroeiing toeneemt andere soorten gaan voorkomen. Zijn dergelijke initiële fasen in de successie van soorten en de ontwikkeling van het ecosysteem herkenbaar in de vier jaren waarin de monitoring werd uitgevoerd? En welke bijzondere natuurwaarden en zeldzaamheidswaarden vertegenwoordigt de aangetroffen fauna?

3.4.1 *Diptera*

Onderstaande analyse is gebaseerd op totalen voor hoge en lage raaien in Afferden en Ophemert, zonder correctie voor het aantal vangkegels. Veel soorten die gebruik maken van de uiterwaarden om te foerageren (bloembezoek) worden bij het vangen met kegels niet aangetroffen, doordat zij bij het plaatsen van het vangmateriaal vluchten. Aangenomen kan worden dat in het algemeen de aangetroffen soorten als larve op de vangplek aanwezig waren.

Tussen de Afferdensche en Deestsche Waarden en de Stiftsche Uiterwaarden bestaat een duidelijk aan de overstromingsfrequentie en -duur gerelateerd verschil, waarbij het aantal soorten in de Afferdensche en Deestsche Waarden gestaag toeneemt terwijl het aantal in de Stiftsche Uiterwaarden gelijk blijft, om met de langdurige inundatie van 1999 zelfs bijna gedecimeerd te worden. De overstromingsfrequentie en -duur lijkt dan ook de dominante factor die de diversiteit van de *Diptera* in het rivierengebied bepaald (tabel 10).

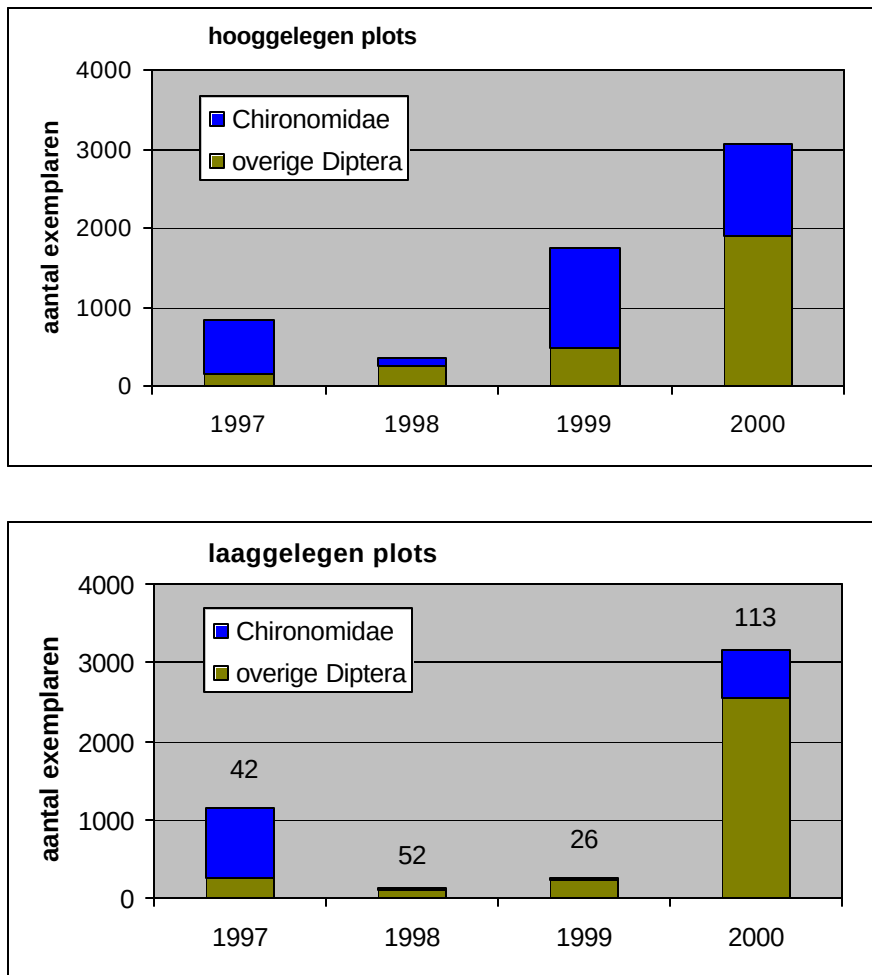
Tabel 10. Totaal aantal soorten *Diptera* per uiterwaard.

Uiterwaard	1997	1998	1999	2000
ADW	115	120	151	209
SU	123	130	39	niet bepaald

Stiftsche Uiterwaarden

Diptera in de Stiftsche Uiterwaarden zijn te kenmerken als een soortenarme pionierfauna die gedomineerd wordt door chironomide muggen. Door de lage ligging

van het ontkleide terrein ten opzichte van het gemiddelde rivierpeil en de hierdoor relatief grote rol van inundatie blijft deze locatie door de jaren heen soortenarm en is nauwelijks sprake van successie (fig. 16).



Figuur 16. Ontwikkeling van Diptera in het algemeen en Chironomidae in het bijzonder op hogere en lagere ontkleide terreindelen in de Stiftsche Uiterwaarden. Het aantal soorten Diptera is per jaar aangegeven.

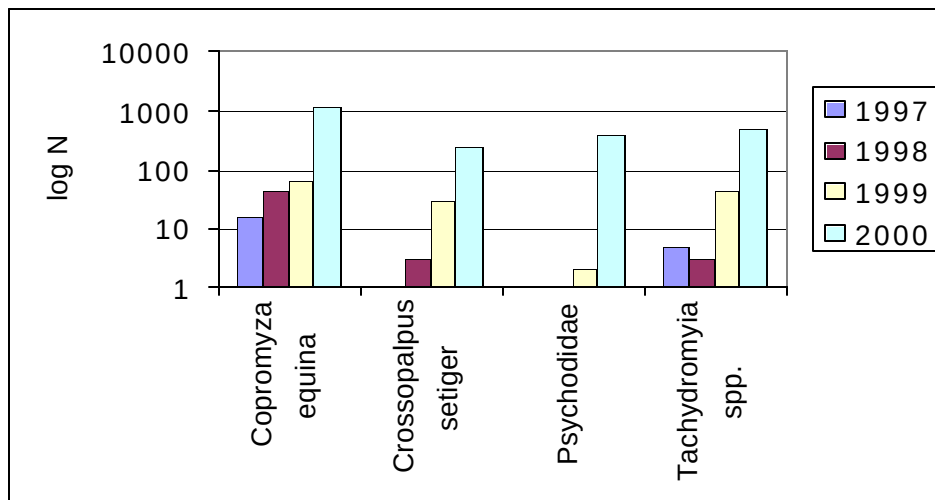
Wel kennen de laaggelegen plots een aantal karakteristieke oeversoorten uit de families *Limoniidae*, *Sciomyzidae* en *Dolichopodidae*. De als larve algenetende limoniide *Symplecta hybrida* werd in 1997, 1998 en 1999 respectievelijk 74, 4 en 10-maal op hoge plots en 79, 16 en 217-maal op lage plots gevangen. Deze soort was in staat om de langdurige overstroming van 1999 te overleven en maakte in dat jaar liefst 36% van het aantal gevangen exemplaren uit. In 1998 werden de slakkendodende vliegen *Colobaea bifasciella* en *C. punctata* gevangen, respectievelijk zes (waarvan één op de hoog gelegen raaien) en twee exemplaren. Beide soorten kennen een beperkte verspreiding in Nederland (Beuk 1993). *C. bifasciella* is bekend van negen vindplaatsen met 14 exemplaren. *C. punctata* is bekend van zeven vindplaatsen in Nederland met 16 exemplaren. De soort werd gekweekt uit aanspoelsel bij Wageningen en gevangen in rivierbos bij Neerijnen. *Pherbellia grisescens* werd tweemaal gevangen in 1998 op de lage raaien. Deze niet algemene soort is bekend van vier vindplaatsen met negen

exemplaren. Daarnaast werd *P. nana* gevangen, in 1997 en 1998 eenmaal op de hoge raaien en in 1998 zevenmaal op de lage raaien. Met de inundatie van 1999 verdwenen de slakkendoders volledig. De minder gewone dolichopodide *Hydrophorus litoreus* werd in 1998 driemaal en in 1999 62-maal uitsluitend op de lage raaien gevangen.

Op de hooggelegen plots ontbreken karakteristieke soorten vrijwel volledig. Deze plots worden gekenmerkt door het voorkomen van algemene overstromingsgevoelige (grasland)soorten als *Lonchoptera lutea*, *Bellardia spp.* en *Copromyza spp.* in lage aantallen. Door de langdurige inundatie van 1999 werd de fauna op de hoog gelegen plots vrijwel volledig verwijderd.

Afferdensche en Deestsche Waarden

De ten opzichte van het rivierpeil hoger dan de Stiftsche Uiterwaarden gelegen Afferdensche en Deestsche Waarden maakten een duidelijke successie door, waarbij het aantal soorten en exemplaren toenam. Ook hier werd de fauna gedomineerd door Chironomiden. De hooggelegen plots kenmerkten zich door een groter aantal soorten dan de laaggelegen plots. Een aantal soorten vertoonde na kolonisatie een karakteristieke toename van het aantal exemplaren (fig. 17). De laaggelegen plots verloren net als in de Stiftsche Uiterwaarden door de inundatie van 1999 veel soorten, waarbij het aantal soorten terugliep tot met Ophemert vergelijkbare aantallen, maar hebben zich in 2000 snel hersteld.



Figuur 17. Aantalsontwikkeling van enkele Diptera taxa in de Afferdensche en Deestsche Waarden.

Bijzondere soorten

Net als in de Stiftsche Uiterwaarden komen specifiek op de laaggelegen plots slakkendodende vliegen voor, waaronder *Anticheta brevipennis*, *Colobaea bifasciella*, *C. punctata* en *Sciomyza testacea*. *A. brevipennis* werd in 1992 als nieuwe soort voor Nederland gemeld, en is bekend van twee vindplaatsen met drie exemplaren (de Jong & van Zuijlen 1992); zij mag dus als zeldzaam worden beschouwd. *S. testacea* was slechts bekend van één enkele vindplaats bij Druten (Revier & van der Goot 1989), en werd in ons onderzoek gevangen in 2000 op laaggelegen plots. *C. bifasciella* en *C. testacea* werden hier in 2000 respectievelijk zevenmaal en eenmaal gevangen.

Daarnaast werden in de Afferdensche en Deestsche Waarden een aantal noemenswaardige *Dolichopodidae* gevangen: *Dolichopus latelimbatus* werd in 1999 eenmaal gevangen op de middenplots en het jaar erna viermaal op middenplots en eenmaal op een hooggelegen plot. *Rhaphium antennatum*, *R. laticorne*, *R. nasutum* en *R. riparium* werden respectievelijk 5, 34, 8 en 4 maal gevangen. *R. laticorne* werd in het inundatiejaar 1999 eenmaal op hoog en 12 maal op midden gevangen. In 2000 werden 21 exemplaren gevangen op de laaggelegen plots. *Rhaphium antennatum* werd als nieuw voor Nederland gemeld (Meuffels 1978). De soort werd aangetroffen in het uiterwaarden gebied rond Nijmegen en geldt in Nederland en omliggende landen als zeldzaam.

3.4.2 *Coleoptera*

Het ontkleide gebied heeft een keverfauna met kenmerken die passen bij de uiteenlopende aspecten van dit nieuwe biotoop: pionierskarakter, waterminnend, zandminnend en kenmerkend voor specifieke plantensoorten. Uitgesproken kenmerkend voor een zandige bodem zijn soorten als *Notoxus monoceros* (*Anthicidae*, mierkevers; veelvuldig in stuifzanden), *Bembidion semipunctatum* en *B. femoratum* (*Carabidae*, loopkevers), met voorkeur voor rivieroeveren en zand, en *Bledius terebrans* (*Staphylinidae*, kortschildkevers), kenmerkend voor zandige oevers. Een aantal soorten is gebonden aan specifieke planten van vochtige of natte milieu's, zoals de bladhaantjes (*Chrysomelidae*) *Phyllotetra undulata* en *Ph. atra* op *Rorippa* (waarschijnlijk *Waterkers*), en *Longitarsus lycopi* op munt (hier waarschijnlijk *Mentha aquaticus* en *M. arvensis*, en *Chaetocnema anchusae*, waarschijnlijk op *Myosotis palustris* (*Moeras-vergeet-mij-nietje*). Het bladhaantje *Chaetocnema concinna* is een typische pioniersoort op planten uit de duizendknoopfamilie (*Polygonaceae*), hier waarschijnlijk *Polygonum ariculare* (*Varkensgras*). Andere veelgevangen pioniers zijn de snuitkevers *Tychius picirostris* (*Curculionidae*) op *Trifolium* (klaver), *Notaris acridulus* op *Glyceria maxima* (*Liesgras*), *Rhinoncus perpendicularis* op *Polygonum ariculare* (*Varkensgras*) en *Rhinoncus pericarpus* op *Rumex* (zuring).

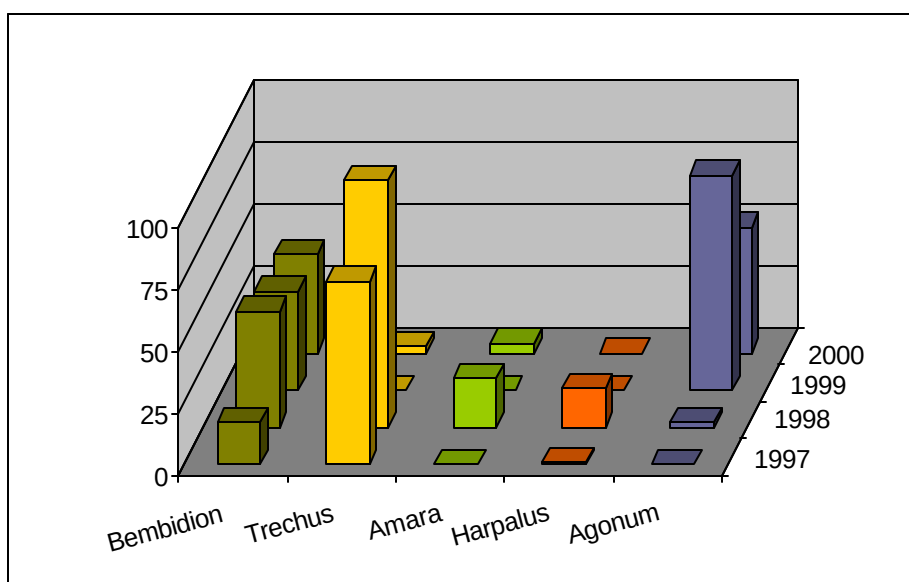
Successie

Onder de *Carabidae* (loopkevers) is een aantal typische pionierssoorten en -geslachten van zandbodems vertegenwoordigd. Met name binnen het geslacht *Amara* voldoen diverse soorten aan dit predikaat. Deze soorten houden van openheid en zijn minder gesteld op dichte begroeiing. *Agonum* soorten daarentegen zijn weliswaar hygroofiel, maar komen toch veelal op beschaduwde plaatsen voor. Men zou dus kunnen verwachten dat met de voortschrijdende ontwikkeling van de vegetatie het aandeel *Amara* afneemt en het aandeel *Agonum* toeneemt. Naarmate de plantengroei toeneemt valt ook te verwachten dat fytofage soorten belangrijker worden. Hierbij moeten we dan vooral denken aan bladhaantjes en snuitkevers, alsmede aan lieveheersbeestjes, die prederen op bladluizen. Ook *Staphylinidae* (kortschildkevers) zullen toenemen naarmate detritus en humus worden opgebouwd. Deze verwachtingen worden grotendeels bevestigd door de vangsten (tabel 11).

Tabel 11. Ontwikkeling in de aantallen keversoorten (totalen) per familie in de Afferdensche en Deestsche Waarden

Jaar	<i>Carabidae</i>	<i>Staphylinidae</i>	<i>Cantharidae</i>	<i>Curculionidae</i>	<i>Coccinellidae</i>	<i>Chrysomelidae</i>
	Loopkevers	Kortschild- Kevers	Soldaatjes	Snuitkevers	Lieveheers- Beestjes	Bladhaantjes
1997	92	90	34	29	33	217
1998	280	157	34	174	51	155
1999	142	402	13	401	137	63
2000	110	443	25	458	222	287

Vooraf binnen de *Carabidae* zijn grote veranderingen gaande (fig. 18). Het geslacht *Agonum* is sterk toegenomen in de laatste twee jaren van het onderzoek. *Amara*- en *Harpalus* soorten zijn vrijwel geheel verdwenen. *Bembidion*-soorten blijven constant. Opvallend is het vrijwel geheel verdwijnen van *Trechus quadristriatus*. Deze eurytrope soort komt vooral voor op open, droge grond met een korte vegetatie van grassen, liefst op wat beschaduwde plaatsen. Mogelijk heeft de soort zich na kolonisatie moeilijk in het gebied kunnen handhaven, omdat de voortplanting plaats heeft in het late najaar.



Figuur 18. Numerieke ontwikkeling van enkele loopkevergeslachten in de Afferdensche en Deestsche Waarden.

Bijzondere soorten

In de ontkleide terreinen komen soorten voor die in Nederland behoorlijk zeldzaam zijn (tabel 11). Hoewel de in de tabel genoemde soorten soms maar in enkele gevallen gevangen zijn, komen zij wel in het gebied voor. Loopkevers van het geslacht *Bembidion* waren vooral in de eerste jaren goed vertegenwoordigd. *B. striatum* is hierbij wel een zeer bijzondere soort: deze is in de vangkegels maar weinig gevangen, maar met honderden in de potvallen in de eerste twee jaren. *B. semipunctatum* staat vermeld op de Rode Lijst van Vlaanderen als IUCN-Susceptible

(Desender *et al.* 1995). Enkele soorten hebben internationale betekenis (Siepel *et al.* 1993). Zie verder ook Faber *et al.* 1999, tabel 9).

Tabel 12. Aangetroffen kevers met hoge natuur- of zeldzaamheidswaarde.

Familie	Naam	Betekenis
Carabidae	<i>Agonum micans</i>	rivierbegeleidende soort
	<i>Bembidion aeneum</i>	rivierbegeleidende soort, I-soort
	<i>Bembidion argenteolum</i>	onbegroeide rivieroever; zeldzaam in NL
	<i>Bembidion fumigatum</i>	I-soort
	<i>Bembidion lunulatum</i>	I-soort
	<i>Bembidion semipunctatum</i>	rivierbegeleidende soort; kenmerkende soort van natuurlijke oevers langs rivieren
	<i>Bembidion striatum</i>	indicatorsoort van bijzondere, natuurlijke oevers; zeldzaam in NL
	<i>Bembidion velox</i>	onbegroeide oevers; in NL zeldzaam
Elateridae	<i>Oedostethus quadripustulatus</i>	onbegroeide rivieroever
Dytiscidae	<i>Potamonectes canaliculatus</i>	pioniersoort-water; in NL zeldzaam

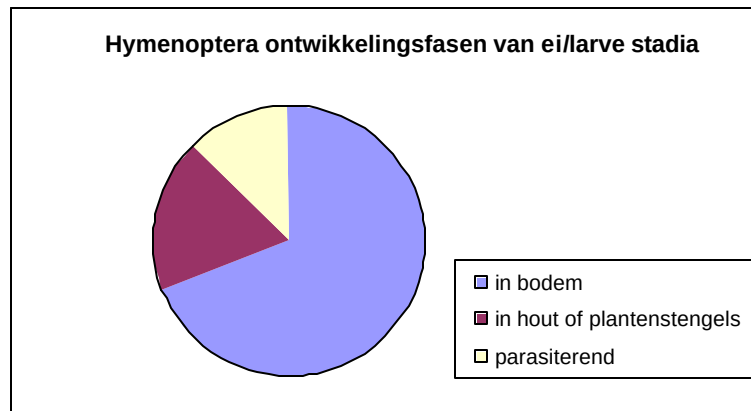
Uit het lijstje blijkt direct dat het vrijwel allemaal soorten zijn met voorkeur voor zandige oevers of open terrein. Het is voor het behoud van deze soorten van belang de ontkleide terreinen dusdanig te beheren dat dergelijke open plekken blijven bestaan. Het mag niet dichtgroeien met riet, distels of brandnetels. De bijzondere kenmerken van het gebied voor de keverfauna:

- aanwezigheid van open water met zandstranden van zowel grof als fijn zand;
- open plekken;
- aanwezigheid van typische water- of vochtminnende planten, die overstromings-tolerant zijn, als specifieke waardplanten.

3.4.3 Hymenoptera, Aculeata

In de loop van de vier inventarisatiejaren is het aantal soorten geleidelijk toegenomen, en zijn meer complexe leefsituaties ontstaan. Naast de *Aculeata* werden tot driemaal zoveel parasitaire wespen aangetroffen. De *Parasitica* zijn zeer moeilijk en soms in het geheel niet tot soort te determineren. Deze groep is verder buiten beschouwing gelaten. In voorgaande paragrafen over *Hymenoptera* werd al aangegeven dat de meerderheid van soorten voor het voltooien van de levenscyclus afhankelijk is van geschikte bodemcondities die samenhangen met inundatie en vegetatiestructuur. Afwijkingen van deze condities zouden direct repercussies hebben op de abundantie of aanwezigheid van soorten. De meeste elementen van de *Hymenoptera* fauna doorlopen de ei- en larvale stadia in de bodem (fig. 19). Deze groep is daarom relatief meer kwetsbaar. Zo is een negatief verband met bodemverontreiniging gelegd (Ma *et al.* 1999). Het betreft de soorten: *Anoplius infuscatus*, *Astata boops*, *Cerceris arenaria*, *Crabro peltarius*, *Crossocerus wesmaelii*, *Episyrus rufipes*, *Lasius niger*, *Lestiphorus bicinctus*, *Mimumesa sibiricana*, *Priocnemis hyalinata*, en soorten uit de familie *Halictidae*. Andere aangetroffen soorten volbrengen de eerste ontwikkelingsstadia in hout, plantenstengels of blad, zoals *Anoplius concinnus*, *Priocnemis fennica* (Oehlke & Wolf 1987) en de familie *Tenthredinidae*. Ook enkele parasitaire

wespen werden aangetroffen: o.a. *Cleptes semicyaneus* en ongedetermineerde soorten van voornamelijk *Ichneumonidae* en *Braconidae*.



Figuur 19. Afhankelijkheid van eerste ontwikkelingsstadia in levenscycli van aangetroffen Hymenoptera.

Bijzondere soorten

Zoals gezegd is het aantal soorten geleidelijk toegenomen, en zijn meer complexe leefsituaties ontstaan met soms bijzonder specifieke trofische relaties (Faber *et al.* 2001). Daarbij zijn enkele zeldzame wespen opgedoken. Een voorbeeld van een typische predatoire relatie betreft *Mimusesa sibiricana*. Deze graafwesp is een specifieke predator van de cicade *Paramesus obtusifrons*, die weer afhankelijk is van *Scirpus maritimus* (Blösch 2000).

Een andere in Europa zeldzame graafwesp is *Didineis lunicornis* (Blösch 2000). Prooien van deze soort worden voornamelijk gevormd door cicaden van de families *Cicadellidae* en *Fulgoridae* (Klein 1996).

De aangetroffen spinnedoders (*Pompilidae*) zijn niet zeldzaam, maar opmerkelijk is wel dat ze bij gehanteerde vangmethode in hoge aantallen zijn gevangen.

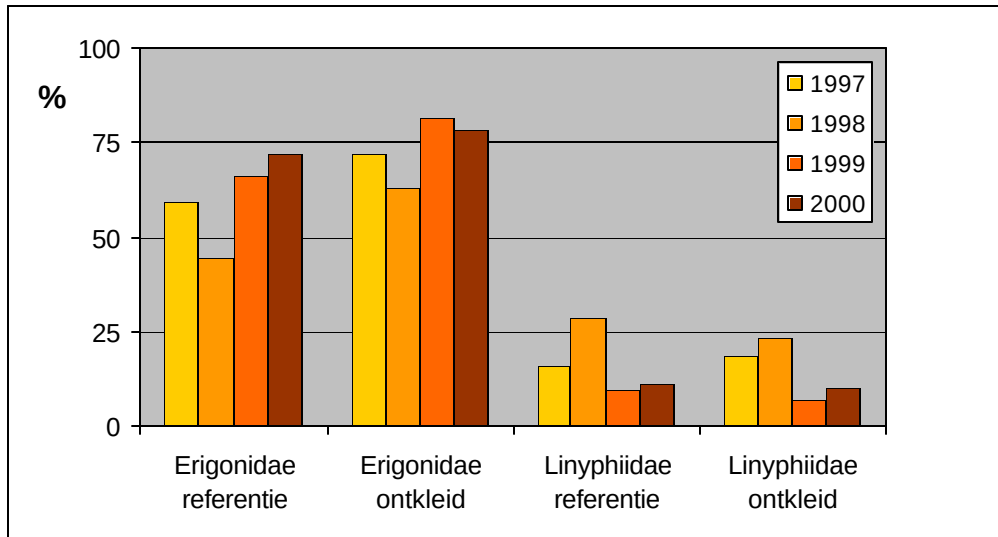
3.4.4 Araneida

In de vier monitoringsjaren werden 110 soorten spinnen met 30911 exemplaren, en acht soorten hooiwagens met 1303 exemplaren met kegelvallen verzameld. Daarnaast werden in het eerste jaar tevens 4101 spinnen (48 soorten) en 587 hooiwagens (4 soorten) met potvallen gevangen. Het betrof een vrij soortenarme spinnenfauna met enkele bijzondere specialisten. De hooiwagenfauna was na overstromingen zelfs extreem soortenarm.

De spinnenfauna in de uiterwaarden wordt gedomineerd door dwergspinnen (*Erigonidae*, ofwel onderfamilie *Erigoninae* binnen de *Linyphiidae* s.l.³). De ontkleining en de langdurige

³ Een taxonomische kanttekening: in recente literatuur wordt afgezien van het gebruik van de familienaam *Erigonidae*. *Erigonidae* worden dan als een groep van de *Linyphiidae* beschouwd, de onderfamilie *Erigoninae*. Het apart onderscheiden van *Erigonidae* heeft een lange traditie gehad, en is ecologisch zinvol vanwege een afwijkend ecologisch gedrag. Zie verdere tekst. Bovendien is de familie *Linyphiidae* s.l. anders zeer groot met in dit onderzoek 51 van de 110 soorten spinnen.

hoge waterstanden in 1999 weerspiegelen zich in de relatieve abundantie binnen de gemeenschap. Het zijn de pioniers bij uitstek, domineren sterk in dynamische, vochtige biotopen op basis van kolonisatie door aeronautisch gedrag (Van Wingerden 1977; Meijer 1980). Ontkleide terreinen gaven altijd een hoger aandeel *Erigonidae* te zien dan de referentiegraslanden (fig. 20). Het tweede jaar laat op de ontkleide delen een daling van het aandeel *Erigonidae* zien, parallel aan de toegenomen begroeiing. In het derde jaar is de grote invloed van overstroming zien. Het kwantitatieve effect van de langdurig hoge waterstanden in 1999 op het aandeel *Erigonidae* is vergelijkbaar met dat van ontkleien: in de referenties van 1999 is het aandeel *Erigonidae* gestegen boven, en het aandeel *Linyphiidae* s.s. gedaald ver beneden het niveau van 1998 in ontkleide delen (fig. 20).



Figuur 20. Ontwikkeling van de relatieve abundantie van *Erigonidae* binnen de *Linyphiidae* in ontkleide uiterwaarden.

Wat betreft dominantie en soortensamenstelling van *Erigonidae* doen de verlaagde uiterwaarden denken aan akkers en kwelders. Een aantal karakteristieke kwelder-soorten was present in de aangetroffen fauna, vooral op de laaggelegen deelgebieden van de Stifische Uiterwaarden (O2 en O4). Ten opzichte van minder dynamische biotopen is de dominantie van *Erigonidae* over *Linyphiidae* tekenend (tabel 13).

Tabel 13. Abundantie van *Erigonidae* en *Linyphiidae* s.s. (als percentage van alle spinnen) in kegelvangsten in uiteenlopende biotopen (steeds min of meer vergelijkbaar in het seizoen gemonsterd, doorgaans vier maal een tweewekse periode)

Biotoop	<i>Erigonidae</i>	<i>Linyphiidae</i> s.s.
Uiterwaard		
Waal (1997-2000)		
Ontkleid	72,6	15,5
Referentie	55,9	20,2
Waal (1996)	31,0	20,6
Laagveen (1992)	3,3	31,8
Bos (1999)	3,4	53,3

Binnen de *Erigonidae* hebben *Oedothorax* soorten in de onderzoeksperiode een frappante ontwikkeling doorgemaakt. Het geslacht *Oedothorax* maakte deze vier jaar maar liefst 60% van de spinnen uit, maar kende op soortsniveau duidelijke successie met efemere bloei van de primaire pioniersoort (akkers!) *Oe. apicatus* direct na ontkleien (Faber *et al.* 2001).

De hooiwagenfauna was weinig divers. *Phalangium opilio* was de dominante soort, en werd na de langdurige hoge waterstanden in 1999 nog dominanter. Hij neemt in 2000 maar liefst 98,4% van de vangsten voor rekening. Eerder onderzoek (Ma *et al.* 1998) laat zien dat deze fauna veel diverser kan zijn. In de betreffende onderzoeksterreinen domineerde veelal *Mitopus morio*. In de Afferdensche en Deestsche Waarden is de hooiwagenfauna gedecimeerd na de langdurig hoge waterstanden van 1999, zowel in ontkleid terrein als in referentiegrasland. Alleen de zich goed verspreidende *Phalangium opilio* heeft zich blijkbaar volledig hersteld. Een recente nieuwkomer in de uiterwaarden is de eveneens grote en langbenige soort *Opilio canestrinii*. Deze soort is in de Afferdensche en Deestsche Waarden verschenen in 1999. Het betreft een Zuid-Europese soort die pas tien jaar voor Nederland bekend is (Van der Weele 1993).

Bijzondere soorten

De Stiftsche Uiterwaarden leverden wat meer bijzonderheden op dan de Afferdensche en Deestsche Waarden. Beide gebieden hebben diverse bijzondere waarnemingen opgeleverd. Dit zal in grote lijnen samenhangen met de zeldzaamheid van de specifieke biotoopcondities van ontkleide uiterwaarden en de meer extreme waarden die daarvoor in de Stiftsche Uiterwaarden heersen.

Zeer zeldzaam zijn twee aangetroffen *Porrhomma*-soorten. De ene soort (*P. cambridgei*) is nieuw voor de Nederlandse fauna en ook in het buitenland uiterst zelden gevonden (Merrett 1994). In Duitsland is hij bekend van drie vindplaatsen (<http://www.newcon.de/~alloys/Verbreitungskarten>). De vindplaatsen geven weinig houvast voor een precieze beschrijving van het habitat. De vindplaatsen bij Merrett (1994) zijn weide, tarwe-akker, veld op kalkgrond, bosrand. Storing is een mogelijke gemeenschappelijke factor. In ons onderzoek werden twee vrouwtjes aangetroffen, beide in de Stiftsche Uiterwaarden in mei 1998, op hooggelegen plots.

De tweede *Porrhomma* soort is naar het zich laat aanzien een onbeschreven soort uit de *P. microphthalmum* groep. Er werden in totaal 18 vrouwtjes van verzameld, op één exemplaar na allemaal in de Stiftsche Uiterwaarden, 15 exemplaren in het eerste jaar, voornamelijk in juni. Binnen de Stiftsche Uiterwaarden was er een vrijwel gelijke verspreiding over Referentie, Hoog en Laag. Het materiaal heeft een rondje gemaakt langs een paar Duitse specialisten. Het vrouwtje is een opvallend bleek beest met gereduceerde ogen, een verschijnsel wat bij een aantal ondergronds of in grotten levende *Porrhomma* soorten voorkomt. De verschillen tussen *Porrhomma* soorten zijn berucht klein. De mannetjes van soorten met dergelijke bleke vrouwtjes kunnen er normaliter gepigmenteerd uitzien als aanpassing aan hun bovenaardse verblijf op zoek naar vrouwtjes. De mannetjes kunnen wellicht over het hoofd gezien zijn temidden van de grote aantallen van de zeer nauw verwante *P. microphthalmum*, die zeer talrijk in dezelfde monsters voorkwam (in totaal 1255 exemplaren). Het

materiaal van *P. microphthalmum* zal nogmaals worden nagekeken op verdachte mannetjes, waarna de soort formeel beschreven zou kunnen worden. Over het biotoop van deze raadselachtige soort valt niet zoveel te zeggen. Hij was maar zeer kort aanwezig na het ontkleien, maar daarnaast ook redelijk vertegenwoordigd in de Referentie-monsters. *Porrhomma* soorten zijn in veel biotopen schaars, maar kunnen grote abundantie bereiken in natte pionier-situaties, zoals bij de drooglegging van de Lauwerszee (Meijer 1980). In ons onderzoek waren ze verreweg het talrijkst in het eerste jaar en op de ontkleide gronden.

De meest bijzondere springspin *Heliophanus auratus* (Van Helsdingen 1999: 2 vindplaatsen) was alleen aanwezig in de Stiftsche Uiterwaarden. Dit is nu eens een bijzondere soort die juist de hogere delen van de uiterwaarden nodig heeft (5 op 1320 spinnen in referentiegrasland, 3 op 5210 spinnen in hooggelegen plots, afwezig in laag ontkleid gebied). De soort werd eerder ook in enkele andere uiterwaarden aangetroffen (Ma *et al.* 1998). Buiten het rivierengebied in Nederland alleen bekend van drie vondsten in Zuid-Limburg.

De hoge aantallen van de doorgaans schaarse dwergspin *Baryphma pratense* (Van Helsdingen 1999: 4 vindplaatsen) zijn ook opvallend. Deze soort haalde bijna 3% van de spinnen in het eerste jaar, maar verdween daarna bijna, met in 1999 en 2000 nog maar enkele exemplaren. Hij leeft zoals andere *Baryphma* soorten in de vegetatie.

De dwergspinnen *Haloratus distinctus* (18 exemplaren; Van Helsdingen 1999: 3 vindplaatsen) en *Tmeticus affinis* (8 exemplaren; Van Helsdingen 1999: 8 vindplaatsen) zijn karakteristieke rivierbegeleidende soorten, die, al kunnen ze plaatselijk algemeen zijn, toch bijzonder genoemd kunnen worden. *Tmeticus affinis* is een kensoort voor inundatie in overstromingsstrategie groep 4 (O2, Laag; bijlage 2); *Haloratus distinctus* had zijn optimum in de hogere delen van de Afferdensche en Deestsche Waarden.

De Linyphiidae *Allomengea vidua* (Van Helsdingen 1999: 7 vindplaatsen) heeft ook sterk zijn optimum in uiterwaarden, maar de aantallen in dit onderzoek (12 exemplaren, meest in O1 en O2) vallen in het niet vergeleken bij de aantallen uit het Waal-onderzoek van 1996 (213 exemplaren op 6187 spinnen)(Ma *et al.* 1998).

Lepthyphantes insignis (9 exemplaren; Van Helsdingen 1999: 8 vindplaatsen) is ook een weinig gevonden soort met een grote spreiding over de biotopen binnen dit onderzoek. Van de bijzondere soorten uit het Waal-onderzoek van 1996 (Ma *et al.* 1998), ontbrak alleen *Singa nitidula* (Van Helsdingen 1999: 2 vindplaatsen), die toen nieuw voor Nederland werd gevonden bij Millingen en in de Klompenerwaard. Echter, deze soort heeft een optimum in wilgenstruweel langs stromend water, dat binnen de vangstgebieden van onze studie heeft ontbroken.

De Grindwolfspin (*Arctosa cinerea*)

De Grindwolfspin was misschien wel de meest aansprekende spin die werd aangetroffen. Dit zeldzame dier is sterk aan oevers gebonden. Het voorbeeld van de Grindwolfspin als bijzondere natuurwaarde, verkregen in het kader van het

veiligheidsbeleid voor de grote rivieren, is zo sprekend, dat we de soort graag zouden willen uitroepen tot de ambassadeur van ontkleide uiterwaarden.

De spin leeft in een holte onder kiezelstenen en aangespoeld debris, of op zandbodems (bijv. von Bochmann 1941) in een zelf gegraven, met spinsel bekleed holletje. Van hieruit worden korte uitvallen of uitstapjes gemaakt. De levenswijze is goed beschreven (Framenau 1995, Framenau 1996a,b, Manderbach & Framenau 2001). De soort is op onze breedtegraad tweejarig met een diplochrone voortplantingstijd: in de herfst, na overwintering door de adulten voortgezet in het voorjaar. In het voorjaar verschijnen eerste-stadium juvenielen die halfwas overwinteren en in de volgende zomer tot volwassenheid groeien.

In de herfst migreren Grindwolfspinnen naar hogere drogere delen van de oever om zich daar voor overwintering in te graven. Ze zijn in staat om maanden overstroming te overleven. De fenologie wordt door Framenau uitgelegd als een aanpassing aan het milieu (Framenau *et al.* 1996). De jongste stadia zouden hierbij het meest kwetsbaar zijn voor overstroming, en daarom pas in het late voorjaar verschijnen. Hierbij moet aangetekend worden dat deze fenologie wijder verbreid is onder grotere wolfspinnen, waarbij deze dan lijkt samen te gaan met voedselaanbod en soms ook met interspecifieke concurrentie.

Grindwolfspinnen zijn vaak tijden honkvast maar kunnen aanzienlijke afstanden overbruggen. Een gemerkt vrouwtje werd eens twee kilometer verder teruggevonden.

Vrijwel zonder uitzondering bewoont de Grindwolfspin oevers; zoals zijn Nederlandse naam aangeeft voelt hij zich uitstekend thuis op grind- of kiezelbanken in de bovenloop van snel stromende rivieren. Met zandige oevers kan hij ook nog uit de voeten, ook aan stranden. Diverse auteurs (bijv. Von Bochmann 1941) hebben opgemerkt dat hij langs de Oostzee veel meer voorkomt dan bij de Noordzee. Zo ontbreekt hij bijvoorbeeld in het proefschrift van Walter Schultz (1995), die de spinnenfauna van Norderney uitputtend onderzocht. Zie ook de Duitse verspreidingskaart van Aloysius Staudt op het internet (<http://www.newcon.de/~alloys/Verbreitungskarten/>). Volgens Von Bochmann heeft de Grindwolfspin op stranden langs de Oostzee een voorliefde voor de 'Honkenya-zone', maar komt daar ook op volledig kaal zand voor. Volgens Oliver-D. Finch (schriftelijke meded.) houdt de soort zich langs de Oostzee graag op tussen stenen waar daar de stranden nogal eens uit bestaan. Voornoemde verbreidingskaart laat vrij veel vindplaatsen zien, maar toch is deze soort lokaal; in het ene stroomgebied is de soort met een behoorlijk aantal vindplaatsen aanwezig, in veel andere stroomgebieden ontbreekt de soort volledig, zoals ook blijkt uit onderzoek van een aantal Zuid-Duitse riviertjes (Manderbach & Framenau, 2001). De soort lijkt kleibodems te mijden.

Weliswaar heeft de Grindwolfspin in Europa een groot verspreidingsgebied van de Middellandse Zee tot Lapland, maar hij geldt overal als lokaal en leek tot een aantal jaren terug uit de Benelux verdwenen. In België is deze soort al meer dan een eeuw niet meer vastgesteld. In de negentiende eeuw is hij van een paar plaatsen in het stroomgebied van Schelde en Maas vermeld door Becker, in kaart gebracht door Alderweireldt & Maelfait (1990). De enige vondst in Nederland was lange tijd een in

1948 langs de IJssel bij Arnhem verzameld mannetje; begin negentiger jaren werd deze soort enkele malen in de Millingerwaard gevonden (Kessler 1997). De spinnen zaten hier voornamelijk onder aanspoelsel 'niet in al te grote dichtheden'. Het Waal-onderzoek van 1996 (Ma *et al.* 1997) leverde welgeteld één juveniel exemplaar op bij Wamel; dit op een totaal van 792 wolfspinnen en 6187 spinnen. Dit onderzoek bemonsterde met pyramidevallen de evertrebratenfauna op acht locaties langs de Waal, meestal op voor de Grindwolfspin minder geschikte plaatsen met een dichter vegetatiedek. Ook naar ons inzicht trouwe begeleiders van de grindwolfspin waren bij de bemonstering in 1996 afwezig (*Erigone arctica*) of schaars (*Erigone vagans*). Des te verrassender waren de aanvankelijk regelmatige vangsten in het onderhavige onderzoek. In totaal werden 72 exemplaren gevangen (de potvallen meegerekend), vooral bij Ophemert op laaggelegen plots.

Het valt niet uit te sluiten dat de Grindwolfspin nooit weg geweest is langs de grote rivieren. Er is in de 20e eeuw in de uiterwaarden maar sporadisch gezocht op kale plekken door het handjevol spinnenkenners in Nederland. Voor permanente aanwezigheid pleiten ook een paar vondsten bovenstrooms langs de Rijn, direct over de landsgrens, decennia terug (<http://www.newcon.de/~aloes/Verbreitungskarten>). *Arctosa cinerea* is een soort waar het lastig zoeken naar is. Andere wolfspinnen ziet men in het voorjaar in grote getale voor de voeten wegvlugten. *Arctosa*-soorten leven echter verborgen in een schuilplaats waar ze zich zelden buiten wagen. Dit gedrag wordt weerspiegeld in de sexe-verhouding in de vallen, die sterk naar de adulte mannetjes is verschoven (tabel 14). Deze gaan actief op zoek naar vrouwtjes. Eerder bij gebruik van potvallen laat dit soort dieren zich goed inventariseren. Aan de hand van de juvenielen is deze soort redelijk met pyramide-vallen te inventariseren. De adulten zijn te zwaar en laten zich beter met potvallen inventariseren. Bij volwassen vrouwtjes heeft men de meeste zekerheid ook het eigenlijke biotoop te pakken te hebben. Juvenielen met hun grotere neiging tot dispersie en adulte mannetjes op hun zoektocht naar vrouwtjes willen nog al eens in naburige atypische milieu's terecht komen; iets dat overigens voor veel spinnen geldt.

Tabel 14. Vangsten van de Grindwolfspin (*Arctosa cinerea*) naar gebruikte methode in de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden

	Vangkegel (1998 – 2000)	Potval (1998)	Totaal
Adult ?	8	23	31
Adult ?	1	3	4
Juveniel	29	8	37
Totaal <i>A. cinerea</i>	38	34	72
Totaal <i>Lycosidae</i>	461	515	976
Totaal <i>Araneida</i>	30911	4101	35012

Vóór recente kolonisatie pleit dat *A. cinerea* relatief gevoelig lijkt voor giftige stoffen, en dat de rivieren in de tweede helft van de 20e eeuw jarenlang zwaar vervuild zijn geweest. Maelfait & Hendrickx (1998) troffen in het Schelde-estuarium hoge gehalten

van bijvoorbeeld cadmium aan in met name wolfspinnen, behorende tot beduidend kleinere soorten dan de Grindwolfspin. De Grindwolfspin staat wat hoger in de voedselpyramide, en zal regelmatig kleinere wolfspinnen verschalken. De iets grotere Gerande oeverspin (*Dolomedes fimbriatus*) eet zeer regelmatig volwassen en subadulte wolfspinnen. De oude vondst (1948) dateert van voor de sterke waterverontreiniging van de Rijn. Uit de decennia van zware verontreiniging zijn geen Nederlandse vondsten bekend. De kwaliteit van het Rijnwater ten tijde van alle recente vondsten was alweer aanmerkelijk beter.

Een ander argument voor recente kolonisatie is de ogenschijnlijke uitbreiding binnen dit onderzoek. Het eerste jaar (1997) was de soort beperkt tot de Stifische Uiterwaarden, waar 15 van de 16 exemplaren afkomstig waren van één plek. Het volgende jaar verschenen voor het eerst enkele exemplaren in de Afferdensche en Deestsche Waarden; in de Stifische Uiterwaarden werden dat jaar 21 exemplaren gevangen, op één na allemaal van dezelfde plek. In 1999 werd in de Stifische Uiterwaarden door de hoge waterstanden alleen in september gemonsterd, en in 2000 werd om financiële redenen de monitoring tot de Afferdensche en Deestsche Waarden beperkt. Daar namen de aantallen toe: zes exemplaren in 1999 en 24 in 2000.

Opvallend is ook dat de soort niet werd aangetroffen in het zeer omvangrijke onderzoek in de Blauwe Kamer (Van Helsdingen 1997).

Het zal wel nooit met zekerheid gezegd kunnen worden of de recente vangsten een herkolonisatie betreffen, al lijkt het ons het meest waarschijnlijk. In ieder geval is de vestiging van de populatie in ons onderzoeksgebied te danken aan de herinrichting van het gebied. Het voorbeeld van de Grindwolfspin als bijzondere natuurwaarde, verkregen in het kader van het veiligheidsbeleid voor de grote rivieren, is zo sprekend, dat we de soort graag zouden willen uitroepen tot de ambassadeur van ontkleide uiterwaarden.

3.4.5 *Heteroptera*

Het merendeel van de tijdens het onderzoek aangetroffen soorten is algemeen en zeker niet specifiek voor uiterwaarden, al dan niet ontkleid. Veel van deze soorten zijn talrijk in voedselrijke 'storingmilieu's' en dat wekt in relatie tot de kwaliteit van het rivierwater ook geen verbazing. Soorten die er echt thuishoren zijn te vinden in het gezelschap oeverwantsen (familie *Saldidae*), met name *Saldula fucicola* en *Saldula arenicola*. Beide leven op vochtige, kale oevers van roef en zijn in hun verspreiding vrijwel uitsluitend (*S. fucicola*) of hoofdzakelijk (*S. arenicola*) op het rivierengebied aangewezen (Aukema 1989). *S. scotica*, een oeverwants die gebonden is aan stenige habitats langs stromend water en die langs Maas, Rijn en Waal niet zeldzaam is (Aukema 1989), werd echter niet aangetroffen.

Voor een aantal op wilgen voorkomende soorten vormt het rivierengebied een belangrijk habitat, maar deze soorten zijn met de gebruikte bemonsteringstechnieken

niet of nauwelijks gevangen (zoals de miriden *Agnocoris reclairei*, *Blepharidopterus diaphanus*, *Monosynnum sabulicola* en de anthocoride *Orius laticollis*).

Geén van de aangetroffen soorten behoort tot de 24 'doelsoorten' die zijn genoemd als mogelijk relevant in het kader van natuurontwikkeling (Aukema 1994).

Bijzondere soorten

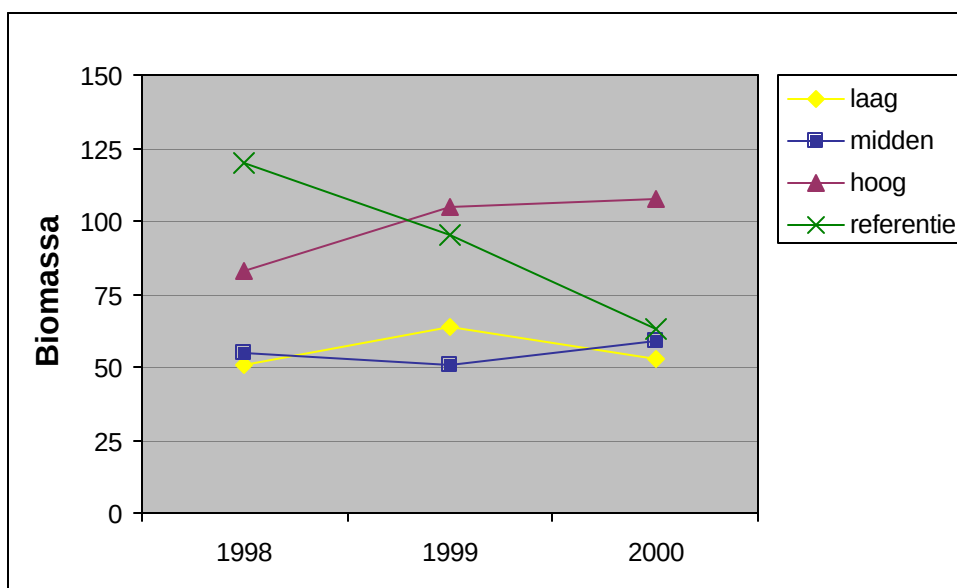
Opmerkelijk was het optreden in 2000 van de oorspronkelijk mediterrane soorten *Deraeocoris flavilinea*, *Conostethus venustus* en *Metopoplax ditomoides*, die zich pas recent in Nederland en omliggende landen hebben gevestigd en vervolgens flink zijn uitgebreid. De eerste leeft van roofterst en komt voor op allerlei bomen en struiken, en heeft in het rivierengebied een voorkeur voor Meidoorn. Beide andere soorten leven op kamille, waarbij de eerste overwintert als ei en de tweede als adult. Voor *Conostethus venustus* werd verondersteld dat rivierdalen een belangrijke rol hebben gespeeld als 'geleidingsbanen' bij de verbreiding vanuit de kuststreek verder landinwaarts (Aukema 1988). *Metopoplax ditomoides* was tot 1994 slechts bekend van één enkel exemplaar, gevonden te Gronsveld, maar heeft zich de laatste jaren flink uitgebreid (Aukema et al. 1997).

3.5 Betekenis ongewervelden in voedselweb

3.5.1 Hoogteligging

In het ontkleide terrein werd het voedselaanbod voor foeragerende vogels en andere predatoren vooral bepaald door geleedpotigen. De samenstelling van de ongewerveldenfauna vertoonde een grote ruimtelijke heterogeniteit, zowel tussen de twee onderzoeksgebieden als binnen eenzelfde uiterwaard. In de regel was de aanwezige biomassa aan insecten, wormen en spinnen laag, zodat de ontkleide uiterwaarden ondanks de aantrekkelijke land-water overgangen als foerageergebied (nog?) weinig te bieden hebben voor bijvoorbeeld steltlopers. Voor andere insectenetende vogels en zoogdieren was lokaal op ruige plaatsen meer aanbod, maar ook deze is van jaar tot jaar afhankelijk van de overstromingsduur. Het jaar 1999 werd gekenmerkt door een zeer lange inundatieperiode. In de drogere gebiedsdelen bleek de samenstelling van de fauna dan sterk te zijn beïnvloed. Als gevolg van de laat in het seizoen of in het geheel niet droogvallende delen van de uiterwaarden werd in de regel een lagere soortenrijkdom en een lagere biomassa aangetroffen. Sommige soorten en soortengroepen werden nauwelijks of niet meer waargenomen (zoals slakkendodende vliegen, zaadetende loopkevers en bladeteende haantjes), andere werden dat jaar aangetroffen op hoger gelegen terreindelen (oeverkevers en spinnen).

In zijn totaliteit is de biomassa van geleedpotigen sterk afhankelijk gebleken van de hoogteligging van het terrein. Hoewel variatie als gevolg van jaarlijkse fluctuaties of andersoortige ontwikkelingen het trekken van eenvoudige conclusies bemoeilijkt, lijkt het er sterk op dat aanwezige dichtheden in referentiegrasland en op hooggelegen ontkleide terreindelen ongeveer tweemaal zo hoog was als op laaggelegen delen (fig. 21).



Figuur 21. Gemiddelde biomassa aan geleedpotigen gedurende het onderzoek in relatie tot de hoogteligging in het terrein in de Afferdensche en Deestsche Waarden (mg.m^{-2} drooggewicht).

Referentiegrasland

Opvallend is een neerwaartse trend die zichtbaar lijkt in de biomassa in referentiegrasland in de ADW (fig. 21). Ook in de Stiftsche Uiterwaarden viel de biomassa van aanwezige geleedpotigen in 1999 veel lager uit dan het jaar ervoor (het verschil was daar nog veel sterker dan in de ADW), hoewel van 2000 helaas geen gegevens beschikbaar zijn om de tendens volledig te bevestigen. Het verschil 1998-1999 hangt mogelijk samen met het overstromingspatroon. De laatste overstroming voorafgaand aan de bemonsteringen in de zomer van 1998 was in maart 1997: er was dus sprake van een lange overstromingsvrije periode. De zomer van 1999 werd voorafgegaan door overstromingen in november 1998 en een langdurige overstroming in maart 1999. Dit lijkt echter niet te kunnen verklaren waarom in 2000 nog lagere biomassa's werden gevonden in de ADW: de zomer van 2000 werd alleen voorafgegaan door een overstroming rond de jaarwisseling 1999/2000.

Hooggelegen ontkleid terrein

In ontkleid terrein valt in de eerste plaats de toegenomen biomassa op de hooggelegen plots in de ADW op (fig. 21). De overstromingsduur is hier ongeveer gelijk aan die van het referentiegrasland (zelfs nog een fractie korter). De toename in de periode 1998-1999 zou samen kunnen hangen met het afnemen van een pionierseffect en het volgroeien van lokale populaties. Dat de biomassa daarna zelfs hoger lijkt te worden dan in het referentiegrasland kan een gevolg zijn van een zeer grote ruimtelijke heterogeniteit of onnauwkeurigheden in de meetmethode (standaardafwijkingen zijn regelmatig even groot als gemiddelde waarden, zie bijlage 6), of een andere soortensamenstelling van de zich hier ontwikkelende gemeenschap maakt een hogere biomassa mogelijk.

Lager gelegen ontkleid terrein

De biomassa van geleedpotigen op laaggelegen plots en middenplots was onderling vergelijkbaar, maar viel beduidend lager uit dan op de hooggelegen plots en in het referentiegrasland (fig. 21). De lagere terreindelen stonden dan ook gemiddeld veel langer onder water dan de hogere delen. In 1998 stond het hele onderzoeksgebied met uitzondering van lage plots in de SU weliswaar het gehele jaar droog, in 1999 was het verschil in inundatieduur tussen lage en hoge plots erg groot, en in 2000 was het verschil van laag en midden met hoog weer minder uitgesproken. In grote lijnen heeft inundatie daarmee niet alleen een doorslaggevende invloed op de soortensamenstelling van lokale gemeenschappen, zoals eerder aangetoond, maar worden daardoor ook randvoorwaarden gesteld aan de omvang van deze gemeenschappen. Voor de meeste elementen van de geleedpotigenfauna zijn die randvoorwaarden beperkend van aard geweest: op het niveau van ordes hebben met name *Coleoptera* en *Hymenoptera* heftig gereageerd op inundatie. Van *Diptera* werd echter ten opzichte van drogere jaren juist een verhoogde biomassa aangetroffen op de lagere plots in beide ontkleide uiterwaarden (bijlage 6).

De in voorgaande drie alinea's beschreven ontwikkelingen en 'verklaringen' zijn vooralsnog enigszins speculatief: men moet zich realiseren dat een trendanalyse van met name biomassagegevens aan kracht wint naarmate ontwikkelingen over langere perioden kunnen worden beschouwd. Dit vanwege het optreden van natuurlijke fluctuaties van jaar tot jaar. Het is vooralsnog veiliger om aan de veranderingen van jaar tot jaar niet al teveel betekenis te hechten, en meer 'door de oogbaren' naar het totaalbeeld te kijken zoals dat er nu is. De vraag hoe de biomassa van de aanwezige gemeenschappen is gerelateerd aan het reliëf van het terrein is met grotere betrouwbaarheid te beantwoorden dan de vraag naar de ontwikkelingen in de tijd.

Een analyse van de ecologische draagkracht van het gebied in relatie tot de specifieke behoeften van de aanwezige avifauna werd niet uitgevoerd. Wel is er een oppervlakkige analyse gemaakt van dominantieverhoudingen van hogere taxa in de aangetroffen fauna. In het onderstaande volgt een overzicht van de resultaten voor de verschillende ordes.

3.5.2 Regenwormen

In termen van biomassa wordt de ongewervelde fauna in de uiterwaardgraslanden gedomineerd door regenwormen. In ontkleide terreindelen spelen deze dieren echter met dichtheden van minder dan een gram per vierkante meter (tabel 15) nog een verwaarloosbare rol. De regenwormenfauna in ontkleide uiterwaarden is bovendien erg kwetsbaar gebleken voor hoge waterstanden. Kolonisatie en uitbreiding van lokale *founder populations* duurt jaren, en lokale ontwikkelingen kunnen in een enkel jaar van zware inundatie sterk worden teruggedrukt (Faber *et al.* 2000). Voor natuurlijke graslanden en weilanden in gematigde klimaatzones wordt in het algemeen een dichtheid van 50-120 g.m⁻² aangehouden (Edwards & Lofty 1977). In verder ontwikkelde herinrichtingen zoals de Duursche Waarden werd op een zavelige bodem na ca. 15 jaren 10-70 g.m⁻² als gemiddelde dichtheid geconstateerd,

afhankelijk van de hoogteligging (Faber *et al.* 1999, 2000). Er werd hier echter niet ontkleid, zodat een grotere uitgangspopulatie aanwezig was. Ook de diversiteit was hier wat groter dan in ontkleide uiterwaarden (12 taxa vs. 9).

Tabel 15. Biomassa van regenwormen in ontkleide uiterwaarden in relatie tot de hoogteligging van plots, met referentiewaarden voor niet-ontkleid grasland (hoogste gemiddelden in gram versgewicht/m² in periode 1997-2001). ADW, Afferdensche en Deestsche Waarden; SU, Stiftsche Uiterwaarden; DW, Duursche Waarden.

Hoogteligging	ADW	SU	DW	
	Najaar	Najaar	Voorjaar	Najaar
Referentiegrasland	65,9	44,9	-	-
Hoog	0,2	2,1	7,8	91,5
Midden	0	n.v.t.	80,3	71,1
Laag	0	0,2	57,0	3,8

Wanneer regenwormen belangrijk worden gevonden als een constant voorradige voedselbron voor bepaalde beoogde natuurdoelen en andere natuurwaarden, dan dient bij toekomstige projecten voor uiterwaardverlaging en inrichting van nieuw natuurgebied voldoende hoogteverschil in het terrein te worden aangebracht. De hoogtegradiënt t.o.v. het gemiddeld rivierpeil in de Duursche Waarden kan hierbij als model staan, evenals het gedeeltelijk conserveren van toplagen van de bodem (met daarin cocons en volwassen dieren nog aanwezig). Een zavelgrond is daarbij voor wormen ideaal: geen zand, noch zware klei.

3.5.3 Geleedpotigen

De relatieve vertegenwoordiging van de verschillende ordes van geleedpotigen in de entomofauna in termen van biomassa bleek enigszins verschillend tussen beide uiterwaardcomplexen, en bleek tevens van jaar tot jaar te variëren (tabel 16).

Om te beginnen werden de referentiegraslanden in de ADW gedomineerd door kevers, terwijl in de SU spinnen veruit de boventoon voerden; daarbij waren de verhoudingen van beide ordes ongeveer omgedraaid. In beide gebieden maakten tweevleugeligen mede deel uit van de subtop. Ook binnen de ontkleide terreinen werd de dominantie van kevers respectievelijk spinnen teruggevonden. Gaande van hoog naar laag is over het algemeen sprake geweest van een afnemende betekenis van *Coleoptera*, en een toename van *Diptera*.

Tabel 16. Relatieve vertegenwoordiging van geleedpotigen in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftsche Uiterwaarden (SU) als percentage van de totaal aangetroffen biomassa. Dominantie (>30%) is gearceerd weergegeven.

Hoogte- ligging	Orde	ADW			SU	
		1998	1999	2000	1998	1999
Laag	<i>Coleoptera</i>	9,7	0,7	23,1	16,4	12,3
	<i>Diptera</i>	4,6	67,8	35,6	5,4	61,4
	<i>Araneida</i>	78,1	29,9	31,5	66,9	24,1
	<i>Hymenoptera</i>	4,7	0,0	0,0	6,7	0,0
	<i>Heteroptera</i>	2,9	1,7	9,7	4,5	2,2
Midden	<i>Coleoptera</i>	5,3	12,8	39,0		
	<i>Diptera</i>	9,3	34,9	19,2		
	<i>Araneida</i>	69,6	45,3	17,8	n.v.	n.v.
	<i>Hymenoptera</i>	9,3	0,0	0,0		
	<i>Heteroptera</i>	6,5	7,0	24,0		
Hoog	<i>Coleoptera</i>	26,8	52,0	54,9	10,8	15,6
	<i>Diptera</i>	8,5	9,4	24,2	5,4	8,7
	<i>Araneida</i>	48,7	16,6	9,1	73,3	60,2
	<i>Hymenoptera</i>	9,0	7,3	0,0	5,2	5,7
	<i>Heteroptera</i>	7,0	14,7	11,8	5,2	9,9
Referentie	<i>Coleoptera</i>	61,3	63,3	32,4	21,6	4,6
	<i>Diptera</i>	13,6	21,0	41,9	17,3	30,6
	<i>Araneida</i>	22,8	12,9	20,9	57,2	63,3
	<i>Hymenoptera</i>	1,2	0,0	0,0	2,2	0,0
	<i>Heteroptera</i>	1,1	2,8	4,8	1,7	1,5

Het lijkt erop dat in pioniersomstandigheden *Araneida* domineren. In het eerste jaar is op alle zandlocaties deze groep dominant. Op de lage locaties (waar eigenlijk sprake is van permanente pioniersomstandigheden) blijft deze dominantie in stand gedurende de onderzoeksperiode. Op de middelste en hoge locaties zijn in het tweede en derde jaar *Coleoptera* en *Diptera* tot dominantie gekomen. *Araneida* blijken vooral onder relatief natte omstandigheden hoge biomassa's te bereiken: dat geldt voor de SU als geheel, en voor de ADW voor lage en middenplots. Het gaat daarbij niet zozeer om grote aantallen, maar eerder om grote (zware) soorten die het goed doen op een relatief kale bodem.

Het ontkleid gebied onderscheid zich verder van referentiegrasland door een relatief zwaar aandeel van *Hymenoptera* en *Heteroptera*. In de loop der jaren lijkt het aandeel *Hymenoptera* er te dalen en *Heteroptera* juist te stijgen, hetgeen samenhangt met ontwikkelingen in de vegetatie.

Kevers

De soortverscheidenheid werd vooral bepaald door grote, algemene families zoals loopkevers, kortschildkevers, bladhaantjes en snuitkevers. Dit zijn niet altijd ook de taxa die domineren in termen van biomassa: wat dat betreft voeren vooral de kortschildkevers en snuitkevers de boventoon. Deze kevers waren zowel relatief als naar absolute maatstaven gerekend sterk dominant in het referentiegrasland van de

ADW en, althans in latere jaren, op de hooggelegen plots in ontkleid terrein, maar niet in de SU (tabel 16, tabel 17, bijlage 6).

Tabel 17. Dichtheid van kevers in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftische Uiterwaarden (SU) (Gemiddelde biomassa in mg drooggewicht.m⁻²).

Hoogteligging	ADW			SU	
	1998	1999	2000	1988	1999
Laag	4,9	0,4	12,2	14,1	4,3
Midden	2,9	6,4	23,0		
Hoog	22,2	54,5	58,8	8,7	4,2
Referentie	73,3	60,3	20,5	23,7	1,2

Vliegen en muggen

In termen van biomassa was het beeld tamelijk wisselend. Op alle hoogten in het onderzoeksgebied kon lokaal een met de referenties vergelijkbare biomassa aan vliegen en muggen worden aangetroffen (bijlage 6). De ruimtelijke variatie binnen een zelfde terreinhoogte was echter groot. Plaatselijk werden uitschieters naar beneden waargenomen, vooral op laaggelegen terreindelen. Hier was de vegetatie lager en meer open, met minder draagkracht. Relatief gezien hebben de *Diptera* een dominante positie ingenomen vooral op laaggelegen terreindelen tijdens het natte jaar van 1999 (tabel 16, tabel 18).

Tabel 18. Dichtheid van vliegen en muggen in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftische Uiterwaarden (SU) (Gemiddelde biomassa in mg drooggewicht.m⁻²).

Hoogteligging	ADW			SU	
	1998	1999	2000	1988	1999
Laag	2,3	43,3	18,8	4,6	21,4
Midden	5,1	17,6	11,3		
Hoog	7,1	9,9	26,0	4,3	2,3
Referentie	16,3	20,0	26,6	19,0	8,3

Mieren, bijen en wespen

Deze groep is in termen van aantallen en biomassa weinig van betekenis, en er zijn dan ook relatief weinig predatoren van. De hoogste dichtheden werden op hooggelegen plots in ontkleid terrein aangetroffen, maar de jaarlijkse fluctuaties als gevolg van inundatie waren enorm (tabel 16, tabel 19). In de Stiftische Uiterwaarden is de variantie van de aangetroffen dichtheden groot geweest (bijlage 6).

Tabel 19. Dichtheid van mieren, bijen en niet-parasitaire wespen in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftische Uiterwaarden (SU) (Gemiddelde biomassa in mg drooggewicht.m⁻²). N.b., niet bepaald.

Hoogteligging	ADW			SU	
	1998	1999	2000	1988	1999
Laag	2,4	0,0	3,5	5,8	0,0
Midden	5,1	2,3	4,4	n.b.	n.b.
Hoog	7,4	7,4	10,6	4,2	1,5
Referentie	1,5	0,6	0,9	2,4	0,1

Spinnen en hooiwagens

De adulte spinnen waren dominant in laaggelegen zones van de ADW, de relatieve biomassa varieerde tussen 30 en 80% van de aanwezige geleedpotigen (tabel 16). Dit hangt vooral samen met de aanwezigheid van grotere soorten zoals wolfspinnen (*Lycosidae*) op de kale bodems van laaggelegen terreindelen. In 1999 werd ook op de middenzone in de ADW een hogere biomassa gevonden (tabel 20). Dit kan worden toegeschreven aan de langdurige inundatie van laaggelegen plots, waardoor oeverbewonende spinnen binnen het terrein tijdelijk zijn opgeschoven. Onder de geleedpotigen vertoonden spinnen en hooiwagens een geringe variantie in aangetroffen biomassa (bijlage 6). De in het eerste jaar (1997) ook nog met vangbekers bemonsterde fauna werd sterk gedomineerd door groepen van grote, oppervlakte-actieve soorten, zoals wolfspinnen.

Tabel 20. Dichtheid van spinnen en hooiwagens in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftsche Uiterwaarden (SU) (Gemiddelde biomassa in mg drooggewicht.m⁻²).

Hoogteligging	ADW			SU	
	1998	1999	2000	1988	1999
Laag	39,7	19,1	16,6	57,3	8,4
Midden	38,2	22,8	10,5		
Hoog	40,4	17,4	9,8	58,6	16,1
Referentie	27,3	12,3	13,2	62,7	17,2

Wantsen

De biomassa aan wantsen in de ontkleide terreindelen is relatief gezien niet erg groot (tabel 16) en was duidelijk geconcentreerd op de drogere stukken (tabel 21, bijlage 6). De variatie binnen hoogteklassen in het herinrichtingsgebied is niet groot, behalve op de laaggelegen terreindelen. Opvallend is dat in het referentiegrasland een veel lagere biomassa werd gevonden. Van jaar tot jaar bezien lijkt dit een steeds sterker wordende ontwikkeling. Over de jaren gaat de kolonisatie door wantsen alleen verder in de hogere terreindelen van de Afferdensche en Deestsche Waarden. Relatief grote fluctuaties in biodiversiteit en biomassa zijn dan ook gekoppeld aan de lager gelegen, instabiele habitats. Naar onze verwachting is er sprake van vergelijkbare ontwikkelingen in diversiteit en biomassa van de aanwezige vegetatie, die bepalend zijn voor de aantrekkingskracht van het terrein voor wantsen.

Tabel 21. Dichtheid van wantsen in relatie tot hoogteligging in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftsche Uiterwaarden (SU) (Gemiddelde biomassa in mg drooggewicht.m⁻²).

Hoogteligging	ADW			SU	
	1998	1999	2000	1988	1999
Laag	1,5	1,1	5,1	3,9	0,8
Midden	3,5	3,5	14,1		
Hoog	5,8	15,4	12,6	4,2	2,7
Referentie	1,3	2,7	3,0	1,8	0,4

3.5.4 Interpretatie en conclusies

De onderzoeksresultaten laten weinig eenduidige conclusies toe met betrekking tot de draagkracht van ontkleide uiterwaarden voor predatoren van ongewervelden. De zeer grote standaarddeviaties voortkomend uit de grote ruimtelijke heterogeniteit, evenals de nog wat korte tijdreeks maken vooralsnog een vergaande interpretatie onzeker. Voorzichtigheidshalve zou het volgende kunnen worden geconstateerd:

- Ontkleiing leidt tot lagere biomassa's in de eerste twee jaar na de ingreep. Over het eerste groeiseizoen (1998) zijn onvoldoende biomassagegevens beschikbaar, maar het lijkt waarschijnlijk dat dit het geval is. In de lagere ontkleide terreindelen blijft de biomassa aan ongewervelden minstens de helft lager dan op hogere delen, ook nog na vier jaren na de ingreep.
- Gekoppeld aan het gegeven dat de biomassa aan *bodemfauna* (bemonsterd met handvangsten uit de bovenste bodemlaag) in ontkleid terrein heel laag was, betekent dit dat de eerste jaren na de ingreep de voedselbeschikbaarheid beperkt is voor vogels die afhankelijk zijn van bodembewonende of oppervlakte-actieve dieren. Met name voor predatoren van regenwormen en emelten is er onvoldoende aanbod om het terrein aantrekkelijk te maken.
- Langdurige overstroming lijkt een negatief effect te hebben op het voedsel-aanbod op locaties die normaliter maar kortstondig worden overstroomd. Dit betekent dat in de hogere delen van de uiterwaarden grote fluctuaties kunnen voorkomen in de beschikbaarheid van oppervlakte-actieve fauna voor predatoren. (Dit nog afgezien van het gegeven dat de foerageerperiode kan worden beperkt door inundatie).
- Ten opzichte van de referentie van het oorspronkelijke uiterwaardgrasland lijken *Araneida* meer aandeel in de biomassa van geleedpotigen in pioniersituaties te hebben, en *Coleoptera* en *Diptera* juist minder. Het aanbod aan *Diptera* in lage terreindelen reageert echter positief op inundatie.

4 Discussie

4.1 Methodologie

Het statistisch onderzoek met gebruikmaking van canonische correspondentieanalyse is op zichzelf een geschikte manier om abundantiegegevens in een multivariate omgeving te analyseren. Vanwege financiële beperkingen zijn de opgebouwde databases echter niet diepgaand geanalyseerd. Daarnaast legt het gebruik van verschillende databases met een ongelijk niveau van detaillering in ruimte en tijd enkele beperkingen op aan de analyse en interpretatie van gegevens.

Ruimtelijke versus temporele variatie

In de vier jaren van monitoring werd een groeiend aantal soorten in de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden aangetroffen. Er was sprake van een snelle bezetting door koloniserende entomofauna. In de relatief korte monitoringsperiode werd duidelijk dat enerzijds het nieuw gevormde terrein ogenblikkelijk een ontwikkeling doormaakt waarbij ruimte ontstaat voor steeds meer soorten, en dat anderzijds ook al snel sprake is van het weer verdwijnen van andere soorten (de primaire kolonisten). Gedurende de vier jaren van monitoring in het veld waren de condities met betrekking tot overstroming bepaald niet regelmatig van jaar tot jaar. Dit alles maakt dat de opgebouwde database een grote heterogeniteit in zich heeft met betrekking tot de tijdsfactor. Successionele ontwikkeling en temporele fluctuaties in abiotische omstandigheden vormden echter niet de hoofdvraag van het onderzoek en hebben binnen de financiële randvoorwaarden een onderschikte plaats gekregen bij de analyse van de onderzoeksresultaten. Het hoofddoel was een analyse van ruimtelijke variabiliteit, en dan nog alleen met betrekking tot de belangrijkste omgevingsfactoren. Uit die analyse zijn interessante en duidelijke conclusies te trekken, maar men moet zich realiseren dat hierbij geen rekening is gehouden met de onderliggende temporele variabiliteit.

In het verlengde hiervan moet worden geconstateerd dat de onderzoeksgegevens voor de Afferdensche en Deestsche Waarden omvangrijker waren dan voor de Stiftsche Uiterwaarden, omdat met name in 1999 aldaar de meeste vangstmomenten door inundatie zijn uitgevallen. Door de kleinere omvang van de steekproef is sprake van een zeker verschil in betrouwbaarheid van gegevens tussen beide uiterwaarden, met name met betrekking tot de laaggelegen plots in de Stiftsche Uiterwaarden. De kans om een volledig beeld van de soortensamenstelling ter plekke te verkrijgen is dan in principe iets kleiner, omdat in de tijd een beperkter oppervlak werd bemonsterd: volgens de soortareaalcurve (cf. biogeografische eiland-theorie, MacArthur & Wilson 1967) worden dan althans beneden het kritisch oppervlak niet alle soorten van de gemeenschap aangetroffen. Een verschil in vangstvolume legt dan formele beperkingen op aan (vooral) kwantitatieve interpretatie, bijvoorbeeld met betrekking tot ontwikkelingen van jaar tot jaar, of bij vergelijking tussen uiterwaardgebieden, omdat de data niet langer simpel zijn te sommeren. Bij een relatief geringe omvang van de database van vier jaar zijn dergelijke vergelijkingen

dan minder zinvol, of hebben althans beperkte waarde voor generalisatie. We hebben daarom bij analyses op soortsniveau of aan beperkte taxonomische groepen soms alleen gekeken naar gegevens voor de Afferdensche en Deestsche Waarden.

Vanzelfsprekend zijn tijdens een overstromingsperiode soorten afwezig (althans veel volwassen exemplaren, zoals die met vangkegels worden verzameld), hetgeen ook een duidelijke ecologische betekenis heeft. Veel soorten bewegen met de waterlijn mee en zijn daarmee niet strikt gebonden aan de monitoringsplots: zij kunnen dan alsnog op hogergelegen terrein worden aangetroffen.

Bovenstaande discussie over 'ontbrekende vangstgegevens' is daarom niet bedoeld als ontkrachting van de conclusies van het onderzoek, zeker niet met betrekking tot de discussie rond de stuurbaarheid van ecologische ontwikkelingen in termen van omgevingsfactoren. Wij denken echter wel dat de database een beter begrip van ontwikkelingsprocessen kan bieden, wanneer daar gericht (met geëigende statistische methoden voor tijdreeksen) naar zou worden gekeken.

Minstens zo belangrijk voor extrapolatiemogelijkheden van de resultaten is inzicht in temporele variaties met betrekking tot afwisselingen in droge en natte jaren. Structurele kennis van de gevolgen van extreem natte jaren op de diversiteit van de levensgemeenschap, de ruimtelijke flexibiliteit van soorten in het terreingebruik, en de duur van de herstelperiode zou bijdragen aan de voorspellingskracht van de onderzoeksresultaten, die nu voornamelijk op ruimtelijke aspecten zijn gestoeld. Dit mede gezien de registratie door Rijkswaterstaat van het rivierpeil gedurende de afgelopen 150 jaren, op basis waarvan de mate van inundatie, de duur en periodiciteit zoals die in deze onderzoeksperiode zijn opgetreden op representativiteit kan worden beoordeeld.

De gemeenschappen zoals die in deze studie zijn benoemd, werden geformeerd op basis van een totaaloverzicht van bemonsteringen over seizoenen en jaren heen. Op enig moment in de tijd zal een hele gemeenschap van soorten maar zelden compleet aanwezig zijn (geweest). De in het veld aanwezige dynamiek in de populatiedichtheid van de soorten in relatie tot seizoenswisseling en inundatiekarakteristieken van jaar tot jaar is 'platgeslagen' tot een gemiddelde abstractie. Daarin zit ook precies de voorspellende kracht bij extrapolatie naar situaties elders (vooropgesteld dat men dus ook niet verwacht de voltallige gemeenschappen tegelijkertijd aan te treffen). De waarden die omgevingsvariabelen aannemen onder optimale condities voor de gemeenschappen (tabel 6 en tabel 8) betreffen evenzeer gemiddelden, waarvan onder extreme inundatieomstandigheden zal worden afgeweken.

Zeldzame soorten

Soorten die weinig werden waargenomen zijn buiten de CCA gelaten. De beperkte omvang van waarnemingen van dergelijke soorten is onvoldoende voor een statistische analyse. Soorten met een spaarzaam voorkomen vormen in principe echter wel degelijk een onderdeel van het ecosysteem, en kunnen zelfs grote indicatieve betekenis hebben. Door onze werkwijze worden (van nature) zeldzame soorten (met vaak hoge natuurwaarden) grotendeels gemist in een CCA-benadering.

Om in deze omissie tegemoet te komen werden de soortenlijsten en vangstresultaten in dit opzicht specifiek nagekeken en becommentarieerd.

Selectiviteit van gebruikte vangtechniek

Het gebruik van vangkegels is een bekende techniek die een breed spectrum aan vangsten van ongewervelden kan opleveren. Niettemin zijn sommige taxa minder efficiënt met kegels te vangen. Sommige op de bodem jagende spinnen zoals wolfspinnen (*Lycosidae*) zijn stellig ondervertegenwoordigd in de vangsten. Ten dele kan dat ook het geval zijn voor spinnen van de families *Gnaphosidae* en *Liocranidae*. Dergelijke dieren vangt men beter met potvallen. Spinnen van de families *Dictynidae*, *Clubionidae*, *Philodromidae*, (ten dele *Salticidae*), *Theridiidae*, *Tetragnathidae* (behalve *Pachygnatha*), *Araneidae*, (veel *Linyphiidae* s.s.) vangt men juist weer beter met kegels. Voor loopkevers (*Carabidae*), mieren (*Formicoidea*) en ongevleugelde vliegen en muggen (*Diptera*) geldt dezelfde beperkte efficiëntie van vangkegels. Het is zeer waarschijnlijk dat er door het werken met vangkegels veel soorten over het hoofd zijn gezien; de soortenlijst moet daarom niet als compleet worden beschouwd.

Potvallen werden in de eerste twee onderzoeksjaren wel gebruikt in aanvulling op vangkegels, maar de monsters werden alleen voor spinnen en hooiwagens uitgewerkt. De resultaten werden niet in de CCA meegenomen.

4.2 Vergelijking van uiterwaarden

Uit de correspondentieanalyse blijkt op meerdere momenten dat de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden onder *gelijke* omstandigheden een vergelijkbare entomofauna bezaten. De belangrijkste overeenkomst blijkt uit het feit dat ontkleien op alle locaties een vergelijkbaar effect heeft (as 1). Hierdoor lijken alle ontkleide uiterwaardlocaties meer op elkaar dan op de referentie graslandlocaties. De op een na belangrijkste overeenkomst is dat locaties met vergelijkbare overstromingsomstandigheden een vergelijkbare soortensamenstelling vertonen. Ondanks het feit dat de Afferdensche en Deestsche Waarden minder vaak en kortstondiger overstroomd worden dan de Stiftsche Uiterwaarden, blijkt uit de ordening langs assen 2 en 3 (figuur 4) dat de hoge plots van de Stiftsche Uiterwaarden samen met de lage plots van de Afferdensche en Deestsche Waarden tot een zelfde cluster behoren. Omdat overstroming een belangrijke factor is op deze ordinatieassen, blijkt hieruit dat een vergelijkbaar overstromingsregime tot vergelijkbare soortengemeenschappen leidt, ook op geografisch gescheiden locaties. Dit betekent dat ook elders vergelijkbare initiële gemeenschappen mogen worden verwacht onder dezelfde overstromingsregimes. Het betekent tevens dat de afstand van een ontkleide locatie tot het intact gebleven grasland (laaggelegen plots liggen verder), d.w.z. de minimale afstand die veel soorten hebben moeten overbruggen bij het rekoloniseren, minder selectief heeft gewerkt op de aangetroffen fauna dan de overstromingsfactor.

De effecten van ontkleien en overstroming zijn sterker dan de effecten van intrinsieke eigenschappen van het gebied zelf. Pas langs ordinatie-as 4 worden de Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden geheel van elkaar

gescheiden. Met andere woorden, de allesoverheersende invloed van ontkleien en overstromen daargelaten, zullen de soortensamenstellingen van de monsters binnen een gebied meer op elkaar lijken dan op die van een ander gebied.

Binnen de beschreven inundatieregimes en binnen het tijdsbestek van de onderzoeksperiode lijkt de voorspelbaarheid van entomofauna in relatie tot inundatie daarom voldoende voor toepassing in nieuwe projecten met uiterwaardverlaging. Op basis van de huidige ruimtelijk georiënteerde analyses aan de databases blijft evenwel enige onzekerheid bestaan. Deze komt vooral voort uit de vooralsnog beperkte analyse van temporele variatie en het feit dat het onderzoek is gebaseerd op een eenmalige, kortstondige tijdserie die (gelijktijdig) in twee uiterwaarden werd gevolgd.

4.3 Vergelijking van jaren

Het monitoringsonderzoek van ongewervelde fauna in de uiterwaarden heeft een periode van vier jaar omvat (1997–2000). In die periode is sprake van een ontwikkeling in de fauna die duidelijk samenhangt met kolonisatie en successie van soorten in de nieuw ingerichte gebieden, waardoorheen een sterke invloed heeft gespeeld van perioden van overstroming die van jaar tot jaar soms zeer verschillend zijn geweest. Bij elkaar genomen zijn de temporele variatie van soorten en successionele ontwikkelingen van gemeenschappen binnen de beperkingen van de relatief korte tijdreeks en ruimtelijke replicaties echter slechts met relatief zware (*i.e.* dure) inspanningen te analyseren (zie ook §4.1), zodat hiertoe geen prioriteit is gesteld bij uitvoering van statistische analyses. In het onderstaande volgt een samenvattende discussie op basis van de eerdere tussenrapportages over de resultaten van de afzonderlijke onderzoeksjaren. Hierbij wordt zowel kort aandacht besteed aan een vergelijking van droge en natte jaren op basis van karakteristieken van inundaties in het winterseizoen §4.3.1), als aan kolonisatie en successie van soorten (§4.3.2).

4.3.1 Inundatie

De overstroming van het onderzoeksgebied heeft door de jaren heen geen regelmatig verloop gehad. In de onderzoeksperiode hebben zich drie min of meer reguliere jaren voorgedaan in termen van waterafvoer door de rivier, en een duidelijk ‘natter’ jaar.

Het derde monitoringsjaar kan worden opgevat als een extreem nat jaar (Rommelzwaal 2001): het winterseizoen 1998/1999 werd gekenmerkt door een bijzonder lange inundatieperiode. Als gevolg van de laat in het seizoen of in het geheel niet droogvallende delen van de uiterwaarden werd in 1999 in de regel een lagere soortenrijkdom en een lagere biomassa aan ongewervelden aangetroffen dan in 1998. Sommige soorten en soortengroepen werden in het geheel niet meer waargenomen, andere werden aangetroffen op hoger gelegen terreindelen. Het is niet altijd duidelijk in hoeverre de milieudynamiek door inundatie deze veranderingen teweegbrengt. Zaaetende kevers bijvoorbeeld zijn in het ‘natte’ jaar opmerkelijk afwezig geweest. De tijdelijke afname van soorten die gebonden zijn aan open, droge,

zandige bodems, zoals groefbijen, graafwespen, wolfspinnen en daarvan afhankelijke spinnendoders, is wel toe te schrijven aan hoge waterstanden. De tijdelijke aanwezigheid van oeversoorten op hogere terreindelen geeft aan dat deze fauna in het algemeen in staat is met de dynamiek van het milieu mee te bewegen. Dit lijkt echter niet voor alle soorten te gelden. Heel opmerkelijk is dat slakkendoders, parasitaire vliegen die voor hun voortplanting vooral afhankelijk zijn van aangespoelde slakken, niet met de rest van de oeverfauna naar hogerop meebewegen.

Voor wat betreft de regenwormenfauna blijken de ontkleide uiterwaardgebieden erg kwetsbaar voor hoge waterstanden. Kolonisatie en uitbreiding van lokale populaties kosten jaren en lokale ontwikkelingen kunnen in een enkel jaar sterk worden teruggezet. In termen van aanwezige biomassa vormt de populatie wormen in de graslanden de grootste groep van evertrebraten in en op de bodem. In de ontkleide terreindelen spelen zij nog een beperkte rol.

Op hoofdlijnen kunnen de volgende effecten van extreme inundatie worden beschreven voor de beginperiode na herinrichting (Faber *et al.* 2000):

- De hoge waterstand heeft verdere kolonisatie van de nieuw ingerichte gebieden iets beperkt, maar in ieder geval niet geheel onmogelijk gemaakt;
- De oeverfauna heeft zich betrekkelijk goed kunnen handhaven, al zijn bepaalde karakteristieke elementen verdwenen;
- De fauna van open, droge en zandige bodems heeft te lijden van langdurige overstroming en is in soortental en abundantie achteruit gegaan;
- Bodemdieren, i.h.b. regenwormen, vertonen een vertraagde ontwikkeling in het seizoen.

De andere monitoringsjaren werden gekenmerkt door een korte inundatieperiode en waren representatief voor een normale waterafvoer (*cf.* Remmelzwaal *et al.* 1999). Als gevolg van de vroeg in het seizoen droogvallende uiterwaarden werd in 2000 in de regel een hogere soortenrijkdom en een grotere biomassa aan ongewervelden aangetroffen dan in 1999. Soorten en soortengroepen die in 1999 in het geheel niet meer werden waargenomen, of werden aangetroffen op hoger gelegen terreindelen, bleken veelal te zijn teruggekomen. De kolonisatie en successie van entomofauna in de Afferdensche en Deestsche Waarden lijkt daarom binnen een jaar vrijwel hersteld van gevolgen van een incidentele, langdurige inundatie in een vroeg ontwikkelingsstadium. In grote lijnen werden de volgende effecten beschreven (Faber *et al.* 2001):

- Bij de normale waterstanden in 2000 is de terugslag van 1999 in soortenrijkdom en dichtheden geheel of grotendeels hersteld tot het niveau van 1998, afhankelijk van de diergroep: de diversiteit van kevers was nog niet terug op het niveau van 1998, die van wantsen, vliegen en muggen heeft zich verder ontplooid;
- De oeverfauna heeft zich merendeels goed kunnen herstellen. Karakteristieke elementen als slakkendoders (*Sciomyzidae*) zijn teruggekeerd en het soortental is groter dan in eerdere jaren;
- De fauna van open, droge en zandige bodems is hersteld van de overstroming in 1999/2000. Met name allerlei soorten wespen doen het goed;

- Bodemdieren, i.h.b. regenwormen, vertonen nauwelijks een ontwikkeling, ook niet in termen van herstel na het voorgaande natte jaar. In de Duursche Waarden werden wel duidelijke fluctuaties waargenomen binnen de sterke zonering in dichtheden die is gerelateerd aan de hoogteligging. Deze fluctuaties waren echter niet eenduidig en slechts ten dele te verklaren door verschillen in grondsoort van hoge en middenplots. Hogergelegen plots hebben meest een zandige bovengrond, die in het voorjaar van 2000 erg droog is geweest. Op de zavelige middenplots was de situatie overal vochtig en dus gunstiger.

4.3.2 Kolonisatie en successie

De ontwikkeling van de uiterwaarden gedurende de eerste vier jaren na herinrichting moet ecologisch gezien beschouwd worden als de vestigingsfase van merendeels nieuwe levensgemeenschappen. Ontkleining vormt een dermate drastische ingreep dat direct na uitvoering vrijwel geen flora en fauna meer aanwezig is. Datgene wat al spoedig kan worden aangetroffen is veelal afkomstig van elders. Het gaat dan vaak om immigranten uit de directe omgeving, die niet typerend zijn voor het nieuwe terrein. Toch blijkt ook de kolonisatie van nieuw ingerichte gebieden door specifieke fauna over grotere afstanden zeer snel op gang te komen! Al in het eerste jaar na voltooiing van de werken werden belangwekkende en soms spectaculaire vondsten gedaan. In de jaren daarna bleken verreweg de meeste van dergelijke vondsten geen 'eendagsvlieg' en was inderdaad sprake van vestiging. Het kolonisatieproces is na vier jaren nog steeds gaande met de komst van steeds meer soorten, waarbij ook steeds meer complexe trofische relaties tot stand komen. Het aantal nieuwkomers was het vierde jaar zelfs relatief groot.

Inmiddels (b)lijken enkele soorten op hun retour, of zijn zelfs alweer verdwenen. Hoewel het nog om incidentele gevallen gaat, zou men kunnen stellen dat hier de eerste tekenen van successie en verdere opbouwende ontwikkeling in de fauna zich aandienen.

Aan de andere kant is het een karakteristiek van het uiterwaardmilieu, dat de ongewerveldenfauna onder extreme, maar regelmatig voorkomende condities zware klappen te verduren krijgt en dan slechts met beperkte soortenrijkdom in lage dichtheden aanwezig is. Dat betekent dat kolonisatie en successie ook tijdelijk teruggezet kunnen worden. Men mag dan ook verwachten dat op termijn in nieuw ingerichte uiterwaarden een verzameling van soorten zal ontstaan die goed is ingespeeld op grote milieudynamiek. Soorten met een groot koloniserend vermogen zullen hierbij ook op langere termijn een aanzienlijk aandeel van blijven uitmaken. Het zou interessant zijn om een serie van opbouw, afbraak en herstel-cycli te volgen, om te zien in hoeverre het optreden van soorten aan toeval onderhevig is en in hoeverre successie en relatieve evenwichten in detail voorspelbaar zijn. De huidige serie waarnemingen is daarvoor nog vrij beperkt.

Het derde, 'natte' jaar van monitoring maakte duidelijk dat de nieuw ingerichte terreinen nog steeds door nieuwe soorten werden gekoloniseerd. Het aantal

nieuwkomers was dat jaar echter beperkt. Zelfs op hooggelegen plots was het totaal aantal aanwezige soorten als gevolg van inundatie in de regel sterk teruggelopen. De fauna van de lagere gebiedsdelen was kenmerkend voor vochtige open oevers; ook op hogere terreindelen was deze fauna echter sterk vertegenwoordigd, meer dan in voorgaande 'drogere' jaren het geval is geweest. Hierdoor neemt de biodiversiteit van hogere terreindelen soms (tijdelijk) toe. Deze verrijking betreft dus geen blijvende kolonisatie of successie en verdere ontwikkeling van de fauna, maar eerder een vernatting van het habitat met (tijdelijke) kolonisten uit de oeverzone.

Vooraf onder de spinnen en kevers zijn diverse zeldzame en bedreigde soorten aangetroffen. Enkele daarvan, zoals de Oeverkever en Grindwolfspin, lijken een permanente plaats te hebben ingenomen. Bij een overzicht van de aangetroffen soorten wordt duidelijk dat typische soorten van pioniermilieus de boventoon voeren. Ook zijn ontwikkelingen zichtbaar binnen deze groep van pioniersoorten, die duiden op een successie van soorten. Deze ontwikkelingen komen zowel op soortsniveau tot uitdrukking, als op niveau van families. Een fraai voorbeeld werd beschreven aan de hand van spinnen van het geslacht *Oedothorax*, waar primaire en secundaire kolonisten elkaar op korte termijn hebben afgewisseld (Faber *et al.* 2001).

Ten aanzien van kolonisatie en successie kunnen de volgende hoofdlijnen in de waarnemingen worden herkend:

- In het vierde jaar was de kolonisatie van de nieuw ingerichte gebieden door de grote taxa verder voortgeschreden, ondanks de eerdere terugslag in soortverscheidenheid en dichtheden als gevolg van een extreem nat jaar. De voortgang c.q. herstel was enigszins afhankelijk van de diergroep, zodat het er op lijkt dat althans onder de lokaal vigerende condities wantsen, vliegen en muggen zich relatief snel ontwikkelen, en kevers wat minder;
- Op soortniveau zijn ontwikkelingen in kolonisatie en successie soms bijzonder goed te zien en duidelijk te relateren aan andere ecologische ontwikkelingen in de uiterwaard;
- De oeverfauna heeft zich merendeels goed kunnen ontwikkelen. Karakteristieke elementen als slakkendoders (*Sciomyzidae*) lijken permanent aanwezig, ondanks tijdelijke absentie als gevolg van extreme inundatie, en namen nog steeds toe. De populatie van de Grindwolfspin (*Arctosa cinerea*) in de Afferdensche en Deestsche Waarden breidt zich verder uit. Enkele bijzondere rivierbegeleidende soorten van de loopkevergeslachten *Bembidion*, *Amara* en *Harpalus* werden echter niet meer gevangen;
- De fauna van open, droge en zandige bodems is gevoelig voor extreme inundatie, maar ontwikkelt zich in het algemeen goed. Met name allerlei soorten wespen doen het goed en entomofaunistisch gezien neemt het voedselweb van dit biotoop sterk in complexiteit toe;
- Bodemdieren, i.h.b. regenwormen, vertonen nauwelijks een ontwikkeling. Wel waren er duidelijke fluctuaties waarneembaar binnen de sterke zonering in dichtheden die is gerelateerd aan hoogtezonering, zoals in de Duursche Waarden. Deze fluctuaties waren echter niet eenduidig en daarom zonder verdere gegevens moeilijk interpreteerbaar. Dichtheden waren beduidend hoger in de Duursche

Waarden dan in de Afferdensche en Deestsche Waarden (of Stiftsche Uiterwaarden, waar alleen in eerste jaar observaties werden gedaan), maar dit is toe te schrijven aan het verdere ontwikkelingsstadium, en het feit dat hier niet werd ontkleid bij herinrichting. Het inoculum aan cocons en wormen als beginpopulatie moet daardoor aanzienlijk groter zijn geweest. Bovendien is de zavelige grond veel gunstiger voor een goede populatieontwikkeling dan het (organisch stofarme) zand van Afferdensche en Deestsche Waarden en Stiftsche Uiterwaarden.

Zowel in termen van de aanwezigheid van oever- en pioniersfauna in zijn totaliteit, als in termen van afzonderlijke soorten vertegenwoordigen de onderzoeksgebieden wetenschappelijk interessante en beleidsmatig bijzondere natuurwaarden. Het onderzoek heeft tot nu toe aangegeven dat in termen van biodiversiteit van ongewervelde dieren het proces van natuurontwikkeling in de eerste vier jaren na inrichting een bemoedigend verloop heeft gehad, en dat soortenrijkdom en dichtheden van individuele soorten en soortengroepen sterk reageren op de mate en duur van overstroming van de uiterwaard.

4.4 Fauna gemeenschappen

De multivariate analyse van gegevens over entomofauna, waterpeilen, bodemeigenschappen en vegetatie werd op een basaal niveau uitgevoerd, waarbij soms gegevens zijn samengevoegd ter beperking van de omvang van de analyse. Zo werden gegevens over een zelfde raaihoogte per vangstperiode samengevoegd. Als gevolg hiervan is de ruimtelijke resolutie van met name vegetatiegegevens, afkomstig van permanente kwadraten die specifiek gebonden zijn aan afzonderlijke plots van vangkegels, verminderd. Juist op hoger gelegen ontkleide plots was de vegetatie nogal wisselend van karakter, althans metterjaren in toenemende mate. De vegetatiebedekking en het karakter van de plantesoorten varieerden van zeer open en laag tot hoog en ruig. De faunagemeenschap *relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap*, die voor deze terreinhoogte op basis van canonische correspondentieanalyse werd beschreven, is zodoende gerelateerd aan een wat heterogene verzameling van floristische gemeenschappen. Dit betekent dat ook de fauna verder zou kunnen worden gedifferentieerd dan nu is gebeurd, aangezien veel insecten gebonden zijn aan een waardplant of aan specifieke abiotische condities. In de tussenrapportages uit voorgaande jaren werd op basis van veldwaarnemingen aan de plaatselijke begroeiing en interpretatie van bijbehorende faunistische gegevens al onderscheid gemaakt in soorten van droge, open zandige bodems en van meer ruige vegetatie. Het lijkt ons nog steeds zinvol om dat onderscheid te handhaven, omdat de bijbehorende milieucondities van beide 'ondergemeenschappen' door gerichte maatregelen bij terreinbeheer kunnen worden behouden.

Al met al kunnen dan vier faunistische gemeenschappen worden beschreven. In ontkleid terrein:

1. Oevergemeenschap;

Twee gemeenschappen van relatief droge zandgrond:

2. Gemeenschap van open, relatief droge zandgrond
3. Gemeenschap van ruig uiterwaardengrasland op relatief droge zandgrond

In niet ontkleid terrein (referentiegrasland):

4. Gemeenschap van grasland.

Oevergemeenschap

De fauna van de lagere gebiedsdelen is kenmerkend voor vochtige, open oevers. De biodiversiteit op de lage terreindelen is in het laatste jaar nog steeds toegenomen, zij het nog maar in beperkte mate ten opzichte van 1998. Deze verrijking betreft vooral een verdere ontwikkeling van *Diptera* en *Heteroptera*.

Veel soorten van deze gemeenschap bewegen in het terrein mee met de waterstanden en reageren snel op pieken in het voedselaanbod, zodat zij ook op wat hogere terreinen kunnen worden aangetroffen: op lokaal niveau kan de aanwezigheid van deze fauna daarom van jaar tot jaar sterk variëren. De beperkte mogelijkheden van groepen als slakkendoders om met de dynamiek van het water mee te bewegen blijkt gecompenseerd te worden door een onmiddellijke herkolonisatie onder gunstiger condities. Deze vliegen lijken relatief meer plaatsgebonden. De kenmerkende en bijzondere soorten in deze gemeenschap zijn polyfage predatoren met een voorkeur voor schaarse begroeiing. In deze gemeenschap bevindt zich een aantal overstromingstolerante soorten, terwijl de rest als adult overwintert in hoogwater-refugia. Naast de bemonsterde terrestrische fauna kenmerkt deze gemeenschap zich door de aanwezigheid van grote aantallen aquatische dieren zoals haften (Hering & Plachter 1997). De hoge biomassa aan ongewervelden in de randzone biedt dan ook foerageermogelijkheden voor predatoren (Siepe 1994). Enkele verdere ecologische eigenschappen van deze gemeenschap met betrekking tot abiotische condities worden weergegeven in tabel 22 onder 'OL'. De gemeenschap houdt verband (cf. Lammertsma *et al.* 2001) met ecotopen van het zomerbed met een zeer frequente overstroming (Rademakers & Wolfert 1994).

Beheer

Door een hoge overstromingsfrequentie waarbij de vegetatiesuccessie wordt teruggezet is beheer niet noodzakelijk, zolang het open karakter maar gehandhaafd blijft. Bij onvoldoende overstromingsdynamiek kan begrazing bijdragen aan het behoud van de oevergemeenschap. Overmatige betreding door grazers moet echter worden voorkomen, teneinde voldoende overlevingskansen van bodembewoners te verzekeren.

Kenmerkende taxa (zie ook bijlage 2, groep 4 OL)

Spinnen: *Arctosa cinerea*, *Porrhomma* spp.

Wantsen: *Saldula* spp.

Kevers: *Bembidion semipunctatum*, *Stenus* spp., *Bledius terebrans*, *Heterocerus fenestratus*

Vliegen: *Sciomyzidae*, *Symplecta* spp., *Tachydromia umbrarum*

Bijzondere soorten

Spinnen: *Arctosa cinerea*, *Anoplius concinnus*

Kevers: *Bembidion striatum*, *B. velox*, *B. semipunctatum*, *B. argenteolum*, *B. biguttatum*, *B. dentellum*

Wantsen: *Saldula fucicola*, *S. arenicola*

Vliegen: *Colobaea bifasciella*, *C. punctata*, *Pherbellia grisescens*

Gemeenschap van open, relatief droge zandgrond

Op de hoger gelegen terreindelen waren goede kansen aanwezig voor veel pioniersoorten, typische soorten van pioniermilieus voeren de boventoon. Dit komt zowel op soortniveau als op familieniveau tot uitdrukking. Het is niet altijd duidelijk in hoeverre de milieudynamiek door inundatie van betekenis is. Zaadetende loopkevers van pioniervegetaties uit de geslachten *Amara* en *Harpalus* zijn bijvoorbeeld de laatste twee jaren opmerkelijk afwezig geweest. Vóór 1999 waren deze soorten duidelijk vertegenwoordigd. Hier lijkt een toenemende vegetatiebedekking ongunstig voor de geschiktheid van het biotoop. De fluctuaties van andere soortengroepen die gebonden zijn aan open, droge, zandige bodems, zoals groefbijen, graafwespen, wolfspinnen en daarvan afhankelijke spinnendoders, zijn wel toe te schrijven aan het optreden van hoge waterstanden. Enkele verdere ecologische eigenschappen van deze gemeenschap met betrekking tot abiotische condities worden weergegeven in tabel 22 onder 'AH'. De getalswaarden van karakteristieken voor vegetatie moeten hierbij worden opgevat als aan de hoge kant (als gevolg van middeling met plots van de gemeenschap van ruig uiterwaardengrasland op relatief droge zandgrond). De gemeenschap houdt verband met het ecotoop uiterwaard grasland, *ug1*, (cf. Lammertsma *et al.* 2001), met een periodieke tot frequente overstromingsfrequentie (Rademakers & Wolfert 1994).

Uitgesproken pioniersoorten zoals de dwergspin *Oedothorax apicatus* (zie §3.4.4 en Faber *et al.* 2000, 2001) hebben verwantschap met deze gemeenschap, maar behoren er niet toe. Dergelijke primaire kolonisten worden voornamelijk aangetroffen in de eerste jaren na herinrichting en verdwijnen dan al spoedig weer ten gunste van naaste concurrenten. In het geval van *Oe. apicatus* gaat het dan om de 'secundaire' pioniersoorten *Oe. retusus* en *Oe. fuscus*, die langer in het open terrein aanwezig blijven. Ook deze twee zijn echter niet afhankelijk van langdurig droge zandbodems, en worden ook op lagere terreindelen gevonden.

Beheer

Extensieve jaarrond begrazing (<15 dieren/ha) is noodzakelijk om open plekken te handhaven die essentieel zijn voor de gemeenschap van open, relatief droge zandgrond; hierdoor neemt de vegetatiestructuur toe en worden open plekken gecreëerd door vertrapping. Bij intensieve begrazing wordt de bodem teveel vertrapt (bovenmatige sterfte van larvale stadia) en neemt ook het aanbod aan geschikte waardplanten af.

Kenmerkende taxa

Kevers: *Brachypterus urticae*, *Tanycnemus palliatus*

Wantsen: *Plagiognathus chrysanthemi*

Spinnen: *Clubiona brevipes*, *Tetragnatha* spp., *Marpissa cf pomatia*

Vliesvleugeligen: *Cleptes semicyaneus*

Bijzondere soorten

Vliesvleugeligen: *Mimumesa sibiricana*, *Didineis lunicornis*

Gemeenschap van ruig uiterwaardengrasland op relatief droge zandgrond

De fauna in deze gemeenschap is kenmerkend voor drogere uiterwaarddelen met een ruige, door Akkerdistel en Bijvoet gedomineerde vegetatie. De gemeenschap houdt verband met het uiterwaardecotoop *ur2*, ruigte van lage delen (Lammertsma *et al.*

2001), met een periodieke tot frequente overstromingsfrequentie (Rademakers & Wolfert 1994). Veel soorten zijn afhankelijk van de aanwezige waardplanten dan wel van de structuur in de vegetatie. Diverse soorten hebben een directe trofische afhankelijkheidsrelatie met *Artemisia vulgaris* of *Cirsium* soorten. Bijzondere soorten komen hier niet voor. De fauna wordt ook hier sterk beïnvloed door wisselende overstromingsfrequentie. Enkele verdere ecologische eigenschappen van deze gemeenschap met betrekking tot abiotische condities worden weergegeven in tabel 22 onder 'AH'. De getalswaarden van de karakteristieken voor vegetatie moeten hierbij worden opgevat als aan de lage kant (als gevolg van middeling met plots van de gemeenschap van open, relatief droge zandgrond).

Beheer

Extensieve jaarrond begrazing werkt positief op het in stand houden van de ruigte vegetatie. Akkerdistelruigtes worden in stand gehouden doordat vestigingsplekken voor deze soort worden gecreëerd en concurrerende grassen selectief worden begraasd (Bink 1992, Lotz *et al.* 2000). Daarnaast ontstaan structuurverschillen, hetgeen vestigingskansen voor warmteminnende soorten bevordert.

Kenmerkende taxa

Kevers: *Brachypterus urticae*, *Tanycnemus palliatus*

Wantsen: *Plagiognathus chrysanthemi*

Spinnen: *Clubiona brevipes*, *Tetragnatha* spp., *Marpissa cf pomatia*

Vliesvleugeligen: *Cleptes semicyaneus*

Bijzondere soorten

Geen

Gemeenschap van grasland

Deze graslanden kenmerken zich door relatief hoge gehalten aan organische stof en lutum in de bodem en een hogere bedekkingsgraad van de vegetatie, met een hierbij behorende faunagemeenschap. Het betreft voornamelijk algemene graslandsoorten, die niet gebonden zijn aan het uiterwaardmilieu en ook daarbuiten algemeen voorkomen. Bijzondere soorten komen hier niet voor. De gemeenschap houdt verband met het ecotoop *ug1*, uiterwaardgrasland (*cf.* Lammertsma *et al.* 2001), met periodieke tot frequente inundatie (Rademakers & Wolfert 1994).

Beheer

De graslandvegetatie kan door maaien of extensieve begrazing in stand worden gehouden. Maaien dient niet vaker dan 1 à 2 keer per jaar plaats te vinden, omdat maaien direct effect heeft op de overlevingskansen van larvale stadia van bijvoorbeeld dagvlinders. Gefaseerd maaien, waarbij een deel van de vegetatie blijft staan, heeft daarbij de voorkeur.

Kenmerkende taxa

Wantsen: *Pachytomella parallela*

Kevers: *Phyllobius pyri*, *Poecilus cupreus*, *Philonthus cognatus*

Vliegen: *Opomyzidae*, *Lonchoptera lutea*, *Scaptomyza graminum*, *Rhipidia maculata*

Bijzondere soorten

Geen

4.5 Inrichten op omgevingsvariabelen

De milieuv verschillen tussen verlaagde uiterwaardlocaties en referentielocaties vormen een basale tweedeling in de entomofauna van de onderzoeksgebieden. Daarnaast vertonen beide uiterwaarden grote verschillen in ecologie. Dit komt vooral doordat de Stiftsche Uiterwaarden vaker en langer overstromen dan de Afferdensche en Deestsche Waarden. In de Stiftsche Uiterwaarden overstromen de uiterwaarden ieder jaar en staan ze een groter deel van het jaar onder water. In de Afferdensche en Deestsche Waarden is het aantal overstromingsdagen ongeveer de helft van vergelijkbare plots in de Stiftsche Uiterwaarden, in 1998 overstroonden de onderzoekslocaties in de Afferdensche en Deestsche Waarden helemaal niet.

In nauwe samenhang met minder overstroming zijn de Afferdensche en Deestsche Waarden relatief rijker aan vegetatiebedekking en -structuur en is de bodem relatief fijnzandiger met een hoger kalkgehalte. Deze variabelen hebben duidelijk lagere waarden in de Stiftsche Uiterwaarden, waar weinig bedekking en structuur is, relatief veel grof zand en een lager kalkgehalte. In de Stiftsche Uiterwaarden, met name in de lage delen, bevat de grond meer organische stof.

Er bestaat dus een nauw aan overstroming gerelateerde, continue gradiënt in omgevingsvariabelen (ordinatieassen 2 en 3), die ook wordt teruggevonden in de soortensamenstelling van de entomofauna. Toch lijkt overstroming van uiterwaarden een duidelijke tweedeling teweeg te brengen in de fauna van verlaagde uiterwaarden. Het onderzoek van kenmerkende soorten voor de op inundatie gebaseerde clusters uit figuur 4 liet zien dat de tussenliggende clusters weinig kenmerkende soorten bevatten, terwijl aan de uitersten juist veel kenmerkende soorten werden gevonden. De locaties met de langste overstromingsduur (tussen 67 en 322 dagen in de Stiftsche Uiterwaarden Laag) en de locaties met de minste overstroming (tussen 0 en 60 dagen in de Afferdensche en Deestsche Waarden Hoog) vertonen dus grote verschillen in kenmerkende soorten. Situaties tussen deze twee uitersten in hebben wel een kenmerkend soortenspectrum, zoals blijkt uit de opeenvolgende ordening langs assen 2 en 3, maar de soorten die hier worden gevonden komen hebben een bredere verspreiding en zijn niet beperkt tot deze overgangssituaties.

Dit betekent voor inrichting dat met name de extremen van belang zijn voor het verkrijgen van kenmerkende soortensamenstellingen. Het duidelijkste voorbeeld van zo'n extreem is het ontkleien van de uiterwaard. Een ander voorbeeld is het verschil tussen een lange en een korte overstromingsduur. Behoud van extremen bij uiterwaardverlaging en herinrichting is dan een uitgangspunt voor maximalisering van kansen voor typerende entomofaunistische gemeenschappen.

De inundatievrije periode is een milieufactor waarop door een inrichter sterk kan worden gestuurd bij de keuze van het precieze niveau van maaiveldverlaging. Daarentegen is de droogvalperiode, of het overstromingsmoment, een factor die veeleer wordt bepaald door de toevalligheid van weersomstandigheden bovenstrooms. Beide factoren blijken echter van sterke invloed te kunnen zijn op soorten, en daarmee op de soortensamenstelling van de ongewervelde fauna.

Rivierbedverlaging

Uit het onderzoek blijkt dat de diversiteit aan soorten sterk toeneemt na verlagen van de uiterwaard. De mate van verlaging is vervolgens bepalend voor de preciese combinatie van soorten die zich ter plaatse vestigt. Kenmerkende gemeenschappen werden gevonden aan weerszijden van de hoogtegradiënt, samenhangend met primair de inundatiekenmerken en secundair bodem- en vegetatiekenmerken. Deze vegetatiekenmerken hangen vanzelfsprekend zelf ook weer samen met overstroming.

Voor een maximale differentiatie zouden bij nieuwe herinrichtingsprojecten dus omstandigheden moeten worden gecreëerd die vergelijkbaar zijn met de condities van de clusters van locaties ADW-Hoog (ondiep verlagen) en SU-Laag (diep verlagen). Deze condities worden nog eens weergegeven in tabel 22. Deze zijn in principe op te vatten als inrichtingsrichtlijnen t.b.v. het verkrijgen van geschikte omstandigheden voor de basale entomofaunistische gemeenschappen *oevergemeenschap* (OL) en *relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap* (AH).

Tabel 22. Karakterisering van gemiddelde milieucondities voor de *oevergemeenschap* (OL) en *relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap* (AH).

Variabele	AH	OL
Jaarlijkse overstromingsduur (in dagen.jaar ⁻¹)	20	154
Ontwikkelingstijd na inundatie (in dagen)	165	47
Organisch stofgehalte (% ds)	0.5	0.7
Lutumgehalte (% min. delen < 2µm)	5.8	8.1
Grof zand (% min. delen >1000 µm)	0.6	2.4
Kalkgehalte (% ds)	5.1	4.4
Stikstofgehalte (mg N/kg ds)	130	276
Vegetatiebedekking (%)	53.0	10.4
Vegetatiestructuur (hoogteverschil in cm)	27.1	5.9

Ten aanzien van de *relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap* moet uitdrukkelijk de kanttekening worden geplaatst dat het betreffende cluster van plots in de Afferdensche en Deestsche Waarden, waar deze gemeenschap werd aangetroffen, niet in direct contact met de rivier heeft gestaan, omdat de nevengeul nog niet is aangetakt aan de Waal. Zodra de kade wordt doorgestoken, zal de overstromingsfrequentie en –duur toenemen, en zal de fauna zich dienovereenkomstig wijzigen. Een overstromingsfrequentie van 20 dagen per jaar is in directe contactsituaties meer representatief voor bijvoorbeeld rivierduinen. Bij vergelijkbare bodem- en vegetatiecondities als van monstercluster ADW-Hoog (open, lage begroeiing op zandige bodem) zou de gemeenschap ook daar aangetroffen moeten kunnen worden.

Vuistregels en aanbevelingen bij inrichting

- De invloed van ingrepen en de bijbehorende wijzigingen op de voor entomofauna belangrijkste omgevingsvariabelen neemt af in de volgorde: maaiveldverlaging (ontkleien) > inundatie > vegetatiestructuur.

- Extreme verschillen in hoogteligging t.o.v. rivierpeil binnen een terrein bevorderen het voorkomen van uiteenlopende typerende gemeenschappen. Terreintypen als ADW-hoog *versus* SU-laag vormen extreme milieutypen voor geleedpotigen in verlaagde uiterwaarden.
- Karakteristieke combinaties van omgevingsvariabelen voor entomofauna gemeenschappen kunnen bij herinrichting worden gebruikt als leidraad om de kansen op het voorkomen van deze soorten te maximaliseren.
- Bij uiterwaardverlaging verdient het overweging niet overal het kleipakket te verwijderen: eilandjes van oorspronkelijk grasland kunnen fungeren als hoogwaterrefugia en uitvalsbasis voor snellere rekolonisatie van sommige faunaelementen; ook de diversiteit zou ermee worden verhoogd.
- Op zandige bodem biedt een overstromingsfrequentie van méér dan 50 dagen per jaar goede condities voor een *oevergemeenschap*; een frequentie rond 20 dagen per jaar is geschikt voor een '*relatief droge, zandige uiterwaardgemeenschap*'.
- Niet overal hetzelfde doen.
- Behoudt open plekken op zandige bodem, zowel langs oevers als op hogere delen, ten behoeve van specifiek biotoop gebonden fauna, bijvoorbeeld met grote grazers.
- Graduele vergraving kan worden afgewisseld met incidentele steilwanden.
- Regenwormen vormen in potentie een belangrijke voedselbron voor predatoren, maar wormenpopulaties komen pas tot voldoende ontwikkeling op zavelige bodem en een niet te grote inundatie; bij ontgleiden dient voldoende hoogteverschil in het terrein te worden aangebracht. De hoogtegradiënt in de Duursche Waarden kan hierbij als model staan.

Resterende vragen

Met betrekking tot de betekenis van vegetatiestructuur op de entomofauna moet worden geconstateerd dat er onduidelijkheden zijn overgebleven. Uit de vegetatie-opnamen blijkt een flinke mate van differentiatie in bedekking en hoogtestructuur aanwezig in de terreinen, vooral op hooggelegen plots. Door beperking van de analyse tot deelgebieden valt daar binnen de hier beschreven analyse geen onderscheid te maken. Een CCA op plot-niveau kan meer inzicht geven in en onderbouwing aan beter gedifferentieerde faunagemeenschappen, althans met betrekking tot de vegetatiestructuur (en desgewenst ook m.b.t. floristische samenstelling). Een plotsgewijze analyse zou vooral van betekenis zijn voor een karakterisering van bijbehorende omgevingsvariabelen bij dergelijke gemeenschappen, die inrichter en beheerder de richting aangeven waarin gestuurd zou moeten worden ter facilitering en behoud ervan. Dergelijke in detail beschreven gemeenschappen zouden een beter onderdeel vormen van evaluatieinstrumenten voor de effectiviteit van inrichting en beheer. Bovendien kunnen de verbanden die in de voorgaande paragraaf werden gesuggereerd met de ecotopen van het rivierensysteem (Rademakers & Wolfert 1994) dan worden onderbouwd.

De invloed van begrazing op de aanwezige entomofaunagemeenschappen, direct of indirect (via ontwikkelingen in de vegetatie), kan dan ook beter aangegeven worden dan nu het geval is. Aan de hand van de huidige database kan begrazing niet direct als

variabele worden bestudeerd. Wel kan in zijn algemeenheid aandacht worden geschonken aan de betekenis van sommige met begrazing samenhangende fenomenen voor de dieren in onze studie. Het vertrappen en open houden van de vegetatie, de aanwezigheid van ruigere plantengroei, en niet te vergeten de aanwezigheid van mest zijn daarbij belangrijke aspecten. Op dit niveau werden in eerdere rapportages de condities voor diverse taxa afzonderlijk reeds bediscussieerd (Faber *et al.* 1999, 2000, 2001).

De database voor vegetatie werd alleen onderzocht met betrekking tot structurele kenmerken. De soortensamenstelling van de flora ter plekke van de pq's en entomofauna plots werd buiten dit onderzoek gelaten. Daardoor blijft onduidelijk in hoeverre soortspecifieke relaties tussen planten en geleedpotigen van belang zijn voor de faunistische samenstelling in het onderzoeksgebied. Dat dergelijke relaties bestaan, en zich bij verdergaande ontwikkeling van het gebied steeds vaker zullen manifesteren, is wel duidelijk. Inzicht in het relatieve belang van vegetatiestructuur *versus* floristische samenstelling kan nuttig zijn bij het stellen van prioriteiten bij beheer op hoofdlijnen. Bij het beschermen van specifieke natuurwaarden (bijv. Rode Lijst soorten) kunnen lokale maatregelen soms al voldoende zijn.

Literatuur

Alderweireldt, M. & Maelfait, J.-P., 1990. Catalogus van de Spinnen van België, Deel VII, Lycosidae. Studiedocumenten van het KBIN 61:1-92.

Aukema, B. (1988) *Conostethus venustus* fauna nov. spec. en *C. roseus* weer in Nederland waargenomen. Entomologische Berichten, Amsterdam 48: 1-7.

Aukema, B. (1989) Annotated checklist of *Hemiptera-Heteroptera* of the Netherlands. Tijdschrift voor Entomologie 132: 1-104.

Aukema, B. (1994) Zeldzame terrestrische wantsen en natuurontwikkeling (*Heteroptera*). Entomologische Berichten, Amsterdam 54: 95-102.

Aukema, B., D.J. Hermes & J.H. Woudstra (1997) Interessante Nederlandse wantsen (*Heteroptera*). Entomologische Berichten, Amsterdam 57: 165-182.

Beuk, P.L.T. 1993. Een opmerkelijke verzameling van *Colobaea*-soorten (*Diptera: Sciomyzidae*). Entomologische Berichten, Amsterdam 53: 88-90

Bink, F.A. 1992. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt&Co, Haarlem.

Blösch, M. (2000) Die Grabwespen Deutschlands, Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. 71. Teil. Deutschen Entomologischen Institut. 480 pp.

Bochmann, G. von, 1941. Die Spinnenfauna der Strandhaferdünen an den deutschen Küsten. (Meereskündlichen Arbeiten der Universität Kiel 75) Kieler Meeresforschung 4:38-69.

Braak, C.F.J. ter & P. Smilauer (1998) CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 352pp.

Braak, C.J.F. ter (1996) Unimodal models to relate species to environment. DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 266pp.

Brindle, A. 1967. The larvae and pupae of the British *Cylindrotominae* and *Limoniinae* (*Diptera, Tipulidae*). Trans. Soc. Brit. Ent. 17: 151-216.

Chvála, M. 1975. Fauna entomologica scandinavica, vol. 3: The *Tachydromiinae* (*Dipt. Empididae*) of Fennoscandia and Denmark. Scandinavian Science Press, Klampenborg. 336 p.

Colyer, C.N. & C.O. Hammond 1951. Flies of the British Isles. Frederick Warne, London. 383 p.

Desender, K., D. Maes, J.-P. Maelfait & M. Kerckvoorde (1995) Een gedocumenteerde Rode lijst van de zandloopkevers en loopkevers van Vlaanderen. Meded. Inst. Natuurbehoud 1: 1-208.

Dufrêne & Legendre (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monographs 67: 345-366.

Duda, O. 1933. 61. *Chloropidae*, in E. Lindner: Die Fliegen der Palearktischen Region Bd. VI(1), Stuttgart. 241 p.

Edwards, C.A. & J.R. Lofty (1977) Biology of Earthworms. 2nd Edition. Chapman and Hall, London.

Faber J.H., J. Burgers, B. Aukema J.M. Bodt, R.J.M. van Kats, D.R. Lammertsma & A.P. Noordam (2000) Ongewervelde fauna van ontkleide uiterwaarden. Monitoringsverslag 1999. Alterra-rapport nr. 039, Wageningen.

Faber J.H., R.J.M. van Kats, B. Aukema J. Bodt, J. Burgers, D.R. Lammertsma & A.P. Noordam (1999) Ongewervelde fauna van ontkleide uiterwaarden. DLO / Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, IBN-rapport nr. 442, Wageningen.

Framenau, V., 1995. Populationsökologie und Ausbreitungsdynamik von *Arctosa cinerea* (*Araneae*, *Lycosidae*) in einer alpinen Wildflusslandschaft. M.Sc. thesis, Philipps-Universität Marburg. 117p.

Framenau, V., Dieterich, M., Reich, M. & Plachter, H., 1996a. Life cycle, habitat selection and home range of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (*Araneae*, *Lycosidae*) on a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). Revue Suisse Zoologie, vol. hors série: 223-234.

Framenau, V., Reich, M. & Plachter, H., 1996b. Zur Wanderverhalten und zur Nahrungsökologie von *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) in einer alpinen Wildflusslandschaft. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 26:369-376.

Gauch, H.G. (1982) Multivariate analysis in community analysis. Cambridge, Cambridge University Press.

Goot, V.S. van der, 1986. De *Sepsidae* van Nederland, 1856-1984 (*Diptera*) 3. Catalogus van de Nederlandse *Sepsidae*. Entomologische Berichten, Amsterdam 46: 1-7.

Goot, V.S. van der (1989) De dansvliegen van het geslacht *Empis* in Nederland (*Diptera*: *Empididae*). Ent. Ber. Amst. 49: 173-184.

Hänggi, A., Stöckli, E. & Nentwig, W., 1995. Habitats of central European spiders. *Miscellanea Faunistica Helvetiae* 4:1-459.

Helsdingen, P.J. van, 1997. Flood plain spider communities. in: M. _abka (ed.): *Proc. 16th Europ. Coll. Arachnol.*, Siedlce 1996.

Helsdingen, P.J. van, 1999. Catalogus van de Nederlandse spinnen (*Araneae*). *Ned. Faun. Meded.* 10:1-193.

Hering, D. & H. Plachter 1997. Riparian ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) preying on aquatic invertebrates: A feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111: 261-270.

Jong, B. de, 1982. Nieuwe soorten van spinnen voor de Nederlandse fauna (*Araneae*). *Entomologische Berichten, Amsterdam* 42:113-115.

Jong, H. de & J.W. van Zuijlen 1992. *Anticheta brevipennis* nieuw voor de Nederlandse fauna (*Diptera: Sciomyzidae*). *Entomologische Berichten, Amsterdam* 52: 70-72.

Kessler, A.B., 1997. *Arctosa cinerea* (Fabricius): zeldzaam?. *Nieuwsbrief Spined* 12: 4-5.

Klein, W., 1996. De graafwespen van de Benelux. Jeugbondsuitgeverij. 130 pp.

Kunz, P. X. (1994) *Die Goldwespen Baden-Württenbergs*. 188 pp.

Lammertsma, D.R., A.T. Kuiters & J.H. Faber (2001) *Ongewervelde fauna van uiterwaarden; een literatuurstudie naar effecten van inundatie en begrazingsbeheer*. Alterra, Wageningen, Alterra-rapport 187. 70 pp.

Lotz, L.A.P., R.M.W. Groeneveld & W. van der Zweerde 2000. Distelproblematiek in het rivierengebied. Rapport 3 Plant Research International, Wageningen.

Ma, W.C., H. Siepel & J.H. Faber 1997. Onderzoek naar mogelijke ecotoxicologische effecten van bodemverontreiniging in de uiterwaarden op de terrestrische invertebratenfauna. IBN-rapport 289:1-79.

Ma, W.C., H. Siepel & J.H. Faber (1998) *Bodemverontreiniging in de uiterwaarden: een bedreiging voor de terrestrische macroinvertebratenfauna?* EHR Publicatie no. 72, RIZA, Lelystad. 87 pp.

Maelfait, J.-P. & Hendrickx, F., 1998. Spiders as bioindicators of anthropogenic stress. in: P.A. Selden (ed.): *Proc. 17th Europ. Coll. Arachnol.*, Edinburgh 1997. British arachnological Society.

Manderbach, R., & Framenau, V., 2001. Spider (*Arachnida, Araneae*) communities of riparian gravel banks in the northern parts of the European Alps. *Bull. Br. arachnol. Soc.* 12(1):1-9.

- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J., 203 pp.
- McCune, B. & M.J. Mefford (1999) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA, 237pp.
- Meijer, J., 1980. Colonization of the Lauwerszeepolder by some elements of the arthropod fauna. Dissertatie, Vrije Universiteit. Amsterdam.
- Menke, U., M. Platteeuw, A.J. Remmelzwaal & H. Wolters (red.)(1998) Onderzoek naar de ecologische ontwikkelingen in ontkleide uiterwaarden. Jaarverslag 1997. RIZA Werkdocument 98.125X
- Merrett, P., 1994. *Porrhomma cambridgei*, replacement name for *Porrhomma oblongum* (O.P.-Cambridge, 1871), revalidated and redescribed from southern England (*Araneae: Linyphiidae*). Bull. Br. arachnol. Soc. 9(9):318-320.
- Meuffels, H.J.G. (1978) Nieuwe gegevens over Nederlandse *Dolichopodidae* (Dipt.). Ent Ber. Amst. 38: 65-70.
- Nentwig, W., 1987. The prey of spiders. In: Nentwig, W. (ed.) Ecophysiology of spiders. pp. 249-263. Springer Verlag.
- Oehlke, J. & H. Wolf (1987) Beiträge zur Insekten-fauna der DDR: *Hymenoptera-Pompilidae*. 37-2.:279-390.
- Pollet, M. & P. Grootaert (1996) An estimation of the natural value of dune habitats using *Empidoidea* (Diptera). Biodiversity and Conservation 5: 859-880.
- Rademakers, J.G.M. & H.P. Wolfert 1994. Het Rivier-Ecotopen-Stelsel: Een indeling van ecologisch relevante ruimtelijke eenheden ten behoeve van ontwerp- en beleidsstudies in het buitendijkse rivierengebied. Publicaties en rapporten van het project Ecologisch Herstel Rijn en Maas 61. RIZA, Lelystad.
- Reinke, H.-D. & Irmeler, U., 1994. Die Spinnenfauna (*Araneae*) Schleswig-Holsteins am Boden und in der bodennahen Vegetation. Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. 17:1-148.
- Remmelzwaal, A.J. (red.)(2001) Onderzoek naar de ecologische ontwikkelingen in ontkleide uiterwaarden. Jaarverslag 1999. RIZA Werkdocument 2001.058X.
- Remmelzwaal, AJ, M. Platteeuw, H. Wolters, Y. Röling & U. Menke (red.)(1999) Onderzoek naar de ecologische ontwikkelingen in ontkleide uiterwaarden. Jaarverslag 1998. RIZA, Werkdocument 99.144X, Lelystad, 147 pp.+ kaarten.
- Revier, J.M. & V.S. v.d. Goot 1989. Slakkendodende vliegen (*Sciomyzidae*) van Noordwest-Europa. Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V., 64 p.

Rief, S. 1996. The influence of cultivation on selected *Diptera* (*Nematocera*: *Limnoniidae*, *Tipulidae*, *Trichoceridae*, *Brachycera*: *Empididae*, *Hybotidae*; *Dolichopodidae*) of different ecosystems on low peat bogs. Faunistisch Oekologische Mitt. Suppl. 20: 47-76.

Schultz, W., 1995. Verteilungsmuster der Spinnenfauna (*Arthropoda*, *Arachnida*, *Araneae*) am Beispiel der Insel Norderney und weiterer friesischer Inseln. Thesis, Oldenburg.

Siepe, A. 1994. Renaturierung von Auebiotopen am Oberrhein- Erste Erfolge des Integrierten Rheinprogramms in den "Poldern Altenheim". Zeits. Angew. Zool. 80: 3-24.

Siepel, H., F.A. Bink, S. Broekhuizen, A.H.P. Stumpel & W.K.R.E. van Wingerden (1993) De internationale betekenis van Nederland voor de fauna. 1. De terrestrische fauna. IBN-rapport 12, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

Southwood, T.R.E. & D. Leston (1959) Land and water bugs of the British Isles: i-ix, 1-436. Warne, London.

Stuivenberg, F. van (1997) Tabel en verspreidingsatlas van de Nederlandse *Steninae* (*Coleoptera*: *Staphylinidae*). Ned. Faun. Meded. 6, Stichting EIS-Nederland, Leiden.

Wagner, E. & H.H. Weber, 1964. Hétéroptères *Miridae*. Faune de France 67: 1-589.

Weele, R. van der, 1993. *Opilio canestrinii* nieuw voor de Nederlandse fauna (*Opiliones*: *Phalangida*). Entomologische Berichten, Amsterdam 53:91.

Wingerden, W.K.R.E. van, 1977. Population dynamics of *Erigone arctica* (White) (*Araneae*, *Linyphiidae*). Thesis Vrije Universiteit, Amsterdam.

Wolf, H. (1972) *Pompilidae*. Insecta Helvetica. Vol. 5. Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. 176 pp

Internet sites

<http://www.araneae.unibe.ch/>

<http://www.newcon.de/~alloys/Verbreitungskarten/>

Bijlage 1 Soortenlijst naar vangsten in referentiegrasland (Ref.) en ontkleid terrein (Ontkl).

NB: Aantallen exemplaren zijn niet gebaseerd op een gestandaardiseerd oppervlak.

Araneida

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Achaearanea</i> sp.	1	15	16
<i>Allomengea vidua</i>	11	0	11
<i>Anelosimus vittatus</i>	2	0	2
<i>Araeoncus humilis</i>	1	0	1
ARANEIDA sp.	605	141	746
ARANEIDAE sp.	298	15	313
<i>Araneus cornutus</i>	4	0	4
<i>Araneus umbricatus</i>	2	0	2
<i>Arctosa cinerea</i>	35	0	35
<i>Atea triguttata</i>	1	0	1
<i>Baryphma pratense</i>	163	7	170
<i>Bathypantes approximatus</i>	2	0	2
<i>Bathypantes gracilis</i>	1679	321	2000
<i>Bathypantes nigrinus</i>	1	0	1
<i>Centromerita bicolor</i>	28	1	29
<i>Centromerus</i>	1	0	1
<i>Clubiona brevipes</i>	3	2	5
<i>Clubiona diversa</i>	1	0	1
<i>Clubiona pallidula</i>	4	0	4
<i>Clubiona phragmitis</i>	1464	119	1583
<i>Clubiona reclusa</i>	8	1	9
<i>Clubiona similis</i>	1	0	1
<i>Clubiona</i> sp.	69	9	78
<i>Clubiona terrestris</i>	2	0	2
<i>Collinsia distincta</i>	2	0	2
<i>Dictyna uncinata</i>	50	1	51
<i>Diplocephalus cristatus</i>	6	2	8
<i>Diplostyla concolor</i>	50	6	56
<i>Enoplognatha</i> sp.	1	0	1
<i>Enoplognatha latimana</i>	9	0	9
<i>Enoplognatha mordax</i>	1	0	1
<i>Enoplognatha ovata</i>	1	1	2
<i>Entelecara erythropus</i>	25	2	27
<i>Erigone arctica</i>	113	0	113
<i>Erigone atra</i>	804	255	1059
<i>Erigone dentipalpis</i>	717	128	845
<i>Erigone longipalpis</i>	48	7	55
<i>Erigone</i> sp.	182	14	196

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Erigone vagans</i>	164	10	174
Erigonidae	177	1	178
ERIGONIDAE sp.	21	1	22
<i>Ero aphana</i>	8	0	8
<i>Euophrys frontalis</i>	4	1	5
<i>Gnathonarium dentatum</i>	148	5	153
<i>Gongylidium rufipes</i>	21	5	26
<i>Halorates distinctus</i>	12	4	16
<i>Heliophanus auratus</i>	3	5	8
<i>Hygrylosa rubrofasciata</i>	1	0	1
<i>Hypomma</i> sp.	1	0	1
<i>Hypomma bituberculatum</i>	65	10	75
<i>Hypomma cornutum</i>	0	2	2
<i>Hypomma fulvum</i>	37	4	41
<i>Larinioides cornutus</i>	48	13	61
<i>Larinioides sclopetarius</i>	1	1	2
<i>Lathys humilis</i>	1	0	1
<i>Leiobunum blackwalli</i>	0	1	1
<i>Lepthyphantes ericaeus</i>	1	1	2
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	3	0	3
<i>Lepthyphantes insignis</i>	7	0	7
<i>Lepthyphantes mengei</i>	1	1	2
<i>Lepthyphantes pallidus</i>	0	1	1
<i>Lepthyphantes</i> sp.	2	0	2
<i>Lepthyphantes tenuis</i>	563	134	697
<i>Leptorhoptrum</i> sp.	1	0	1
<i>Leptorhoptrum robustum</i>	3	6	9
Linyphiidae	1	0	1
<i>Marpissa</i> sp.	1	0	1
<i>Maso sundevalli</i>	1	0	1
<i>Meioneta</i> sp.	8	0	8
<i>Meioneta rurestris</i>	403	29	432
<i>Metellina mengei</i>	1	0	1
<i>Micaria pulicaria</i>	9	2	11
<i>Micrargus herbigradus</i>	1	0	1
<i>Micrargus subaequalis</i>	5	3	8
<i>Microlinyphia impigra</i>	29	9	38
<i>Milleriana inerrans</i>	11	2	13

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Mitopus morio</i>	3	4	7
<i>Neottiura bimaculata</i>	1	0	1
<i>Neriere montana</i>	7	1	8
<i>Nuctenea umbratica</i>	0	1	1
<i>Oedothorax apicatus</i>	2937	14	2951
<i>Oedothorax fuscus</i>	6384	568	6952
<i>Oedothorax retusus</i>	2638	274	2912
<i>Oedothorax sp.</i>	635	36	671
<i>Oligolophus tridens</i>	1	0	1
<i>Opilio saxatilis</i>	3	0	3
<i>Ostearius melanopygius</i>	129	4	133
<i>Oxyptila praticola</i>	0	1	1
<i>Pachygnatha clercki</i>	889	265	1154
<i>Pachygnatha degeeri</i>	24	0	24
<i>Pardosa agrestis</i>	18	22	40
<i>Pardosa amentata</i>	165	133	298
<i>Pardosa palustris</i>	1	4	5
<i>Pardosa prativaga</i>	1	0	1
<i>Pardosa sp.</i>	3	3	6
<i>Pelecopsis parallela</i>	13	1	14
<i>Phalangium opilio</i>	93	1	94
<i>Philodromus cespitum</i>	3	0	3
<i>Pirata piraticus</i>	22	6	28
<i>Pisaura mirabilis</i>	1	2	3
<i>Platybunus triangularis</i>	0	1	1
<i>Pocadicnemis sp.</i>	1	0	1
<i>Pocadicnemis juncea</i>	3	1	4
<i>Porrhomma cambridgei</i>	2	0	2
<i>Porrhomma microphthalmum</i>	1194	39	1233
<i>Porrhomma oblitum</i>	6	0	6
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	188	8	196
<i>Porrhomma rosenhaueri</i>	1	0	1
<i>Porrhomma sp.</i>	16	0	16
<i>Robertus sp.</i>	2	0	2
<i>Robertus lividus</i>	8	1	9
<i>Robertus neglectus</i>	1	0	1
<i>Salticus sp.</i>	1	0	1
<i>Salticus scenicus</i>	14	2	16

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Silometopus reussi</i>	1	0	1
<i>Sitticus pubescens</i>	3	0	3
<i>Steatoda bipunctata</i>	6	1	7
<i>Synageles venator</i>	8	2	10
<i>Tegenaria sp.</i>	1	0	1
<i>Tetragnatha extensa</i>	198	9	207
<i>Tetragnatha montana</i>	9	0	9
<i>Tetragnatha nigrita</i>	13	0	13
<i>Tetragnatha sp.</i>	3	0	3
<i>Tetragnatha striata</i>	1	0	1
<i>Textrix denticulata</i>	1	0	1
<i>Therididae</i>	1	0	1
<i>Theridion haemerobium</i>	1	0	1
<i>Theridion hemerobius</i>	13	0	13
<i>Theridion impressum</i>	4	0	4
<i>Theridion melanarum</i>	1	0	1
<i>Theridion melanurum</i>	2	0	2
<i>Theridion mystaceum</i>	1	0	1
<i>Theridion sisypium</i>	2	2	4
<i>Theridion sp.</i>	10	2	12
<i>Theridion varians</i>	2	0	2
<i>Tmeticus affinis</i>	8	0	8
<i>Trichopterna cito</i>	1	0	1
<i>Trochosa ruficola</i>	2	6	8
<i>Walckenaeria sp.</i>	1	0	1
<i>Walckenaeria unicornis</i>	1	0	1
<i>Walckenaeria vigilax</i>	1	0	1
<i>Xysticus cristatus</i>	1	0	1
<i>Xysticus kochi</i>	5	2	7
<i>Xysticus sp.</i>	2	1	3
<i>Zelotes electus</i>	2	0	2
<i>Zora spinimana</i>	1	0	1
<i>Zygiella x-notata</i>	11	0	11
Minimaal aantal soorten:	141	75	147

Coleoptera

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Acanephodes onopordi</i>	9	1	10
<i>Acupalpus parvulus</i>	5	1	6
<i>Adalia bipunctata</i>	12	4	16
<i>Agathidium marginatum</i>	9	0	9
<i>Agonum fuliginosum</i>	3	1	4
<i>Agonum marginatum</i>	166	13	179
<i>Agonum micans</i>	15	3	18
<i>Agonum muelleri</i>	9	1	10
<i>Agonum pelidnum</i>	1	0	1
<i>Agonum viduum</i>	2	2	4
<i>Agriotes lineatus</i>	1	0	1
<i>Agriotes obscurus</i>	0	3	3
<i>Ahasverus advena</i>	0	3	3
<i>Aleochara albopilosa</i>	0	1	1
<i>Aleochara curtula</i>	1	0	1
<i>Aleocharinae sp.</i>	283	142	425
<i>Altica aenescens</i>	6	3	9
<i>Altica oleracea</i>	7	1	8
<i>Amalus scortillum</i>	2	2	4
<i>Amara aenea</i>	1	0	1
<i>Amara bifrons</i>	2	0	2
<i>Amara communis</i>	1	0	1
<i>Amara consularis</i>	2	0	2
<i>Amara fulva</i>	0	1	1
<i>Amara plebeja</i>	0	1	1
<i>Amara similata</i>	1	0	1
<i>Amara sprete</i>	17	7	24
<i>Anaspis sp.</i>	3	0	3
<i>Anotylus rugosus</i>	2	1	3
<i>Anotylus sculpturatus</i>	35	22	57
<i>Anthicus antherinus</i>	57	3	60
<i>Anthicus bimaculatus</i>	6	0	6
<i>Anthicus luteicornis</i>	5	0	5
<i>Aphodius rufus</i>	8	0	8
<i>Aphthona coerulea</i>	22	2	24
<i>Aphthona lutescens</i>	8	2	10
<i>Aphthona violacea</i>	6	0	6
<i>Apion frumentarium</i>	2	1	3
<i>Apion sp.</i>	12	1	13
<i>Aridius bifasciatus</i>	1	0	1
<i>Aridius nodifer</i>	0	1	1
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	1	9	10
<i>Atomaria sp.</i>	107	14	121

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Axinotarsus marginalis</i>	1	1	2
<i>Axinotarsus pulicarius</i>	5	0	5
<i>Badister bullatus</i>	1	0	1
<i>Badister peltatus</i>	1	0	1
<i>Baris lepidii</i>	2	0	2
<i>Bembidion aeneum</i>	7	3	10
<i>Bembidion argenteolum</i>	1	0	1
<i>Bembidion biguttatum</i>	8	1	9
<i>Bembidion dentellum</i>	2	0	2
<i>Bembidion femoratum</i>	90	3	93
<i>Bembidion fumigatum</i>	1	0	1
<i>Bembidion guttula</i>	1	0	1
<i>Bembidion lampros</i>	1	0	1
<i>Bembidion lunulatum</i>	7	0	7
<i>Bembidion properans</i>	1	4	5
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	14	0	14
<i>Bembidion semipunctatum</i>	123	1	124
<i>Bembidion striatum</i>	5	0	5
<i>Bembidion tetracolum</i>	16	1	17
<i>Bembidion velox</i>	1	0	1
<i>Bledius femoralis</i>	1	0	1
<i>Bledius longulus</i>	1	0	1
<i>Bledius sp.</i>	1	0	1
<i>Bledius terebrans</i>	293	15	308
<i>Brachygluta fossulata</i>	1	0	1
<i>Brachypterus urticae</i>	13	3	16
<i>Bradycellus verbasci</i>	2	0	2
<i>Byrrhus pilula</i>	1	0	1
<i>Cantharis fusca</i>	2	0	2
<i>Cantharis lateralis</i>	45	40	85
<i>Cantharis livida</i>	39	17	56
<i>Cantharis nigricans</i>	0	3	3
<i>Carabus arvensis</i>	0	5	5
<i>Carabus granulatus</i>	0	2	2
<i>Cassida rubiginosa</i>	0	3	3
<i>Catapion sp.</i>	0	1	1
<i>Catops sp.</i>	2	7	9
<i>Ceratopion carduorum</i>	5	1	6
<i>Cercyon impressus</i>	0	1	1
<i>Ceutorhynchus erysimi</i>	7	2	9
<i>Ceutorhynchus floralis</i>	5	0	5
<i>Ceutorhynchus pallidactylus</i>	2	0	2
<i>Ceutorhynchus rapae</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Ceutorhynchus scapularis</i>	5	0	5
<i>Chaetocnema concinna</i>	224	38	262
<i>Chaetocnema hortensis</i>	4	1	5
<i>Chlaenius nigricornis</i>	10	0	10
<i>Chlorophanus viridis</i>	1	0	1
<i>Choleva</i> sp.	1	0	1
<i>Chrysolina polita</i>	2	0	2
<i>Clivina fossor</i>	3	1	4
<i>Coccidula rufa</i>	28	7	35
<i>Coccidula scutellata</i>	8	0	8
<i>Coccinella septempunctata</i>	43	4	47
<i>Coccinella undecimpunctata</i>	383	4	387
<i>Coeliodes dryados</i>	1	0	1
<i>Cossonus linearis</i>	2	0	2
<i>Crepidodera aurata</i>	4	0	4
<i>Crepidodera plutus</i>	37	39	76
<i>Cryptolestes ferrugineus</i>	2	0	2
<i>Cryptorhynchus lapathi</i>	3	1	4
<i>Curculio crux</i>	1	0	1
<i>Cyphon</i> sp.	8	4	12
<i>Dorytomus hirtipennis</i>	2	0	2
<i>Dorytomus longimanus</i>	2	0	2
<i>Dromius linearis</i>	0	1	1
<i>Drusilla canaliculata</i>	0	1	1
<i>Epitrix atropae</i>	1	0	1
<i>Gastrophysa polygoni</i>	12	4	16
<i>Gymnetron veronicae</i>	2	1	3
<i>Gymnetron villosulum</i>	103	0	103
<i>Hadroplontus litura</i>	4	1	5
<i>Haliphus flavicollis</i>	1	0	1
<i>Haliphus fluviatilis</i>	1	0	1
<i>Haliphus heydeni</i>	2	0	2
<i>Haliphus immaculatus</i>	2	0	2
<i>Haliphus ruficollis</i>	1	0	1
<i>Harpalus affinis</i>	5	8	13
<i>Harpalus distinguendus</i>	5	0	5
<i>Harpalus rufipes</i>	10	22	32
<i>Helophorus brevipalpis</i>	28	14	42
<i>Helophorus nubilus</i>	2	0	2
<i>Hemicrepidius niger</i>	0	7	7
<i>Heterocerus fenestratus</i>	17	1	18
<i>Hypera meles</i>	0	1	1
<i>Larinus planus</i>	4	0	4
<i>Lasiotrechus discus</i>	1	0	1
<i>Lathrobium brunnipes</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Lathrobium fulvipenne</i>	3	2	5
<i>Lathrobium rufipenne</i>	1	0	1
<i>Leperisinus fraxini</i>	0	2	2
<i>Lesteva longelytrata</i>	1	0	1
<i>Linnaeidea aenea</i>	1	0	1
<i>Liocyrtusa minuta</i>	4	0	4
<i>Longitarsus agilis</i>	1	0	1
<i>Longitarsus anchusae</i>	7	0	7
<i>Longitarsus luridus</i>	9	2	11
<i>Longitarsus lycopi</i>	35	46	81
<i>Longitarsus melanocephalus</i>	19	44	63
<i>Loricera pilicornis</i>	3	2	5
<i>Malachius bipustulatus</i>	1	0	1
<i>Malthodes flavoguttatus</i>	0	5	5
<i>Mecinus pyraeter</i>	2	0	2
<i>Megasternum obscurum</i>	2	0	2
<i>Micrambe vini</i>	0	1	1
<i>Nanophyes marmoratus</i>	3	0	3
<i>Nebria brevicollis</i>	1	0	1
<i>Notaris acridulus</i>	23	2	25
<i>Notiophilus biguttatus</i>	1	0	1
<i>Notoxus monoceros</i>	1000	7	1007
<i>Oedostethus quadripustulatus</i>	2	7	9
<i>Oenopia conglobata</i>	10	11	21
<i>Olibrus millefolii</i>	3	1	4
<i>Oulema melanopus</i>	2	5	7
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	1	0	1
<i>Pelenomus quadrituberculatus</i>	7	0	7
<i>Pelenomus velaris</i>	13	2	15
<i>Peltodytes caesus</i>	3	0	3
<i>Phaedon armoraciae</i>	4	0	4
<i>Phaedon cochleariae</i>	6	0	6
<i>Philonthus atratus</i>	5	33	38
<i>Philonthus carbonarius</i>	0	4	4
<i>Philonthus cognatus</i>	30	115	145
<i>Philonthus corvinus</i>	5	1	6
<i>Philonthus fumarius</i>	11	0	11
<i>Philonthus mannerheimi</i>	1	0	1
<i>Philonthus marginatus</i>	0	9	9
<i>Philonthus micans</i>	3	13	16
<i>Philonthus nigrita</i>	15	8	23
<i>Philonthus politus</i>	0	3	3
<i>Philonthus punctus</i>	2	0	2
<i>Philonthus quisquiliarius</i>	16	19	35
<i>Philonthus sanguinolentus</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Philonthus splendens</i>	0	5	5
<i>Philonthus umbratilis</i>	0	1	1
<i>Phosphuga atrata</i>	2	0	2
<i>Phratora vulgatissima</i>	8	0	8
<i>Phyllobius argentatus</i>	1	15	16
<i>Phyllobius oblongus</i>	2	1	3
<i>Phyllobius pomaceus</i>	1	0	1
<i>Phyllobius pyri</i>	2	165	167
<i>Phyllobius sinuatus</i>	1	0	1
<i>Phyllotreta atra</i>	32	2	34
<i>Phyllotreta exclamationis</i>	1	0	1
<i>Phyllotreta ochripes</i>	0	1	1
<i>Phyllotreta undulata</i>	309	4	313
<i>Platynus albipes</i>	4	0	4
<i>Platynus assimilis</i>	1	0	1
<i>Platynus dorsalis</i>	1	4	5
<i>Platynus obscurus</i>	1	0	1
<i>Platystethus cornutus</i>	36	0	36
<i>Poecilus cupreus</i>	1	47	48
<i>Potamonectes canaliculatus</i>	1	0	1
<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i>	5	4	9
<i>Protapion fulvipes</i>	18	5	23
<i>Psammoecus bipunctatus</i>	1	0	1
<i>Pselaphus heisei</i>	1	0	1
<i>Pseudapion rufirostre</i>	1	0	1
<i>Psylliodes affinis</i>	57	39	96
<i>Pterostichus melanarius</i>	0	7	7
<i>Pterostichus vernalis</i>	1	1	2
<i>Ptomaphagus sericatus</i>	1	1	2
<i>Quedius cruentus</i>	0	1	1
<i>Quedius fuliginosus</i>	0	2	2
<i>Rhagonycha fulva</i>	1	0	1
<i>Rhinoncus castor</i>	2	0	2
<i>Rhinoncus inconspicuous</i>	0	1	1
<i>Rhinoncus pericarpus</i>	23	2	25
<i>Rhinoncus perpendicularis</i>	14	2	16
<i>Rugilus angustatus</i>	2	0	2
<i>Rugilus orbiculatus</i>	1	0	1
<i>Rybaxis longicornis</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Scirtes hemisphaericus</i>	1	0	1
<i>Scymnus auritus</i>	41	6	47
<i>Scymnus haemorrhoidalis</i>	2	0	2
<i>Scymnus mimulus</i>	1	0	1
<i>Sepedophilus testaceus</i>	2	1	3
<i>Simplocaria semistriata</i>	3	0	3
<i>Sitona hispidulus</i>	7	5	12
<i>Sitona humeralis</i>	34	22	56
<i>Sitona lepidus</i>	48	7	55
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i>	0	2	2
<i>Sphaeroderma testaceum</i>	18	27	45
<i>Squamapion flavimanum</i>	0	1	1
<i>Stenolophus mixtus</i>	16	2	18
<i>Stenolophus teutonius</i>	3	0	3
<i>Stenus biguttatus</i>	14	1	15
<i>Stenus calcaratus</i>	4	0	4
<i>Stenus carbonarius</i>	2	0	2
<i>Stenus comma</i>	2	0	2
<i>Stenus picipennis</i>	1	0	1
<i>Stenus sp.</i>	1	0	1
<i>Tachinus signatus</i>	1	2	3
<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	41	40	81
<i>Tachyporus hypnorum</i>	47	57	104
<i>Tachyporus nitidulus</i>	80	27	107
<i>Tachyporus obtusus</i>	0	2	2
<i>Tanymecus palliatus</i>	595	228	823
<i>Trechus quadristriatus</i>	439	44	483
<i>Tribolium castaneum</i>	7	1	8
<i>Trixagus dermestoides</i>	2	1	3
<i>Trixagus elateroides</i>	15	6	21
<i>Tychius picirostris</i>	35	3	38
<i>Tytthaspis sedecimpunctata</i>	1	0	1
<i>Xantholinus linearis</i>	19	4	23
<i>Xantholinus longiventris</i>	60	61	121
Minimaal aantal soorten:	217	136	249

Diptera

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Agromyza</i> sp.	1	19	20
AGROMYZIDAE sp.	43	20	63
ANTHOMYIIDAE sp.	150	24	174
<i>Anthomyza gracilis</i>	0	1	1
<i>Anthomyza</i> sp.	1	0	1
ANTHOMYZIDAE sp.	5	0	5
<i>Anticheta brevipennis</i>	1	0	1
<i>Argyra argentina</i>	1	0	1
<i>Aspistes berolinensis</i>	3	0	3
<i>Asteia concinna</i>	1	0	1
<i>Athyroglossa glabra</i>	6	0	6
<i>Bellardia</i> sp.	1	0	1
<i>Bellardia viarum</i>	9	14	23
<i>Bellardia vulgaris</i>	29	29	58
<i>Bibio marci</i>	0	3	3
<i>Bicellaria simplicipes</i>	0	5	5
<i>Calliphora</i> sp.	0	1	1
<i>Calliphora vicina</i>	17	8	25
<i>Campsicnemus scambus</i>	1	0	1
<i>Campsicnemus</i> sp.	1	0	1
<i>Cecidomyia</i> sp.	21	114	135
CECIDOMYIIDAE sp.	257	154	411
<i>Ceratinostoma</i> sp.	7	0	7
<i>Ceratitis</i> sp.	1	0	1
<i>Ceratopogon</i> sp.	40	2	42
CERATOPOGONIDAE sp.	146	21	167
<i>Cerodontha denticornis</i>	3	4	7
<i>Cetema elongata</i>	9	31	40
<i>Cetema</i> sp.	13	84	97
CHAMAEMYIIDAE sp.	2	0	2
<i>Chamaepsila rosae</i>	18	2	20
<i>Chaoborus flavicans</i>	17	3	20
<i>Chaoborus</i> sp.	0	5	5
CHIRONOMIDAE sp.	11550	550	12100
<i>Chironomus</i> sp.	2771	117	2888
<i>Chloromyia formosa</i>	0	5	5
<i>Chlorops laetus</i>	0	1	1
<i>Chlorops pumilionis</i>	1	2	3
<i>Chlorops ringens</i>	3	15	18
<i>Chlorops</i> sp.	5	7	12
<i>Chlorops speciosus</i>	1	1	2
<i>Chrysopilus asiliformis</i>	0	5	5
<i>Chrysops relictus</i>	20	1	21

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Chrysotus gramineus</i>	100	2	102
<i>Chrysotus pallidipalpus</i>	8	0	8
<i>Chrysotus palustris</i>	68	2	70
CHYROMYIDAE sp.	0	1	1
<i>Clytocerus ocellaris</i>	1	0	1
<i>Coboldia fuscipes</i>	1	0	1
<i>Coenosia</i> sp.	1	0	1
<i>Coenosia trilineella</i>	23	0	23
<i>Colobaea bifasciella</i>	13	0	13
<i>Colobaea punctata</i>	2	1	3
<i>Cookella albitarsis</i>	5	1	6
<i>Coproica hirtula</i>	0	1	1
<i>Copromyza equina</i>	1362	185	1547
<i>Copromyza</i> sp.	3	12	15
<i>Copromyza stercoraria</i>	4	16	20
<i>Crossopalpus abditus</i>	2	0	2
<i>Crossopalpus humilis</i>	1	0	1
<i>Crossopalpus nigritellus</i>	3	0	3
<i>Crossopalpus setiger</i>	281	3	284
<i>Crumomyia roserii</i>	1	17	18
<i>Crumomyia</i> sp.	2	0	2
CULICIDAE sp.	26	1	27
<i>Culicoides</i> sp.	5	2	7
<i>Cynomya mortuorum</i>	1	0	1
<i>Dasineura ruebsaameni</i>	2	0	2
<i>Desmometopa m-nigrum</i>	4	0	4
<i>Desmometopa sordida</i>	4	2	6
<i>Dicranomyia mitis</i>	218	2	220
<i>Dilophus febrilis</i>	35	39	74
<i>Dioctria atricapilla</i>	0	1	1
<i>Dioctria hyalipennis</i>	0	1	1
DIPTERA sp.	44	97	141
<i>Discachaeta pumila</i>	62	2	64
<i>Discocerina palliditarsis</i>	1	0	1
<i>Discomyza incurva</i>	1	0	1
<i>Dolichocephala irrorata</i>	1	0	1
DOLICHOPODIDAE sp.	1	0	1
<i>Dolichopus acuticornis</i>	8	0	8
<i>Dolichopus brevipennis</i>	0	3	3
<i>Dolichopus griseipennis</i>	2	1	3
<i>Dolichopus latilimbatus</i>	6	0	6
<i>Dolichopus longicornis</i>	73	12	85
<i>Dolichopus longitarsis</i>	0	1	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Dolichopus notatus</i>	1	0	1
<i>Dolichopus nubilus</i>	1	0	1
<i>Dolichopus plumipes</i>	15	3	18
<i>Dolichopus sabinus</i>	1	0	1
<i>Dolichopus signifer</i>	3	0	3
<i>Dolichopus simplex</i>	3	0	3
<i>Dolichopus sp.</i>	12	4	16
<i>Dorylomorpha hackmani</i>	1	0	1
<i>Drapetis assimilis</i>	1	0	1
<i>Drapetis exilis</i>	1	0	1
<i>Drapetis incompleta</i>	1	0	1
<i>Drosophila picta</i>	0	1	1
<i>Drosophila repleta</i>	1	0	1
<i>Drosophila sp.</i>	2	1	3
<i>Drosophila subobscura</i>	2	0	2
DROSOPHILIDAE sp.	1	0	1
<i>Eccoptomera microps</i>	0	1	1
<i>Elachiptera cornuta</i>	2	2	4
<i>Elachiptera sp.</i>	1	0	1
EMPIDIDAE sp.	2	0	2
<i>Empis livida</i>	6	15	21
<i>Empis opaca</i>	0	1	1
<i>Empis sp.</i>	0	5	5
<i>Empis stercorea</i>	1	4	5
<i>Episyrphus balteatus</i>	2	2	4
<i>Erioptera lutea</i>	5	10	15
<i>Erioptera sp.</i>	2	0	2
<i>Eriothrix rufomaculata</i>	0	3	3
<i>Eristalis tenax</i>	3	1	4
<i>Eudorylas halteratus</i>	39	0	39
<i>Eupeodes corollae</i>	3	0	3
<i>Eupeodes latifasciatus</i>	1	0	1
<i>Fannia polychaeta</i>	1	2	3
<i>Fannia rondanii</i>	0	5	5
<i>Fannia similis</i>	1	1	2
<i>Fannia sociella</i>	3	0	3
<i>Fannia sp.</i>	14	30	44
<i>Geomyza apicalis</i>	28	25	53
<i>Geomyza balachowskyi</i>	37	45	82
<i>Geomyza hackmani</i>	6	45	51
<i>Geomyza sp.</i>	1	0	1
<i>Geomyza tripunctata</i>	29	50	79
<i>Glyptotendipes barbipes</i>	1	0	1
<i>Haematopota pluvialis</i>	1	0	1
<i>Helina trivittata</i>	16	0	16

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Helius longirostris</i>	1	0	1
<i>Hercostomus nigriplantis</i>	1	0	1
<i>Heteromyza oculata</i>	0	1	1
<i>Heteronychia offuscata</i>	0	1	1
<i>Heteronychia sp.</i>	1	0	1
<i>Hilara sp.</i>	30	24	54
<i>Homoneura notata</i>	1	0	1
<i>Hoplolabis vicina</i>	44	0	44
<i>Hudrophorus litoreus</i>	66	0	66
<i>Hudrophorus praecox</i>	27	0	27
<i>Hudrophorus viridis</i>	2	0	2
<i>Hyadina guttata</i>	1	1	2
<i>Hyadina sp.</i>	1	0	1
<i>Hybos femoratus</i>	0	5	5
<i>Hydrellia albilabris</i>	1	0	1
<i>Hydrellia griseola</i>	20	18	38
<i>Hydrellia obscura</i>	0	1	1
<i>Hydrophorus litoreus</i>	2	0	2
<i>Hydrophorus praecox</i>	1	0	1
<i>Lasiosina albipila</i>	2	0	2
<i>Leptocera sp.</i>	213	134	347
<i>Leptogaster cylindrica</i>	0	17	17
<i>Limnella stenhammari</i>	3	1	4
<i>Limnia unguicornis</i>	0	7	7
<i>Limnophila pictipennis</i>	0	2	2
<i>Limonia nubeculosa</i>	2	0	2
<i>Limonia sp.</i>	23	4	27
<i>Limonia trivittata</i>	2	0	2
LIMONIIDAE sp.	5	0	5
<i>Lispe pygmaea</i>	54	0	54
<i>Lispe tentaculata</i>	18	0	18
<i>Lispe uliginosa</i>	7	0	7
<i>Lonchoptera lutea</i>	87	268	355
<i>Lordiphosa fenestrarum</i>	4	12	16
<i>Lucilia caesar</i>	2	0	2
<i>Lucilia silvarum</i>	3	1	4
<i>Lucilia sp.</i>	1	1	2
<i>Machimus cingulatus</i>	3	0	3
<i>Macronychia polyodon</i>	1	0	1
<i>Macrororchis meditata</i>	29	0	29
<i>Madiza glabra</i>	1	1	2
<i>Medetera flavipes</i>	1	0	1
<i>Medetera petrophila</i>	1	0	1
<i>Medetera sp.</i>	2	1	3
<i>Medetera truncorum</i>	9	2	11

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Melanostoma mellinum</i>	0	2	2
<i>Melanostoma scalare</i>	3	1	4
<i>Melinda gentilis</i>	2	0	2
<i>Melinda viridicyanea</i>	0	2	2
<i>Meoneura</i> sp.	1	0	1
<i>Meoneura vagans</i>	2	1	3
<i>Meromyza femorata</i>	1	0	1
<i>Meromyza pratorum</i>	1	5	6
<i>Meromyza</i> sp.	1	1	2
<i>Meromyza variegata</i>	2	9	11
<i>Mesembrina meridiana</i>	1	0	1
<i>Metalimnobia quadrimaculata</i>	21	0	21
<i>Metopia argyrocephala</i>	3	0	3
<i>Microchrysa flavicornis</i>	3	47	50
<i>Microchrysa polita</i>	1	2	3
<i>Microphor crassipes</i>	0	1	1
<i>Microphor holosericeus</i>	0	1	1
<i>Minettia plumicornis</i>	280	1	281
<i>Minettia rivosia</i>	5	0	5
<i>Molobratia</i> sp.	2	0	2
<i>Molophilus griseus</i>	1	0	1
<i>Molophilus</i> sp.	3	1	4
<i>Morellia aenescens</i>	1	0	1
<i>Morellia simplex</i>	1	0	1
<i>Morellia</i> sp.	3	0	3
<i>Musca autumnalis</i>	6	0	6
<i>Musca domestica</i>	14	4	18
<i>Musca</i> sp.	29	25	54
<i>MUSCIDAE</i> sp.	114	22	136
<i>Muscina pascuorum</i>	0	1	1
<i>Muscina prolapsa</i>	1	2	3
<i>Mycetulus</i> sp.	1	0	1
<i>Mycetobia</i> sp.	2	0	2
<i>Mycetophila</i> sp.	2	5	7
<i>MYCETOPHILIDAE</i> sp.	48	8	56
<i>Nemotelus pantherinus</i>	0	1	1
<i>Neolimonia dumetorum</i>	1	0	1
<i>Neomyia cornicina</i>	18	1	19
<i>Nephrotoma appendiculata</i>	6	0	6
<i>Nephrotoma cornicina</i>	12	0	12
<i>Nephrotoma flavescens</i>	7	0	7
<i>Nephrotoma guestfalica</i>	7	1	8
<i>Nephrotoma lunulicornis</i>	8	0	8
<i>Nephrotoma quadrifaria</i>	4	0	4
<i>Nephrotoma scurra</i>	13	0	13

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Nephrotoma</i> sp.	1	0	1
<i>Nephrotoma submaculosa</i>	10	0	10
<i>Neria ephippium</i>	1	4	5
<i>Norellisoma spinimana</i>	2	1	3
<i>Nostima picta</i>	10	2	12
<i>Ochthera mantis</i>	1	0	1
<i>Ocydromia glabricula</i>	2	2	4
<i>Oebalia cylindrica</i>	1	0	1
<i>Oecotha fenestralis</i>	2	4	6
<i>Onesia floralis</i>	2	1	3
<i>Opomyza germinationis</i>	48	45	93
<i>Opomyza petrei</i>	0	3	3
<i>Oscinella frit</i>	72	173	245
<i>Pales</i> sp.	1	1	2
<i>Parydra quadripunctata</i>	1	0	1
<i>Pelina aenescens</i>	0	2	2
<i>Pericoma</i> sp.	3	1	4
<i>Phaonia fuscata</i>	0	1	1
<i>Phaonia</i> sp.	6	1	7
<i>Pherbellia cinerella</i>	1	1	2
<i>Pherbellia griseola</i>	21	12	33
<i>Pherbellia griseus</i>	2	0	2
<i>Pherbellia nana</i>	10	0	10
<i>Pherbellia</i> sp.	1	0	1
<i>Pherbellia ventralis</i>	1	0	1
<i>Philonicus albiceps</i>	1	0	1
<i>Philygria flavipes</i>	3	0	3
<i>Philygria interrupta</i>	1	0	1
<i>Philygria interstincta</i>	14	0	14
<i>Philygria</i> sp.	3	0	3
<i>Philygria stictica</i>	33	0	33
<i>Philygria trilineata</i>	30	0	30
<i>Phora</i> sp.	8	11	19
<i>PHORIDAE</i> sp.	262	96	358
<i>Phrosia albilabris</i>	9	0	9
<i>Phyllomyza formicae</i>	0	2	2
<i>Phytomyza</i> sp.	5	0	5
<i>Pipunculus campestris</i>	1	0	1
<i>Platycheirus peltatus</i>	1	0	1
<i>Platypalpus annulatus</i>	232	20	252
<i>Platypalpus annulipes</i>	29	5	34
<i>Platypalpus articulatus</i>	1	0	1
<i>Platypalpus candicans</i>	4	0	4
<i>Platypalpus cursitans</i>	1	0	1
<i>Platypalpus flavicornis</i>	1	1	2

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Platypalpus longiseta</i>	0	1	1
<i>Platypalpus melancholicus</i>	1	0	1
<i>Platypalpus notatus</i>	9	5	14
<i>Platypalpus pallidicornis</i>	6	2	8
<i>Platypalpus pallidiventris</i>	4	0	4
<i>Platypalpus pallipes</i>	1	0	1
<i>Platypalpus sp.</i>	62	7	69
<i>Platypalpus unguiculatus</i>	1	0	1
<i>Platystoma seminationis</i>	2	0	2
<i>Polietes domitor</i>	1	0	1
<i>Polietes lardaria</i>	1	0	1
<i>Pollenia atramentaria</i>	1	0	1
<i>Pollenia rudis</i>	70	8	78
<i>Pollenia sp.</i>	1	1	2
<i>Polydaspis ruficornis</i>	4	0	4
<i>Psilopa leucostoma</i>	0	1	1
<i>Psilopa nitidula</i>	2	0	2
<i>Psychoda sp.</i>	1	0	1
<i>Psychoda trinodulosa</i>	14	42	56
<i>PSYCHODIDAE sp.</i>	409	3	412
<i>Ravinia pernix</i>	35	1	36
<i>Rhamphomyia crassirostris</i>	2	3	5
<i>Rhamphomyia sp.</i>	2	3	5
<i>Rhaphium antennatum</i>	5	0	5
<i>Rhaphium commune</i>	1	0	1
<i>Rhaphium fissum</i>	2	0	2
<i>Rhaphium laticorne</i>	34	0	34
<i>Rhaphium nasutum</i>	18	0	18
<i>Rhaphium riparium</i>	7	0	7
<i>Rhaphium sp.</i>	4	0	4
<i>Rhipidia maculata</i>	0	46	46
<i>Saltella sphondylii</i>	3	0	3
<i>Sapromyza quadripunctata</i>	2	0	2
<i>Sapromyza sexpunctata</i>	1	0	1
<i>Sapromyza sp.</i>	0	2	2
<i>Sarcophaga carnaria</i>	11	2	13
<i>Sarcophaga sp.</i>	12	5	17
<i>SARCOPHAGIDAE sp.</i>	6	1	7
<i>Sarcotachinella sinuata</i>	1	0	1
<i>Scaptomyza graminum</i>	75	315	390
<i>Scaptomyza pallida</i>	0	1	1
<i>Scaptomyza sp.</i>	1	0	1
<i>Scatella fusca</i>	1	0	1
<i>Scatella paludum</i>	1	0	1
<i>Scatella stagnalis</i>	747	19	766

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Scathophaga sp.</i>	1	0	1
<i>Scathophaga stercoraria</i>	170	19	189
<i>SCATHOPHAGIDAE sp.</i>	1	0	1
<i>Scatopse notata</i>	1	0	1
<i>Scatopse sp.</i>	6	2	8
<i>Schoenomyza litorella</i>	3	0	3
<i>Sciapus contristans</i>	2	0	2
<i>Sciapus maritimus</i>	3	2	5
<i>SCIARIDAE sp.</i>	1200	348	1548
<i>Sciomyza testacea</i>	1	0	1
<i>Senotainia conica</i>	11	0	11
<i>Sepedon sphegea</i>	1	0	1
<i>Sepsis cynipsea</i>	10	1	11
<i>Sepsis duplicata</i>	2	0	2
<i>Sepsis flavimana</i>	6	3	9
<i>Sepsis fulgens</i>	6	1	7
<i>Sepsis neocynipsea</i>	1	0	1
<i>Sepsis orthocnemis</i>	38	3	41
<i>Sepsis sp.</i>	8	6	14
<i>Sepsis violacea</i>	6	2	8
<i>Siphona geniculata</i>	19	2	21
<i>Siphonella oscinina</i>	3	0	3
<i>Siphonella sp.</i>	1	1	2
<i>Spelobia ochripes</i>	78	142	220
<i>Sphaerocera curvipes</i>	1	2	3
<i>Sphaerocera sp.</i>	1	8	9
<i>Sphaerophoria rueppelli</i>	5	0	5
<i>Sphaerophoria scripta</i>	18	1	19
<i>Spilogona sp.</i>	13	0	13
<i>Stomoxys calcitrans</i>	3	0	3
<i>Suillia notata</i>	4	0	4
<i>Suillia sp.</i>	1	0	1
<i>Swammerdamella brevicornis</i>	86	3	89
<i>Sylvicola fenestralis</i>	0	2	2
<i>Sylvicola punctatus</i>	6	50	56
<i>Symplecta hybrida</i>	1081	14	1095
<i>Symplecta pilipes</i>	44	0	44
<i>Symplecta stictica</i>	4	0	4
<i>Syrphus ribesii</i>	1	1	2
<i>Tachina sp.</i>	2	1	3
<i>TACHINIDAE sp.</i>	20	1	21
<i>Tachydromia sp.</i>	3	0	3
<i>Tachydromia terricola</i>	383	2	385
<i>Tachydromia umbrarum</i>	175	3	178
<i>Tachypeza fuscipennis</i>	12	0	12

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Tachypeza nubila</i>	6	6	12
<i>Tachypeza sp.</i>	1	0	1
<i>Tachytrechus ripicola</i>	1	0	1
<i>Tarnania fenestralis</i>	0	1	1
<i>Taxigramma sp.</i>	1	0	1
<i>Telmatoscopus sp.</i>	2	0	2
<i>Tephrochlamys rufiventris</i>	5	2	7
<i>Tephrochlamys sp.</i>	0	2	2
<i>Thaumatomyia notata</i>	4	0	4
<i>Themira annulipes</i>	13	14	27
<i>Themira leachi</i>	1	10	11
<i>Themira lucida</i>	4	0	4
<i>Themira minor</i>	6	0	6
<i>Themira superba</i>	1	0	1
<i>Thereva nobilitata</i>	5	0	5
<i>Tipula coerulescens</i>	3	0	3

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Tipula lateralis</i>	46	0	46
<i>Tipula melanoceros</i>	2	0	2
<i>Tipula paludosa</i>	14	14	28
<i>Tipula pierrei</i>	9	0	9
<i>Tipula sp.</i>	2	0	2
<i>Tipula truncorum</i>	0	1	1
<i>Tipula unca</i>	1	0	1
<i>Trichocera regelationis</i>	15	1	16
<i>Trichocera saltator</i>	1	0	1
<i>Trichocera sp.</i>	1	0	1
<i>Trimerina madizans</i>	1	0	1
<i>Trixoscelis frontalis</i>	1	0	1
<i>Trixoscelis obscurella</i>	4	0	4
<i>Trupanea stellata</i>	4	0	4
<i>Xyphosia miliaria</i>	1	2	3
Minimaal aantal soorten:	341	196	387

Heteroptera

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Adelphocoris annulicornis</i>	1	0	1
<i>Adelphocoris lineolatus</i>	4	0	4
<i>Agnocoris reclairei</i>	1	0	1
<i>Agnocoris rubicundus</i>	4	0	4
<i>Anthocoris limbatus</i>	2	0	2
<i>Anthocoris nemoralis</i>	7	2	9
<i>Anthocoris nemorum</i>	2	0	2
<i>Apolygus lucorum</i>	10	20	30
<i>Atractotomus mali</i>	7	0	7
<i>Blepharidopterus diaphanus</i>	1	0	1
<i>Blepharidopterus diaphanus</i>	1	0	1
<i>Calocoris norvegicus</i>	2	1	3
<i>Calocoris striatellus</i>	1	0	1
<i>Chartoscirta cincta</i>	1	0	1
<i>Chlamydatus pulicarius</i>	12	0	12
<i>Chlamydatus pullus</i>	19	1	20
<i>Chlamydatus saltitans</i>	119	0	119
<i>Closterotomus norvegicus</i>	12	0	12
<i>Conostethus venustus</i>	79	0	79
<i>Cymus clavicolus</i>	73	0	73
<i>Deraeocoris flavilinea</i>	11	0	11
<i>Dolycoris baccarum</i>	8	0	8
<i>Elasmucha grisea</i>	1	0	1
<i>Halticus saltator</i>	1	0	1
<i>Heterogaster urticae</i>	144	4	148
<i>Heterotoma planicornis</i>	1	0	1
<i>Himacerus apterus</i>	9	1	10
<i>Kalama tricornis</i>	24	0	24
<i>Kleidocerys resedae</i>	11	3	14
<i>Leptopterna ferrugata</i>	2	0	2
<i>Lyctocoris campestris</i>	1	0	1
<i>Lygocoris lucorum</i>	21	20	41
<i>Lygocoris rugicollis</i>	36	0	36
<i>Lygus maritimus</i>	20	1	21
<i>Lygus pratensis</i>	9	0	9
<i>Lygus rugulipennis</i>	157	2	159
<i>Lygus sp.</i>	46	1	47
<i>Megalocoleus sp.</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Megalonotus sabulicola</i>	2	0	2
<i>Melanotrichus flavosparsus</i>	24	0	24
<i>Metopoplax ditomoides</i>	3	0	3
<i>Metopoplax sp.</i>	1	0	1
<i>Miris striatus</i>	2	0	2
<i>Monosynamma maritimum</i>	1	0	1
<i>Monosynamma sabulicolum</i>	1	0	1
<i>Nabis ferus</i>	773	35	808
<i>Nabis sp.</i>	52	5	57
<i>Notostira elongata</i>	2	4	6
<i>Nysius ericae</i>	92	0	92
<i>Nysius senecionis</i>	8	0	8
<i>Nysius sp.</i>	116	1	117
<i>Nysius thymi</i>	1747	10	1757
<i>Orius laticollis</i>	1	0	1
<i>Orius majusculus</i>	140	2	142
<i>Orius minutus</i>	2	1	3
<i>Orius niger</i>	65	1	66
<i>Orthops campestris</i>	1	0	1
<i>Pachytomella parallela</i>	11	183	194
<i>Peritrechus nubilus</i>	4	0	4
<i>Pithanus maerkelii</i>	1	0	1
<i>Plagiognathus arbustorum</i>	26	2	28
<i>Plagiognathus chrysanthemi</i>	19	0	19
<i>Psallus ambiguus</i>	3	0	3
<i>Saldula arenicola</i>	112	0	112
<i>Saldula fucicola</i>	21	0	21
<i>Saldula pallipes</i>	84	0	84
<i>Saldula saltatoria</i>	36	1	37
<i>Scolopostethus affinis</i>	2	0	2
<i>Sphragisticus nebulosus</i>	6	0	6
<i>Stenodema calcarata</i>	3	1	4
<i>Trigonotylus caelestialium</i>	145	7	152
<i>Trigonotylus ruficornis</i>	1	0	1
Minimaal aantal soorten:	72	24	72

Hymenoptera

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Ancistrocerus trifasciatus</i>	1	0	1
<i>Andrena dorsata</i>	3	0	3
<i>Andrena</i> sp.	5	0	5
<i>Andrena ventralis</i>	1	0	1
<i>Anoplius concinnus</i>	190	8	198
<i>Anoplius infuscatus</i>	68	1	69
<i>Anteon fulviventre</i>	0	1	1
<i>Apis mellifera</i>	0	1	1
<i>Astata boops</i>	13	2	15
<i>Bombus pascuorum</i>	1	0	1
<i>Cerceris arenaria</i>	12	1	13
<i>Cerceris rybyensis</i>	3	1	4
<i>Chrysis ignita</i>	2	0	2
<i>Cleptes semiauratus</i>	1	0	1
<i>Cleptes semicyaneus</i>	6	0	6
<i>Colletes fodiens</i>	1	0	1
<i>Crabro peltarius</i>	54	2	56
<i>Crossocerus ovalis</i>	1	0	1
<i>Crossocerus quadrimaculatus</i>	1	0	1
<i>Crossocerus wesmaeli</i>	79	1	80
<i>Diapriidae</i> sp.	0	1	1
<i>Didineis lunicornis</i>	5	0	5
<i>Diodontus insidiosus</i>	2	0	2
<i>Diodontus minutus</i>	1	0	1
<i>Ectemnius continuus</i>	2	1	3
<i>Episyrion albonotatus</i>	1	0	1
<i>Episyrion rufipes</i>	6	0	6
<i>Evagetes gibbulus</i>	1	0	1
<i>Figitidae</i> sp.	0	2	2
<i>Gorytes laticinctus</i>	8	0	8
<i>Halictus</i> sp.	145	1	146
<i>Harpactus lunatus</i>	1	0	1
<i>Harpactus tumidus</i>	3	0	3
<i>Hedychrum rutilans</i>	1	0	1

Soort	Ontkl	Ref.	Totaal
<i>Ichneumonidae</i> sp.	413	83	496
<i>Lasius alienus</i>	3	0	3
<i>Lasius flavus</i>	0	1	1
<i>Lasius mixtus</i>	1	0	1
<i>Lasius niger</i>	251	117	368
<i>Lasius rabaudi</i>	1	0	1
<i>Lasius umbratus</i>	1	0	1
<i>Lestiphorus bicinctus</i>	11	0	11
<i>Mimesa bruxellensis</i>	7	0	7
<i>Mimumesa atratina</i>	1	0	1
<i>Mimumesa atratinus</i>	2	0	2
<i>Mimumesa sibiricana</i>	20	0	20
<i>Mimumesa unicolor</i>	4	0	4
<i>Myrmica rubra</i>	0	1	1
<i>Nyssus maculosus</i>	1	0	1
<i>Nyssus niger</i>	1	0	1
<i>Oxybelus bipunctatus</i>	3	0	3
<i>Oxybelus uniglumis</i>	5	0	5
<i>Philanthus triangulum</i>	6	0	6
<i>Priocnemis fennica</i>	15	0	15
<i>Priocnemis hyalinata</i>	13	2	15
<i>Proctotrupidae</i> sp.	6	8	14
<i>Pseudisobrachium subcyaneum</i>	5	0	5
<i>Pseudomalus pusillus</i>	1	0	1
<i>Rhopalum gracile</i>	2	0	2
<i>Sphecodes</i> sp.	1	0	1
<i>Tenthredinidae</i>	6	3	9
<i>Tiphia minuta</i>	1	0	1
<i>Trypoxylon attenuatum</i>	1	0	1
<i>Vespula germanica</i>	4	0	4

Minimaal aantal soorten 58 20 64

Bijlage 2 Kensoorten langs ordinatie-assen 2 en 3: inundatie en bodemgesteldheid

Indicatorwaarden naar terreinhoogten (L, M, H) van Afferdensche en Deestsche Waarden (A) en Stiftsche Uiterwaarden (O); Mean, gemiddelde indicatorwaarde; Stdev, standaarddeviatie; P, overschrijdingskans.

Orde	Soort	Groep 1 AH	Groep 2 AM	Groep 3 AL+OH	Groep 4 OL	Mean	Stdev	P
Coleoptera	<i>Notoxus monoceros</i>	65	3	3	2	27.4	7.0	0.000
Hymenoptera	<i>Lasius niger</i>	49	4	3	2	23.0	6.4	0.002
Diptera	<i>Minettia plumicornis</i>	37	7	1	0	14.8	5.0	0.003
Heteroptera	<i>Nysius thymi</i>	34	12	1	0	18.3	5.7	0.018
Diptera	<i>Discachaeta pumila</i>	31	4	0	0	10.4	3.9	0.002
Hymenoptera	<i>Halictus sp.</i>	31	15	2	0	15.6	4.3	0.007
Diptera	<i>Platypalpus annulatus</i>	31	11	7	0	16.4	4.1	0.008
Araneida	<i>Dictyna uncinata</i>	29	4	1	0	12.5	4.8	0.008
Diptera	<i>Pollenia rudis</i>	29	1	1	1	11.5	4.0	0.004
Coleoptera	<i>Tanymecus palliatus</i>	29	3	0	0	11.5	4.6	0.006
Hymenoptera	<i>Crabro peltarius</i>	28	3	0	0	10.2	4.1	0.003
Diptera	<i>Spelobia ochripes</i>	28	0	0	0	8.7	3.7	0.001
Araneida	<i>Tetragnatha extensa</i>	27	4	10	2	17.2	4.5	0.039
Hymenoptera	<i>Anoplius infuscatus</i>	25	11	2	2	15.0	4.1	0.029
Hymenoptera	<i>Crossocerus wesmaeli</i>	25	4	0	0	10.9	4.2	0.011
Diptera	<i>Opomyza germinationis</i>	24	1	1	0	8.8	3.7	0.005
Coleoptera	<i>Philonthus cognatus</i>	22	1	1	0	8.1	3.4	0.004
Diptera	<i>Calliphora vicina</i>	20	1	0	0	7.4	3.4	0.013
Heteroptera	<i>Chlamydatus pullus</i>	20	0	0	0	6.4	3.3	0.006
Coleoptera	<i>Scymnus auritus</i>	20	1	1	1	9.0	3.7	0.018
Coleoptera	<i>Coccinella septempunctata</i>	19	1	2	3	10.2	3.9	0.036
Diptera	<i>Geomyza tripunctata</i>	19	0	1	2	8.4	3.4	0.014
Coleoptera	<i>Protapion fulvipes</i>	19	1	0	0	6.2	3.0	0.004
Diptera	<i>Ravinia pernix</i>	19	5	1	0	9.7	3.7	0.024
Coleoptera	<i>Sitona humeralis</i>	18	2	0	0	7.5	3.5	0.018
Coleoptera	<i>Cantharis lateralis</i>	17	1	1	0	7.9	3.4	0.024
Diptera	<i>Nephrotoma cornicina</i>	17	0	0	0	5.6	3.0	0.009
Heteroptera	<i>Nysius sp.</i>	17	2	0	0	8.7	3.8	0.037
Diptera	<i>Geomyza apicalis</i>	16	0	2	0	8.0	3.6	0.029
Hymenoptera	<i>Astata boops</i>	15	1	0	0	6.4	3.2	0.037
Diptera	<i>Bellardia vulgaris</i>	15	1	2	0	7.9	3.5	0.034
Araneida	<i>Synageles venator</i>	14	0	0	0	5.0	2.8	0.019
Heteroptera	<i>Apolygus lucorum</i>	13	0	0	0	5.5	2.9	0.033
Hymenoptera	<i>Cerceris arenaria</i>	13	1	0	0	5.5	2.9	0.027
Coleoptera	<i>Oenopia conglobata</i>	13	0	0	0	5.5	2.9	0.031
Diptera	<i>Senotainia conica</i>	13	0	0	0	5.6	3.0	0.028
Hymenoptera	<i>Lestiphorus bicinctus</i>	11	2	0	0	5.6	3.0	0.048
Hymenoptera	<i>Priocnemis fennica</i>	11	1	0	0	5.3	3.0	0.047
Diptera	<i>Sepsis sp.</i>	10	0	1	0	5.0	2.8	0.044
Araneida	<i>Gnathonarium dentatum</i>	2	33	4	0	15.9	5.2	0.012
Araneida	<i>Milleriana inerrans</i>	0	15	3	0	6.6	3.0	0.027

Orde	Soort	Groep 1 AH	Groep 2 AM	Groep 3 AL+OH	Groep 4 OL	Mean	Stdev	P
Heteroptera	<i>Orius majusculus</i>	0	2	24	2	12.4	4.5	0.026
Coleoptera	<i>Aleochara sp.</i>	4	5	13	49	21.4	4.2	0.000
Araneida	<i>Erigone vagans</i>	0	2	19	37	17.9	5.3	0.007
Coleoptera	<i>Phyllotreta undulata</i>	1	3	19	34	20.1	5.5	0.022
Coleoptera	<i>Chaetocnema concinna</i>	2	2	15	30	15.8	4.3	0.010
Hymenoptera	<i>Ichneumonidae</i>	1	0	6	30	13.0	4.5	0.007
Diptera	<i>Limonia sp.</i>	0	0	2	30	7.8	3.5	0.001
Coleoptera	<i>Anthicus antherinus</i>	1	3	5	26	12.0	4.1	0.011
Coleoptera	<i>Bembidion semipunctatum</i>	0	1	6	26	13.6	4.8	0.023
Heteroptera	<i>Saldula arenicola</i>	0	0	1	25	6.8	3.5	0.001
Coleoptera	<i>Trechus quadristriatus</i>	1	4	5	25	14.0	4.7	0.031
Heteroptera	<i>Saldula pallipes</i>	0	0	2	24	7.3	3.6	0.003
Heteroptera	<i>Saldula saltatoria</i>	0	1	5	24	9.9	3.8	0.007
Araneida	<i>Tmeticus affinis</i>	0	0	1	24	5.4	2.9	0.000
Heteroptera	<i>Saldula fucicola</i>	0	0	7	20	7.6	3.2	0.008
Coleoptera	<i>Anotylus sculpturatus</i>	0	0	2	17	6.4	3.2	0.013
Coleoptera	<i>Philonthus quisquiliarius</i>	0	1	0	17	6.0	3.2	0.011
Coleoptera	<i>Phyllotreta atra</i>	0	0	4	17	7.7	3.6	0.020
Diptera	<i>Psychoda trinodulosa</i>	1	0	1	16	5.5	2.9	0.011
Coleoptera	<i>Phratora vulgatissima</i>	0	0	0	15	5.0	2.8	0.015

Bijlage 3 Indicatorsoorten langs ordinatie-assen 2 en 3: inundatie en bodemgesteldheid

Responserichting van abundantie in relatie tot omgevingsvariabele;

+, positieve correlatie; -, negatieve correlatie; ns, niet significant

Orde	Soort	Inundatie- vrij	Droog- val	%OS	Bedekking	Korrel <1000 µ	Structuur	Kalk
Diptera	<i>Tachypeza nubila</i>	+	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Bathypantes gracilis</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Araneida	<i>Clubiona phragmitis</i>	+	-	ns	-	-	ns	ns
Araneida	<i>Diplocephalus cristatus</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Erigone arctica</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Erigone longipalpis</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Gnathonarium dentatum</i>	+	-	+	-	ns	ns	ns
Araneida	<i>Oedothorax fuscus</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Pachygnatha clercki</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Pardosa amentata</i>	+	-	ns	-	-	ns	ns
Araneida	<i>Porrhomma microphthalmum</i>	+	-	+	-	-	ns	-
Araneida	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Araneida	<i>Robertus lividus</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Anotylus sculpturatus</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Anthicus antherinus</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Bembidion femoratum</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Bembidion lunulatum</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Cantharis lateralis</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Cantharis livida</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Crepidodera plutus</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Heterocerus fenestratus</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Longitarsus melanocephalus</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Philonthus atratus</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Philonthus cognatus</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Platynus dorsalis</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Tanymecus palliatus</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Diptera	<i>Cerodontha denticornis</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Cetema elongata</i>	+	-	+	-	-	ns	+
Diptera	<i>Chlorops ringens</i>	+	-	+	-	ns	ns	+
Diptera	<i>Chrysotus gramineus</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Copromyza sp.</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Diptera	<i>Copromyza stercoraria</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>CULICIDAE sp.</i>	+	-	+	-	-	ns	-
Diptera	<i>Geomyza tripunctata</i>	+	-	+	-	-	ns	-
Diptera	<i>Limonia sp.</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Lonchoptera lutea</i>	+	-	+	-	ns	ns	+
Diptera	<i>Microchrysa flavicornis</i>	+	-	+	-	-	ns	ns
Diptera	<i>SCIARIDAE sp.</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Sepsis cynipsea</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Lygocoris lucorum</i>	+	-	ns	ns	-	ns	ns
Araneida	<i>Clubiona</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Erigone</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Hypomma fulvum</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Lepthyphantes insignis</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns

Orde	Soort	Inundatie- vrij	Droog- val	%OS	Bedekking	Korrel <1000 µ	Structuur	Kalk
Araneida	<i>Phalangium opilio</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Pirata piraticus</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Bembidion tetracolum</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Coccinella undecimpunctata</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Cyphon</i> sp.	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Longitarsus lycopi</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Sitona humeralis</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Sphaeroderma testaceum</i>	-	+	ns	+	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Tribolium castaneum</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	AGROMYZIDAE sp.	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Bellardia vulgaris</i>	-	+	ns	+	+	ns	ns
Diptera	CECIDOMYIIDAE sp.	-	+	ns	ns	+	ns	ns
Diptera	<i>Coenosia trilineella</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Copromyza equina</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Desmometopa sordida</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Discachaeta pumila</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Dolichopus longicornis</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Diptera	<i>Geomyza apicalis</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Diptera	<i>Geomyza balachowskyi</i>	-	+	ns	+	+	ns	+
Diptera	<i>Hydrophorus praecox</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Opomyza germinationis</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Diptera	<i>Oscinella frit</i>	-	+	-	+	+	ns	+
Diptera	<i>Pollenia rudis</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Sepsis</i> sp.	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Spelobia ochripes</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Diptera	<i>Sphaerophoria scripta</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Tachydromia terricola</i>	-	+	ns	ns	+	ns	ns
Diptera	<i>Tachydromia umbrarum</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Apolygus lucorum</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Cymus clavicularis</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Lygus rugulipennis</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Melanotrichus flavosparvus</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Orius niger</i>	-	+	-	+	ns	ns	ns
Hymenoptera	<i>Cleptes semicyaneus</i>	-	+	-	+	+	ns	ns
Araneida	<i>Arctosa cinerea</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Ostearius melanopygius</i>	-	-	+	ns	ns	ns	+
Coleoptera	<i>Agonum marginatum</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Oenopia conglobata</i>	-	-	+	-	+	ns	+
Coleoptera	<i>Phyllotreta undulata</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Cetema</i> sp.	-	-	+	ns	+	ns	+
Diptera	<i>Crossopalpus setiger</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Empis livida</i>	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Fannia</i> sp.	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Leptocera</i> sp.	-	-	+	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Limnia unguicornis</i>	-	-	+	ns	+	ns	+
Diptera	<i>Scaptomyza graminum</i>	-	-	+	ns	+	ns	+

Bijlage 4 Kensoorten langs ordinatie-assen 2 en 4: korrelgrootte <1000µ en bedekkingsgraad van de vegetatie

Indicatorwaarden naar terreinhoogten (L, M, H) van Afferdensche en Deestsche Waarden (A) en Stiftsche Uiterwaarden (O), en binnen- (1) en buitenkaadse (3) ligging; mean, gemiddelde indicatorwaarde; Stdev, standaarddeviatie; P, overschrijdingskans.

Orde	Soort	groep 1 (AL+AM)	groep 2 (AH)	groep 3 (OL+O3H)	groep 4 (O1H)	Mean	Stdev	P
Araneida	<i>Gnathonarium dentatum</i>	40	2	0	0	16.6	6.03	0.008
Araneida	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	38	3	1	6	19.1	5.38	0.011
Diptera	<i>Crossopalpus setiger</i>	30	1	2	1	14.7	5.50	0.021
Diptera	<i>Tachydromia umbrarum</i>	30	2	2	0	14.9	5.69	0.025
Araneida	<i>Diplostyla concolor</i>	22	1	1	3	12.0	4.67	0.045
Coleoptera	<i>Notoxus monoceros</i>	3	66	2	4	28.8	8.11	0.002
Hymenoptera	<i>Lasius niger</i>	4	49	8	1	23.2	7.26	0.012
Diptera	<i>Minettia plumicornis</i>	5	41	1	0	15.5	5.86	0.005
Heteroptera	<i>Nysius thymi</i>	7	38	1	0	19.0	6.58	0.019
Diptera	<i>Discachaeta pumila</i>	2	36	0	0	11.2	4.80	0.003
Hymenoptera	<i>Halictus sp.</i>	10	34	1	0	16.4	5.15	0.011
Diptera	<i>Platypalpus annulatus</i>	15	34	1	0	17.4	5.08	0.011
Hymenoptera	<i>Crabro peltarius</i>	2	31	0	0	10.9	4.89	0.007
Araneida	<i>Dictyna uncinata</i>	3	31	0	0	12.8	5.40	0.011
Coleoptera	<i>Tanymecus palliatus</i>	1	31	0	0	12.4	5.46	0.012
Diptera	<i>Pollenia rudis</i>	1	29	1	1	12.5	5.09	0.016
Diptera	<i>Spelobia ochripes</i>	1	29	0	0	9.6	4.59	0.006
Hymenoptera	<i>Anoplius infuscatus</i>	7	26	5	1	15.8	5.04	0.044
Hymenoptera	<i>Crossocerus wesmaeli</i>	2	25	1	0	11.7	5.06	0.024
Diptera	<i>Opomyza germinationis</i>	1	23	2	0	9.5	4.51	0.022
Diptera	<i>Ravinia pernix</i>	4	23	0	0	10.6	4.55	0.025
Coleoptera	<i>Scymnus auritus</i>	2	23	0	1	9.8	4.47	0.019
Heteroptera	<i>Chlamydatus saltitans</i>	7	22	0	0	11.8	4.99	0.046
Coleoptera	<i>Philonthus cognatus</i>	1	22	1	0	8.8	4.25	0.020
Diptera	<i>Calliphora vicina</i>	1	21	0	0	8.2	4.38	0.019
Heteroptera	<i>Chlamydatus pullus</i>	0	21	0	0	7.1	3.98	0.012
Coleoptera	<i>Protapion fulvipes</i>	0	20	0	0	6.8	3.83	0.013
Coleoptera	<i>Sitona humeralis</i>	1	19	0	0	8.3	4.31	0.024
Diptera	<i>Nephrotoma cornicina</i>	0	18	0	0	6.3	3.77	0.016
Hymenoptera	<i>Cerceris arenaria</i>	0	14	0	0	6.3	3.77	0.049
Diptera	<i>Senotainia conica</i>	0	14	0	0	6.2	3.69	0.048
Araneida	<i>Synageles venator</i>	0	14	0	0	5.8	3.48	0.048
Diptera	<i>Pherbellia griseola</i>	0	12	0	0	5.6	3.45	0.042
Araneida	<i>Erigone vagans</i>	3	0	46	20	18.9	6.42	0.005
Araneida	<i>Oedothorax apicatus</i>	13	9	45	16	30.3	5.69	0.021
Araneida	<i>Pardosa amentata</i>	4	13	44	2	18.5	5.35	0.002
Hymenoptera	<i>Anoplius concinnus</i>	4	3	41	8	19.4	5.74	0.007

Orde	Soort	groep 1 (AL+AM)	groep 2 (AH)	groep 3 (OL+O3H)	groep 4 (O1H)	Mean	Stdev	P
Diptera	<i>Chironomus sp.</i>	0	0	31	1	17.2	6.29	0.041
Diptera	<i>Lonchoptera lutea</i>	1	8	28	6	14.4	5.04	0.022
Araneida	<i>Robertus lividus</i>	0	0	23	2	6.4	3.78	0.013
Coleoptera	<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i>	0	0	21	0	4.7	3.11	0.006
Coleoptera	<i>Heterocerus fenestratus</i>	0	0	20	1	6.6	4.00	0.019
Araneida	<i>Micaria pulicaria</i>	0	5	20	0	6.7	3.92	0.019
Coleoptera	<i>Bembidion biguttatum</i>	0	0	15	1	5.8	3.51	0.037
Hymenoptera	<i>Episyrus rufipes</i>	0	0	15	1	5.9	3.48	0.045
Araneida	<i>Ostearius melanopygius</i>	2	7	9	29	17.9	5.67	0.049
Coleoptera	<i>Aleochara sp.</i>	8	5	21	37	22.5	5.22	0.021
Coleoptera	<i>Bembidion semipunctatum</i>	2	0	4	27	14.5	5.93	0.042
Diptera	<i>Limonia sp.</i>	0	0	5	21	8.5	4.41	0.029
Heteroptera	<i>Saldula pallipes</i>	0	0	0	21	7.8	4.31	0.016
Heteroptera	<i>Saldula arenicola</i>	0	0	0	21	7.3	4.22	0.011

Bijlage 5 Indicatorsoorten langs ordinatie-assen 2 en 4: bodemtextuur en vegetatiestructuur

Responserichting van abundantie in relatie tot omgevingsvariabele;

+, positieve correlatie; -, negatieve correlatie; ns, niet significant

Orde	Soort	Korrel <1000 µ	Bedekking	%OS	Structuur	Inundatie- vrij	Droog- val	Kalk
Araneida	<i>Diplocephalus cristatus</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Erigone</i> sp.	-	+	-	ns	+	+	-
Araneida	<i>Erigone vagans</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Araneida	<i>Larinioides cornutus</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Oedothorax</i> sp.	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Ostearius melanopygius</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Pachygnatha clercki</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Pardosa amentata</i>	-	+	-	ns	+	+	-
Araneida	<i>Porrhomma</i> sp.	-	+	-	+	+	+	-
Araneida	<i>Tmeticus affinis</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Acupalpus parvulus</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Agonum marginatum</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Bembidion femoratum</i>	-	+	-	ns	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Bembidion tetracolum</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Coccinella undecimpunctata</i>	-	+	-	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Heteroceris fenestratus</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Notoxus monoceros</i>	-	+	-	ns	+	ns	ns
Coleoptera	<i>Platynus dorsalis</i>	-	+	-	+	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Tachyporus hypnorum</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Tachyporus nitidulus</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Tanymecus palliatus</i>	-	+	-	+	ns	ns	ns
Diptera	ANTHOMYIIDAE sp.	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Bellardia vulgaris</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Cetema elongata</i>	-	+	+	+	-	-	+
Diptera	<i>Chrysotus gramineus</i>	-	+	-	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Copromyza</i> sp.	-	+	-	+	+	+	-
Diptera	<i>Discachaeta pumila</i>	-	+	-	ns	+	ns	ns
Diptera	<i>Geomyza apicalis</i>	-	+	-	+	-	+	ns
Diptera	<i>Geomyza balachowskyi</i>	-	+	-	+	-	ns	ns
Diptera	<i>Limonia</i> sp.	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Lonchoptera lutea</i>	-	+	ns	+	-	-	+
Diptera	<i>Nephrotoma cornicina</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Opomyza germinationis</i>	-	+	-	+	ns	+	-
Diptera	<i>Platypalpus annulatus</i>	-	+	-	ns	+	ns	ns
Diptera	<i>Pollenia rudis</i>	-	+	-	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Sensainia conica</i>	-	+	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Spelobia ochripes</i>	-	+	+	+	-	-	+
Diptera	<i>Sphaerophoria scripta</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Tachydromia terricola</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Heteroptera	<i>Lygus rugulipennis</i>	-	+	-	ns	+	ns	ns

Orde	Soort	Korrel <1000 µ	Bedekking	%OS	Structuur	Inundatie- vrij	Droog- val	Kalk
Heteroptera	<i>Saldula saltatoria</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Heteroptera	<i>Trigonotylus caelestialium</i>	-	+	-	ns	ns	ns	ns
Hymenoptera	<i>Cerceris arenaria</i>	-	+	-	ns	+	+	-
Hymenoptera	<i>Priocnemis fennica</i>	-	+	ns	ns	-	ns	ns
Araneida	<i>Clubiona phragmitis</i>	+	-	ns	ns	+	ns	ns
Araneida	<i>Clubiona</i> sp.	+	-	+	-	+	ns	ns
Araneida	<i>Erigone arctica</i>	+	-	ns	ns	+	ns	ns
Araneida	<i>Erigone longipalpis</i>	+	-	ns	ns	+	ns	ns
Araneida	<i>Gnathonarium dentatum</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Hypomma fulvum</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Araneida	<i>Porrhomma microphthalmum</i>	+	-	+	-	+	ns	ns
Araneida	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Anthicus antherinus</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Ceutorhynchus erysimi</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Longitarsus anchusae</i>	+	-	+	ns	-	ns	ns
Coleoptera	<i>Longitarsus lycopi</i>	+	-	+	ns	ns	ns	ns
Coleoptera	<i>Oenopia conglobata</i>	+	-	+	-	-	-	+
Coleoptera	<i>Philonthus atratus</i>	+	-	ns	-	+	ns	-
Coleoptera	<i>Philonthus cognatus</i>	+	-	+	-	+	-	+
Diptera	<i>AGROMYZIDAE</i> sp.	+	-	+	-	+	ns	ns
Diptera	<i>Cetema</i> sp.	+	-	+	-	-	-	+
Diptera	<i>Chlorops ringens</i>	+	-	+	-	-	-	+
Diptera	<i>Coenosia trilineella</i>	+	-	+	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Copromyza equina</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Crossopalpus setiger</i>	+	-	+	ns	-	ns	+
Diptera	<i>Fannia</i> sp.	+	-	+	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>Geomyza tripunctata</i>	+	-	-	-	+	+	-
Diptera	<i>Limnia unguicornis</i>	+	-	+	-	-	-	+
Diptera	<i>Microchrysa flavicornis</i>	+	-	+	-	+	ns	ns
Diptera	<i>Oscinella frit</i>	+	-	+	-	-	-	+
Diptera	<i>PHORIDAE</i> sp.	+	-	+	ns	-	ns	ns
Diptera	<i>SCIARIDAE</i> sp.	+	-	+	-	ns	-	ns
Diptera	<i>Sepsis cynipsea</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Diptera	<i>Sepsis</i> sp.	+	-	+	ns	-	-	+
Diptera	<i>Sylvicola punctatus</i>	+	-	+	ns	-	-	+
Heteroptera	<i>Lygocoris lucorum</i>	+	-	ns	ns	+	ns	ns
Heteroptera	<i>Orius niger</i>	+	-	ns	ns	ns	ns	ns
Heteroptera	<i>Pachytomella parallela</i>	+	-	+	-	-	-	+

Bijlage 6 Dichtheid in termen van aanwezige biomassa van geleedpotigen in relatie tot hoogteligging van het terrein in de Afferdensche en Deestsche Waarden (ADW) en Stiftsche Uiterwaarden (SU)

Gemiddelden met variatiecoëfficiënt in mg.m⁻² drooggewicht. L, laaggelegen plots op raaien in ontkleid terrein; M, midden plots; H, hooggelegenplots; Ref, referentiegrasland.

Orde	Jaar	Hoogte	ADW		SU	
			Gemiddelde	Var.coeff.	Gemiddelde	Var.coeff.
<i>Coleoptera</i>	1988	L	4,9	145,4	14,1	62,4
		M	2,9	46,8		
		H	22,2	113,3	8,7	40,3
		Ref	73,3	95,1	23,7	34,4
	1999	L	0,4	84,8	4,3	42,7
		M	6,4	43,4		
		H	54,5	71,5	4,2	118,3
		Ref	60,3	4,2	1,2	84,4
	2000	L	12,2	49,6		
		M	23,0	29,0		
		H	58,8	74,1		
		Ref	20,5	67,9		
<i>Diptera</i>	1988	L	2,3	16,6	4,6	65,4
		M	5,1	106,4		
		H	7,1	41,4	4,3	42,6
		Ref	16,3	16,8	19,0	66,4
	1999	L	43,3	180,5	21,4	74,6
		M	17,6	23,8		
		H	9,9	57,7	2,3	125,8
		Ref	20,0	56,4	8,3	59,9
	2000	L	18,8	50,5		
		M	11,3	38,8		
		H	26,0	39,8		
		Ref	26,6	32,2		
<i>Araneida</i>	1988	L	39,7	32,4	57,3	18,4
		M	38,2	38,1		
		H	40,4	58,7	58,6	17,8
		Ref	27,3	16,5	62,7	32,4
	1999	L	19,1	51,7	8,4	43,2
		M	22,8	17,4		
		H	17,4	30,3	16,1	37,7
		Ref	12,3	8,7	17,2	51,0
	2000	L	16,6	31,7		
		M	10,5	28,1		
		H	9,8	36,2		
		Ref	13,2	18,5		
<i>Hymenoptera</i>	1988	L	2,4	41,3	5,8	96,2
		M	5,1	67,2		
		H	7,4	71,4	4,2	101,3

Orde	Jaar	Hoogte	ADW		SU	
			Gemiddelde	Var.coeff.	Gemiddelde	Var.coeff.
		Ref	1,5	58,2	2,4	109,7
	1999	L	0,02	223,6	0,0	
		M	2,3	78,6		
		H	7,4	39,3	1,5	188,1
		Ref	0,6	117,9	0,1	141,4
	2000	L	3,5	66,6		
		M	4,4	19,2		
		H	10,6	61,7		
		Ref	0,9	18,7		
<i>Heteroptera</i>	1988	L	1,5	43,8	3,9	41,0
		M	3,5	29,9		
		H	5,8	49,6	4,2	41,5
		Ref	1,3	76,2	1,8	9,7
	1999	L	1,1	54,7	0,8	66,5
		M	3,5	76,5		
		H	15,4	41,0	2,7	103,5
		Ref	2,7	20,3	0,4	141,4
	2000	L	5,1	67,5		
		M	14,1	21,4		
		H	12,6	27,4		
		Ref	3,0	4,2		