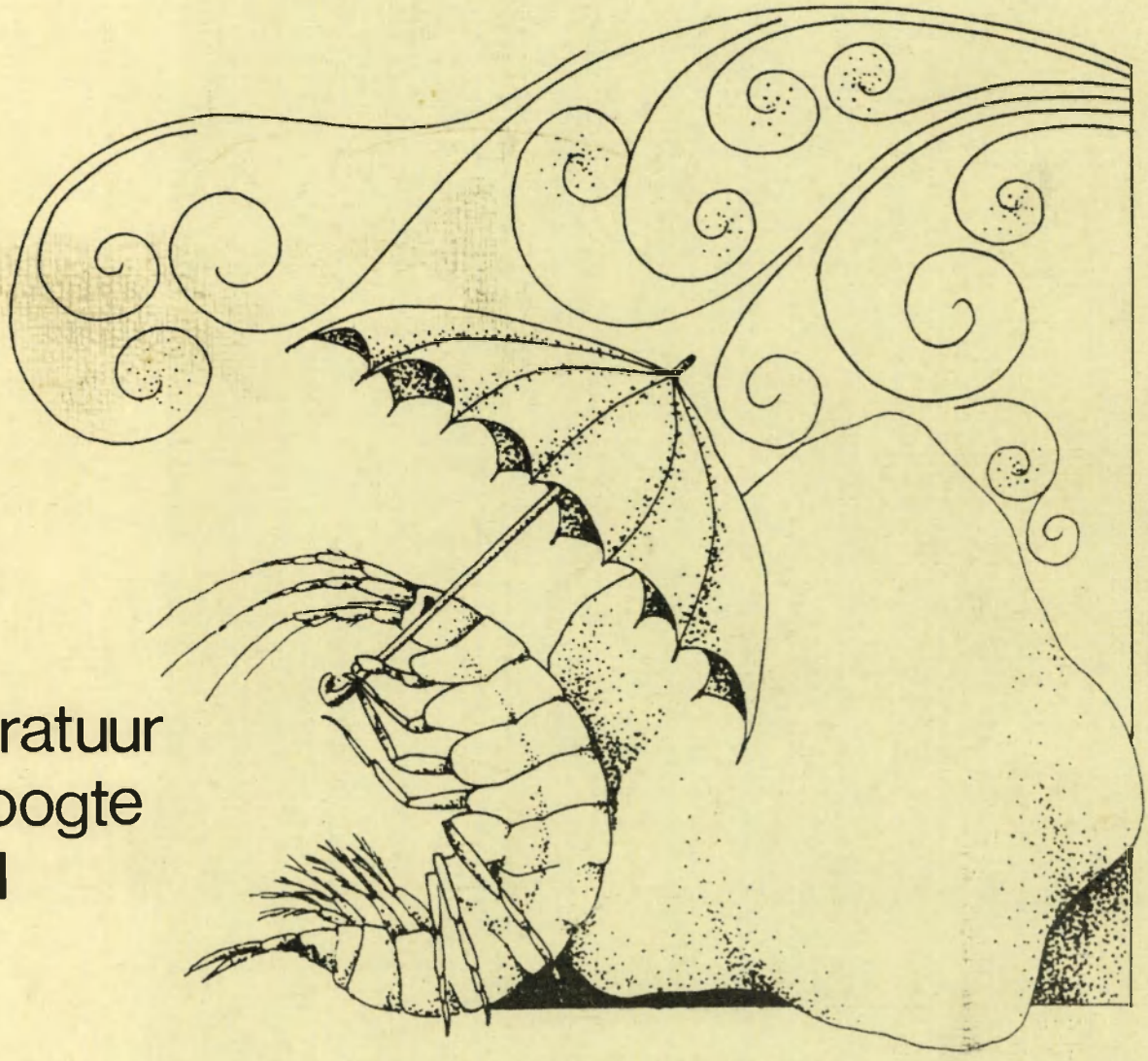
P. Verdonschot

Het habitat van *Gammarus pulex*

Joost van der Pol



literatuur
droogte
pH

HET HABITAT VAN GAMMARRUS PULEX
literatuur
droogte
pH

Joost van der Pol

Verslag Afstudeeropdracht RHAS "Wageningen"
Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum
Afdeling Hydrobiologie
januari - juni 1988

Begeleider: Piet Verdonschot
Begeleidend docent: Mariet van Mazijk

949393

VOORWOORD

In het kader van mijn opleiding aan de RHAS "Wageningen" heb een afstudeeropdracht gedaanbij de macrofauna-sectie van de afdeling Hydrobiologie op het Rijksinstituut voor Natuurbeheer in Leersum.
Bij deze wil ik iedereen van de afdeling Hydrobiologie bedanken voor de hulp en gezelligheid. In het bijzonder wil ik Piet en Joke bedanken voor hun uitstekende begeleiding.

INHOUDSOPGAVE

pagina

Voorwoord
Inhoudsopgave
Samenvatting 11
I. INLEIDING 13
II. LITERATUUR ONDERZOEK 15
II.1 Inleiding 15
II.1.1 Classificatie 15
II.2 Crustacea 15
II.2.1 Inleiding 15
II.2.1 Fylogenie 15
II.3 Malacostraca 16
II.4 Peracarida 16
II.5 Amphipoda 17
II.5.1 Inleiding 17
II.5.2 Morfologie 17
II.5.3 Voortbeweging 18
II.5.4 Habitat 18
II.5.5 Voeding en voedingswijze 19
II.5.6 Reproductie 19
II.6 Gammaridea 20
II.6.1 Talitridae 20
II.6.2 Corophiidae 21
II.6.3 Niphargidae 21
II.6.4 Crangonyctidae 22
II.7 Gammaridae 23
II.7.1 Inleiding 23
II.7.2 Morfologie 24
II.7.2.1 De kop 24
II.7.2.2 Het pereion, het pleon en het urosoom 24
II.7.3 Levenscyclus en voortplanting 24
II.7.4 Voedsel 26
II.7.5 Genera 26
II.7.5.1 Chaetogammarus 26
II.7.5.2 Echinogammarus 27
II.7.5.3 Eulimnogammarus 28
II.8 Gammarus 28
II.8.1 Inleiding 28
II.8.2 Levenscyclus 28
II.8.3 Gedrag 29
II.8.4 Microdistributie en dichtheid 29
II.9 Soorten 30
II.9.1 **Gammarus roeseli** Gervais 1835 31
II.9.1.1 Verspreiding 31
II.9.1.2 Morfologie 32
II.9.1.3 Ecologie 33
II.9.1.4 Levenscyclus 34
II.9.1.5 Gedrag 35

		pagina
II.9.2	**Gammarus fossarum** Koch 1835	36
	II.9.2.1 Verspreiding	36
	II.9.2.2 Morfologie	37
	II.9.2.3 Ecologie	38
	II.9.2.4 Levenscyclus	39
	II.9.2.5 Gedrag	43
	II.9.2.6 Voedsel	45
II.9.3	**Gammarus pulex** Linnaeus 1758	46
	II.9.3.1 Verspreiding	46
	II.9.3.2 Morfologie	47
	II.9.3.3 Ecologie	48
	II.9.3.4 Levenscyclus	53
	II.9.3.5 Gedrag	61
	II 9.3.6 Voedsel	61
II.9.4	**Gammarus salinus** Spooner 1947	64
	II.9.4.1 Verspreiding	64
	II.9.4.2 Morfologie	64
	II.9.4.3 Ecologie	65
	II.9.4.4 Levenscyclus	66
II.9.5	**Gammarus tigrinus** Sexton 1939	69
	II.9.5.1 Verspreiding	69
	II.9.5.2 Morfologie	71
	II.9.5.3 Ecologie	71
	II.9.5.4 Levenscyclus	72
	II.9.5.5 Voedsel	75
II.9.6	**Gammarus zaddachi** Sexton 1912	76
	II.9.6.1 Verspreiding	76
	II.9.6.2 Morfologie	77
	II.9.6.3 Ecologie	77
	II.9.6.4 Levenscyclus	79
II.9.7	**Gammarus duebeni** Liljeborg 1852	80
	II.9.7.1 Verspreiding	80
	II.9.7.2 Morfologie	81
	II.9.7.3 Ecologie	81
	II.9.7.4 Levenscyclus	83
II.9.8	**Gammarus locusta** Linnaeus 1758	84
	II.9.8.1 Verspreiding	84
	II.9.8.2 Morfologie	84
	II.9.8.3 Ecologie	84
	II.9.8.4 Levenscyclus	85
II.9.9	**Gammarus oceanicus** Segerstrale 1947	86
	II.9.9.1 Verspreiding	86
	II.9.9.2 Morfologie	86
	II.9.9.3 Ecologie	86
II.9.10	**Gammarus crinicornis** Stock 1966	88
	II.9.10.1 Verspreiding	88
	II.9.10.2 Morfologie	88
	II.9.10.3 Ecologie	88

		pagina
III. EXPERIMENTEEL WERK		89
III.1 Inleiding		89
III.2 Korte experimenten vooraf		90
III.2.1	Inleiding	90
III.2.2	Experiment A	90
	III.2.2.1 Doel	90
	III.2.2.2 Materiaal en methoden	90
	III.2.2.3 Resultaten	91
	III.2.2.4 Discussie	91
III.2.3	Experiment B	91
	III.2.3.1 Doel	91
	III.2.3.2 Materiaal en methoden	91
	III.2.3.3 Resultaten	92
	III.2.3.4 Discussie	93
III.3 Uitgebreide experimenten		93
III.3.1	Inleiding	93
III.3.2	Preferentie experiment	93
	III.3.2.1 Inleiding	93
	III.3.2.2 Materiaal	94
	III.3.2.3 Werkwijze	95
	III.3.2.4 Resultaten	95
	III.3.2.5 Discussie	99
	III.3 2 6 Conclusie	100
III.3.3	Overlevingstijd experiment	100
	III.3.3.1 Inleiding	100
	III.3.3.2 Materiaal	100
	III.3.3.3 Werkwijze	100
	III.3.3.4 Resultaten	101
	III.3.3.5 Discussie	103
	III.3.3.6 Conclusie	104
III.3.4	Vertaling naar natuurlijke situatie	104
III.4 Invloed van de pH op de overlevingskans		105
III.4.1	Inleiding	105
III.4.2	Korte experimenten	105
	III.4.2.1 Doel	105
	III.4.2.2 Materiaal en methoden	106
	III.4.2.3 Resultaten	106
III.4.3	Kort experiment met de pH-staat	106
	III.4.3.1 Materiaal en methoden	106
	III.4.3.2 Resultaten	107
	III.4.3.3 Discussie	108
	III.4.3.4 Conclusie	108
III.5 Aanbevelingen		109
IV. LITERATUUR		111
BIJLAGEN 1 T/M 4		123

SAMENVATTING

Dit verslag geeft de resultaten weer van een literatuur onderzoek aan het genus **Gammarus** in Nederland. Doel van dit literatuuronderzoek is:
- beter inzicht krijgen in de autecologie van de verschillende in Nederland voorkomende soorten van het genus,
- beter inzicht krijgen in de plaats van het genus in het ecosysteem waarin het voorkomt,
- het voorkomen dat bepaalde dingen onderzocht worden die al eerder onderzocht zijn,
- onderzoekers op ideën brengen wat betreft methoden voor onderzoek en interpretatie van de resultaten.

Een ander deel van dit verslag is een beschrijving van experimenten ter bestudering van het gedrag van **Gammarus pulex** (gewone vlokreeft) bij het droogvallen van zijn habitat.
Gammarus pulex blijkt in een drooggevallen water op zoek te gaan naar een poel. Wordt deze niet gevonden, wordt het zoekgedrag gestaakt en blijft hij liggen op het substraat.
Gammarus pulex blijkt afhankelijk van de vochtigheid van het substraat 3 dagen tot 3 weken in deze situatie te kunnen overleven.
In een poel zijn de dieren in staat maanden te overleven mits de omstandigheden niet te extreem zijn. Omdat in poelen de omstandigheden vaak wel extreem zijn, is één van de mogelijk extreme factoren onderzocht: de pH. Het bleek zeer moeilijk te zijn omde pH constant te houden binnen redelijke grenzen. Verschillende mogelijkheden zijn onderzocht. Alleen een zogenaamde pH-staat (apparaat dat automatisch zuur of base toevoegt bij verandering van de pH) bleek in staat te zijn de pH constant te houden.
De pH waarbij 50% van de organismen in 24 uur dood ging bleek respectievelijk aan de zure kant pH 4.4 te zijn en aan de basische kant pH 9.8.

I. INLEIDING

In het kader van het project EKOO (Verdonschot 1983) is gedurende een aantal jaren onderzoek gedaan aan de macrofaunagemeenschappen van de oppervlakte wateren in Overijssel. In de meeste opppervlaktewateren zijn daatoe monsters van de macrofauna genomen en milieuvariabelen van water en omgeving bepaald. Het is de bedoeling dat relaties tussen soorten onderling en tussen soorten en hun omgeving gevonden worden. Dit gebeurt door gebruik te maken van een aantal ecologische gegevensverwerkings programma's
Doel van het vinden van deze relaties is het opstellen van een model voor biologische waterkwaliteitsbeoordeling voor oppervlakte water in Overijssel.
Om zo'n model op te kunnen stellen is het naast de gevonden relaties soms nodig meer kennis te vergaren over de autecologie van soorten. Daarvoor kan literatuuronderzoek en experimenteel werk gedaan worden.
In eerste instantie zal het bij deze onderzoeken vooral gaan om kennis met betrekking tot de autecologie van één soort voor één watertype. Later zullen meer soorten tegelijk onderzocht worden en zelfs hele ecosystemen.
Het project bevindt zich op dit moment in de voorbereidende fase van literatuur- en experimenteel autecologisch onderzoek.
Daartoe moest een organisme gevonden worden dat aan de volgende criteria voldoet:
- makkelijk en "overal" vangbaar,
- makkelijk kweekbaar,
- in de literatuur uitgebreid onderzocht.

Gekozen is daarom voor **Gammarus pulex** (gewone vlokreeft).

Dit verslag bestaat uit twee delen. Het eerste (belangrijkste) deel beslaat een literatuuronderzoek aan alle in Nederland voorkomende soorten van het genus **Gammarus**. Het tweede deel is een beschrijving van experimenten met betrekking tot het gedrag en overlevingskansen van **Gammarus pulex** in een periode van droogte. Beide onderdelen maken zoals eerder vermeld een belangrijk deel uit van het project EKOO.

II. LITERATUURONDERZOEK

II.1 Inleiding

De autekologische gegevens van de beschreven soorten zijn verzameld door middel van literatuuronderzoek. Vaak worden in de literatuur tegenstrijdige uitspraken gevonden. Geografische verschillen alsmede verschillen in onderzoekmethoden en technieken kunnen hiervan de oorzaak zijn. Dit hoofdstuk geeft een overzicht van overeenkomsten en verschillen in gevonden gegevens.

II.1.1 Classificatie (Gledhill et al. 1976, Van Bruggen 1978, Vakgroep Diertaxonomie 1988).

Rijk	Animali (dieren)
Fylum	Arthropoda (geleedpotigen)
Sub fylum	Crustacea
Klasse	Crustacea (kreeftachtigen)
Sub klasse	Malacostraca (hogere kreeften)
Superorde	Peracarida
Orde	Amphipoda (strandvlooien en vlokreeften)
Sub orde	Gammaridea
Familie	Gammaridea (vlokreeften)
Genus	Gammarus

II.2 Crustacea (Barnes 1980)

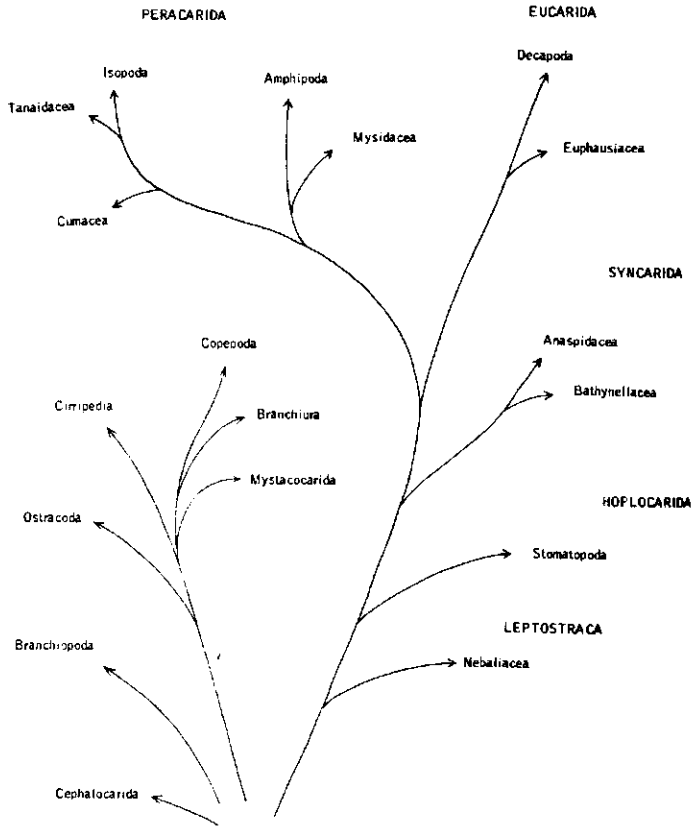
II.2.1 Inleiding

De ruim 31.000 soorten die bekend zijn van het sub fylum Crustacea bevatten onder andere een aantal bekende grote vertegenwoordigers, zoals krabben, garnalen, kreeften en rivierkreeften. Verder komen nog ontelbare kleine vertegenwoordigers voor, die leven in zee, meren en andere wateren verspreid over de gehele wereld. Ze nemen een belangrijke plaats in de aquatische voedselketen in. De meeste Crustacea zijn marien, maar er zijn ook verscheidene zoetwatersoorten. Verder zijn er nog enkele semi-terrestische en terrestische groepen, maar in het algemeen hebben de terrestische Crustacea nooit grote aanpassingen voor het leven op land geëvolueerd.
De Crustacea worden in 2 groepen verdeeld:
- Entomostracea (o.a. mosselkreeften en roeipootkreeften)
- Malacostraca (o.a. strandvlooien, krabben en vlokreeften).

II.2.2 De fylogenie van de Crustacea

De fylogenie geeft aan hoe en wanneer tijdens de evolutie verschillende groepen zich van elkaar hebben afgesplits. Vaak is dit een interpretatie van de auteur aan de hand van de

thans geaccepteerde evolutie-theoriën.



Figuur 1. Een mogelijke fylogenie van de Crustacea (Barnes 1980).

II.3 **Malacostraca** (Barnes 1980)

De subklasse van de Malacostraca omvat bijna 75% van de soorten van de klasse Crustacea (ruim 20.000). Binnen de Malacostraca is een grote diversiteit aan vormen aanwezig en het is daarom weinig zinvol om een algemene beschrijving van deze subklasse te geven.

II.4 **Peracarida** (Barnes 1980)

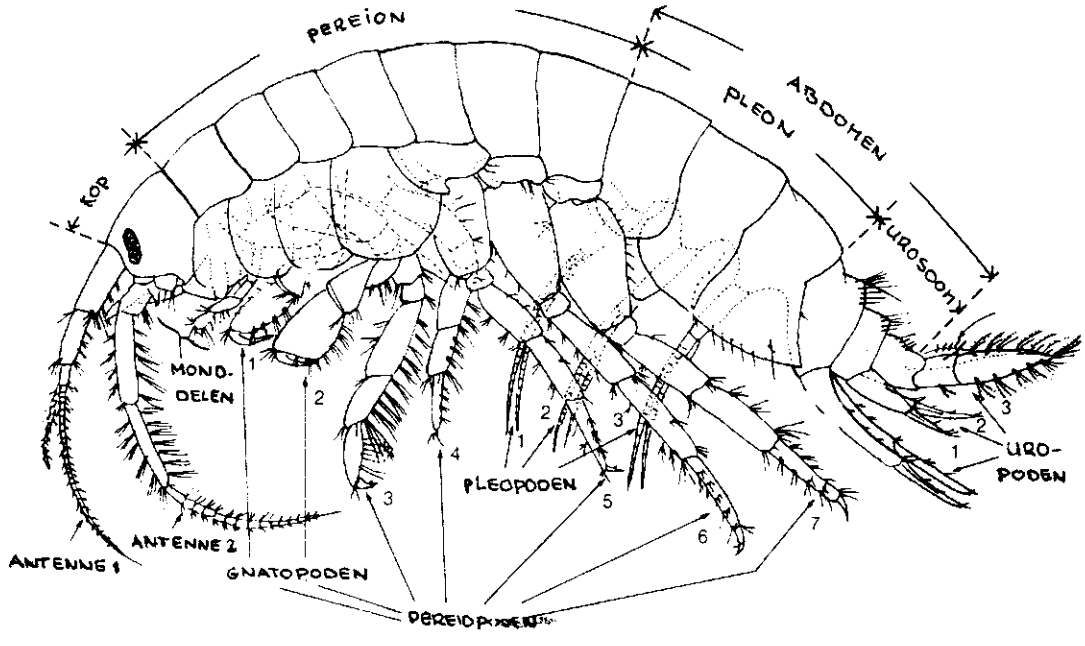
De superorde van de Peracarida is ingedeeld in zeven orden, ongeveer 40% van de Crustacea zijn Peracarida (ruim 11000) De meeste peracarida zijn niet al te groot en daarom niet erg opvallend. Ze zijn echter wijdverspreid in zout en zoet water en op land. Dit geldt binnen de Peracarida vooral voor de ordes van Isopoda en Amphipoda. Ook binnen de Peracarida treedt een grote diversiteit op.

II.5 Amphipoda

II.5.1 Inleiding

De orde van de Amphipoda bestaat uit ruim 5500 soorten. De Amphipoda vormen samen met de Isopoda de meerderheid van de Peracarida. De orde van de Amphipoda bevat een grote diversiteit aan soorten die ingedeeld zijn in meer dan 100 families (Barnes 1980). De Amphipoda komen hoofdzakelijk voor in mariene milieus. Over de hele wereld komen echter ook circa 800 zoetwater-soorten voor. Eén familie binnen de Amphipoda leeft op land: Talitridae (Pennak 1978, Pinkster & Platvoet 1986).

II.5.2 Morfologie



Figuur 2. De habitus van een gammaride Amphipoda, lateraal aanzicht. (Bousfield 1973).

Met uitzondering van een aantal blinde soorten, hebben de meeste Amphipoda samengestelde ogen, die zich op het kopsegment bevinden. Aan dit kopsegment bevinden zich verder twee paar goed ontwikkelde antennen, en de monddelen (Pinkster & Platvoet 1986). In tegenstelling tot dat van de Isopoda is het lijf van de Amphipoda lateraal samengedrukt, wat de dieren een garnaalachtig uiterlijk geeft (Barnes

1980). Het pereion bestaat uit 7 segmenten, met aan elk segment een paar aanhangsels, de pereiopoden. De eerste twee paar pereiopoden hebben zich ontwikkeld tot grijporganen en worden gnatopoden genoemd. Het derde en het vierde paar pereiopoden zijn slank en hebben een funktie bij het voortbewegen over de bodem (looppoten). Het vijfde, zesde en zevende paar pereiopoden zijn lang, breed en naar achteren gericht. Ze hebben een stabiliserende funktie bij het zwemmen (Pinkster & Platvoet 1986). Het achterlijf (abdomen) is gewoonlijk (in zowel grootte als vorm) niet duidelijk gescheiden van het pereion. Het abdomen bestaat uit twee delen: het pleon en het urosoom.
Het pleon bestaat uit drie segmenten met daaraan drie paar pleopoden. Deze pleopoden leveren de ventilatiestroom langs de coxaalkieuwen die zich aan de ventrale zijde van het pereion bevinden.
Het urosoom bestaat eveneens uit drie segmenten met daaraan drie paar uropoden. De eerste twee uropode paren leveren samen met het strekken van het lichaam de voortstuwende kracht bij het schoksgewijs zwemmen, terwijl het laatste uropodepaar (telson) als roer dient. Het bestaat uit twee lobben die de anale opening afdekken (Barnes 1980 en Pinkster & Platvoet 1986). De volgorde van de pleo- en uropoden is uniek voor amphipoden (Barnes 1980).
Binnen de amphipoden treden enorme kleurverschillen op, soms zelfs binnen een soort. Deze kleurverschillen worden veroorzaakt door voedsel, temperatuur en leeftijd (Pennak 1978).
Uitzonderingen op de amphipode kenmerken kunnen worden gevonden, soms zijn soorten of families zelfs ver afgeweken van dit algemene basispatroon.

II.5.3 **Voortbeweging** (Pennak 1978)

De pereiopoden worden gebruikt voor kruipen en lopen, daarbij vaak nog geholpen door de uropoden. De uropoden worden tevens gebruikt voor het schoksgewijs zwemmen vlak boven het substraat, daarbij bijgestaan door het strekken en buigen van het lichaam. De pereiopoden worden bij dit zwemmen naar achteren gericht. Als een Amphipoda zwemt, rolt hij vaak op zijn zij. Vandaar dat ze ook wel 'side-swimmers' worden genoemd. In het algemeen zijn amphipoden 's nachts aktiever dan overdag.

II.5.4 **Habitat**

Veel Amphipoda hebben aanpassigen om te kunnen graven en sommige construeren tunnels van modder en uitgescheiden materiaal. De methode van graven varieert, maar gewoonlijk worden de pereiopoden (inclusief gnatopoden) als gereedschap gebruikt. Ze zijn vaak speciaal voor dit doel aangepast

(Pennak 1978). Zoetwater amphipoden zijn gewoonlijk bodemdieren die leven tussen algen en vegetatie in zowel stromende als stilstaande wateren (Pennak 1978, Barnes 1980). Een aantal zoetwater Amphipoda is gevonden in grotmeertjes en ondergrondse rivieren. Ze zijn gewoonlijk bleek, blind en voorzien van sensorharen (Barnes 1980).

II.5.5 Voeding en voedingswijze

Amphipoda zijn omnivoren (Pennak 1978). Hun voedsel bestaat echter voor het grootste deel uit detritus. Voor het consumeren van detritus zijn verschillende technieken ontwikkeld, de meeste soorten zijn echter 'shredders' (het dode plantaardige of dierlijke materiaal wordt in stukjes geknipt en geconsumeerd). Soms wordt echter levend materiaal geconsumeerd. De schrapers zijn dieren die algen, schimmels en bacteriën van dood of levend materiaal afschrapen. De 'filterfeeders' filtreren het water op allerlei micro-organismen of detritus. Bij het filtreren wordt onder andere gebruik gemaakt van speciaal aangepaste organen, zoals antennen of gnatopoden. De dieren maken gebruik van de natuurlijke stroming of wekken zelf stroming op door gebruik te maken van een of meer van de poten paren (Barnes 1980). Sommige amphipoden vangen kleine levende dieren, maar dit gedrag is niet algemeen. Meestal komt predatie voor in samenhang met de consumptie van detritus (Barnes 1980). Kannibalisme wordt eveneens waargenomen, maar ook dat is niet gebruikelijk (Pinkster & Platvoet 1986).

II.5.6 Reproduktie

De gonaden zijn gepaard en buisvormig. De mannelijke gonophoren bevinden zich aan het eind van een paar lange penispapillen aan de borstzijde van het laatste thorax segment. De vrouwlijke oviducten bevinden zich op het zesde thorax segment. Bij de meeste soorten hebben de pleopoden geen funktie als copulatie orgaan (Pinkster & Platvoet 1986). De mannetjes worden aangetrokken tot de vrouwtjes door vrouwlijke feromonen die door receptoren op de eerste antennen van het mannetje geregistreerd worden (Barnes 1980). De paring en de ontwikkeling van de eieren vindt op zeer veel verschillende wijzen plaats en wordt hier niet verder besproken.

II.6 **Gammaridea** (Pinkster & Platvoet 1986)

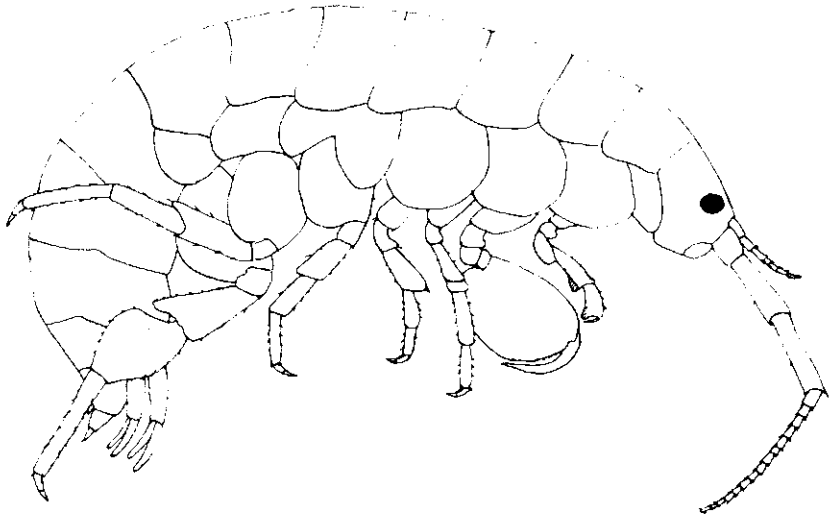
In Nederland komen binnen de orde van de Amphipoda een aantal families voor. Dit zijn:
- Talitridae (strand- en oevervlooien, paragraaf 6.1)
- Corphiidae (slijkgarnalen, paragraaf 6.2)
- Niphargidae (ondergrondse vlokreeften, paragraaf 6.3)
- Crangonyctidae (paragraaf 6.4)
- Gammaridae (vlokreeften, paragraaf 7)

Deze families zullen in het kort besproken worden.

II.6.1 **Talitridae** (Pinkster & Platvoet 1986)

Deze familie wordt in Nederland met drie geslachten vertegenwoordigd:
- **Talitrus** (1 soort)
- **Talorchestia** (2 soorten)
- **Orchestia** (4 soorten)

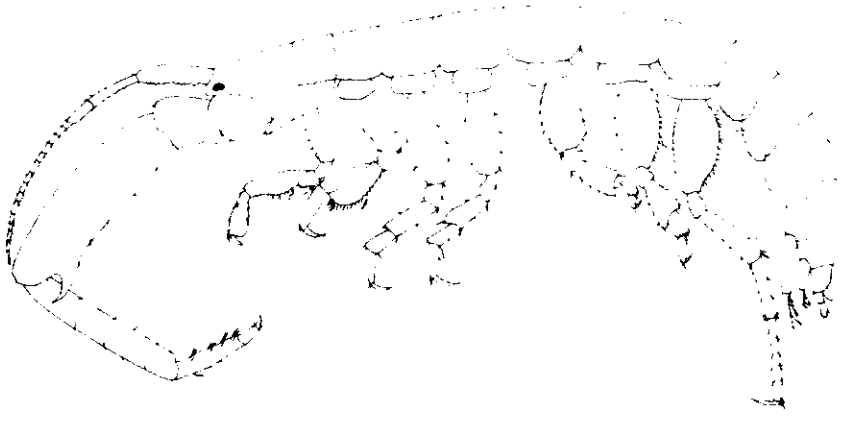
Ze worden aangetroffen langs de oevers van binnenwateren en langs de kust aan het strand of in het eulittoraal. Overdag zijn ze doorgaans ingegraven in het substraat en 's nachts komen ze tevoorschijn. Hun voornaamste voedselbron is aangespoeld wier en ander dood organisch materiaal. Ze danken hun naam (strand- en oevervlooien) aan hun springende manier van voortbewegen op land. Het zijn de enige amphipoden die zich hebben aangepast aan een semi-terrestische levenswijze.



Figuur 3. Morfologie van **Orchestia spec.**, vertegenwoordiger van de familie Talitridae (Pinkster & PLatvoet 1986).

II.6.2 **Corophiidae** (Pinkster & Platvoet 1986)

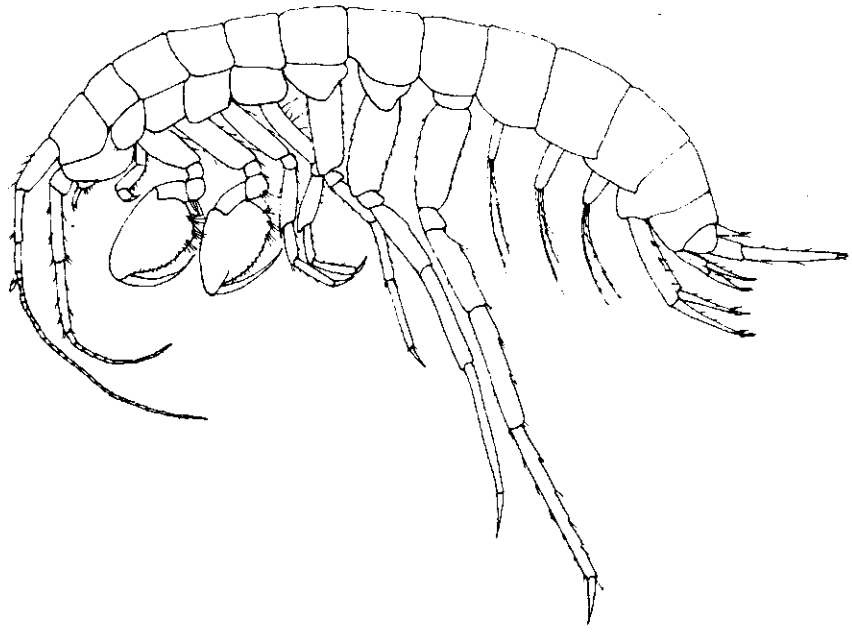
Deze hoofdzakelijk mariene familie heeft ook enkele brak- en zoetwatersoorten. In ons land komt van deze familie alleen het geslacht **Corophium** voor. De bekendse soort uit dit geslacht is **Corophium volutator**, die leeft in gangen ingegraven in de getijde-zône. De poten zijn geheel voor dit doel aangepast. Ze zijn bekend door het zogenaamde 'ruisen van het wad'.



Figuur 4. De morfologie van **Corophium volutator**, vertegenwoordiger van de familie Corophiidae (Pinkster & Platvoet 1986).

II.6.3 **Niphargidae** (Pinkster & Platvoet 1986)

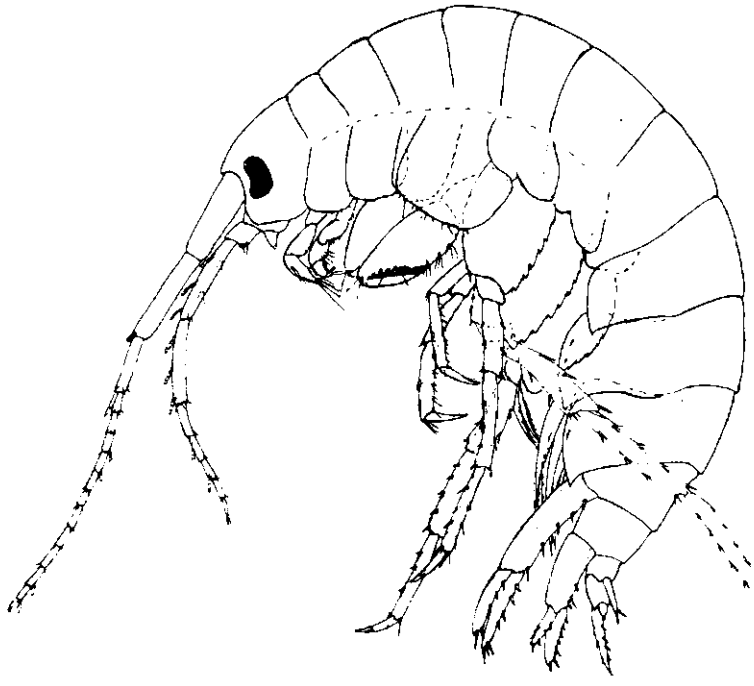
Van deze familie wordt in ons land eveneens één geslacht gevonden: **Niphargus** (5 soorten). Het zijn blinde, ondergronds levende Amphipoda. Ze worden gevonden in bronnen en putten.



Figuur 5. Morfologie van **Niphargus spec.**, vertegenwoordiger van de familie Niphargidae (Pinkster & Platvoet 1986).

II.6.4 **Crangonyctidae** (Pinkster & Platvoet 1986)

Ook deze familie wordt in Nederland vertegenwoordigd door één geslacht: **Crangonyx** (2 soorten: **Crangonyx subterreanus** en **Crangonyx pseudogracilis**). Ze zijn afkomstig uit Noord-Amerika en bewonen verschillende habitats, één soort boven- en één soort ondergronds. De Nederlandse soorten leven in zoet water.



Figuur 6. Morfologie van **Crangonyx pseudogracilis**, vertegenwoordiger van de familie Crangonyctidae (Pinkster & Platvoet 1986).

II.7 Gammaridae

II.7.1 Inleiding (Pinkster & Platvoet 1986)

Vlokreeften komen in de wereld in vrijwel alle watertypen voor. Ze zijn vaak massaal aanwezig en spelen een belangrijke rol in het ecosysteem, zowel als omzetters van organisch materiaal alsmede als voedselbron voor vissen en andere diersoorten.
De familie Gammaridae bestaat uit een groot aantal geslachten waarvan er in Nederland in het oppervlaktewater vier worden gevonden:
- **Chaetogammarus** (paragraaf 7.5.1)
- **Echinogammarus** (paragraaf 7.5.2)
- **Eulimnogammarus** (paragraaf 7.5.3)
- **Gammarus** (paragraaf 8)

II.7.2 **Morfologie** (Pinkster & Platvoet 1986)

Het lichaam van de vlokreeft is in principe opgebouwd uit 20 segmenten, die alleen een stel gepaarde aanhangsels hebben. In de loop van de evolutie zijn sommige segmenten met elkaar versmolten en hebben de aanhangsels vaak een gespecialiseerde funktie gekregen.

II.7.2.1 **De kop** (Pinkster & PLatvoet 1986)

De in onze wateren levende vlokreeften hebben een paar samengestelde ogen, die doorgaans donker gepigmenteerd zijn (Figuur paragraaf II.5.2). Ze bevinden zich langs de voorrand van de kop en de vorm varieert van rond tot niervormig. De eerste antenne bestaat uit een stam met daaraan een flagel en een nevenflagel. Op deze flagel bevinden zich kleine haren die een chemoreceptorische functie hebben. De tweede antenne bestaat uit een stam en een flagel. Ook op deze flagel bevinden zich haren, waarvan echter de functie nog onduidelijk is.
Aan de onderzijde van de kop bevinden zich de monddelen. De bovenlip grenst de voorzijde van de mondopening af. De mandibels hebben een funktie bij het kauwen en snijden van het voedsel. De mandibelpalp heeft een chemoreceptorische functie. De achterzijde van de mondopening wordt begrensd door de onderlip. Verder worden de maxillen en de maxillipede die gebruikt om het voedsel naar de mondopening te brengen.

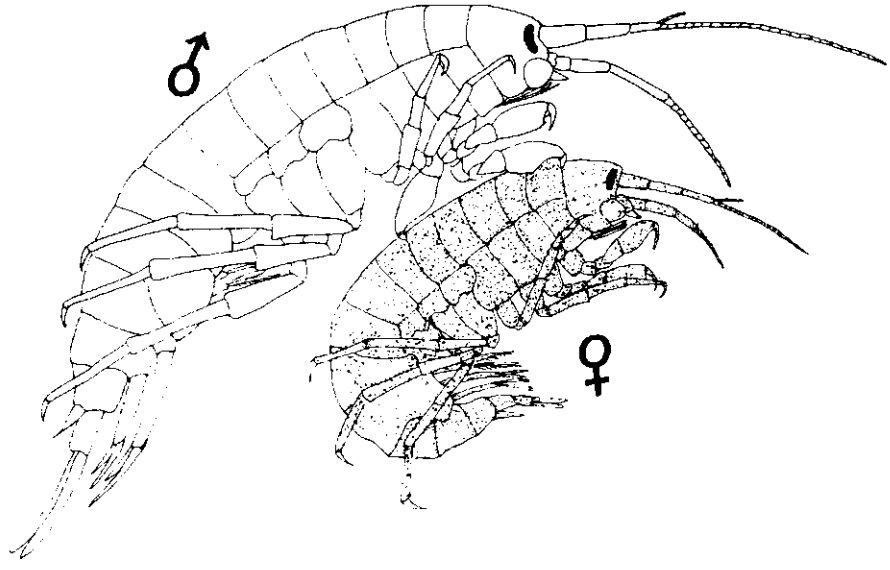
II.7.2.2 **Het pereion, het pleon en het urosoom**

De samenstelling van het pereion, het pleon en het urosoom zijn uitgebreid beschreven in paragraaf 5.2 van dit hoofdstuk. De bouw van de Gammaridae wijkt hiervan nauwelijks af.

II.7.3 **Levenscyclus en voortplanting** (Pinkster & Platvoet 1986)

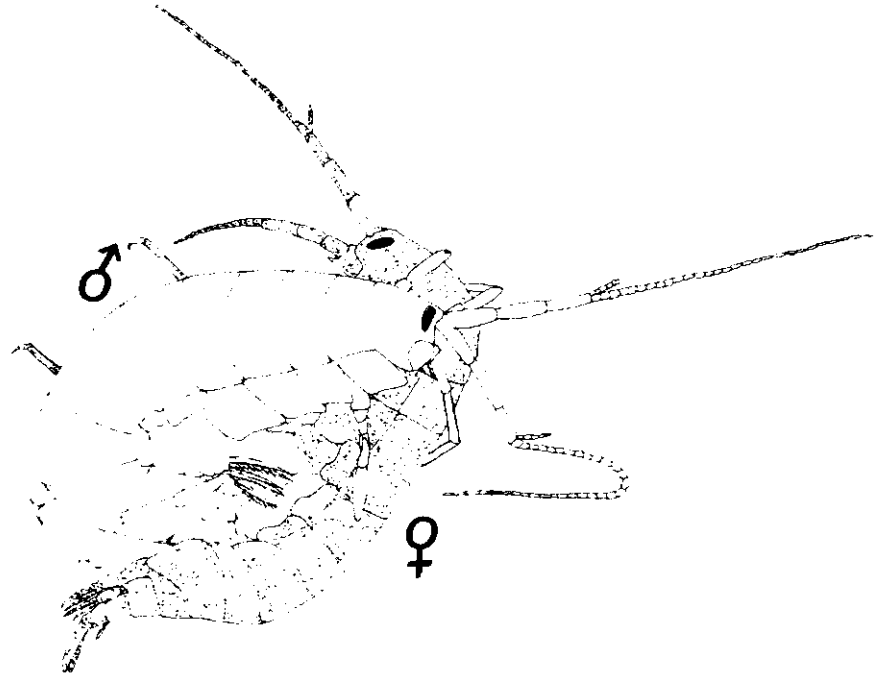
De eieren, die zich in de broedbuidel van het vrouwlijk dier bevinden, ontwikkelen zich tot de juveniele dieren. Deze juvenielen zijn op de geslachtskenmerken na vrijwel geheel ontwikkeld. Tijdens de laatste ontwikkelingsstadia verlaten de juvenielen zo nu en dan de broedbuidel. De ontwikkelingsduur verschilt per soort en is sterk afhankelijk van een aantal milieufaktoren.
Na een aantal vervellingen worden de dieren geslachtsrijp. Bij vrouwlijke dieren is dit waar te nemen door het ontstaan van broedplaten aan de ventrale zijde van het tweede tot en met het vijfde pereionsegment. De oviducten bevinden zich aan

de basis van het achterste paar broedplaten. De volwassen mannelijke dieren zijn herkenbaar aan de aanwezigheid van twee genitaalpapillen, ook wel penis genoemd, ventraal op het zevende pereionsegment. Bij de Gammaridae vindt voorafgaand aan de paring een zogenaamd precopulastadium plaats. Tijdens dit stadium grijpt het mannetje met zijn tweede paar gnatopoden het vrouwtje achter de kop en blijft met haar rondzwemmen totdat het vrouwtje vervelt.



Figuur 7. Vlokreeften in het prekopulastadium (Pinkster & Platvoet 1986).

Kort na de vervelling worden de eieren via het oviduct naar de broedbuidel verplaatst. De copulatie vindt enige malen plaats tussen het moment even voordat de eieren in de broedbuidel terecht komen tot enkele uren daarna. Hiertoe draait het mannetje het vrouwtje vanuit de precopula positie in een voor de kopulatie karakteristieke houding en wordt met behulp van de pleopoden sperma overgebracht in de broedbuidel.



Figuur 8. Vlokreeften in de karakteristieke copulatiehouding (Pinkster & Platvoet 1986).

II.7.4 **Voedsel** (Pinkster & Platvoer 1986)

Vlokreeften zijn alleseters. Ze spelen een grote rol in het aquatische ecosysteem omdat ze allerlei vormen organisch materiaal eten en tot, voor andere organismen beschikbare, partikels afbreken. Juvenielen eten bij voorkeur schimmels en algen die op (dode) planten en ander organisch materiaal groeien. De volwassen dieren eten hele bladeren, hout en (dood) dierlijk organisch materiaal.
Gammariden zijn een belangrijke voedselbron voor vissen en andere grotere organismen. Ze kunnen echter bij grote dichtheden een concurrent worden voor de vissen en netten en ander vistuig aanvreten (**Gammarus tigrinus**, Schmitz 1960).

II.7.5 Genera

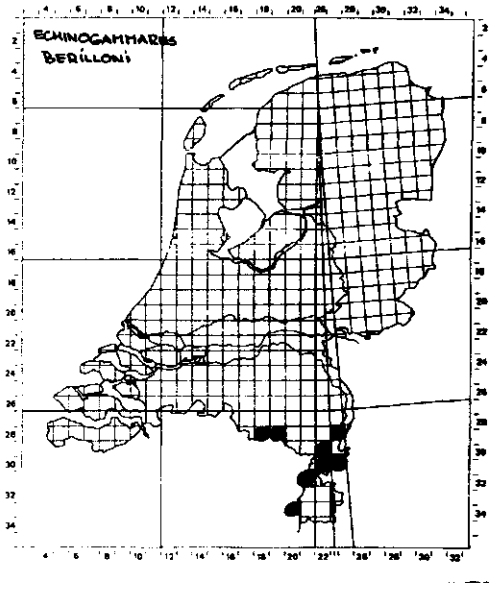
II.7.5.1 **Chaetogammarus**

Het geslacht Chaetogammarus heeft 7 erkende soorten. Het is een geslacht dat voorkomt langs de kusten van het noordoostelijk deel van de Atlantische oceaan. In Nederland komt één soort van dit geslacht voor: **Chaetogammarus marinus**

(synoniem: **Marinogammarus marinus**). Deze soort komt langs de hele Nederlandse kust en in de wateren van het Delta-gebied voor (geen verspreidingskaartje).
Chaetogammarus marinus heeft een tamelijk grote tolerantie voor wisselende zoutgehalten van het water. Hierdoor kan de soort tot hoog in het littoraal doordringen. Hij komt massaal voor tussen bruinwieren op dijken, maar ook op of tussen grind, zand of slik (Dorgelo 1977, den Hartog 1964, van Maren 1975, Sexton & Spooner 1940 en Vlasblom 1969).

II.7.5.2 Echinogammarus

Dit is een zeer wijd verspreid geslacht met over de hele wereld verspreid ongeveer 70 soorten en ondersoorten, in zout, brak maar vooral zoet water. In Nederland komt van dit geslacht één soort voor: **Echinogammarus berilloni**. Hij wordt aangetroffen in Limburg en het zuiden van Noord-Brabant.



Figuur 9. Verspreiding van **Echinogammarus berilloni** (Higler 1988).

Het is een soort die voorkomt in de middenlopen van beken. Bij afwezigheid van concurrentie kan de soort ook doordringen in de benedenlopen van de grote rivieren en de estuariën. Waarschijnlijk gesteund door de voortschreidende vervuiling heeft de soort zich de laatste decennia in grote delen van West-Europa sterk uitgebreid. Waarbij de plaats van andere

soorten wordt ingenomen (Barnard & Barnard 1983, Pinkster 1973).

II.7.5.3 Eulimnogammarus

De meeste soorten uit dit geslacht komen voor in het Baikal meer, maar ook in West-Europa worden enkele vertegenwoordigers aangetroffen. In Nederland komt 1 soort van dit geslacht voor: **Eulimnogammarus obtusatus.** Deze littorale soort komt voor langs de kusten van Noord-Amerika en Europa (noordelijk van Bretagne). Hij leeft bij voorkeur op of tussen met wieren begroeide harde substraten (stenen, kiezel) en is dan ook algemeen langs de dijken in het Delta-gebied en langs de Noordzeekust en in de Waddenzee. **Eulimnogammarus obtusatus** komt laag in het littoraal voor omdat hij een vrij geringe resistentie heeft tegen uitdrogen (Dorgelo 1977, Van Maren 1975 en Steele & Steele 1970).

II.8 Gammarus

II.8.1 Inleiding (Pinkster & Platvoet 1986)

Het geslacht Gammarus bestaat uit meer dan 130 erkende soorten en ondersoorten, waarvan de meeste in zoet water worden aangetroffen. Een aanzienlijk aantal soorten bewoont echter ook brakke en volledig mariene wateren. In Nederland komen van dit geslacht tien soorten voor:

Gammarus roeseli Gervais 1835		(paragraaf II.9.1)
G.	**fossarum** Koch 1836	(paragraaf II.9.2)
G.	**pulex** Linnaeus 1758	(paragraaf II.9.3)
G.	**salinus** Spooner 1947	(paragraaf II.9.4)
G.	**tigrinus** Sexton 1939	(paragraaf II.9.5)
G.	**zaddachi** Sexton 1912	(paragraaf II.9.6)
G.	**duebeni** Liljeborg 1852	(paragraaf II.9.7)
G.	**locusta** Linnaeus 1758	(paragraaf II.9.8)
G.	**oceanicus** Segerstrale 1947	(paragraaf II.9.9)
G.	**crinicornis** Stock 1966	(paragraaf II.9.10)

Aan elk van deze soorten zal een aparte paragraaf gewijd worden met de uit de literatuur verzamelde autecologische gegevens.

II.8.2 Levenscyclus

De levenscyclus van Gammarus is goed bestudeerd. Op de meeste plaatsen waar onderzoek gedaan is, vindt eiproductie plaats in het voorjaar en de zomer, als de watertemperaturen stijgen. De temperatuur blijkt een groot effect te hebben op de levenslengte, de tijd tot de eerste reproduktie, de periode tussen twee paringen en de lengte van de periode van

winterrust. Temperatuur is echter niet de enige faktor die invloed op deze kenmerken heeft, ook voedselkwanti- en kwaliteit, zoutgehalte en nog vele andere milieufaktoren oefenen invloed uit op de levenscyclus (Marchant 1982). Voor een algemeen overzicht van de levenscyclus van Gammarus wordt verwezen naar paragraaf II.7.3.

II.8.3 Gedrag

Gammarus is bekend als een organisme dat stroomop- en stroomafwaarts beweegt (Elliott 1969, Hultin 1971, Iversen & Jessen 1977, Lehmann 1967, Meijering 1977, Hughes 1970, Meijering 1972a). Zowel in veld als laboratorium is aangetoond dat de grootste aantallen gammariden 's nachts verplaatsen, vooral als de stroomsnelheid niet al te hoog is. Alleen Meijering (1972a) vond hierop een uitzondering. De aantallen bewegende organismen, in beide richtingen, zijn in het algemeen lager in de winter dan in de zomer. In een rivier bewegen de meeste individuen zich stroomopwaarts aan de zijde waar de stroomsnelheden het laagst zijn (Elliott 1971a, Hultin 1971).
De 'drift' (passieve stroomafwaartse migratie) is in sterke mate afhankelijk van de populatiedichtheid (Meijering 1972a). De 'drift' wordt in het algemeen niet volledig gecompenseerd door de stroomopwaartse migratie (Elliott 1971a, Waters 1965, Meijering 1977).

II.8.4 Microdistributie en dichtheid

Gammarus wordt in het algemeen gemakkelijk kwantitatief bemonsterd omdat hij zich niet diep ingraaft in stenig, (Waters 1976, Marchant & Hynes 1981b) of in zandig substraat (eigen waarnemingen). Vergeleken met vele andere invertebraten uit stromend water is Gammarus gemakkelijk te verzamelen (Carle 1977). In het algemeen komt Gammarus in de grootste dichtheden voor tussen macrofyten (Welton 1979) of in andere habitats met een lage stroomsnelheid zoals plaatsen vlak bij de oever (Marchant & Hynes 1981b). De hoogste dichtheden komen in het algemeen voor in kleine beken en de laagste dichtheden in rivieren met een breedte van 10 tot 30 meter (Macan & Mackereth 1957).

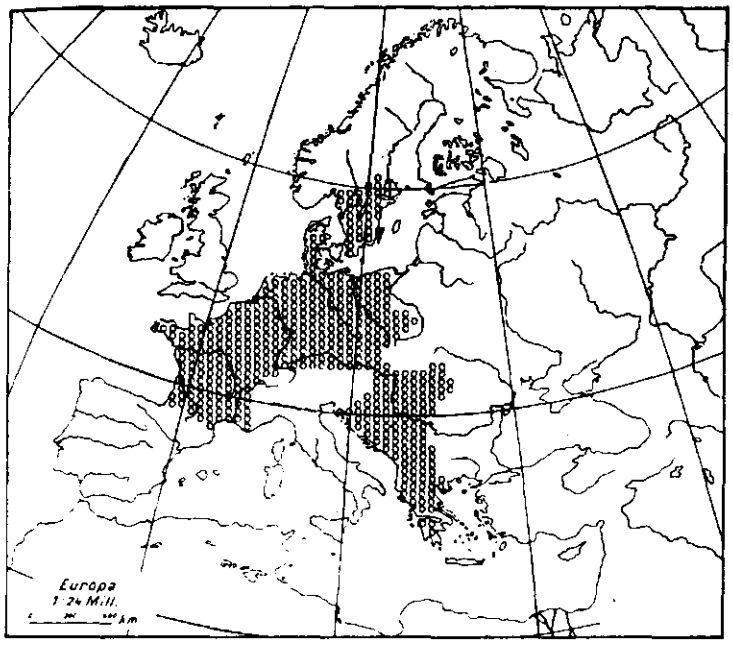
II.9 Soorten

In deze paragraaf worden de soorten behandeld. De paragrafen zijn ingedeeld in een aantal sub-paragrafen, waarin achtereenvolgens informatie over verspreiding, morfologie, ecologie, levenscyclus, gedrag en voedsel wordt gegeven. Voor de algemene kenmerken van Gammarus wordt verwezen naar voorgaande paragrafen, in de volgende paragrafen zullen deze kenmerken niet verder aangehaald worden, maar alleen soortsspecifieke informatie gegeven worden. In de beschrijving van de morfologie zullen alleen de afwijkingen van de algemene morfologie genoemd worden.

II.9.1 **Gammarus roeseli** Gervais 1835

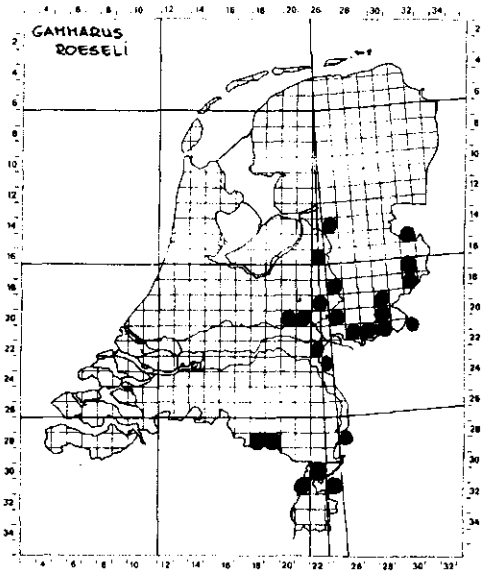
II.9.1.1 **Verspreiding**

Het verspreidingsgebied van Gammarus roeseli beslaat een groot gedeelte van Midden-, West- en Oost Europa, alsmede een deel van Klein-Azië (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 10. De verspreiding van **Gammarus roeseli** in Europa (Schödel 1987),

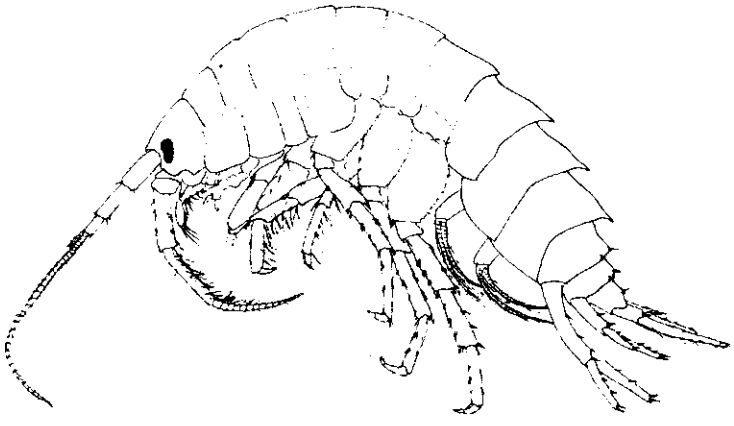
In ons land wordt de soort gevonden in het zuiden en het oosten.



Figuur 11. De verspreiding van **Gammarus roeseli** in Nederland (Hautus & Pinkster 1987 en Higler 1988).

II.9.1.2 Morfologie

De mannetjes worden tot 22 mm groot en **G. roeseli** kan daarom een grote soort genoemd worden. De ogen zijn ovaal tot niervormig en ver van de bovenrand van de kop gelegen (Pinkster & Platvoet 1986). **G. roeseli** is eenvoudig met het blote oog van andere Gammarus soorten te onderscheiden door de aanwezigheid van dorsale carinea (kielen) op de metasoom segmenten (Karaman & Pinkster 1977).



Figuur 11a. De habitus van **Gammarus roeseli** (Karaman & Pinkster 1977).

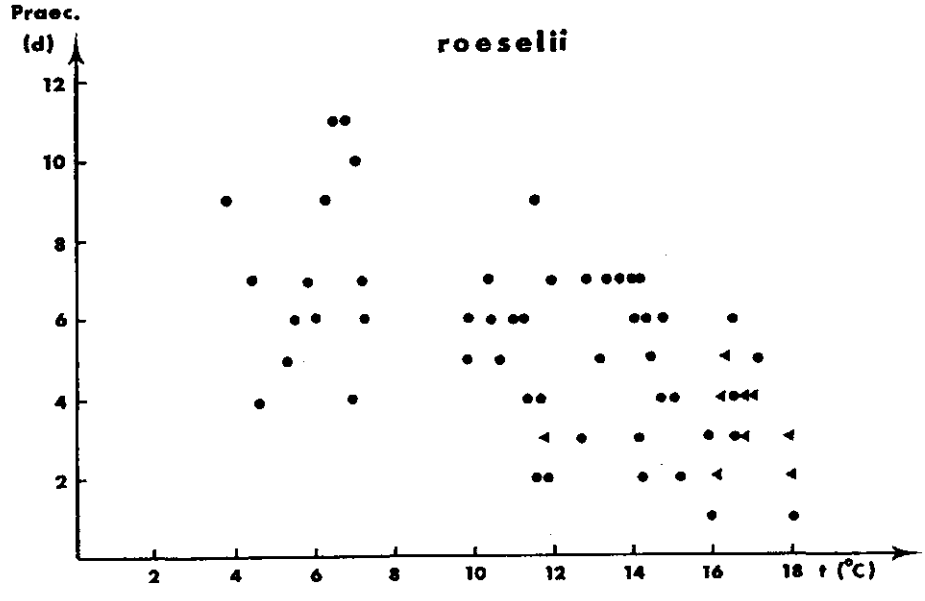
II.9.1.3 Ecologie

In West-Europa is **G. roeseli** een bewoner van de midden- en benedenlopen van beken en rivieren, waar de stroomsnelheden matig en de jaarlijkse en dagelijkse temperatuurschommelingen niet al te groot zijn (Scholz & Meijering 1975, Jahr et al. 1980, Kinzelbach & Claus 1977).
G. roeseli wordt vaak samen gevonden met **G. pulex** en/of **G. fossarum** (Karaman & Pinkster 1977), maar weet niet door te dringen in de bovenlopen van beken en rivieren (Roux 1969). **G. roeseli** is namelijk weinig resistent tegen hoge stroomsnelheden (in vergelijking met **G. pulex** en **G. fossarum**) (Meijering & Pieper 1982, Meijering 1972, Vobis 1973), in het bijzonder bij lage temperaturen.
Niettemin breidt deze soort zijn areaal de laatste decennia sterk uit (Pinkster & Platvoet 1986). Deze succesvolle uitbreiding en konkurrentie met **G. pulex** en/of **G. fossarum** kan mogelijk verklaard worden door zijn aanpassingen aan een hogere organische belasting (Scholz & Meijering 1975, Hageman et al. 1974), een lagere zuurstofspanning (Scholz & Meijering 1975, Meijering & Pieper 1982) en een hogere watertemperatuur (Meijering & Pieper 1982) dan **G. pulex** en **G. fossarum**.
Meijering (1971) vond in zijn onderzoek in Schlitz (West-Duitsland) dat **G. roeseli** in vergelijking met **G. pulex** en **G. fossarum** het gevoeligst is voor organische belasting. Na een lozingspunt van een stad recuppereerden **G. pulex** en **G. fossarum** sneller dan **G. roeseli**. Dit is in tegenspraak met de resultaten van Scholz & Meijering (1975) in Oost-Hessen, West-Duitsland en Pieper & Meijering (1982) eveneens in Oost-Hessen.

Schrimpff & Foeckler (1985) hebben getracht een voorspellingsmodel te maken voor het al of niet voorkomen van Gammarus in beken en rivieren in Noordoost Bavaria (West-Duitsland) met behulp van een aantal hydrochemische variabelen. De belangrijkste variabelen die een rol speelden in het al of niet voorkomen van Gammarus bleken de concentraties van magnesium en calcium en de pH te zijn. Foeckler & Schrimpff (1985) hebben gezocht naar discriminerende hydrochemische variabelen tussen de verschillende habitats van Gammarus-soorten. Als de belangrijkste discriminerende variabelen voor de habitats van **G. roeseli**, **G. pulex** en **G. fossarum** vonden zij de concentraties van kalium, magnesium en chloride en het geleidingsvermogen. Ze geven niet aan welke variabelen bij welke soort horen, alleen welke variabelen discriminerend genoemd mogen worden.

II.9.1.4 Levenscyclus

Er is weinig onderzoek gedaan aan de levenscyclus van **G. roeseli** behalve een niet gepubliceerd verslag van de universiteit van Giessen (West-Duitsland) (Koch 1974). Koch-Kallnbach en Meijering (1977) onderzochten welke milieufaktoren invloed hadden op de duur van de precopula en de ei-ontwikkelingsduur bij **G. pulex** en **G. roeseli**. De watertemperatuur bleek de belangrijkste faktor voor bepaling van de precopulalengte.



Figuur 12. Duur van de precopula van **Gammarus roeseli**, als funktie van de temperatuur (Koch-Kalnnbach & Meijering 1977).

Bij hogere temperaturen duurt de prekopula korter dan bij lagere temperaturen. De ei-ontwikkelingsduur vertoonde dezelfde trend. Opvallend was dat beide fasen bij **G. roeseli** aanmerkelijk korter duurden dan bij **G. pulex**. Pas bij hogere temperaturen is dit min is meer gelijk.

Tabel 1. De duur van de prekopula bij verschillende temperaturen voor **Gammarus roeseli** en **Gammarus pulex**. Tussen haakjes het aantal metingen (Koch-Kallnbach & Meijering 1977).

Temperature	*G. roeselii*		*G. pulex*	
3- 7° C	7.4	(12)	19.7	(15)
7-11° C	6.0	(8)	12.0	(2)
11-15° C	5.1	(27)	6.6	(9)
15-19° C	3.5	(41)	4.7	(7)

Ook de zoutconcentratie bleek invloed te hebben op de precopulalengte en de ei-ontwikkelingsduur, maar dat is mijns inziens weinig zinvol daar **G. roeseli** alleen landinwaarts in zoete stromende wateren gevonden wordt.

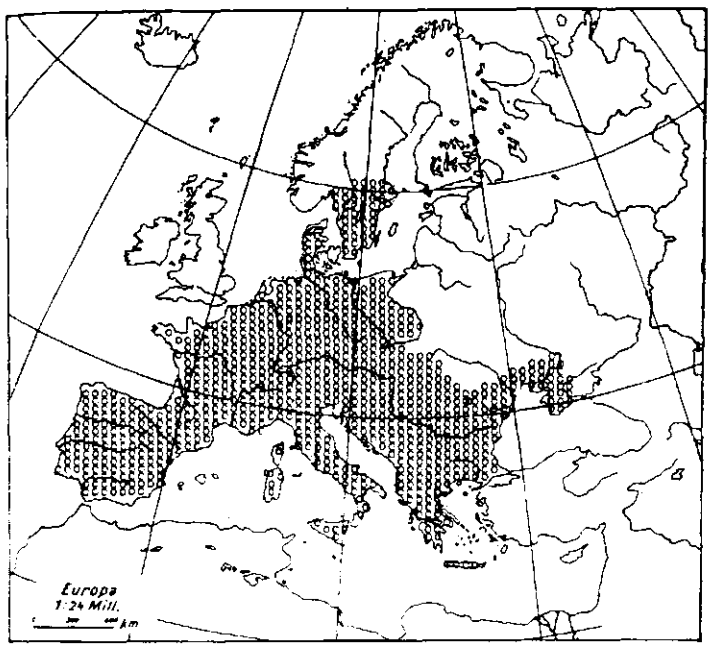
II.9.1.5 Gedrag

Meijering (1972) heeft in het laboratorium onderzoek gedaan naar de invloed van verschillende milieufaktoren op 'drift' en stroomopwaartse migratie van onder anderen **G. roeseli**. De stroomopwaartse bewegingen zijn altijd aktief, terwijl 'drift' zowel passief als aktief kan voorkomen, onder invloed van populatiedichtheid, gedrag, predatie en milieufaktoren (Meijering 1972). 'Drift' bleek zowel 's nachts als bij stijgende temperaturen toe te nemen. Ook snelle temperatuurdalingen tot om en nabij het vriespunt bleken de 'drift' sterk te intensiveren. De 'drift' kon sterk verminderd worden als een substraat met voldoende schuilmogelijkheden aanwezig was (Meijering 1972a). Verhoging van de stroomsnelheid en verlaging van de lichtintensiteit zorgden eveneens voor een toename van aantallen 'driftende' dieren (Meijering 1972a).
Meijering (1972) nam 's nachts de meeste stroomopwaarts bewegende dieren waar, maar ook overdag vonden deze bewegingen plaats. Stroomopwaartse bewegingen werden geïntensiveerd door dalende temperatuur en door veranderingen in de waterkwaliteit.

II.9.2 **Gammarus fossarum** Koch 1835

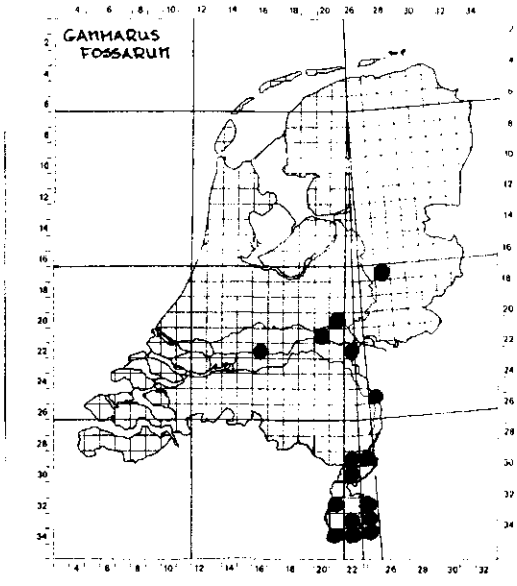
II.9.2.1 Verspreiding

Gammarus fossarum is een wijdverspreide soort in West-Europa (Karaman & Pinkster 1977b).



Figuur 13. De verspreiding van **Gammarus fossarum** in Europa (Schödel 1987).

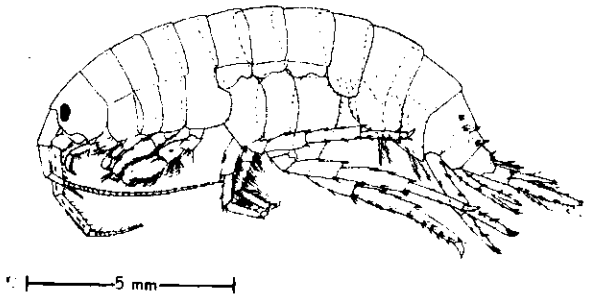
In Nederland zijn vindplaatsen bekend uit Limburg en Gelderland (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 14. De verspreiding van **Gammarus fossarum** in Nederland (Hautus & Pinkster 1987 en Higler 1988).

II.9.2.2 Morfologie

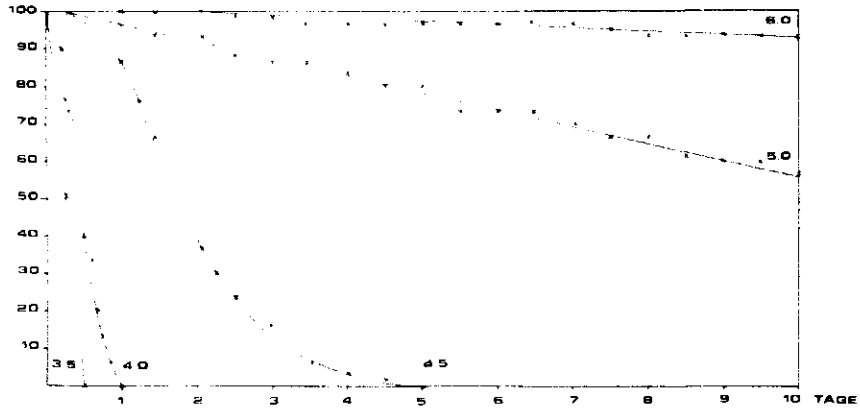
G. fossarum is een middelgrote soort (mannetjes tot 14 mm). De ogen zijn klein, ovaal tot niervormig, ver van de bovenrand van de kop gelegen. De habitus is minder robuust als die van **G. pulex**. De penduncule van de tweede antenne heeft veel haren (i.t.t. **G. pulex**) (karaman & Pinkster 1977). Goedmakers (1972) beschreef een grote variabiliteit in de morfologie van G. **fossarum**, o.a. de grootte van de ogen vertoont grote variatie, terwijl dit bij de meeste andere Gammarus-soorten een stabiele eigenschap is. Veel van gevonden exemplaren zijn daarom als een nieuwe soort beschreven. Goedmakers (1972) bewees echter dat de meeste van deze exemplaren variaties zijn van **G. fossarum**.



Figuur 15. De habitus van **Gammarus fossarum** (Goedmakers 1972).

II.9.2.3 Ecologie

G. fossarum heeft een voorkeur voor de bovenlopen van beken en rivieren, waar de stroomsnelheid relatief hoog is en de zomertemperatuur relatief laag, resulterend in een konstant hoog zuurstofgehalte (Pinkster & Platvoet 1986, Scholz & Meijering 1975, Jahr et al. 1980, Kinzelbach & Claus 1977, Nijssen 1963, Kallnbach & Meijering 1970). Dit voorkomen wordt veroorzaakt door de capaciteit van **G. fossarum** om hoge stroomsnelheden te weerstaan (Meijering & Pieper 1982) en als gevolg de relatief lage kompetitiedruk door andere Gammarus soorten (Meijering 1971 en Besch 1968).
Toch is op meer dan de helft van de vindplaatsen van **G. fossarum** in Nederland ook **G. pulex** gevonden (Hautus & Pinkster 1987 en Nijssen 1963). In deze gebieden leeft **G. fossarum** vooral in de gebieden met de hoogste stroomsnelheden (Roux 1967).
Meijering (1975) vond dat de resistentie voor huiselijk afvalwater toeneemt volgens de reeks **G. fossarum - G. pulex - G. roeseli.**
G. fossarum heeft de laagste tolerantie van deze drie soorten voor een verlaagd zuurstofgehalte, een verhoogde temperatuur en een dalende pH (Meijering 1982). Meinel et al. (1985) vindt **G. fossarum** in Oost-Hessen (West-Duitsland) tot een pH waarde van 5.4. Nijssen (1963) vindt **G. fossarum** in Nederland tussen pH-waarden van 6.2 en 7.0. In laboratorium experimenten van Meinel et al. (1985) met **G. fossarum** bleek een pH-waarde van 4.5 na 5 dagen de hele populatie te hebben gedood, een pH-waarde van 4.0 na 1 dag en een pH-waarde van 3.5 na een halve dag. Hogere pH's bleken na 10 dagen nog geen 50% sterfte op te leveren.



Figuur 16. Percentage overlevenden van **G. fossarum** bij verschillende pH-waarden in beekwater,als functie van de tijd (dagen) (Meinel et al. 1985).

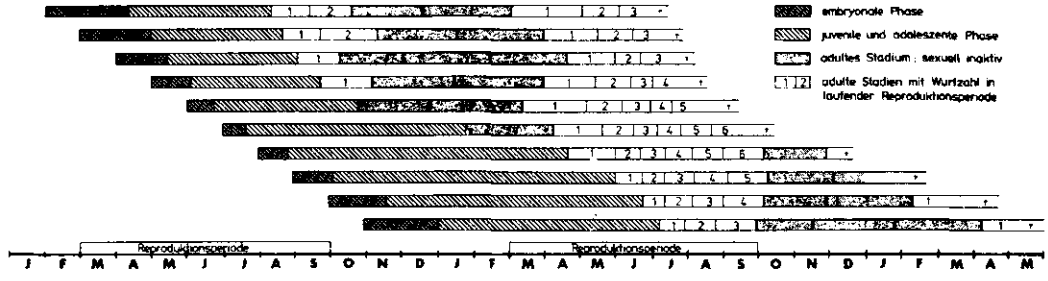
Franke (1977) vond dat de microhabitat van **G. fossarum** in ieder geval moest voldoen aan:
- een maximale temperatuur van 22°C.
- een minimale zuurstofspanning van 50 mm Hg
- geen stilstaand water.

Schrimpff & Foeckler (1985) vonden dat water waarin **G. fossarum** voorkomt in ieder geval 10 mg/l Mg bevat. Haeckel et al. (1973) toonden aan dat **G. fossarum** voorkeur heeft voor beken die door bossen lopen. **G. fossarum** bevindt zich dan vooral op plaatsen waar gevallen blad zich ophoopt, hij vindt hier voedsel en kan zich verstoppen.
Jahr et al. (1980) vonden **G. fossarum** onder alle trofie stadia. In Nederland komt **G. fossarum** voor tot de maximale hoogte die in Nederland bereikt kan worden (Nijssen 1963 en Hautus & Pinkster 1987). Schellenberg (1942) treft **G. fossarum** in West-Duitsland aan tot op een hoogte van 800 meter.

II.9.2.4 Levenscyclus

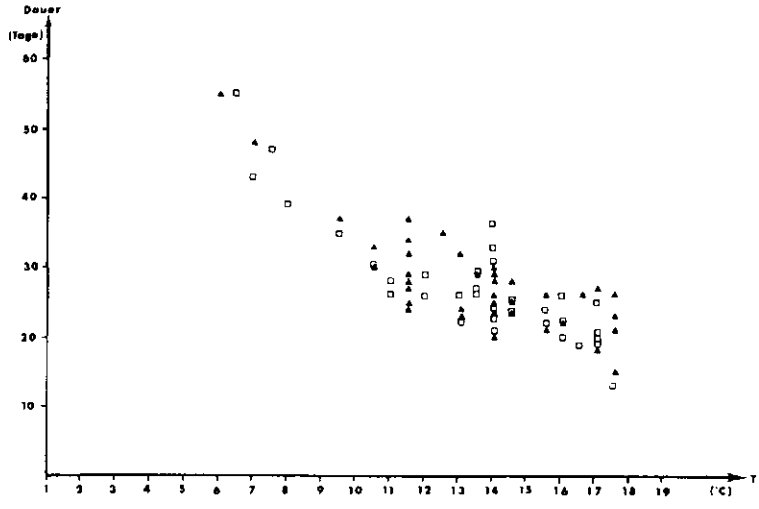
De reproduktie van **G. fossarum** duurt van midden maart tot eind september (Teichmann 1982). Dieren die tot begin mei uit de broedbuidel gekomen zijn worden nog datzelfde jaar (oktober/december) volwassen. Dieren die later geboren worden, bereiken pas het volgend jaar het adulte stadium (februari/juli) (Marchant 1982, Teichmann 1982). De ontwikkeling van ei tot adult duurt bij de eerstgeborenen 6

tot 7 maanden en bij later geborenen ongeveer 10 maanden. In tegenstelling tot Teichmann (1982) vond Marchant (1982) dat individuen die midden maart werden geboren zich datzelfde jaar nog voortplanten. Bij het invallen van de winter gaan deze dieren in rust en broeden weer aan het begin van de lente in het jaar daarop. De duur van de rustperiode wordt bepaald door de duur van de minimale watertemperatuur (<5 graden Celcius) (Hynes 1955). De rustperiode wordt volgens deze auteur geinitieerd door snel dalende temperaturen in de herfst.



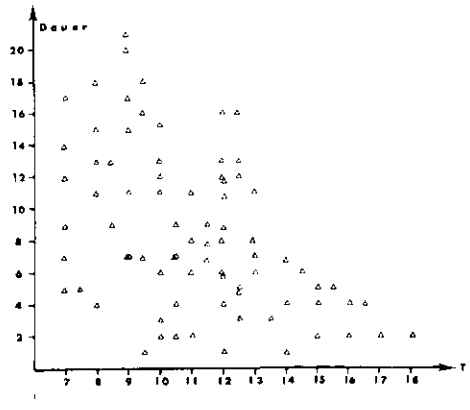
Figuur 17. De levensloop van verschillende broedsels van G. **fossarum** (Teichmann 1982).

In de eerste levensweken van de juvenielen is er een hoog sterfte percentage. Volgens Teichmann (1982) leefde na 2 maanden nog 50% van de dieren die in het voorjaar werden geboren. Bij later geboren dieren ligt dit op ongeveer 25%. Het volwassen stadium wordt door de eerst geborenen door 5 tot 20% van de dieren bereikt. Bij later geboren individuen ligt dit tussen de 20 en 30% (Teichmann 1982). De duur van de ontwikkeling van een broedsel in de broedbuidel bleek afhankelijk te zijn van de watertemperatuur.



Figuur 18. Relatie tussen de watertemperatuur en de ontwikkelingsduur van een broedsel van **G. pulex** (□) en **G. fossarum** (▲) (Teichmann 1982).

Bij de vrouwtjes bleek de duur van de broedselontwikkeling ongeveer even lang te zijn als de tijd tussen twee vervellingen. Dit komt doordat de vrouwtjes direct na de vervelling copuleren en een nieuw broedsel zich kan gaan ontwikkelen (Marchant 1982 en Teichmann 1982). Ook de duur van de prekopula bleek afhankelijk te zijn van de watertemperatuur. Wel is er in deze waarden grote spreiding te zien.



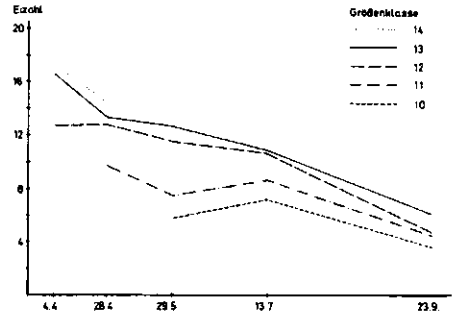
Figuur 19. De relatie tussen de watertemperatuur en de duur van de prekopula bij **G. fossarum** (Teichmann 1982).

Het aantal eieren in de broedbuidel van een vrouwelijke **G. fossarum** bleek afhankelijk van de grootte van het vrouwtje.

Tabel 2. Het gemiddeld aantal eieren in de broedbuidel van vrouwlijke **G. fossarum** per grootte klasse (Lehmann 1967).

Grootte vrouwtje (mm)	Gem. aantal eieren
6	4,8
7	5,5
8	6,4
9	7,3

Hoe groter het vrouwtje, hoe meer eieren zich gemiddeld in de broedbuidel bevinden (Teichmann 1982, Lehmann 1967). Per grootte klasse bleek gedurende het seizoen het gemiddeld aantal eieren per vrouwtje af te nemen (Teichmann 1982 en Hynes & Harper 1972).



Figuur 20. Gemiddeld aantal eieren in de broedbuidel per **G. fossarum**-vrouwtje per grootte-klasse gedurende het seizoen (Teichmann 1982).

G. fossarum vertoont in het algemeen een zeer onregelmatige levenscyclus. Dit zou een aanpassing kunnen zijn aan het zeer dynamische milieu waarin deze soort voorkomt (hoge stroomsnelheden, lage temperaturen)(Marchant 1982).

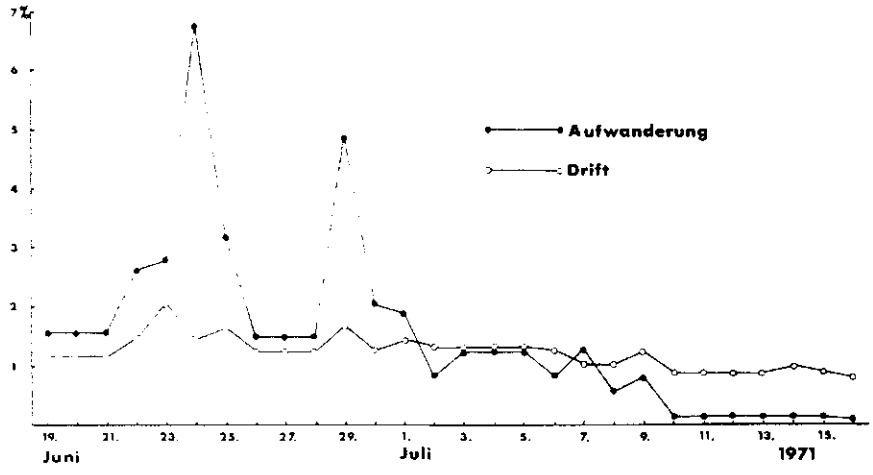
II.9.2.5 Gedrag

Drie gedragsvormen kunnen worden waargenomen:
- Stroomopwaartse migratie (aktief),
- Stroomafwaartse migratie (aktief),
- "Drift" (passief stroomafwaarts)

(Meijering 1972a, Lehmann 1967, Meijering 1977).
In de meeste onderzoeken wordt geen onderscheid gemaakt tussen aktieve en passieve stroomafwaartse migraties terwijl daar mijns inziens een wezenlijk verschil tussen is, omdat aktieve beweging een reaktie ergens op is en passieve beweging bij toeval of door een ongeluk plaatsvindt. Meijering (1972b) vond in zijn onderzoek in het veld dat per dag 1 a 2% van de "standing crop" door "drift" verloren ging (met "drift" bedoelt hij hier alle stroomafwaartse bewegingen). Verder nam Meijering (1972b) waar dat hoe kleiner de populatie werd hoe minder stroomopwaartse beweging plaatsvond.

Tabel 3. Berekende populatiedichtheid, stroomop- en stroomafwaarts bewegende exemplaren van **G. fossarum** uit 10 meter Rohrwiesenbach (West-Duitsland) (Meijering 1972b).

Datum	Population	Aufwanderer	Gedriftete
19.–21. 6.	25 427	1192	884
22. 6.	23 351	609	348
23. 6.	22 394	620	466
24. 6.	21 308	1447	306
25. 6.	19 555	622	323
26.–28. 6.	18 610	830	691
29. 6.	17 089	793	286
30. 6.	16 010	322	201
1. 7.	15 487	289	219
2. 7.	14 979	119	196
3.– 5. 7.	14 664	531	567
6. 7.	13 566	108	170
7. 7.	13 288	166	133
8. 7.	12 989	68	130
9. 7.	12 791	101	155
10.–13. 7.	12 535	60	404
14. 7.	12 071	13	117
15. 7.	11 941	13	104
16. 7.	11 824	8	91



Figuur 21. Procentueel aandeel van stroomop- en stroomafwaarts bewegende exemplaren van G. **fossarum** van de totale populatie in 10 meter Rohrwiesenbach (Meijering 1972b)

Dit is een aanwijzing dat stroomopwaartse bewegingen populatiedichtheids afhankelijk plaatsvinden en dat stroomafwaartse migraties bepaald worden door milieufaktoren (Meijering 1972b).
De grootste aantallen G. **fossarum** die stroomopwaarts migreren worden 's nachts waargenomen (Lehmann 1967, Meijering 1972b, Meijering 1977).
Meijering (1972a) laat zien dat de "drift" (ook hier weer alle stroomafwaartse bewegingen) toeneemt bij stijgende temperaturen. Tevens toont hij aan dat een verandering van de waterkwaliteit de stroomopwaartse migratie doet toenemen. In het algemeen overtreft de "drift" de stroomopwaartse migratie (Elliott 1971, Meijering 1977). Meijering (1972a) verklaart dit doordat na instelling van een populatie-evenwicht de stroomopwaartse migratie vrijwel tot nul reduceert terwijl de "drift" konstant blijft.
Alle groeistadia van G. **fossarum** nemen deel aan de stroomopwaartse migratie (mannetjes, vrouwtjes, juvenielen en paren in precopula). De volwassen mannetjes migreren het snelst stroomopwaarts (Meijering 1972a).
Sterke stroming kan de stroomopwaartse bewegingen tot nul reduceren. In vergelijking met **Gammarus pulex** en G. **roeseli** is G. **fossarum** in staat de hoogste stroomsnelheid te weerstaan (Meijering 1972a, Meijering & Pieper 1982).

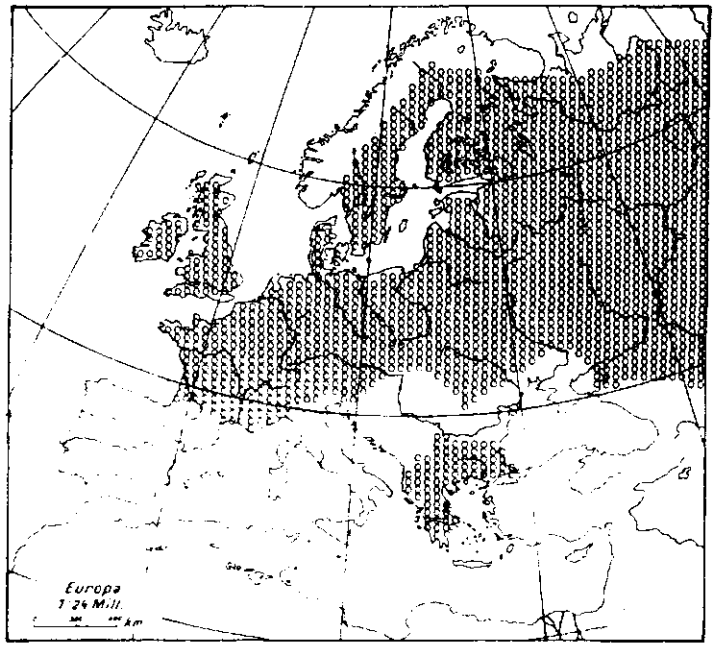
II.9.2.6 Voedsel

Zoals eerder vermeld bevindt **G. fossarum** zich vooral op plaatsen in het water waar gevallen blad zich ophoopt (Haeckel et al. 1973). Er blijkt voorkeur van **G. fossarum** te zijn voor bepaalde bladsoorten zoals die van **Alnus glutinosa** (zwarte els) en **Fagus sylvatica** (beuk), omdat de bladeren van deze bomen relatief zacht zijn ten opzichte van **Quercus** (eik) en **Pinus** (den) (Haeckel et al. 1973). Als echter alleen harde bladeren worden toegediend worden ook die gegeten. Worden de harde bladeren gekookt bestaat er geen voorkeur meer voor welke bladsoort dan ook (Haechel et al. 1973).

II.9.3 Gammarus pulex Linnaeus, 1758

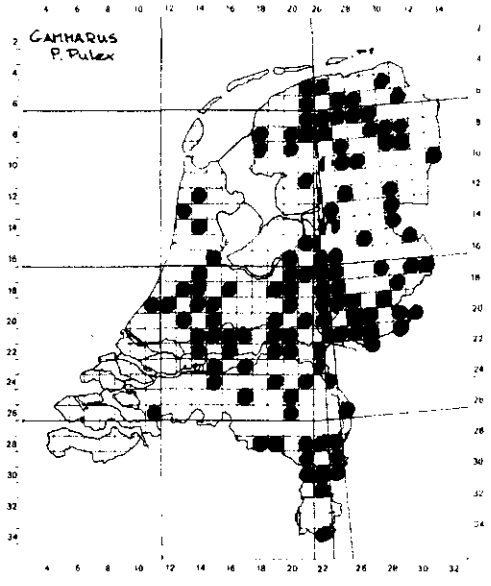
II.9.3.1 Verspreiding

Gammarus pulex is de meest algemeen voorkomende zoetwatersoort in Europa en grote delen van Azië.



Figuur 22. De verspreiding van **Gammarus pulex** in Europa (Schödel 1987).

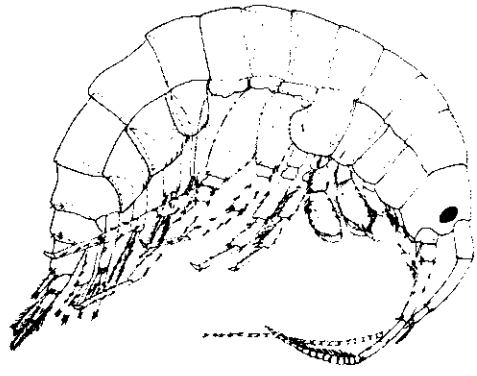
In Nederland komt alleen de ondersoort **Gammarus pulex pulex** voor (Karaman & Pinkster 1977). Als vanaf nu **G. pulex** wordt geschreven wordt **G. p. pulex** bedoeld. **G. pulex** komt voor in vrijwel alle zoete wateren van Nederland, al wordt zijn positie op veel plaatsen bedreigd door een in 1965 geïntroduceerde soort: **G. tigrinus** (Pinkster & Platvoet 1986).In stromende wateren blijft **G. pulex** echter de abundantste soort.



Figuur 23. De verspreiding van **Gammarus pulex** in Nederland (Hautus & Pinkster 1987, Higler 1988).

II.9.3.2 Morfologie

G. pulex is een grote soort (mannetjes tot 23 mm, vrouwtjes tot 15 mm), de ogen zijn klein, ovaal tot niervormig, ver gelegen van de bovenrand van de kop (Pinkster & Platvoet 1986). De soort heeft een robuust uiterlijk, met een glad lichaam. De morfologische variatie binnen **G. pulex** is relatief klein. Grote morfologische verschillen worden wel gevonden tussen de verschillende ondersoorten van **G. pulex** (Karaman & Pinkster 1977).



Figuur 24. De habitus van **Gammarus pulex** (Karaman & Pinkster 1977).

II.9.3.3 Ecologie

Overal in zijn verspreidingsgebied is **G. pulex** een zeer algemene bewoner van de midden- en benedenstroomse delen van rivieren en beken, waar de stroomsnelheden gemiddeld tot laag zijn (Karaman & Pinkster 1977, Kallnbach & Meijering 1970, Armitage et al. 1975. Maitland 1965). **G. pulex** wordt echter ook gevonden in brongedeelten van kleine beken waar de stroomsnelheden niet al te hoog en de temperatuurschommelingen klein zijn (Karaman & Pinkster 1977, Meijering 1971, Stock et al. 1966). Als de competitiedruk van andere Gammarus-soorten klein is kan **G. pulex** voorkomen over de hele lengte van een beek of rivier (Karaman & Pinkster 1977, Goedmakers 1974). Soms wordt **G. pulex** ook gevonden in stilstaande poelen en meren, in het bijzonder als er genoeg golfslag is. Ook wordt **G. pulex** gevonden in grotmeertjes (Karaman & Pinkster 1977).
Gammarus pulex wordt vaak samen gevonden met andere Gammarussoorten (**G. fossarum**: Hageman et al. 1974, Meijering & Pieper 1982, Meijering 1971, Jahr et al. 1980, Foeckler & Schrimpff 1985, Schrimpff & Foeckler 1985, Kallnbach & Meijering 1970, Brehm & Meijering 1982; **G. roeseli**: Meijering & Pieper 1982, Meijering 1971, Jahr et al. 1980, Foeckler & Schrimpff 1985, Schrimpff & Foeckler 1985, Kallnbach & Meijering 1970; **G. tigrinus**: Chambers 1973, Schmitz et al. 1967, Pinkster et al. 1977, Pinkster & Platvoet 1986, Nijssen & Stock 1966, Pinkster et al. 1980, Dieleman & Pinkster 1977, Schmitz 1960).
Gewoonlijk is er sterke competitie tussen **G. pulex** en de andere Gammarus-soorten, vaak resulterend in een ruimtelijk gescheiden verspreiding in een beek of rivier (Roux 1967,

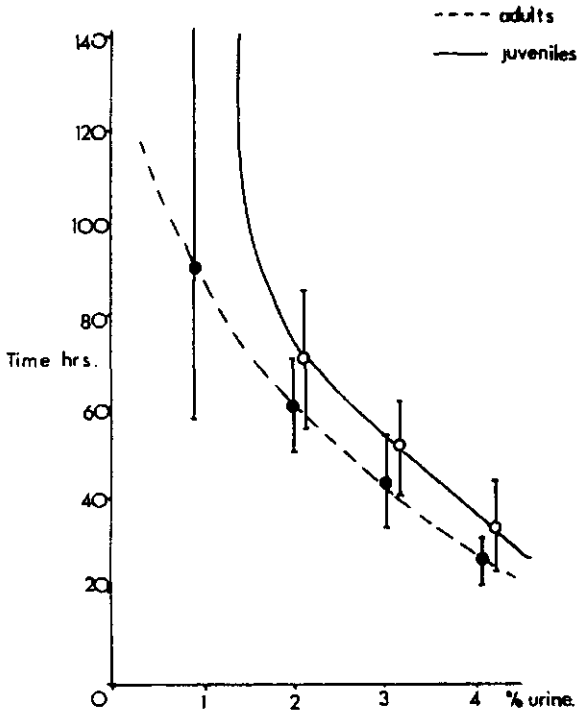
Dennert 1974, Karaman & Pinkster 1977). Kinne (1954) vond als een belangrijke oorzaak voor de interspecifieke concurrentie, de concurrentie om een partner. De vrouwtjes van de verschillende Gammarussoorten moeten direkt na de vervelling bevrucht worden. Gebeurt de paring daarbij met een mannetje van een andere soort dan levert dit steriele eieren op met als gevolg dat de voortplanting geen nakomelingen oplevert. Hoewel **G. pulex** gewoonlijk als zoetwatersoort is beschouwd, wordt de soort ook gevonden bij hogere zoutconcentraties dan uit experimenten bleek (Vincent 1966, Vincent 1971). Schmidt (1913) en von Alten (1915) vonden **G. pulex** in bronnen met een zoutgehalte van ruim 25000 mg/l. Dennert (1974) vond dat **G. pulex** een optimale habitat heeft bij een concentratie van 1% zeewater, 10% zeewater wordt door **G. pulex** niet lang overleefd.

Gammarus pulex (en andere Gammarus-soorten) kwamen oorspronkelijk in bijna alle stromende wateren voor. Tegenwoordig is de verspreiding veel minder ruim. Daarvoor zijn een aantal oorzaken aan te wijzen:

- vervuiling van beken en rivieren die de zuurstofspanning tot onder een kritische waarde laat dalen,
- daling van de pH als gevolg van zure regen in kombinatie met de aanplant van dennebos (slechte buffering),
- onttrekking van grondwater ten behoeve van de landbouw of de drinkwatervoorziening, waardoor beken droogvallen

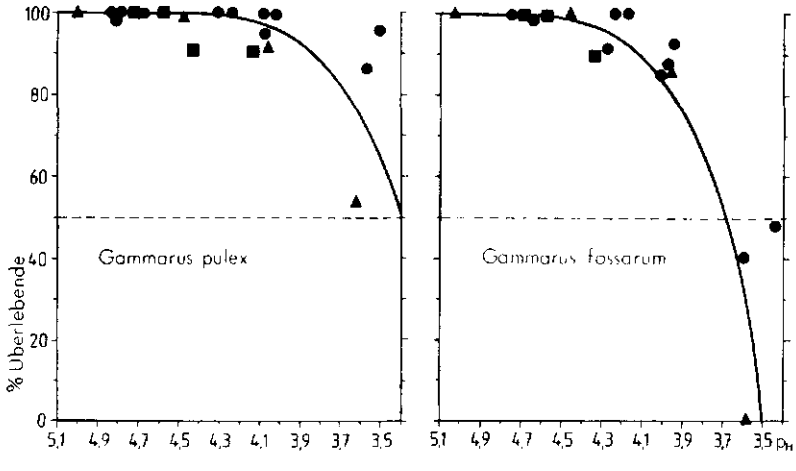
(Meijering & Pieper 1982).

G. pulex kan vrij hoge concentraties organische belasting weerstaan (Pinkster 1972, Hageman et al. 1974, Meijering & Pieper 1982, Jahr et al. 1980, Hobrough 1973). Opvallend is dat de juvenielen van **G. pulex** resistenter zijn ten opzichte van huiselijk afvalwater dan de adulten (Hobrough 1973). De uitwerking van organische belasting verschilt sterk per seizoen en is onder andere afhankelijk van de watertemperatuur en de waterstand (Hageman et al. 1974).



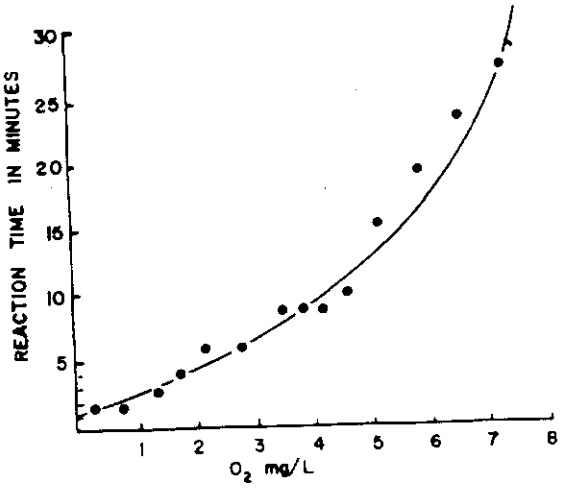
Figuur 25. De overlevingstijd van **G. pulex** in vervuiling veroorzaakt door urine (Hobrough 1973).

G. pulex wordt gevonden in water met een pH tussen 5.0 en 7.0 (Nijssen 1963). Brehm & Meijering (1982) vonden in laboratorium experimenten dat **G. pulex** minder gevoelig is voor lage pH's dan **G. fossarum**.



Figuur 26. De zuurgevoeligheid (in procent overlevenden bij 12 uur blootstelling aan aangezuurd beekwater van twee Gammarus-soorten, aanzuring met citroenzuur (▲), zwavelzuur (■) en natuurlijk zuur water (●) (Brehm & Meijering 1982).

Onder experimentele omstandigheden kan **G. pulex** de zuurgraad verhogen door ammonia of aminozuren uit te scheiden (Brehm & Meijering 1982).
Het effekt van een dalende of stijgende pH werkt niet altijd direkt in op de dieren, maar kan bijvoorbeeld leiden tot mobilisatie van zware metalen die dan toxisch gaan werken (Brehm & Meijering 1983).
De maximale temperatuur van water waarin **G. pulex** kan blijven leven is door Suomalainen (1958) bepaald op 22°C.
G. pulex blijkt een hoge zuurstofspanning nodig te hebben om te kunnen overleven (Moller Pillot 1971, Berg 1948). Experimenteel is bepaald dat **G. pulex** 1,64 mg/l zuurstof nodig heeft om in leven te blijven (Steimann 1918). Meijering & Pieper (1982) en Davis (1975) vonden als kritische zuurstofspanning voor **G. pulex** 4 mg/l. Volgens Costa (1967) vertoont **G. pulex** bij een dalende zuurstofspanning allereerst een versnelde pleopode beweging en daarna zal **G. pulex** het water met de lage zuurstofspanning proberen te ontwijken. Hoe lager de zuurstofspanning hoe sneller deze vluchtreaktie optreedt.



Figuur 27. De tijd voordat **Gammarus pulex** een vluchtreaktie vertoont bij verschillende zuurstofconcentraties. (14-15 graden Celcius) (Costa 1967).

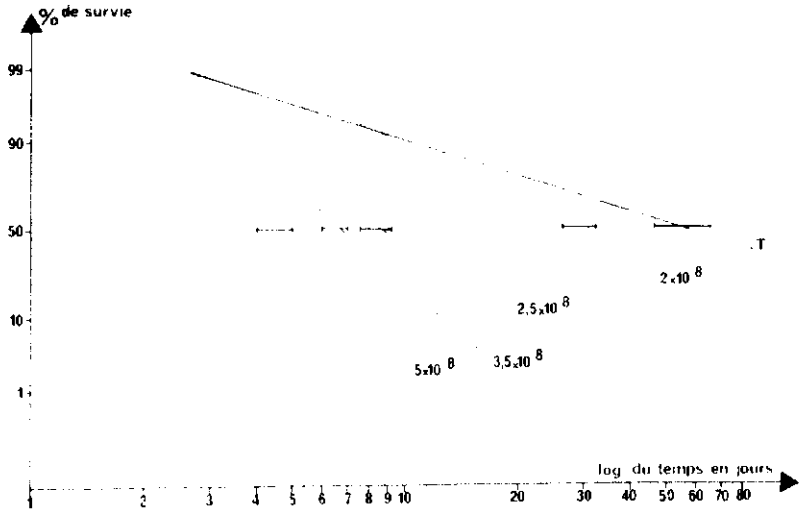
Suomalainen (1958) heeft bij verschillende temperaturen het zuurstofverbruik van **Gammarus pulex** bepaald.

Tabel 4. Het zuurstofverbruik van **Gammarus pulex** bij verschillende temperaturen (Suomalainen 1958).

temperatuur (°C.)	zuurstofverbruik (mg/l)
2	0.07
5	0.11
10	0.14
15	0.17
18	0.19
20	0.22
22	0.23
23	0.16
25	dood

Voor twee stoffen zijn toxiciteitstesten gedaan:
- Cadmium (Williams et al 1985, Rehwoldt 1973),
- Thirame (Bluzat & Seugé 1983).

De LC50 96 uur bleek 0.02 mg Cd/l te zijn volgens Williams et al. (1985) (12 graden Celcius, pH = 7.7, Hardheid = 152 mg/l $CaCO_3$ en stromend water). Rehwoldt et al. (1973) vond voor de LC50 96 uur 0.07 mg/l Cd (17 graden Celcius, pH = 7.6, hardheid = 50 mg/l $CaCO_3$ en stilstaand water).
Bluzat & Seugé (1983) vonden dat Thirame (= dithiocarbamate; Bayer) de overlevenskans van **G. pulex** ernstig bedreigt.

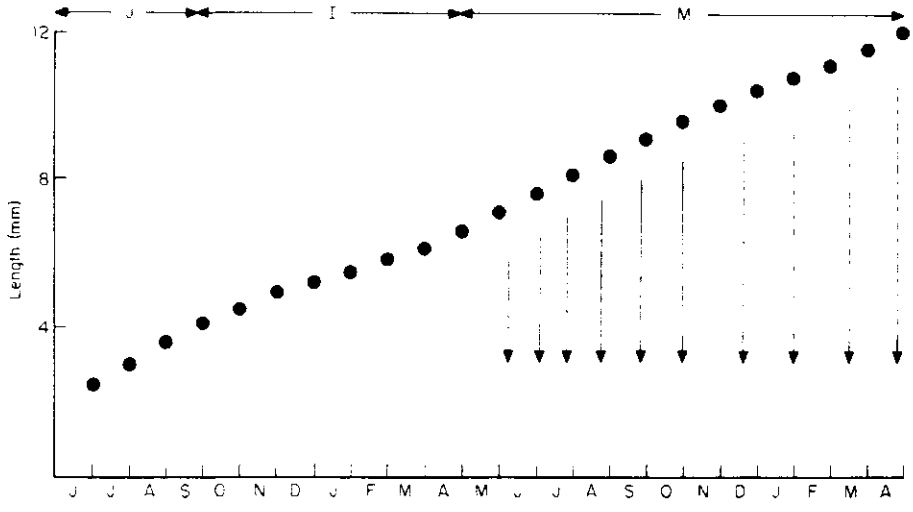


Figuur 28. Vervuiling van het water met Thirame: tijds effect kurve bij verschillende concentraties van Thirame (Bluzat & Seugé 1983).

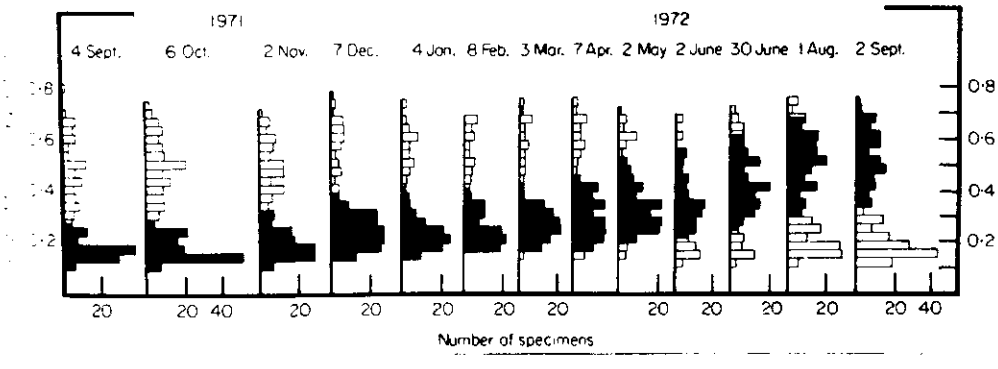
Volgens een aantal auteurs is calcium een minimum faktor, dat wil zeggen dat een bepaalde concentratie Ca nodig is voor **G. pulex** om te kunnen overleven;
- 2 mg/l Ca (Macan & Mackereth 1957),
- 3.5 mg/l Ca (Maitland 1965),
- 5 mg/l Ca (Schumann 1928),
- 8 mg/l Ca (Wundsch 1922),
- 20 mg/l Ca (Hynes 1960).

II.9.3.4 Levenscyclus

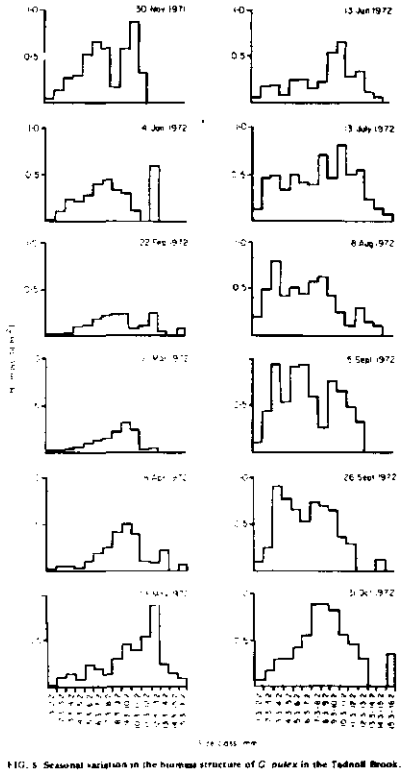
De levenscyclus van **Gammarus pulex** is zeer uitgebreid onderzocht.
Het broedseizoen van **G. pulex** begint in december als de eerste vrouwtjes met eieren worden waargenomden (Hynes 1955). Welton (1979) vindt het hele jaar door vrouwtjes die eieren dragen. De reproduktie-periode (als de eerste juvenielen worden waargenomen) begint begin maart en duurt tot begin november (Hynes 1955, van den Beld 1973). Teichmann (1982) vindt een de reproduktie-periode van midden maart tot september, volgens Welton (1979) vindt het hele jaar door reproduktie plaats.
De juvenielen die het eerst geboren worden, worden nog hetzelfde jaar volwassen, na 10 vervellingen (Sexton 1928) en bij een afmeting van 7 mm (Berg 1948), en reproduceren zich nog dat zelfde seizoen (Hynes 1955, Welton 1979, Teichmann 1982). Iversen & Jessen (1977) daarentegen vinden geen enkel exemplaar dat nog hetzelfde jaar adult wordt en zich reproduceert. De eerstgeboren individuen broeden tot november, gaan daarna in rust en reproduceren verder de volgende lente en gaan dood in april of mei (Hynes 1955). De later geboren individuen overwinteren als juveniel en worden adult in maart van het volgende jaar, waarna ze gaan reproduceren (Welton & Clarke 1980). Voor de eerst geboren individuen duurt de ontwikkeling van ei tot adult 4-6 maanden (hogere temperaturen, hogere groeisnelheid in de zomer). De organismen die later geboren worden ontwikkelen zich in 7-9 maanden tot adult (Hynes 1955).



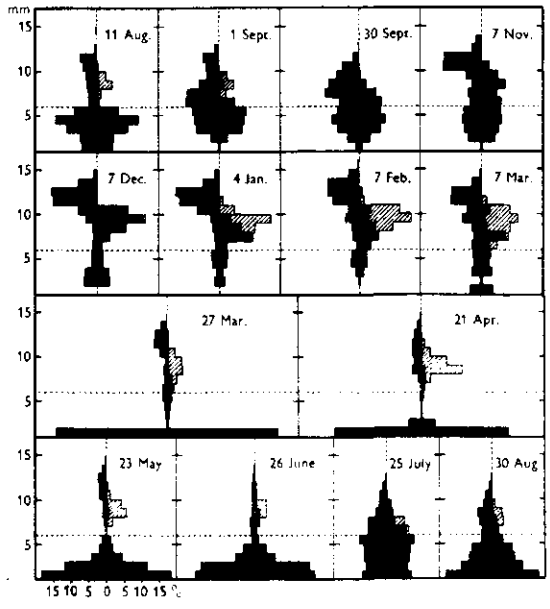
Figuur 29. De levenscyclus van een vrouwlijke **Gammarus pulex**. J = juveniel, I = onvolwassen, M = volwassen, ↓ = broedsel geproduceerd, ↓ = mogelijk broedsel geproduceerd (Welton & Clarke 1980).



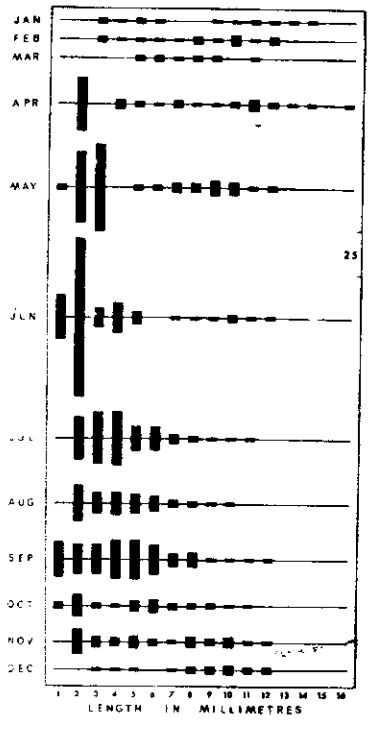
Figuur 30. Het grootteklasse-verloop van een populatie van **G. pulex** gedurende een jaar (Iversen & Jessen 1977).



Figuur 31. Het grootteklasse-verloop van een populatie van G. **pulex** gedurende een jaar (Welton 1979).

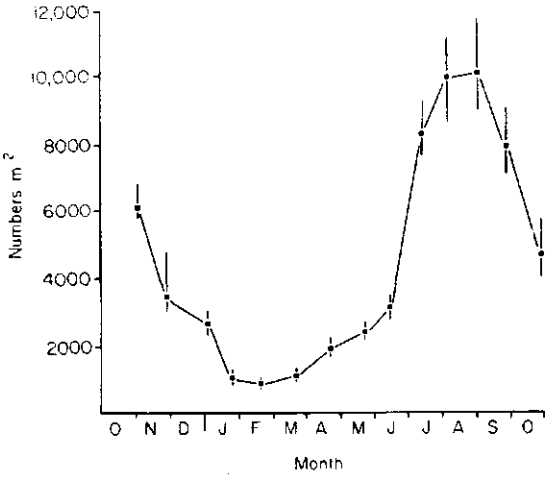


Figuur 32. Het grootteklasse-verloop van een populatie van **G. pulex** gedurende een jaar (Hynes 1955).



Figuur 33. Het grootteklasse-verloop van een populatie van G. **pulex** gedurende een jaar (Maitland 1965).

De populatiedichtheid van een populatie van **G. pulex** vertoont een maximum in september en een minimum in februari (Welton 1979, Hynes 1955, Teichmann 1982).



Figuur 34. Seizoensvariatie in de populatiedichtheid van **Gammarus pulex** (Welton 1979).

Dit gegeven en het maximale aantal exemplaren per m^2 hebben invloed op de productie van een populatie van **G. pulex.** Welton (1979) vindt bij een maximale dichtheid van 10000 exemplaren per m^2 een jaarlijkse produktie van 12.9 g drooggewicht/m2. Iversen & Jessen (1977) vinden een produktie van 4.7 g drooggewicht/m2/jaar (maximale populatiedichtheid 1425 exemplaren/m2).
In juni en juli neemt de gemiddelde lengte van de individuen sterk af. Daar zijn twee redenen voor aan te wijzen:
- De geboorte van grote aantallen juvenielen,
- De sterfte van een deel van de adulten (Hynes 1955).

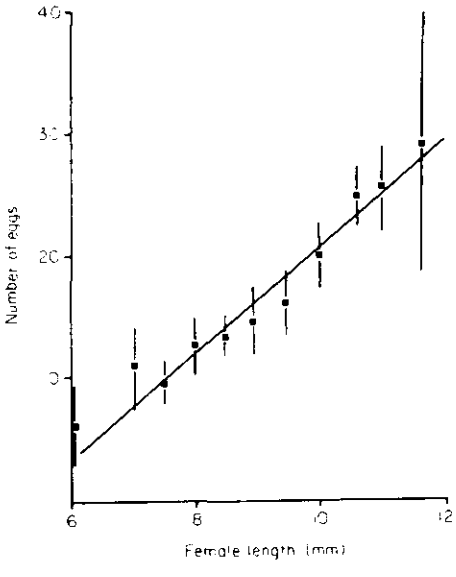
De maximale leeftijd die in het veld gevonden wordt door verschillende auteurs verschilt aanzienlijk:
- 1 jaar (Hynes 1955)
- 2 jaar (Iversen & Jessen 1977)
- 2.5 jaar (Welton & Clarke 1980).

Dit zou kunnen ontstaan door verschillen in milieu omstandigheden maar een verschil van 1.5 jaar is m.i. erg onwaarschijnlijk en het is misschien interessant om de maximale leeftijd van **G. pulex** onder verschillende milieu-omstandigheden experimenteel te bepalen.

De vrouwtjes dragen afhankelijk van hun lengte een bepaald aantal eieren. Hoe groter het vrouwtje, hoe meer eieren, hiertussen is een lineair verband.

Tabel 5. De lengte van een vrouwtje van **G. pulex** en het aantal eieren in haar broedbuidel (Marchant 1982).

lengte vrouwtje (mm)	Gem. aantal eieren Welton 1979	Gem. aantal eieren Hynes 1955
6	3.3	2.3
7	7.7	7.0
8	12.1	11.7
9	16.5	16.5
10	20.8	21.2
11	25.2	25.9
12	29.6	30.6



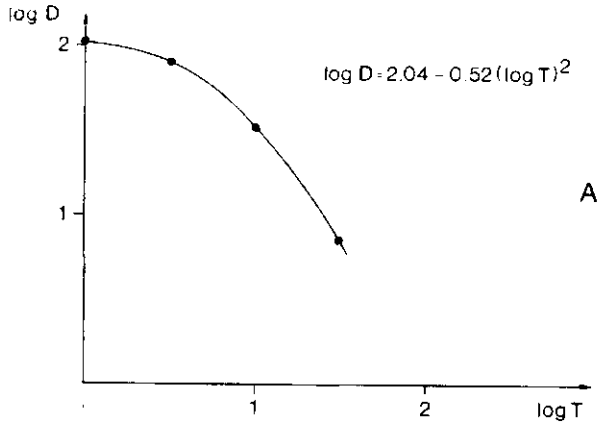
Figuur 35. De relatie tussen het gemiddeld aantal eieren en de lichaamslengte van een vrouwtje van **Gammarus pulex**, met de standaardafwijking. De vergelijking van de getekende lijn is: Y = 4,39 X - 23.06, waarin Y het aantal eieren per vrouwtje is en X de lengte van het vrouwtje (Welton 1979).

Het aantal eieren per vrouwtje per grootteklasse blijkt bij **G. pulex** (evenals bij **G. fossarum**) af te nemen gedurende het broedseizoen (Hynes 1955, Berg 1948, Heinze 1932, Teichmann 1982).
De mannetjes in precopula zijn in het algemeen groter dan de vrouwtjes (Birkhead & Clarkson 1980, Bjerknes 1974, Thompson

& Moule 1983, Greenwood & Adams 1984). Greenwood & Adams (1984) vinden een ratio lengte mannetje/lengte vrouwtje = 2, terwijl Birkhead & Clarkson (1980) hiervoor 1.35 vinden. Dit heeft in stromend water een puur mechanische oorzaak (Greenwood & Adams 1984). Vaak hangt de grootte van een mannetje en een vrouwtje in prekopula sterk af van de grootte van de tussenruimte in het substraat waar het paar zich bevindt (Thompson & Moule 1983).
De mannetjes die op zoek zijn naar een partner paren het liefst met vrouwtjes die het verst zijn in hun vervellingscyclus (Birkhead & Clarkson 1980, Thompson & Moule 1981). Dat nemen ze waar in een preferentie experiment met vrouwtjes in verschillende stadia in de vervellingscyclus Vrouwtjes zwemmen 3 tot 9 weken rond met de eieren/juvenielen in hun broedbuidel. De vrouwtjes zijn dan duidelijk te herkennen aan hun opgezwollen en donkergekleurde voorlijf (Redeke 1948).
De groeisnelheid van **G. pulex** is in sterke mate afhankelijk van de watertemperatuur (Nilsson 1977, Welton & Clarke 1980, Teichmann 1982).
De duur van ontwikkeling van eieren als funktie van de watertemperatuur wordt door Nilsson (1977) gegeven als:

$$\log D = 2.04 - 0.52 (\log T)2$$

waarin: D = aantal dagen
T = watertemperatuur (^{o}C).

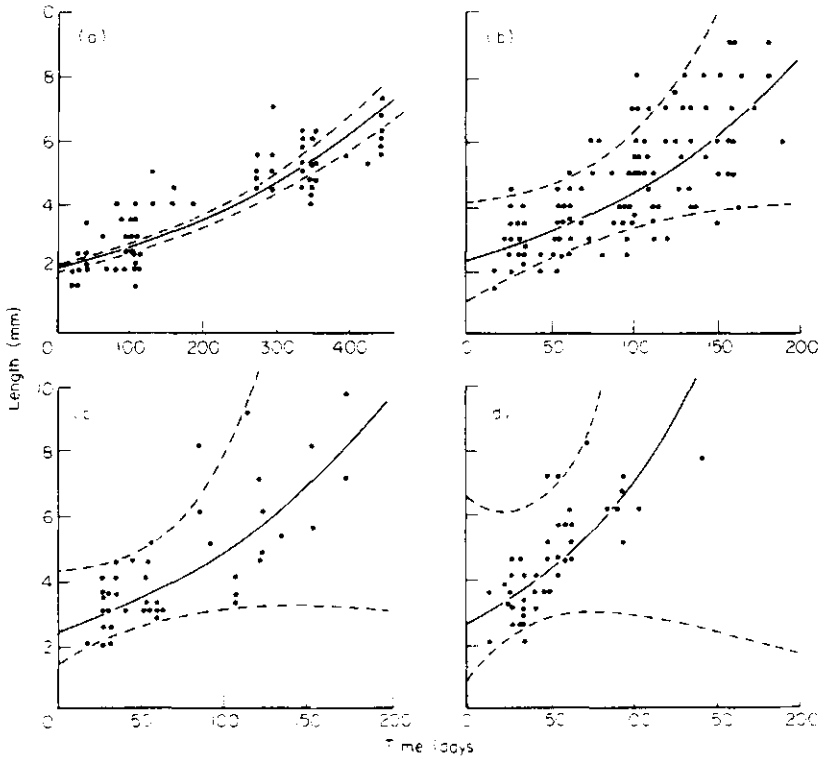


Figuur 36. De relatie tussen de ontwikkelingsduur van eieren van **Gammarus pulex** en de watertemperatuur (Nilsson 1977).

Welton & Clarke (1980) vinden voor dezelfde relatie:

$$\log_e D = 5.752 + 0.962 \log_e T$$

Welton & Clarke (1980) voerden daarnaast nog experimenten uit om de lengtegroei van **G. pulex** bij verschillende temperaturen te vinden.



Figuur 37. De relatie tussen lengtegroei en de tijd bij vier temperaturen: (a) 5°C., (b) 10°C., (c) 15°C., (d) 20°C. De stippellijn geeft de 95% betrouwbaarheidslimiet voor de getekende lijn aan (Welton & Clarke 1980).

Welton (1979) en Nilsson (1979) vinden een bepaalde temperatuursom die nodig is voor de ontwikkeling van eieren van **G. pulex**, dus hoe hoger de temperatuur van het water, hoe sneller de ontwikkeling van de eieren gaat (370 °C.: Welton 1979; 336 °C.: Nilsson 1979).
Juvenielen van **G. pulex** zijn in het algemeen beter bestand tegen de effekten van organische vervuiling. Dit zou een reden kunnen zijn waarom de meeste juvenielen pas adult worden in de winter of vlak daarna, een soort natuurlijke bescherming tegen de effekten van organische belasting, die in de zomer het sterkst zijn (Hobrough 1973).

II.9.3.5 Gedrag

Drie soorten gedrag kunnen worden waargenomen:
- stroomopwaartse migratie (aktief)
- stroomafwaartse migratie (aktief)
- "drift" (passief stroomafwaarts)

(Elliott 1969, Hultin 1971, Iversen & Jessen 1977, Hughes 1970, Meijering 1972a).
Vaak wordt geen onderscheid gemaakt tussen passief en aktief stroomafwaarts bewegen en worden deze, m.i. principieel verschillende dingen, samen "drift" genoemd.
Elliott (1971) vindt dat in de winter 30% van de "drift" wordt gecompenseerd door stroomopwaartse bewegingen. In de zomer is dit maar 7-10%. Een verwaarloosbaar klein deel van **G. pulex** bleek door beschadiging deel te nemen de "drift" (Meijering 1972a). De afstand die **G. pulex** "driftend" af kan leggen in 24 uur wordt door Waters (1965) als 38 meter berekend. McLay (1970) berekende uit deze gegevens een gemiddelde "drift"-afstand per 24 uur van 28.5 meter. Elliott (1971b) berekent deze afstand als 1,01 meter bij een stroomsnelheid van 10 cm/s. en 5.66 meter bij 60 cm/s. Bij stroomsnelheden van 12 tot 45 cm/s varieert de in "drift" afgelegde afstanden van 3-5 meter in 24 uur (Elliott 1971a). Als de bodem bedekt is met een stabiel substraat bleken zowel de in "drift" afgelegde afstand als de aantallen "driftende" individuen kleiner te zijn dan in situaties waar dit niet het geval was, en had verhoging van de stroomsnelheid geen invloed op het aantal dieren in de "drift" (Meijering 1972a). Stroomopwaarts kan **G. pulex** 4 meter in 24 uur migreren (Elliott 1971a). Macan & Mackereth (1957) vinden in tegenstelling tot voorgenoemde auteurs geen enkele correlatie tussen de stroomsnelheden en de stroomop- of stroomafwaartse bewegingen.
"Drift" werd duidelijk geintensiveerd door temperaturen in de buurt van het vriespunt (Meijering 1972a). In het algemeen bleken mannetjes van **G. pulex** sneller stroomopwaarts te migreren dan vrouwtjes en ook paren in precopula bleken deel te nemen aan de stroomopwaartse migratie (Meijering 1972a)

II.9.3.6 Voedsel

Gammarus pulex is hoofdzakelijk een detritus-eter. Hij speelt een belangrijke rol in de aquatische voedselketen (Pinkster & Platvoet 1986, Clegg 1952, Wesenberg-Lund 1939). Zijn voedsel bestaat hoofdzakelijk uit allochtoon blad (Haempel 1908, Steusloff 1943, Hynes 1954, Hynes 1963, Minckley 1963, Minshall 1967). **G. pulex** vertoont een duidelijke voorkeur voor snel verterende bladeren zoals els (**Alnus**), iep (**Ulmus**), es (**Fraxinus**) en esdoorn (**Acer**) (Malicky 1985).
Er is ook waargenomen dat **G. pulex** zich voedt met de op dode

bladeren bevindende schimmels, bakterien en algen (Hynes & Williams 1965, Kaushik & Hynes 1971, Bärlocher & Kendrick 1973a+b, Nilsson 1974, Brehm & Meijering 1982a). Willoughby & Sutcliffe (1976) hebben experimenteel bepaald voor welke voedselbron G. **pulex** voorkeur heeft.

Tabel 6. Overleving en vervellingsintervallen bij **Gammarus pulex**, gevoed op een reeks van voedselbronnen. n = aantal vervellingen, mi = gemiddeld interval tussen twee vervellingen (Willoughby & Sutcliffe 1976).

Food	Proportion of animals surviving			*n*	*mi*
	21 days	42 days	70 days		
Decaying elm and oak leaves	6/6	5/5	5/5	18	14·6±1·86
Undecayed oak leaves	6/6	5/5	5/5	15	15·4±1·85
Green grass (*Molinia*)	6/7	4/5	3/4	9	17·4±2·24
Tricladium fungus	10/10	not continued		6	17·5±2·95
Clavariopsis fungus	8/8	7/8	4/6	12	18·4±3·65
Zygogonium alga	5/6	2/5	0/5	2	21·0±12·71
Brown grass (*Molinia*)	5/5	5/5	1/5	6	28·5±12·95
Nardia liverwort	5/5	0/5	—	0	—
No food provided	10/16	0/16 (33 days)	—	0	—

Er zijn nog vele andere onderzoeken gedaan en opmerkingen gemaakt over het voedsel van G. **pulex** (tabel 7).

Tabel 7. Verschillende voedselbronnen van **Gammarus pulex**

Voedsel	Auteur(s)
Ranunculus spec.	Welton 1979
Callitriche spec.	"
Achanthes lancelota	Moore 1975
A. minutissima	"
Cymbella affinis	"
C. ventricosa	"
C. ventricosa var. minula	"
Meridion ciculare	"
Gomphonema olivaceum	"
G. subclavatum	"
Navicula vulpina	"
Nitzschia subtilis var. paleacea	"
Oscillatoria angustissima	"
Nitella flexilis	Willoughby 1983
Ulmus carpinifolia	Willoughny & Earnshaw 1982
Orthoclaniidae	Clegg 1952
Simulium	"
Gammarus spec.	Pinkster & Platvoet 1986

G. pulex is in de aquatische voedselketen eveneens van belang als prooi voor andere organismen (Macan & Mackereth 1957).

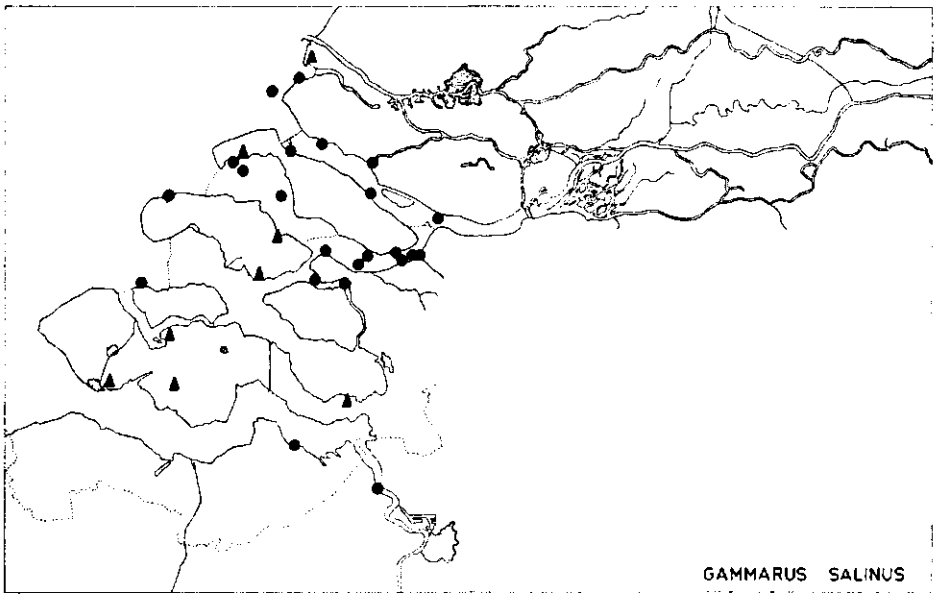
Tabel 8. Predatoren van **Gammarus pulex**

Predator	Auteur
Perla bipunctuata (haft)	Macan & Mackereth 1957
Perlodes microcephala (haft)	"
Isoperla grammatica (haft)	"
Salmo trutta (zeeforel)	"
Phoxinus anguita (Elrits)	"
Nemacheilus barbulata (Bermpje)	"
Anguila anguila (Paling)	Hartley 1948
Rutilis rutilis (Blankvoorn)	"
Leuciscus leuciscus (Serpeling)	"
Gobio gobio (Riviergrondel)	"
Anthya fuligula (Kuifeend)	"
Esox lucius (Snoek)	Frost 1954
Cottus gobio (Rivierdonderpad)	Smyly 1957

II.9.4 Gammarus salinus Spooner 1947

II.9.4.1 Verspreiding

Gammarus salinus is in zijn verspreidingsgebied beperkt tot de brakke wateren langs de kust van West-Europa. Hij komt voor op de Britse eilanden, België, Nederland, de estuariën van de Noord-Duitse rivieren, Denemarken, de Zweedse westkust en de Baltische zee (Den Hartog 1964, Lincoln 1979, Spooner 1947). In Nederland komt **G. salinus** voor in de wateren van het Delta-gebied en in gebieden langs de kust met zoetwaterinvloed (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 38. De verspreiding van **Gammarus salinus** in het Delta-gebied (● = buitendijks, ▲ =binnendijks) (Den Hartog 1964).

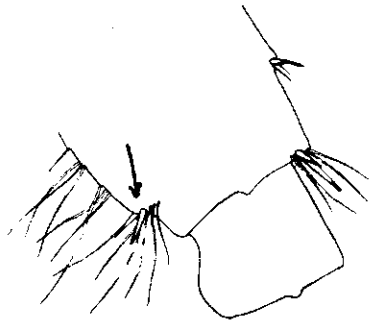
II.9.4.2 Morfologie

Gammarus salinus is een grote soort (mannetjes tot 22 mm, vrouwtjes tot 17 mm). De ogen zijn langgerekt, iets meer dan twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen (Pinkster & Platvoet 1986). De soort is vroeger vaak verward met **Gammarus zaddachi**, kweekproeven hebben echter aangetoond dat het om verschillende soorten gaat en niet om ondersoorten (Lincoln 1947). Vooral juveniele exemplaren van **G. zaddachi** lijken sterk op adulten van **G. salinus**, omdat bij de juvenielen van **G. zaddachi** de zeer

karakteristieke beharing op de basis van de pereiopoden nog ontbreekt.



Figuur 39. Morfologie van de zevende pereiopode van **Gammarus salinus**, let op de beharing op de basis (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 40. Morfologie van de zevende pereiopode van **Gammarus zaddachi**, let op de beharing op de basis (Pinkster & Platvoet 1986).

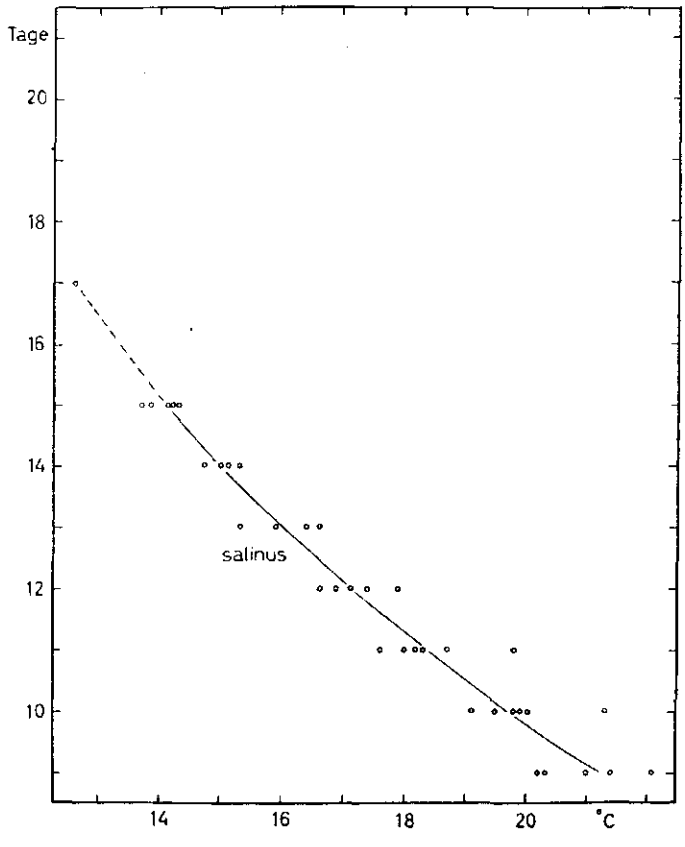
II.9.4.3 Ecologie

Gammarus salinus komt voor in het zoutere gedeelte van het mesohalien en minder zoute gedeelte van het polyhalien (Den Hartog 1964). De optimale zoutconcentratie voor **G. salinus** wordt door Kinne (1960) bepaald als 10 pro mille S. Als de doorstroming van rivieren laag is en dus de zoutconcentratie in het oorspronkelijke habitat onder invloed van zeewater stijgt, zal **G. salinus** stroomopwaarts migreren. Als de doorstroming hoog is migreert **G. salinus** zeewaarts (Den Hartog 1964). **G. salinus** wordt ook wel samen gevonden met

Gammarus locusta (hogere zoutconcentraties) of **Gammarus zaddachi** (lagere zoutconcentraties), maar dat komt maar zelden voor omdat deze soorten een migratiepatroon vertonen dat samenhangt met de levenscyclus en daarnaast heeft interspecifieke concurrentie nog invloed (Den Hartog 1964). Caspers (1959) vond **G. salinus** zowel in het polyhaliene als in het zoete deel van het estuarium van de Elbe (West-Duitsland). Stock & De Vos (1960) vonden **G. salinus** in brak en zoet water van de Eems (West-Duitsland). In Engeland vond Spooner (1947) **G. salinus** tussen zoutconcentraties van 3 en 17 pro mille S, terwijl in de Baltische Zee **G. salinus** wordt gevonden bij 2.5 pro mille S (Segerstrale 1950). In Nederland wordt de soort gevonden bij veel hogere zoutconcentraties. Dit kan verklaard worden door de sterk fluctuerende zoutconcentraties in Nederland (de laagste zoutlimiet voor **G. salinus** wordt makkelijk overschreden) (Den Hartog 1964).
Als de zoutconcentratie van het water plotseling hoger wordt (om wat voor reden dan ook), heeft dit geen invloed op de zuurstofopname van **G. salinus**. Als de zoutconcentratie plotseling daalt gaat **G. salinus** duidelijk meer zuurstof opnemen (Bulnheim 1984). De organismen passen zich in 20 à 30 uur aan de nieuwe situatie aan.
G. salinus leeft hoofdzakelijk in het hoofdkanaal van een stroom tot een diepte van 15 meter. **G. salinus** wordt in grote dichtheden gevonden tussen populaties van **Cordylophora caspia** (sessiele poliep) op boeien. Ook Caspers (1959) vond de grootste populaties van **G. salinus** tussen populaties van sessiele dieren op boeien.
G. salinus komt alleen op de kust voor als **G. zaddachi** daar verdreven is door te hoge zoutconcentraties (Den Hartog 1964).
Populaties van **G. salinus** blijken grote hoeveelheden cadmium op te slaan. Het 'normale' cadmiumgehalte van **G. salinus** is 0.01 ppm. Als de soort voorkomt in de buurt van een cadmium-bron, kan deze concentratie oplopen tot 1.1 ppm. De concentratie neemt af naarmate **G. salinus** zich verder van de bron bevindt (Zauke 1982). Zauke (1982) deed geen onderzoek naar de effecten van cadmium op **G. salinus**, hij heeft alleen bepaald hoe groot de concentraties in de organismen was.

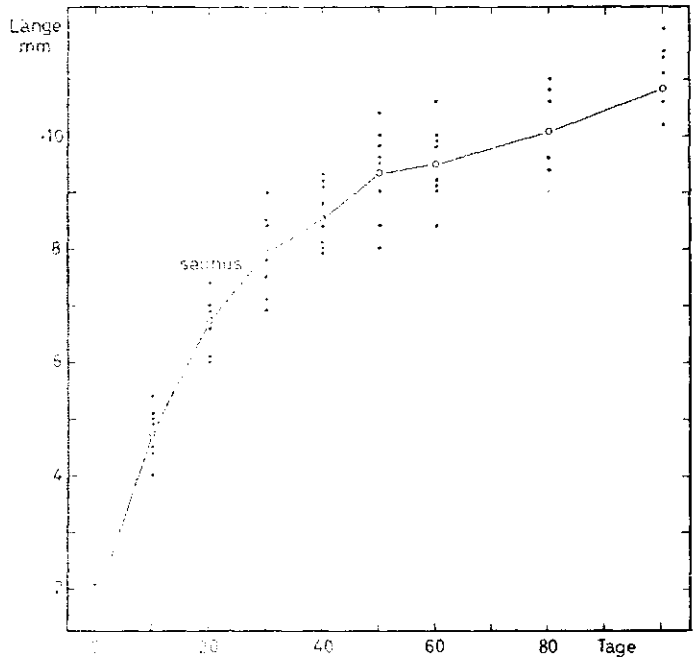
II.9.4.4 Levenscyclus

De levenscyclus van **G. salinus** is voorzover bekend niet zeer uitgebreid onderzocht.
De reproductieperiode van **G. salinus** duurt van maart tot november en kan dus vrij lang genoemd worden (Den Hartog 1964). De ontwikkeling van ei tot juveniel in de broedbuidel is voor **G. salinus** bij verschillende temperaturen onderzocht.



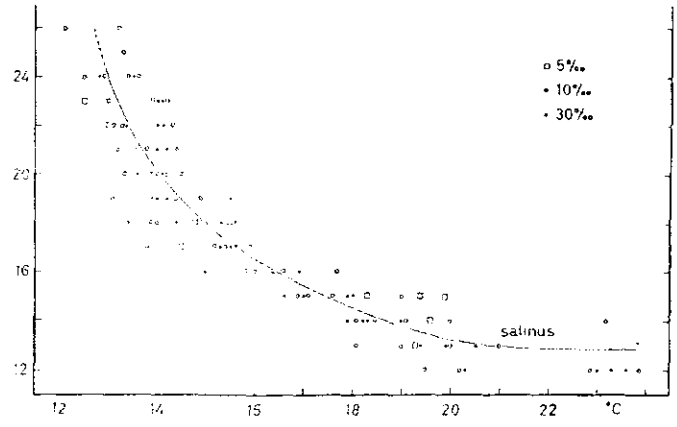
Figuur 41. De ontwikkelingsduur van bevruchte eieren bij verschillende temperaturen (zoutconcentratie is 10 pro mille S (Kinne 1960).

Bij een temperatuur van 19-20°C (zomersituatie) en een zoutconcentratie van 10 pro mille S worden vrouwtjes van G. **salinus** sexueel rijp na 20 tot 30 dagen (totale lengte 7 - 8 mm). De mannetjes worden tot enkele weken later geslachtsrijp (Kinne 1960).



Figuur 42. Lengtegroei van vrouwelijke **Gammarus salinus** na de geboorte uit de broedbuidel (temperatuur: 19°C, zoutconcentratie: 10 pro mille S (Kinne 1960).

De vervellingsfrequentie van **G. salinus** blijkt te variëren met de temperatuur terwijl de zoutconcentratie hierop geen invloed bleek te hebben. In het algemeen zijn de vervellingsfrequenties bij mannetjes korter dan bij de vrouwtjes. Na 4 vervellingen werden de vervellingsintervallen bij vrouwelijke exemplaren steeds langer.

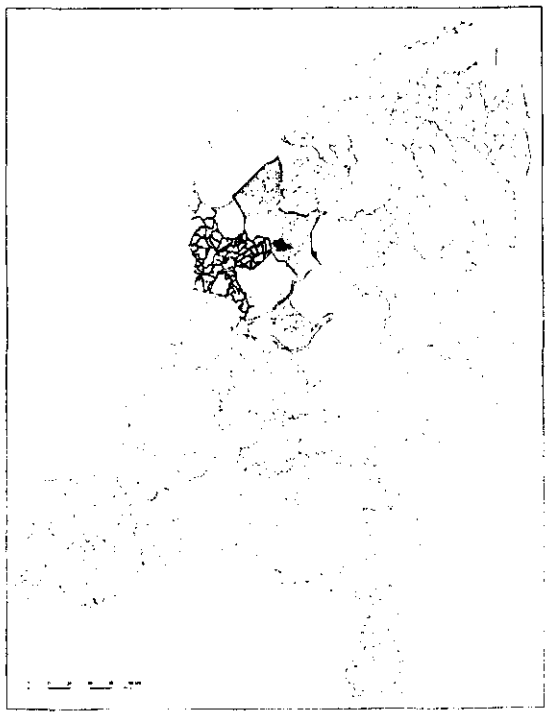


Figuur 43. Vervellingsfrequentie van geslachtsrijpe vrouwtjes als functie van de temperatuur en bij verschillende zoutconcentraties (Kinne 1960).

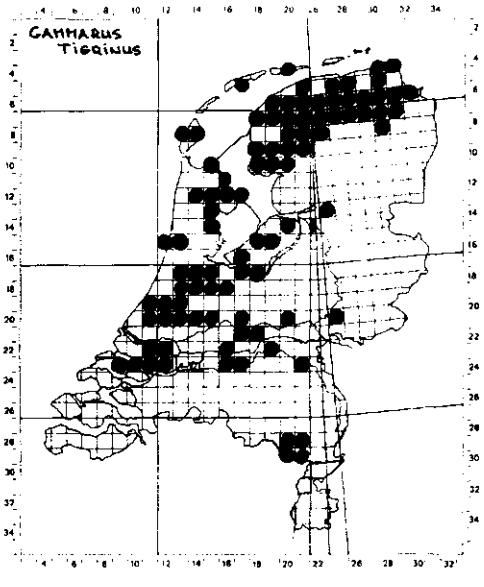
II.9.5 Gammarus tigrinus Sexton 1939

II.9.5.1 Verspreiding

Gammarus tigrinus is een uit Noord-Amerika afkomstige soort, die in de jaren dertig ineens massaal in Groot-Brittannië bleek voor te komen, waarschijnlijk aangevoerd in ballasttanks van oceaanschepen (Hynes 1955). De soort is daarna uitgezet in West-Duitsland om te bestuderen hoe de verspreiding van **G. tigrinus** in zijn werk gaat. Dat bleek enorme gevolgen te hebben doordat door de voortschrijdende vervuiling geen concurrentie door andere Gammarussoorten meer plaatsvond. In enkele jaren breidde de soort zich explosief uit met als gevolg dat er al na een aantal jaren klachten kwamen van vissers in West-Duitsland dat hun vistuig werd aangevreten door enorme horden 'garnalen' (Schmitz 1960). Waarschijnlijk is de soort via de Duitse rivieren in Nederland terechtgekomen (Chambers 1977, Pinkster & Platvoet 1986). Nijssen & Stock (1966) geven echter nog een andere (veel onwaarschijnlijker) mogelijkheid. In 1960 zijn na een aantal experimenten enkele tientallen exemplaren van **G. tigrinus** 'weggegooid' in het IJsselmeer (Fig. 44). De soort heeft zich daarna snel verspreid over grote delen van Nederland en is op dit moment in het westen en noorden van ons land de meest algemeen voorkomende soort (Pinkster & Platvoet 1986, Schmitz 1960, Dieleman & Pinkster 1977, Pinkster, Dieleman & Platvoet 1980, Dennert, Dennert & Stock 1968, Lourens 1972, Nijssen & Stock 1966, Gras 1971, Pinkster & Platvoet 1983, Pinkster & Stock 1967, Pinkster, Smit & Brandse-de Jong 1977, Chambers 1973, Chambers 1977).



Figuur 44. De verspreiding van **Gammarus tigrinus** in 1965 (de pijl geeft aan waar in 1960 enkele exemplaren van **G. tigrinus** zijn uitgezet) (Nijssen & Stock 1966).



Figuur 45. De verspreiding van **Gammarus tigrinus** in 1987 (Hautus & Pinkster 1987, Higler 1988).

II.9.5.2 Morfologie

Vroeger werd **Gammarus tigrinus** vaak verward met **Gammarus fasciatus** (Chambers 1977). Van **G. fasciatus** bleken echter twee vormen te bestaan: één levend in brakwater en één levend in zoetwater.
Bousfield (1958) noemde de brakwatersoort **G. fasciatus** en de zoetwatersoort **G. tigrinus.**
Gammarus tigrinus is een kleine soort (mannetjes tot 12 mm). De ogen zijn langgerekt, ongeveer twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen. De pereiopoden vertonen een dichte beharing met gekrulde setae. De soort heeft zijn naam te danken aan donkere vertikale banden op de zijkanten van het pereion, metasoom en soms het urosoom (getijgerd). De eieren van **G. tigrinus** zijn groen gekleurd (Pinkster & Platvoet 1986).

II.9.5.3 Ecologie

Gammarus tigrinus wordt in ons land vooral in oligohaliene wateren aangetroffen (Nijssen & Stock 1966, Pinkster & Platvoet 1986). Hij is in staat te leven in verontreinigde tot zeer verontreinigde wateren, wat zijn succes in veel wateren in Nederland mede verklaart (Pinkster & Platvoet 1986, Schmitz 1960). De soort blijkt in wateren waar hij samen gevonden wordt met de inheemse soorten (**G. pulex, G. zaddachi** of **G. duebeni**) de concurrentie zeer goed aan te kunnen. Pinkster, Smit & Brandse-de Jong (1977), Pinkster & Platvoet (1986), Chambers (1977), Hynes (1955), Teichmann (1982) geven daarvoor drie redenen:

- de reproduktiecyclus heeft een rustperiode in de wintermaanden en reproductie vindt dus in de warme zomermaanden plaats, de groei gaat sneller dan die van **G. zaddachi** en **G. duebeni** die alleen reproduceren in de koude wintermaanden,
- de incubatietijd van **G. tigrinus** is veel korter dan die van de inheemse soorten (**G. tigrinus** 16 generaties per jaar, inheemse soorten 4-6 keer per jaar,
- het duurt bij **G. tigrinus** maar kort voordat sexuele rijpheid bereikt wordt, dan bij de inheemse Gammarussoorten.

De lokale soorten kunnen de competitie alleen aan:

- **G. pulex**: In zoet stromend water,
- **G. zaddachi**: In wateren met een zeer hoog zoutgehalte,
- **G. duebeni**: In extreem variabele habitats

(Pinkster & Platvoet 1986, Pinkster, Smit & Brandse-de Jong 1977).
Gammarus tigrinus is niet goed bestand tegen extreem, lange en koude winters. Dit bleek na de strenge winter van 1978/1979. **G. tigrinus** was toen op veel plaatsen verdwenen, ten voordele van de inheemse soorten, die een korte opbloei meemaakten (Pinkster & Platvoet 1986, Dieleman & Pinkster

1980).

II.9.5.4 Levenscyclus

In de winter (november tot februari) vindt geen voortplanting plaats. In maart worden de eerste ei-dragende vrouwtjes waargenomen (Hynes 1955). In de rustperiode zijn de mannetjes en de vrouwtjes te herkennen aan de afwezigheid van gekrulde haren op de pereiopoden (Hynes 1955, Chambers 1977). De eerste juvenielen verschijnen begin mei en deze zijn midden juni volwassen (Hynes 1955, Chambers 1977). De generatie die heeft overwinterd gaat eind mei dood, wat tot gevolg heeft dat de gemiddelde lengte van de populatie daalt (Hynes 1955). De nieuwe generatie broedt tot augustus/september, afhankelijk van het tijdstip van geboorte. Door extreem hoge watertemperaturen is het mogelijk dat nog een generatie uit deze adulten ontstaat die overwintert als juveniel (Hynes 1955).
Lage watertemperaturen kunnen de levenscyclus van **G. tigrinus** vertragen. De minimale temperatuur die **G. tigrinus** kan weerstaan blijkt 20°C te zijn (Hynes 1955).
Een populatie van **G. tigrinus** heeft zijn kleinste dichtheid kort na het verschijnen van de eerste jongen in mei. De populatie groeit hierna snel en in juli wordt de grootste dichtheid bereikt. De populatie blijft dan tot november ongeveer even groot (Chambers 1977). De turnovertijd van een populatie van **G. tigrinus** wordt door Chambers (1977) berekend als 1/3 jaar.
De gemiddelde lengte van individuen uit een populatie vertoont twee pieken, in mei en in september (Clemens 1950, Chambers 1977, Hynes 1955). Hiermee samenhangend vertoont het gemiddeld aantal eieren per vrouwtje eveneens twee pieken (mei en september) (Hynes 1955, Chambers 1977). Hieruit kan weer afgeleid worden dat het aantal eieren per vrouwtje per grootteklasse gecorreleerd moet zijn. Dat blijkt ook uit laboratoriumexperimenten van Chambers (1977), al nam hij wel grote spreiding in zijn resultaten waar.

Tabel 9. Het aantal eieren per vrouwtje van **Gammarus tigrinus** per grootteklasse (Chambers 1977).

Grootteklasse (mm)	Aantal eieren
4-5	1-9
5-6	1-17
6-7	4-28
7-8	6-42
8-9	27-57
>9	26-73

Hynes (1955) vond een maximum aantal eieren bij **G. tigrinus** van 86.

In tegenstelling tot andere Gammarus-soorten vertoont het aantal eieren per vrouwtje per grootteklasse geen afname gedurende het seizoen (Hynes 1955). De incubatietijd van eieren van G. **tigrinus** is negatief gecorreleerd met de watertemperatuur (niet lineair) (Chambers 1977, Clemens 1950, Vlasblom 1969, Hynes 1955).

Tabel 10. De incubatietijd van eieren van **G. tigrinus** bij verschillende temperaturen (Chambers 1977).

temperatuur (°C)	incubatietijd (dagen)
6.1	22.0
13.0	15.3
15.5	14.0
19.0	9.6
21.0	9.1
21.6	8.0

Hynes (1955) vindt bij 16°C een incubatietijd van 16 dagen. De groeisnelheid van **G. tigrinus** wordt door Chambers (1977) in de volgende vergelijking uitgedrukt:

$$A = 0.035 + (-0.0056\ S) + (0.00074\ T)$$

waarin: A = dagelijkse toename in lengte (mm)
S = lengte van het organisme (mm)
T = temperatuur (°C.)

Tabel 11. De tijd die juveniele vrouwtjes van **G. tigrinus** nodig hebben om volwassen te worden bij verschillende temperaturen (Chambers 1977).

temperatuur (°C.)	tijd (dagen)
12	35
14	33
16	31
18	30
20	29

Hynes (1955) vond dat bij een temperatuur van 2°C individuen van **G. tigrinus** na 8 maanden nog niet volwassen waren, al hadden ze al wel de lengte (4-5 mm) daarvoor bereikt. De levenslengte van een vrouwtje van **G. tigrinus** werd eveneens door Chambers (1977) bepaald en bleek negatief gecorreleerd te zijn met de temperatuur van het water.

Tabel 12. De levenslengte van een vrouwtje van **G. tigrinus** bij verschillende watertemperaturen (Chambers 1977).

temperatuur (°C.)	levenslengte (dagen)
14	64
16	60
18	56
20	53

Een vrouwtje van **G. tigrinus** is dus in staat drie broedsels te produceren in haar leven (Chambers 1977).

Er is geen literatuur met betrekking tot het gedrag van **G. tigrinus** gevonden.

II.9.5.5 Voedsel

Over het voedsel van **G. tigrinus** is geen literatuur gevonden, wel vond Clemens (1950) dat **G. tigrinus** in grote hoeveelheden werd gegeten door:

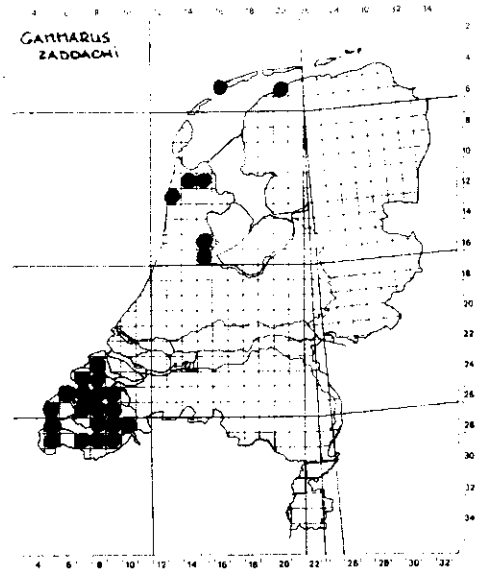
- **Gasterosteus aculeatus**
- nymphen van **Ischnura elegans.**

Deze dieren blijken voorkeur te hebben voor de juvenielen van **G. tigrinus.**

II.9.6 Gammarus zaddachi Sexton 1912

II.9.6.1 Verspreiding

Het verspreidingsgebied van **Gammarus zaddachi** is niet precies bekend. Deze soort komt voor langs de kusten van het noordelijk deel van de Atlantische Oceaan, met voorkeur voor estuaria. De zuidelijkste grens van het verspreidingsgebied is waarschijnlijk het estuarium van de Loire (Frankrijk), terwijl de noordelijkste vindplaats de monding van de rivier Dvina (Sovjet-Unie) is (Pinkster & Platvoet 1986, Den Hartog 1964, Spooner 1947, Segerstrale 1947).
In Nederland wordt G. **zaddachi** gevonden in het Deltagebied (binnen- en buitendijks), het Noordzeekanaal en de achterdijkse wateren met een licht verhoog zoutgehalte in de provincies Noord- en Zuid-Holland, Friesland en Groningen (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 46. De verspreiding van **Gammarus zaddachi** in Nederland (Hautus & Pinkster 1987, Higler 1988).

II.9.6.2 Morfologie

Gammarus zaddachi is een grote soort (mannetjes tot 22 mm, vrouwtjes tot 15 mm). De ogen zijn langgerekt, meer dan twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenkant van de kop gelegen. De eerst antenne is dicht behaard met rechte setae. **G. zaddachi** heeft een vertikale tekening op de segmenten van pereion en metasoom die lijkt op de 'tijgering' van **G. tigrinus**. Vroeger is de soort vaak verward met **G. salinus** (paragraaf II.9.4.2) (Pinkster & Platvoet 1986).

II.9.6.3 Ecologie

Gammarus zaddachi komt voor in het sublittoraal van het mesohalien, het oligohalien en het infrahalien van estuaria. Het is niet ongewoon dat **G. zaddachi** gevonden wordt in brakke binnendijkse wateren. In de zoutere delen van het mesohalien wordt **G. zaddachi** weggeconcurreerd door **G. salinus**.
G. zaddachi bewoont vooral het gebied juist beneden het laagwaterpeil en komt zelden voor in diepere wateren op de bodem, waar **G. salinus** het dominantst is (Den Hartog 1964). In het oligo- en infrahalien van de estuaria komt **G. zaddachi** voor in de bovenste strook van het sublittoraal, maar hij is ook aanwezig in rivierbeddingen, waar hij wordt blootgesteld aan hoge stroomsnelheden (Den Hartog 1964). In de rivierbeddingen bevindt **G. zaddachi** zich vooral tussen opeenhopingen van dood plantenmateriaal, tussen dichte begroeiïng van **Cordylophora caspia** (poliep) op beschoeiïngen en boeien, onder of tussen stenen en hij begraaft zich ook wel in zandige bodems (Den Hartog 1964).
Schellenberg (1937), Schellenberg (1942), Caspers (1959) en Kothé (1961) vonden **G. zaddachi** in de Elbe (West-Duitsland) van het alfa-mesohalien tot in het infrahalien. De soort bewoont daar vooral de delen van de rivier met de laagste stroomsnelheden en wordt zelden op of bij boeien gevonden. In de Eems (West-Duitsland) werd **G. zaddachi** alleen gevonden in het oligohalien (Stock & De Vos 1960). Spooner (1957) vond **G. zaddachi** alleen in de uiteinden van estuaria tot aan de grens van de getijde-invloed. In de Weser (West-Duitsland) komt de soort stroomopwaarts voor tot het punt waar alleen invloed van de rivier nog merkbaar is (Den Hartog 1963a).
Spooner (1947) vond een optimale zoutconcentratie voor **G. zaddachi** van 1 pro mille S. De maximale zoutconcentratie wordt door opgegeven als zijnde 14 pro mille S. Goodhart (1941) vond **G. zaddachi** tussen de isohalienen van 0.6 en 15.8 pro mille S. Segerstrale (1947, 1950, 1951) vond als laagste limiet voor het zoutgehalte van **G. zaddachi** 2 pro mille S, maar vond de soort nooit in zoet water. Dit is in tegenstelling met Hynes, Macan & Williams (1960) die **G. zaddachi** in Groot-Brittannië wel in zoet water aantroffen, maar tevens rapporteerden dat hij zich daar niet voortplant.
G. zaddachi wordt in Nederland regelmatig samen gevonden met

G. duebeni. Ze bewonen echter verschillende biotopen en concurrentie tussen deze twee soorten vindt dan ook niet plaats (Den Hartog 1964, Garms 1961).
De cadmiumopslag in populaties van **G. zaddachi** is gelijkwaardig aan die van **G. salinus** (paragraaf 9.4.3, Zauke 1982). Dit geldt eveneens voor het zuurstofverbruik bij plotselinge zoutconcentratie-veranderingen (paragraaf 9.4.3, Bulnheim 1982).
In water met een zeer lage zuurstofspanning (< 0.5 mg/l 02) stijgt de LT50 volgens de reeks **G. locusta, G. oceanicus, G. salinus, G. zaddachi, G. duebeni** (Bulnheim 1984). Von Oertzen (1973) toonde deze reeks eveneens aan voor de warmteresistentie en Hoppenheit (1969) voor radioakteive straling. **G. zaddachi** heeft dus in het algemeen betere overlevingskansen in zones met snel fluctuerende zoutconcentraties, zuurstofspanningen en temperaturen dan de zoutwatersoorten **G. locusta, G. oceanicus** en **G. salinus** (Bulheim 1984). Het gemiddelde zuurstofverbruik van **G. zaddachi** in mg/l/uur bij 10^{o}C is 0.15. De zoutconcentratie en de watertemperatuur blijken invloed te hebben op het zuurstofverbruik van **G. zaddachi** (Suomalainen 1958).

Tabel 13. Het zuurstofverbruik van **Gammarus zaddachi** bij verschillende zoutconcentraties (Suomalainen 1958).

zoutconcentratie (pro mille S.)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
0.1	0.10
0.4	0.18
0.7	0.14
1.0	0.13
2.0	0.14

Tabel 14. Het zuurstofverbruik van **G. zaddachi** bij verschillende watertemperaturen (Suomalainen 1958).

watertemperatuur (^{o}C.)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
2	0.08
5	0.12
10	0.15
15	0.18
18	0.21
20	0.24
22	0.17
23	-
26	dood

Turoboyski & Styczynska-Jurewicz (1985) vonden dat de olieverwijderende detergent Pa-Ta in concentraties > 1000 ppm een sterk toxisch effekt had op **G. zaddachi**. De dieren waren bij dezè concentraties binnen drie dagen dood.

II.9.6.4 Levenscyclus

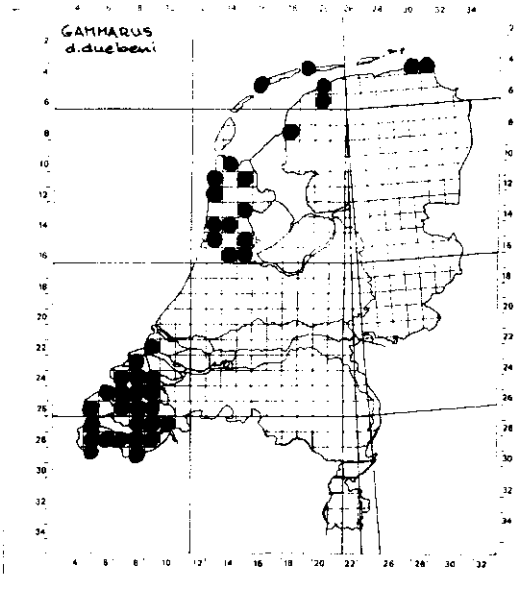
Segerstrale (1950) vond dat **G. zaddachi** zich het hele jaar door reproduceerde. Dit is in overeenstemming met waarnemingen van Den Hartog (1964), Dennert et al. (1969) en Dennert & Van Maren (1974).
G. zaddachi blijkt een sterk met de levenscyclus samenhangend migratiepatroon te vertonen. In de lente en de herfst migreren juvenielen stroomopwaarts om op te groeien, waarna ze als adult weer terugmigreren om zich te kunnen voortplanten (Pinkster & Platvoet 1986, Dennert et al. 1969). Deze stroomopwaartse migraties bleken eveneens afhankelijk van de populatiedichtheid (Dennert & Van Maren 1974). De waarden die gevonden worden voor groeisnelheid, vervellingsfrequentie, aantal eieren en incubatietijd stemmen overeen met de waarden gevonden voor **G. salinus** (paragraaf 9.4.4) door Kinne (1960) (Kinne 1961).

II.9.7 Gammarus duebeni Liljeborg 1852

Gammarus duebeni wordt in Europa vertegenwoordigd door twee ondersoorten: - **Gammarus duebeni duebeni**,
- **Gammarus duebeni celticus**.
Omdat in Nederland slechts **G. d. duebeni** voorkomt wordt de soort in deze paragraaf **Gammarus duebeni** genoemd.

II.9.7.1 Verspreiding

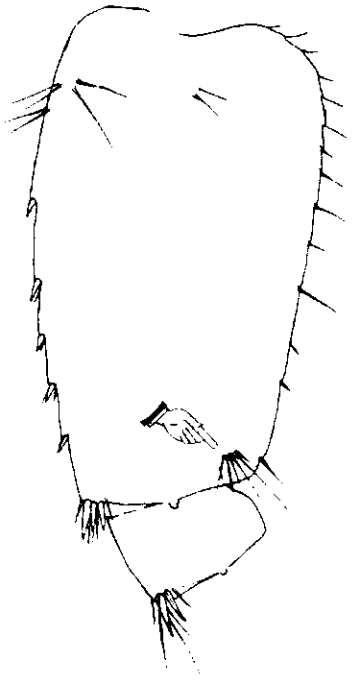
Gammarus duebeni is een algemene soort in de brakke wateren van de kustgebieden van Noordwest-Europa. **G. duebeni** bereikt zijn noordelijke verspreidingsgrens in Noord-Siberië, IJsland. Groenland en Oost-Canada. De zuidelijke verspreidingsgrens van **G. duebeni** ligt bij Engeland en Bretagne (Frankrijk) (Den Hartog 1964).
In Nederland wordt de soort aangetroffen in binnendijkse wateren waar ten gevolge van kwel of lekkage enorme fluctuaties in het zoutgehalte optreden. Verder wordt hij gevonden in het bovenste deel van de littorale zone van het IJsselmeer en andere grote brakke wateren (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 47. De verspreiding van **Gammarus duebeni** in Nederland (Hautus & Pinkster 1987, Higler 1988).

II.9.7.2 Morfologie

Gammarus duebeni is een grote soort (mannetjes tot 22 mm, vrouwtjes tot 16 mm). De ogen zijn niervormig tot langgerekt, maximaal twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen. De basis van de zevende pereiopode is veel breder dan de rest van de poot (= posterodistale lob)(Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 48. De posterodistale lob aan de basis van de zevende pereiopode van **Gammarus duebeni** (Pinkster & Platvoet 1986).

De derde uropode is zeer dicht bezet met geveerde setae.

II.9.7.3 Ecologie

Gammarus duebeni vertoont duidelijk voorkeur voor een brak milieu, maar wordt daar de laatste jaren niet vaak meer aangetroffen doordat hij in vergelijking mat andere gammariden een lage voortplantingssnelheid heeft. Dit heeft tot gevolg dat **G. duebeni** door **G. zaddachi, G. tigrinus** en **G. pulex** uit zijn habitat verdrongen wordt naar extreme situaties. De omstandigheden kunnen daar zeer extreem zijn

als gevolg van verzoeting (regen), verdamping, springvloeden en temperatuurschommelingen (Pinkster & Platvoet 1986). **Gammarus duebeni** is algemeen in het getijdegebied van het oligo- en het mesohalien. Gedurende droge perioden is **G. duebeni** in staat zijn verspreidingsgebied stroomopwaarts uit te breiden, als daarna echter de doorstroming van rivieren weer groter wordt, verliest de soort snel weer terrein (Den Hartog 1964). In estuariën is **G. duebeni** de dominante soort van het eulittoraal, de grootste aantallen worden gevonden in de bovenste strook van dit gebied (Den Hartog 1964). **G. duebeni** verschuilt zich tussen stenen en andere voorwerpen. Hij komt slechts zelden voor tussen grote algenpopulaties. Gedurende een jaar verplaatst **G. duebeni** zich: In de zomer komt de soort in de grootste aantallen voor in de bovenste strook van het eulittoraal (samen met **Orchestia cavimana** (oligohalien) en **Orchestia gammarella** (mesohalien). In de winter wordt de soort het vaakst gevonden in het midelste eulittoraal (Den Hartog 1964). Spooner (1947) en Den Hartog (1964) plaatsen **G. duebeni** niet in de reeks **G. locusta - G. zaddachi - G. pulex**, die typisch is voor het sublittoraal. Het eulittoraal heeft volgens hen een andere reeks **Marinogammarus marinus - Gammarus duebeni**. Soms wordt **G. duebeni** gevonden in supralittorale poelen, met uiterst extreem schommelende zoutgehalten, samen met de isopode **Idotea chelipes** (Den Hartog 1964).
In het sublittoraal wordt de plaats van **G. duebeni** overgenomen door **G. zaddachi**. Zoals eerder beschreven is **G. duebeni** niet in staat te concurreren met **G. zaddachi** door zijn veel lagere reproductiesnelheid (Kinne 1954)
In het overgangsgebied tussen meso- en polyhalien van het eulittoraal wordt **G. duebeni** samen gevonden met **Marinogammarus marinus**. Deze twee soorten bewonen echter verschillende biotopen en komen niet gemengd voor (**M. marinus** komt meer in de golfslagzone voor)(Den Hartog 1964).
In de binnendijkse gebieden in Nederland wordt **G. duebeni** slechts een enkele keer samen gevonden met **G. pulex**, echter nooit in volledig zoet water.
G. duebeni is een enkele maal gevonden in drinkpoelen voor vee met zeer lage zoutkoncentraties (0.4 - 2.7 pro mille Cl), maar dan alleen als deze poelen niet regelmatig droogvallen (Den Hartog 1963c). De hoogste zoutkoncentratie waarin **G. duebeni** werd gevonden is 18.25 pro mille Cl (Den Hartog 1964). In grotere binnendijkse brakke wateren wordt **G. duebeni** vaak samen aangetroffen met **G. zaddachi**, vooral in gebieden met een vegetatie van: **Potamogeton pectinatus**, **Ruppia spiralis** en **Chaetomorpha linum**.
Lockwood & Inman (1979) en Bulnheim (1984) vonden dat **G. duebeni** goede aanpassingen bezit tegen extreme zoutgehaltes. Dit leidden ze af uit het feit dat de zuurstofconsumptie niet veranderde bij plotselinge veranderingen van de zoutconcentratie.
Het zuurstofverbruik van **G. duebeni** is door Suomalainen (1958) bepaald bij verschillende temperaturen en

zoutconcentraties.

Tabel 15. Het zuurstofverbruik van **Gammarus duebeni** bij verschillende zoutconcentraties (Suomalainen 1958).

zoutconcentratie (pro mille S)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
0.1	0.10
0.4	0.08
0.7	0.08
1.0	0.09
2.0	0.10

Tabel 16. Het zuurstofverbruik van **Gammarus duebeni** bij verschillende temperaturen (Suomalainen 1958).

temperatuur (^{o}C.)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
2	0.02
5	0.05
10	0.06
15	0.08
18	0.11
20	0.12
22	0.08
23	0.07
25	0.05
29	dood

De optimale zoutconcentratie voor **G. duebeni** werd door Dennert (1974) bepaald zijnde 10% zeewater.

II.9.7.4 Levenscyclus

De voortplantingsperiode van **G. duebeni** duurt van november tot juli (Kinne 1959, van den Beld 1973, Hynes 1954). De weersomstandigheden kunnen waarschijnlijk grote invloed hebben op de levenscyclus (Den Hartog 1964).
Geen literatuur is gevonden met betrekking tot het gedrag en het voedsel van **Gammarus duebeni**.

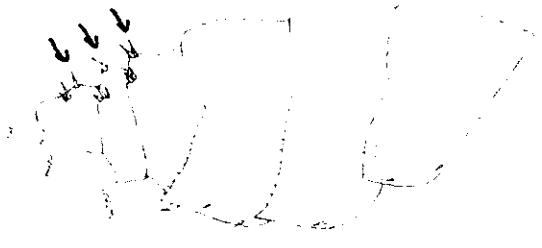
II.9.8 Gammarus locusta Linnaeus, 1758

II.9.8.1 Verspreiding

Gammarus locusta is een wijdverspreide soort langs de kusten van Europa. De noordelijke verspreidingsgrens ligt van Noord-Noorwegen tot IJsland, de zuidelijke grens loopt tot de Middellandse Zee, waar de plaats van **G. locusta** wordt overgenomen door **G. crinicornis** (Den Hartog 1964, Pinkster & Platvoet 1986). In Nederland wordt de soort gevonden in de wateren van het Delta-gebied, langs de kust en in het Waddengebied. Hij komt eveneens massaal binnendijks voor in oude dijkdoorbraken in Zuid-Holland en Zeeland (Pinkster & Platvoet 1986). Er is geen verspreidingskaartje van deze soort gevonden.

II.9.8.2 Morfologie

Gammarus locusta is een zeer grote soort (mannetjes tot 33 mm, vrouwtjes tot 22 mm). De ogen zijn groot, meer dan twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen. De urosoomsegmenten hebben een duidelijke dorsale verhoging (Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 49. De dorsale verhogingen op de urosoomsegmenten bij **Gammarus locusta** (Pinkster & Platvoet 1986).

II.9.8.3 Ecologie

Gammarus locusta is een zoutwatersoort die voorkomt in water met een zoutgehalte van 5.5 pro mille S (Segerstrale 1950) tot 33.5 pro mille S (Goodhart 1941). Deze soort komt hoofdzakelijk voor in het sublittoraal tot een diepte van 30 meter (Pinkster & Platvoet 1986).
Jones (1948) vond de soort vooral op zandige substraten, Maar in Nederland wordt de soort ook gevonden tussen stenen en zeewier (Den Hartog 1964). Er is geen bewijs gevonden voor interspecifieke competitie tussen **G. locusta** en andere Gammarussoorten, hoewel ze soms samen gevonden worden (**G. salinus**; Den Hartog 1964). **G. locusta** wordt in Nederland

uitsluitend in het polyhalien aangetroffen (Den Hartog 1964). Deze soort is niet goed aangepast voor plaatsen met extreme veranderingen in het zoutgehalte. Bulnheim (1984) leidt dit af aan het feit dat de zuurstofconsumptie sterk veranderde bij een plotselinge verandering van de zoutconcentratie.

II.9.8.4 Levenscyclus

Den Hartog (1964) vermeldt daarin dat **G. locusta** het hele jaar door reproduceert. Geen literatuur is gevonden over het gedrag en voedsel van **G. locusta**.

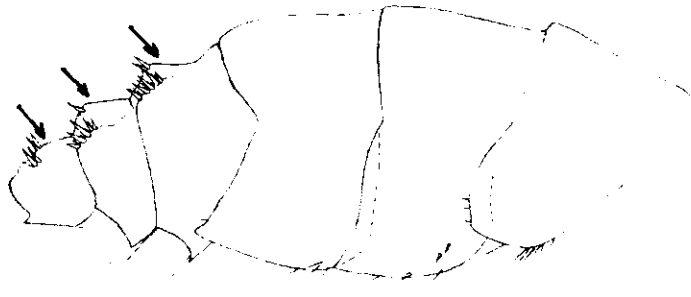
II.9.9 Gammarus oceanicus (Segerstrale 1947)

II.9.9.1 Verspreiding

Gammarus oceanicus komt in het noorden van de Atlantische Oceaan voor langs de Europese en Noord-Amerikaanse kusten (Pinkster & Platvoet 1986). In Nederland in deze soort alleen bekend uit het Dollard-Eems estuarium (Pinkster & Platvoet 1986).

II.9.9.2 Morfologie

Gammarus oceanicus is een grote soort (mannetjes tot 27 mm, vrouwtjes tot 22 mm). De ogen zijn langgerekt, iets meer dan twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen. De urosoomsegmenten hebben matig hoge dorsale uitstulpingen (vergelijk met **G. locusta** paragraaf II.9.8.2)(Pinkster & Platvoet 1986).



Figuur 50. De dorsale uitstulpingen op de urosoomsegmenten van **Gammarus oceanicus** (Pinkster & Platvoet 1986).

II.9.9.3 Ecologie

Gammarus oceanicus is een mariene soort die voorkomt tussen het middelste littoraal en een diepte van 30 meter, meestal tussen zeewieren (Pinkster & Platvoet 1986). Deze soort wordt vaak samen aangetroffen met **G. salinus** en **G. locusta** (Steele & Steele 1972).
G. oceanicus is evenals **G. locusta** niet bestand tegen extreme veranderingen in het milieu (Bulnheim 1984).
Suomalainen (1958) bepaalde het zuurstofverbruik van **G. oceanicus** bij verschillende zoutgehaltes en bij verschillende temperaturen.

Tabel 17. Het zuurstofverbruik van **Gammarus oceanicus** bij verschillende zoutconcentraties (Suomalainen 1958).

zoutconcentratie (pro mille S)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
0.1	0.05
0.4	0.12
0.7	0.14
1.0	0.09
2.0	0.08

Tabel 18. Het zuurstofverbruik van **Gammarus oceanicus** bij verschillende temperaturen (Suomalainen 1958).

temperatuur (°C.)	zuurstofverbruik (mg/l/uur)
2	0.04
5	0.08
10	0.10
15	0.12
18	0.18
20	0.10
22	0.11
32	dood

Cook & Boyd (1965) vonden een aktieve vluchtreaktie van G. **oceanicus** uit water met een lage zuurstofspanning.

II.9.10 Gammarus crinicornis (Stock 1966)

II.9.10.1 Verspreiding (Pinkster & Platvoet 1986)

Gammarus crinicornis komt voor langs de kusten van de Middellandse Zee en het Europese deel van de Atlantische kusten tot Nederland. In Nederland wordt de soort aangetroffen langs de hele kust en in het Deltagebied.

II.9.10.2 Morfologie (Pinkster & Platvoet 1986)

Gammarus crinicornis is een middelgrote soort (mannetjes tot 22 mm). De ogen zijn langgerekt, iets meer dan twee maal zo lang als breed, dicht bij de bovenrand van de kop gelegen. De basis van de pereiopoden is gedrongen, het telson bevat geen setae. **Gammarus crinicornis** is vroeger vaak verward met **G. locusta**.

II.9.10.3 Ecologie (Pinkster & Platvoet 1986)

Gammarus crinicornis is een soort uit het polyhalien. Deze soort wordt vaak in enorme aantallen gevonden tussen plukken aangespoeld zeewier in zoutwaterplassen op het strand.

III. EXPERIMENTEEL WERK

III.1. Inleiding

Aan Gammarus in het algemeen en **Gammarus pulex** in het bijzonder is veel veld- en experimenteel onderzoek gedaan. Daarbij is veel duidelijk geworden over ecologie, levenscyclus, voeding, fysiologie en toleranties voor een aantal stoffen.
Omdat in de omschrijving van de afstudeeropdracht een deel experimenteel werk opgesloten is, moest een proefopzet gemaakt en uitgevoerd worden. Uit mijn literatuurstudie over gammariden in Nederland viel op dat een aantal dingen in het veld zijn waargenomen maar nog niet experimenteel onderzocht zijn.
In samenspraak met mijn begeleider ben ik gaan bekijken wat er met **Gammarus pulex** gebeurt als zijn habitat droogvalt. In Nederland komt het nogal eens voor dat beken waarin **Gammarus pulex** leeft droogvallen in de zomer. **G. pulex** wordt in die situatie niet meer aangetroffen (waarnemingen Piet Verdonschot). Als echter weer water in zo'n beek komt te staan worden direkt weer exemplaren van **G. pulex** aangetroffen, soms zelfs in grote aantallen. Als een droogteperiode lang duurt worden na afloop daarvan veel minder of geen exemplaren van **G. pulex** gevonden.
Cowx et al. (1984), Waters (1965) en Williams & Hynes (1976) geven vier strategiën die aquatische dieren gebruiken om een droogteperiode te overleven:

- stroomafwaartse migratie,
- stroomopwaartse migratie,
- migratie in het substraat,
- een stadium in de levenscyclus dat droogteresistent is.

De vierde hier opgenoemde strategie gaat niet op voor Gammarussoorten omdat er in hun levenscyclus geen stadium is dat droogteresistent is.
In de literatuur zijn wel waarnemingen bekend van wateren met **Gammarus pulex** die drooggevallen zijn.
Iversen et al. (1978) en Ladle & Bass (1978) vonden dat na een waterloze periode van twee weken de populatie van **G. pulex** niet kleiner geworden was. Na een waterloze periode van meer dan twee maanden werd echter geen enkel exemplaar meer aangetroffen. Extence (1981) en Mauch (1963) vonden in net opgedroogde rivierbeddingen opdrogende exemplaren van **G. pulex**.
Doel van de door mij uitgevoerde experimenten is nu van welke van de strategiën (of misschien nog een andere) om een periode van droogte te overleven en hoe lang hij in staat is om zo'n periode te overleven.

III.2 Korte experimenten vooraf

III.2.1 Inleiding

Deze experimenten zijn bedoeld om te kijken wat we van **Gammarus pulex** kunnen verwachten met betrekking tot het droogvallen van zijn habitat.

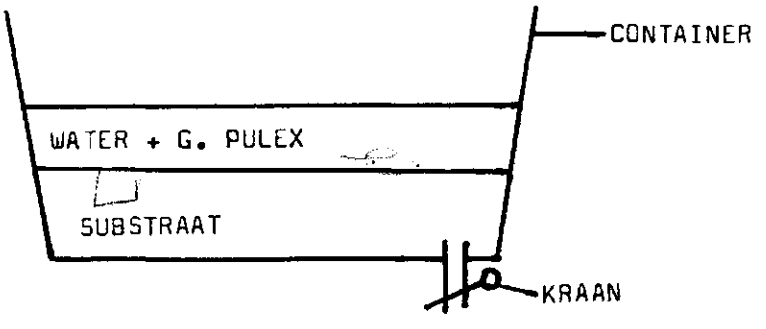
III.2.2 Experiment A

III.2.2.1 Doel

Het doel van dit korte experiment is te kijken hoe **Gammarus pulex** zich gedraagt als zijn habitat langzaam droogvalt.

III.2.2.2 Materiaal en Methoden

Er is gebruik gemaakt van een plastic container (afmetingen: 15 x 7.5 x 7 cm) waarin een kraantje is aan gebracht waarmee de waterafvoer geregeld kan worden.
In deze container is ongeveer 3 cm substraat aangebracht afkomstig uit de Frederik-Bernhardbeek op de Veluwe (Mudde 1988). Daarboven is een laag water (eveneens afkomstig uit de Frederik-Bernhardbeek) aangebracht van ongeveer 1.5 cm.
Er zijn 10 exemplaren van **Gammarus pulex** (ook uit de Frederik-Bernhardbeek) in het laagje water losgelaten. Het waterpeil is daarna langzaam gezakt (0.5 cm per uur) met behulp van de kraan. De dieren zijn continu waargenomen.



Figuur 51. De proefopstelling van experiment A.

III.2.2.3 Resultaten

Er ontstaan in dit experiment drie situaties waarin **Gammarus pulex** zich bevindt:
- dalend waterpeil,
- geen water op substraat, substraat nog wel vochtig,
- opdrogend substraat.

Zolang er water op het substraat staat vertoont **Gammarus pulex** geen abnormaal gedrag. De dieren bevinden zich verspreid door de hele container.
Als het water in de bodem is weggezakt zoekt **Gammarus pulex** de vochtigste plekken op. De dieren vertonen dan niet veel activiteit meer. Ze liggen gekromd op het substraat en houden op die manier een druppel capillair water vast tussen hun poten. Die druppel water wordt in beweging gehouden door beweging van de pleopoden, zodat er een constante ventilatiestroom langs de coxaalkieuwen onstaat.
Als de bodem op begint te drogen verliezen de dieren de druppel capillair water en liggen verder stil op het substraat op te drogen. De enige activiteit die ze af en toe nog vertonen zijn stuiptrekachtige bewegingen.

III.2.2.4 Discussie

Uit deze resultaten valt af te leiden dat **Gammarus pulex** zich in deze situatie niet ingraaft. Zolang er plaatsen zijn waar het vochtiger is dan de omgeving, bevinden de dieren zich daar. De dieren vertonen geen actief gedrag als het substraat begint op te drogen.

III.2.3 Experiment B

Logisch gevolg van experiment A is te kijken welke situatie **G. pulex** prefereert in een droog gevallen habitat. Om te kijken wat te verwachten valt is experiment B uitgevoerd.

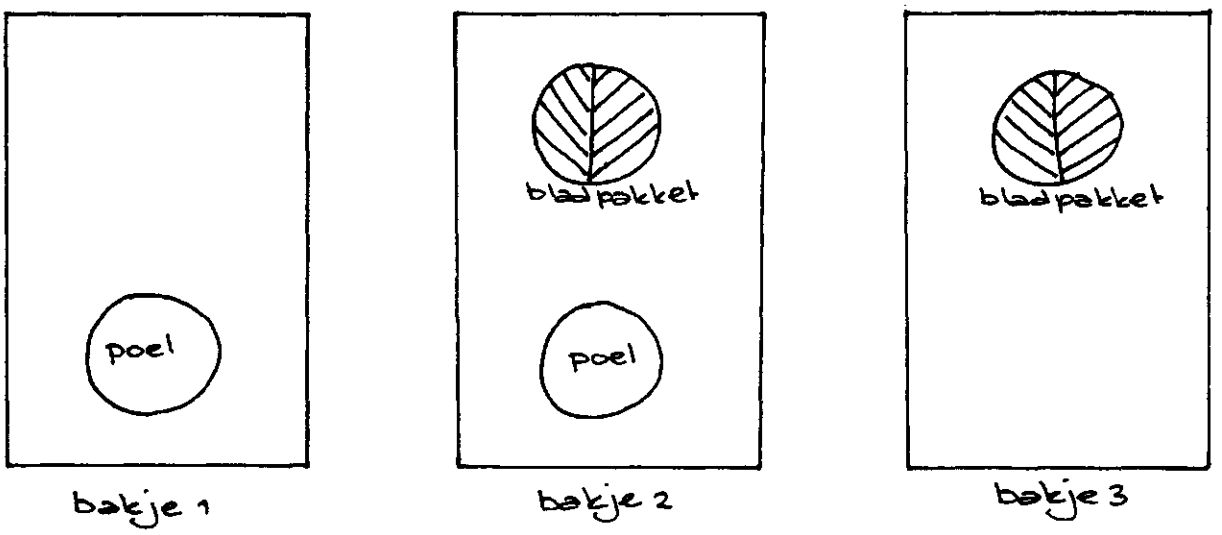
III.2.3.1 Doel

Welke siituatie prefereert **Gammarus pulex** als zijn habitat droogvalt, daarbij gebruik makend van drie keuzemogelijkheden:
- -vochtig substraat,
- -bladpakket,
- -poel.

III.2.3.2 Materiaal en Methode

Er is gebruik gemaakt van dezelfde containers als in experiment A, maar nu zonder kraantje. Substraat, water en dieren zijn weer afkomstig uit de Frederik-Bernhardbeek (Mudde 1988).

Er zijn drie containers ingericht met de volgende situaties.



Figuur 52. De proefopstelling van experiment B (bovenaanzicht).

Een bladpakket bestaat uit een stapeltje elze-blad schijven, dat precies rond gesneden is om een standaard bladpakket te kunnen maken. Elk bladpakket bestaat uit zes van zulke bladschijven die zodanig gestapeld zijn dat **G. pulex** er eevoudig tussen kan kruipen.
In elk van de bakjes worden 10 exemplaren van **G. pulex** losgelaten en na 24 uur wordt gekeken waar de dieren zich bevinden.

III.2.3.3 Resultaten

Bakje 1: vochtig substraat en een poeltje.
Na 24 uur bevinden zich twee van de tien exemplaren van **G. pulex** in het poeltje. De andere liggen verspreid door de container, vooral langs de randen waar ze door middel van de capillaire werking een druppel water vasthouden voor de ventilatiestroom langs de coxaalkieuwen.

Bakje 2: vochtig substraat,poeltje en een bladpakket.
Na 24 uur bevinden zich 3 exemplaren in het poeltje, 3 liggend op het substraat en 4 op of in het bladpakket. Alleen de kleinste exemplaren bevinden zich in het bladpakket.

Bakje 3: vochtig substraat en een bladpakket.

Na 24 uur bevinden 5 exemplaren van G. **pulex** zich op of in het bladpakket. Ook hier zijn alleen de kleinste exemplaren in het bladpakket gekropen.

III.2.3.4 Discussie

Het bladpakket lijkt meer aantrekkingskracht voor G. **pulex** te hebben dan het poeltje. Dat zou veroorzaakt kunnen worden doordat het zowel als voedselbron dient als een grote hoeveelheid water vast kan houden. In het poeltje ontbreekt het voedsel element. Opvallend is verder dat G. pulex zich niet ingraaft.
Verwacht werd dat G. **pulex** in zou graven in het substraat. De resultaten van deze twee experimenten geven daar echter geen enkele aanwijzing voor. Er was echter al wel een proefopstelling bedacht (Bijlage III)

III.3. Uitgebreide experimenten

III.3.1 Inleiding

Uit de resultaten van experimenten A en B zijn twee onderzoeksvragen afgeleid die leiden tot twee experimenten:

1. Voor welke situatie (droog substraat, vochtig substraat, vochtig substraat met een bladpakket, poeltje) vertoont **Gammarus pulex** voorkeur in het geval geen water op zijn habitat aanwezig is; **PREFERENTIE EXPERIMENT** (paragraaf III.3.2).

2. Hoe lang kan **Gammarus pulex** in elk van deze situaties overleven; **OVERLEVINGSTIJD EXPERIMENT**(paragraaf III.3.3).

III.3.2 Preferentie Experiment

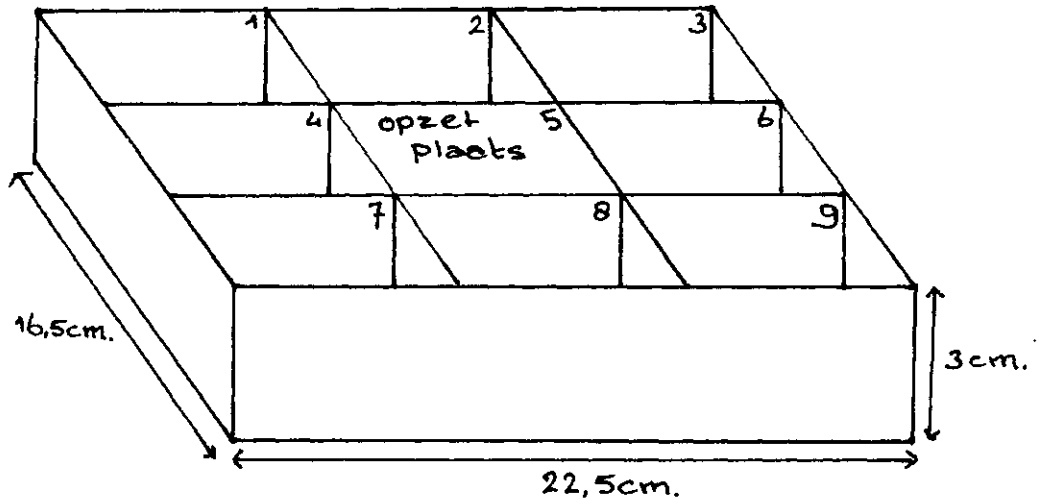
III.3.2.1 Inleiding

Uit de experimenten A en B (paragraaf 2) is gebleken dat **Gammarus pulex** zich niet ingraaft. Daarmee is een tweede droogte-ontvluchtings-strategie afgevallen van het rijtje dat Cowx et al. (1984), Waters (1965) en Williams & Hynes (1976) gaven.
Het bleek technisch niet mogelijk om stroomop- en stroomafwaatrtse migratie als ontvluchtingsmogelijkheid te onderzoeken omdat de kunstbeek bezet was met andere experimenten (Mudde 1988).
Aan de hand van waarnemingen van Extence (1981) en Mauch (1963) (paragraaf III.1) en de waarnemingen in experimenten A en B (paragraaf III.2) is het mogelijk dat er nog een andere ontvluchtingsstrategie voor G. **pulex** bestaat, namelijk dat **Gammarus pulex** op het substraatoppervlak op zoek gaat naar de vochtigste plaats om daar zo lang mogelijk een ventilatiestroom langs de coxaal-kieuwen te kunnen

onderhouden.
Om uit te zoeken welke situatie **Gammarus pulex** daarvoor prefereert is het volgende experiment opgezet.

III.3.2.2 Materiaal

Er is gebruik gemaakt van een aantal losse plastic bakjes (afm.: 7.5 x 5.5 x 3 cm), die zodanig, drie bij drie bakjes, neergezet konden worden dat een aaneengesloten geheel ontstond (afm.: 22.5 x 16.5 cm). In elk van deze bakjes kon een keuzemogelijkheid aangebracht worden. Deze vier keuzemogelijkheden zijn:
- -droog substraat,
- -vochtig substraat,
- -vochtig substraat met een bladpakket
- -poel.



Figuur 53. De opstelling van het preferentie experiment.

In het midden van de keuzemogelijkheden is een plaats gecreerd (een bakje ondersteboven) waar de dieren aan het begin van een experiment losgelaten konden worden zodanig dat ze aan alle kanten konden kiezen tussen de verschillende mogelijkheden. Zo ontstond dus een rand om de opzetplaats van de verschillende keuzemogelijkheden. Elke keuzemogelijkheid kwam twee maal voor.
Aan het begin van een experiment wordt de hele opstelling in een klimaatkast geplaatst. De omstandigheden daar waren als volgt:

- 12 uur licht (7 -19 uur) en 12 uur donker,
- lichtintensiteit: 0.022 mE (2 x Philips 8W kleur 33),
- temperatuur: 15°C.,
- relatieve luchtvochtigheid: 80 - 90%

Water, substraat en dieren waren afkomstig uit de Frederik-Bernhardbeek (Mudde 1988).

III.3.2.3 Werkwijze

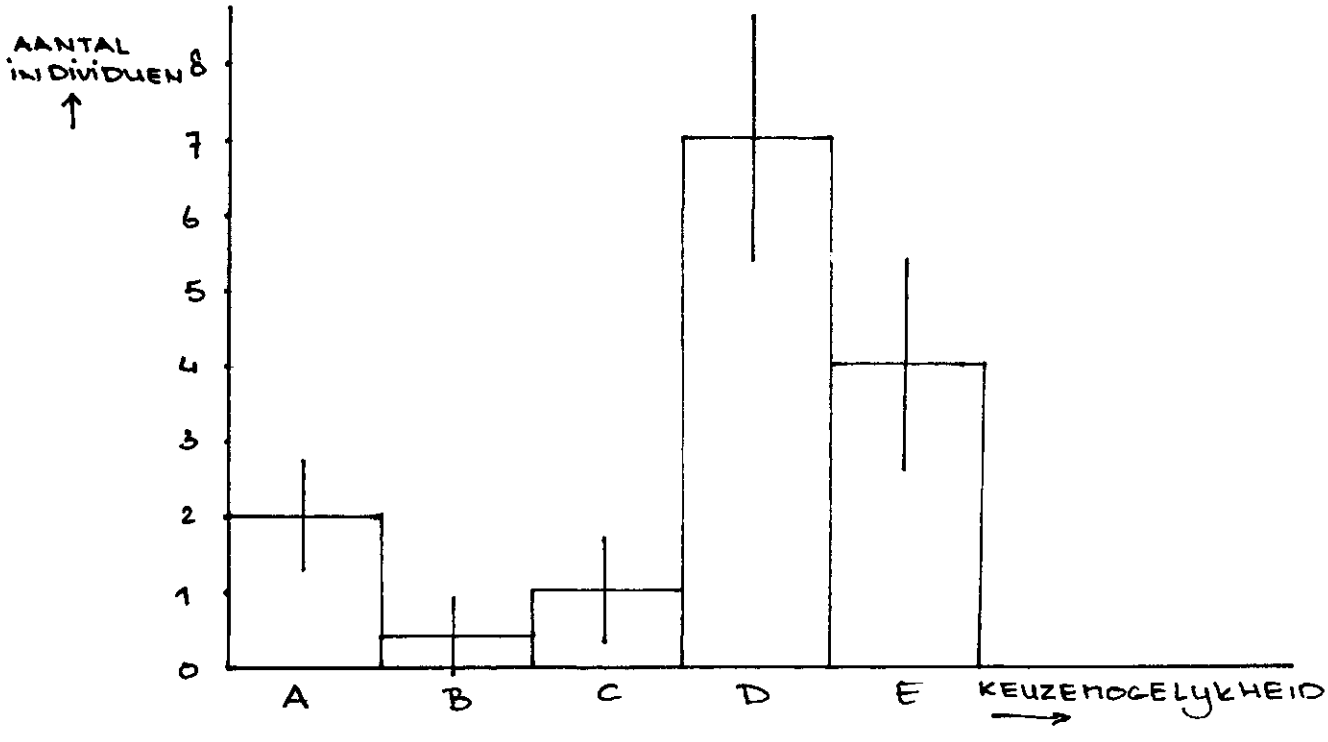
Willekeurig worden uit de kweek in de kunstbeek (Mudde 1988) 15 exemplaren van **Gammarus pulex** gekozen. Deze worden daarna op het midden van de opzetplaats neergelegd en de tijd wordt genoteerd. Na 24 uur werd geteld hoeveel exemplaren van G. **pulex** zich in elk van de bakjes bevinden.
De bakjes worden volgens het schema in bijlage IV doorgedraaid om elke voorkeur voor een bepaalde positie in de klimaatkast uit te sluiten. In totaal wordt dit experiment vijf maal uitgevoerd.
Uit de resultaten van deze experimenten wordt de meest geprefereerde keuzemogelijkheid berekend. Deze keuzemogelijkheid wordt in het vervolg van dit experiment weggelaten, om te onderzoeken of er daarna nog voorkeur voor een van de andere mogelijkheden bestaat en zo ja, welke dit is. Het experiment dat dan uitgevoerd wordt gaat hetzelfde in zijn werk als het vorige alleen dan met drie keuzemogelijkheden. Ook dit experiment wordt vijf maal herhaald, waarbij de bakjes met de keuzemogelijkheid die weggelaten is worden omgekeerd.
Het is de bedoeling dat op deze manier een reeks van de keuzemogelijkheden ontstaat die aangeeft welke situatie **Gammarus pulex** verkiest in een drooggevallen habitat, en als deze situatie niet (meer) voorkomt welke hij dan prefereert enzovoorts.

III.3.2.4 Resultaten

De resultaten van deze experimenten worden gegeven in bijlage I . Hier wordt alleen een tabel met gemiddelde aantallen per keuzemogelijkheid gegeven met de standaard deviatie.

Tabel 19. Resultaten van experiment 1, vier verschillende keuzemogelijkheden.

keuzemogelijkheid	gemiddeld aantal *G. pulex*	standaard-afwijking
droog substraat	2	0.7
vochtig substraat	0.4	0.5
vochtig substraat met bladpakket	1	0.7
poel	7	1.6
opzetplaats	4	1.4

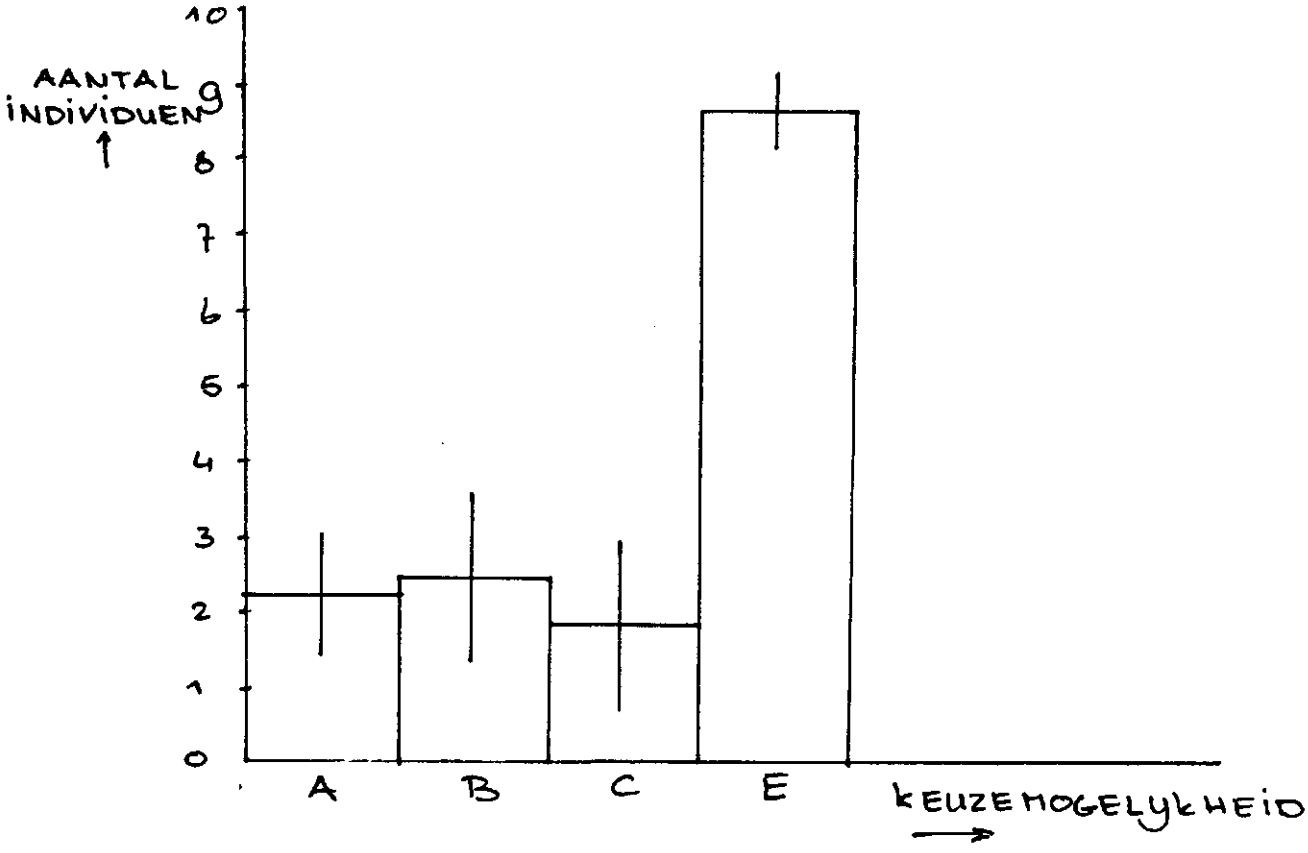


Figuur 54. Resultaten van experiment 1, vier verschillende keuzemogelijkheden. Aantal individuen bij elke keuzemogelijkheid (verticale streep = standaard afwijking).
Keuzemogelijkheid A = droog substraat
B = vochtig substraat
C = vochtig substraat met bladpakket
D = poel
E = opzetplaats.

De resultaten van experiment 1 geven een duidelijke voorkeur van **Gammarus pulex** weer voor de poel. Opvallend is dat een vrij groot aantal dieren blijft liggen op de opzetplaats. De keuzemogelijkheid poel wordt, zoals beschreven in paragraaf 3.2.3, weggelaten en de bakjes daarvan worden omgekeerd. De omgekeerde bakjes vertonen nu dezelfde situatie als de opzetplaats en zijn ook als zodanig beschouwd.

Tabel 20. De resultaten van experiment 2, drie verschillende keuzemogelijkheden (poel weggelaten).

keuzemogelijkheid	gemiddeld aantal **G. pulex**	standaard-afwijking
droog substraat	2.2	0.8
vochtig substraat	2.4	1.1
vochtig substraat met bladpakket	1.8	1.1
opzetplaats	8.6	0.5



Figuur 55. De resultaten van experiment 2, drie verschillende keuzemogelijkheden. Aantal individuen bij elke keuzemogelijkheid (verticale streep = standaardafwijking).
Keuzemogelijkheid A = droog substraat
B = vochtig substraat
C = vochtig substraat met bladpakket
E = Opzetplaats

Uit de resultaten blijkt geen voorkeur voor een van de drie keuzemogelijkheden. Omdat er geen voorkeur meer bestaat is het vervolg van deze experimenten niet meer uitgevoerd (paragraaf III.3.2.3). Op vallend is het grote aantal dieren dat op de opzetplaats blijft liggen (> dan bij experiment 1).

III.3.2.5 Discussie

Foutendiscussie

Zoals bij de resultaten reeds is opgemerkt blijven een aantal dieren op de opzetplaats liggen. Deze kruipen echter wel rond over de onderkant van het bakje. Het is niet duidelijk of deze dieren hebben deelgenomen aan het keuze experiment of niet. Het zou kunnen dat **Gammarus pulex** het omgekeerde bakje een betere habitat vond dan het droge en het vochtige substraat en het bladpakket.

Door het gebruik van bakjes zoals beschreven in paragraaf III.3.2.2 is het uitgesloten dat individuen die in een poel terecht gekomen zijn daar nog uitkomen (rechtopstaande randen). Dit geeft misschien een verdraaiing van de resultaten, aan de andere kant lijkt het onwaarschijnlijk dat exemplaren van **G. pulex** uit een poel zullen kruipen om ergens anders de kans te lopen uit te drogen, de poel benadert de natuurlijke situatie in de habitat van **G. pulex** het best.

Exemplaren die op het droge substraat terecht zijn gekomen zijn na 24 uur vrijwel allemaal dood. Het droge substraat onttrekt de druppel capillair water direkt aan de organismen. De zuurstofvoorziening wordt daardoor erg slecht en de dieren hebben weinig kans om te overleven.

Inhoudelijke discussie

De gegevens uit de foutendiscussie meegenomen, lijkt het heel aannemelijk dat **Gammarus pulex** de poel-situatie prefereert boven de andere situaties omdat deze situatie de natuurlijke situatie het best benadert. In poelen in opgedroogde rivierbeddingen werden grote aantallen individuen van **Gammarus pulex** aangetroffen, naast grote aantallen andere waterdieren (Iversen et al. 1978).

Uit de resultaten van experiment 2 blijkt dat er geen voorkeur voor een van de andere keuzemogelijkheden bestaat als de poel-situatie niet aanwezig was. Het maakt voor de dieren blijkbaar niet uit in wat voor situatie anders dan de poel ze zich bevinden. Ze weten blijkbaar dat de kans om te overleven buiten een poel klein is als de droogte periode te lang duurt.

Er blijven veel individuen op de opzetplaats liggen. Dat kan mogelijk verklaard worden doordat **Gammarus pulex** bij het zoeken naar een situatie om te overleven niet de meest geprefereerde situatie (poel) tegenkomt en na verloop van tijd het zoeken opgeeft en blijft liggen wachten op wat komen gaat.

III.3.2.6 Conclusie

In een periode zonder water gaat **Gammarus pulex** op zoek naar een poel. Wordt deze situatie niet (snel genoeg) gevonden, stopt **Gammarus pulex** met zoeken en blijft liggen waar hij zich op dat moment bevindt, zonder daarbij voorkeur te tonen voor de situatie van het subtraat, zelfs als het een zeer onnatuurlijke situatie is.

III.3.3 Overlevingstijd Experiment

III.3.3.1 Inleiding

Uit de voorbereidende experimenten A en B is gebleken dat **Gammarus pulex** zich niet ingraaft. Als de habitat van **Gammarus pulex** droogvalt zijn er dus drie dingen mogelijk:
- -stroomopwaartse migratie,
- -stroomafwaartse migratie,
- -achter blijven op droog substraat.

Zoals eerder beschreven was het technisch niet mogelijk om de eerste twee vluchtreakties te onderzoeken. Er wordt dus gekeken wat er gebeurt als **Gammarus pulex** achterblijft op het substraat. Uit het preferentie-experiment is al gebleken dat **Gammarus pulex** dan de poelen opzoekt. Vindt **Gammarus pulex** geen poel dan toont hij geen voorkeur voor danwel droog of vochtig substraat danwel een bladpakket.
Door deze resultaten ontstaat de vraag: Hoe lang kan **Gammarus pulex** elk van de situaties, gebruikt in het preferentie-experiment, overleven.
Om dat te onderzoeken is het volgende experiment opgezet.

III.3.3.2 Materiaal

Er is gebruik gemaakt van dezelfde soort containers die ook gebruikt zijn in experiment B (paragraaf III.2.3). In de containers steeds één van de volgende situaties aangebracht:
- droog substraat (10 containers),
- vochtig substraat (10 containers),
- vochtig substraat met een bladpakket (20 containers),
- poel (10 containers).

De containers worden afgesloten met een deksel met een gaatje voor verversing van de lucht. Deze deksel dient om de luchtvochtigheid zo hoog mogelijk te houden.
De containers worden in de klimaatkast geplaatst (omstandigheden: paragraaf III.3.2.2). Water substraat en **Gammarus pulex** zijn afkomstig uit de Frederik-Bernhardbeek (Mudde 1988).

III.3.3.3 Werkwijze

In elk van de containers worden negen exemplaren van **Gammarus pulex** losgelaten (1 van grootteklasse 1: < 0.015 g,
2 van grootteklasse 2: 0.015 - 0.025 g,
2 van grootteklasse 3: 0.026 - 0.040 g,
2 van grootteklasse 4: 0.041 - 0.055 g,
2 van grootteklasse 5: > 0.055 g.
natgewicht).
Dit is gedaan om van een zo gelijk mogelijke uitgangssituatie uit te gaan.
In totaal worden dus 50 containers met ieder 9 exemplaren van **Gammarus pulex** ingezet. Op een monsterdatum worden van alle containers alle dode en levende exemplaren geteld. Tevens wordt van de containers met een bladpakket genoteerd hoeveel van de dieren zich in of op het bladpakket bevinden. Aan het begin van het experiment is wat vaker gemonsterd als later omdat er verwacht werd dat de individuen op het droge substraat snel dood zouden gaan. Op een monsterdatum wordt verder het vochtgehalte op peil gebracht door middel van weging en de dode dieren verwijderd.

III.3.3.4 Resultaten

De precieze tellingsresultaten worden gegeven in bijlage II, hier volgt een tabel met gemiddelden en standaard afwijkingen.

Tabel 21. Gemiddeld aantal levende exemplaren van **Gammarus pulex** (met standaard afwijking) in de verschillende situaties op verschillende tijdstippen.

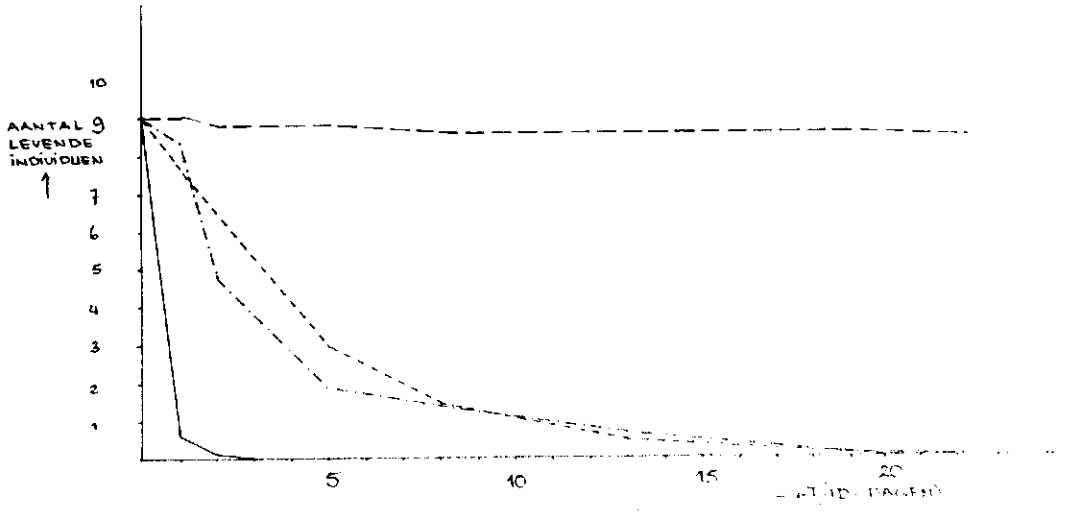
tijd (dagen)	droog substraat	vochtig substraat	vochtig substraat met bladpakket	poel
0	9 (0)	9 (0)	9 (0)	9 (0)
1	0.6 (1.9)	8.3 (0.8)	7.7 (1.2)	9 (0)
2	0.1 (0.3)	4.8 (2.7)	5.1 (2.1)	8.8 (0.4)
5	0 (0)	1.9 (1.9)	3.0 (2.5)	8.8 (0.4)
8	-	1.4 (1.6)	1.5 (1.5)	8.6 (0.7)
13	-	0.7 (0.9)	0.5 (0.8)	8.6 (0.7)
19	-	0.1 (0.3)	0.1 (0.2)	8.6 (0.7)
22	-	0 (0)	0 (0)	8.5 (1.0)

De volgende tabel geeft de gemiddelde tellingsresultaten met betrekking tot het aantal individuen dat zich in of buiten het bladpakket bevindt en het percentage individuen dat zich

in het bladpakket bevindt.

Tabel 22. Aantal exemplaren van **G. pulex** dat zich in of uit het bladpakket bevindt gedurende de tijd (standaard afwijking) en het relatieve aantal in het bladpakket gedurende de tijd.

tijd (dagen)	gemiddeld aantal individuen	gemiddeld aantal in bladpakket	gemiddeld aantal uit bladpakket	% in bladpakket
0	9	0	9	0
1	7.7	1.8 (1.5)	5.8 (2.0)	23
2	5.1	1.2 (1.0)	3.9 (1.9)	24
5	3.0	0.5 (0.8)	2.6 (2.2)	17
8	1.5	0.4 (0.6)	1.2 (1.4)	27
13	0.5	0.1 (0.3)	0.4 (0.8)	20
19	0.05	0	0.05 (0.2)	0



Figuur 55a. Resultaten van het overlevingstijd experiment. Gemiddeld aantal levende individuen van **Gammarus pulex** als functie van de tijd bij verschillende situaties.
= droog substraat
= vochtig substraat
= vochtig substraat met bladpakket
= poel.

III.3.3.5 Discussie

Foutendiscussie

Als er met natuurlijk substraat en water wordt gewerkt is het niet mogelijk om de omstandigheden in elke container precies gelijk te maken. Er is getracht de situatie zo identiek mogelijk te maken:
- weging van de containers en toevoegen van de verdampte hoeveelheid water op elke monsterdatum,
- gebruik van een standaard bladpakket,
- zo goed mogelijk geëgaliseerd substraat oppervlak.

Er werden echter toch verschillen tussen de containers waargenomen, enerzijds veroorzaakt door struktuur verschillen in het substraat of in het bladpakket anderzijds door bewegingen van individuen van **Gammarus pulex.**

Het verwijderen en van de dode organismen is gedaan om rottingsprocessen zoveel mogelijk tegen te gaan. Het bleek echter zeer moeilijk de dode dieren in zijn geheel te verwijderen omdat ze na een dag aan slappe massa geworden zijn de uitelkaar valt als het opgepakt wordt. Dit had tot gevolg dat een aantal containers zeer onaangenaam ging ruiken onder invloed van rottings verschijnselen. Mogelijk hebben de hierbij vrijgekomen gassen invloed op de nog levende dieren.

In enkele containers met een bladpakket trad bij de bladpakketten schimmeling op. Ook dieren die dood waren werden door deze schimmelvorming aangetast. Ook deze schimmel heeft mogelijk invloed op de nog levende dieren.

Na drie maanden bleken nog niet alle dieren in de poel situatie dood te zijn, een precieze telling is echter niet meer uitgevoerd.

Inhoudelijke discussie

De organismen op het droge substraat waren binnen drie dagen allemaal dood, terwijl het overgrote deel (94%) al dood was binnen 24 uur. De dieren die zich in de containers met het vochtige substraat en in de containers met vochtig substraat met een bladpakket bevonden bleken binnen 22 dagen dood te zijn. Het kleine verschil tussen deze twee verschillende situaties kan slechts ten dele verklaard worden door het percentage individuen dat zich in het bladpakket bevindt. Mogelijk heeft de schimmelvorming op de bladpakketten hierop invloed gehad. De situatie in de containers met een bladpakket komt, doordat slecht een klein deel van de individuen zich in het bladpakket bevindt, sterk overeen met de situatie in de containers met alleen vochtig substraat. Het bladpakket lijkt in deze situatie dus geen geschikte overlevingsplaats voor **Gammarus pulex** te zijn.

De dieren in de poel overleefden zoals verwacht duidelijk het langst, na drie maanden waren nog niet alle dieren dood.

III.3.3.6 Conclusie

Gammarus pulex heeft de grootse kans om te overleven in een poel. De minste kans om te overleven heeft **Gammarus pulex** op droog substraat.
Rond de 20% van de dieren bevindt zich steeds in een bladpakket. De kans om te overleven bleek daardoor echter niet te stijgen.
Op droog substraat bleken alle dieren na drie dagen dood te zijn, op vochtig substraat binnen 22 dagen, terwijl in de poel na 3 maanden nog niet alle dieren dood bleken te zijn.

III.3.4 Vertaling naar natuurlijke situatie

Er is geprobeerd de resultaten van de experimenten te vertalen naar de natuurlijke situatie.

Stel: Een beek met daarin levend een populatie van **Gammarus pulex.**
Als deze beek droogvalt zullen in eerste instantie de dieren die zijn achtergebleven op zoek gaan naar poelen die op het substraat oppervlak aanwezig zijn. De dieren graven zich niet in. In deze poelen zullen dus waarschijnlijk grote aantallen individuen aanwezig zijn. De dieren die geen poel weten te bereiken staken hun zoekgedrag en liggen op het substraatoppervlak uit te drogen, daarbij geen voorkeur tonend voor de toestand van het substraat (droog of vochtig). Ongeveer 20% van deze dieren zal zich in een bladpakket bevinden maar daar niet langer blijven leven dan de andere dieren. Afhankelijk van hoe snel het substraat opdroogt zullen de dieren tussen de drie dagen en drie weken in leven blijven. Als er binnen drie weken weer water in de beek komt te staan zal de populatiedichtheid maar nauwelijks afnemen. Als ook de poelen in de beek opdrogen zullen de dieren die zich daarin bevinden eerst weer op zoek gaan naar een andere poel enzovoorts.
Afhankelijk dus van hoe snel een beek opdroogt zal het aantal levende exemplaren van **Gammarus pulex** kleiner worden. Het kan dus voorkomen dat de hele populatie door een periode van droogte gedood wordt als die droogte periode lang genoeg duurt. Dan zal recolonisatie plaats moeten vinden door middel van stroomop- of/en stroomafwaartse migratie.

Als poelen tijdens een periode van droogte niet opdrogen is het in theorie mogelijk dat de daarin levende individuen meer dan drie maanden kunnen overleven. In praktijk is dit echter onwaarschijnlijk omdat in een stilstaande poel processen een rol gaan spelen die in een stromende beek nooit voorkomen. Deze processen zouden voor **Gammarus pulex** toxisch kunnen zijn.

Zo kan in zo'n poel de temperatuur onder invloed van de zonnestraling tot extreem hoge waarden stijgen terwijl aak de dag/nacht schommeling van de temperatuur groot zal zijn door het relatief kleine volume van een poel. Andere processen die in zo'n poel invloed kunnen hebben op het leven van **Gammarus pulex** zijn:

- algengroei,
- zuurstoftekort door overbevolking,
- stijging van mineralen- en zoutenconcentratie door verdamping van water,

Onder invloed van een of meer van deze processen zal ook de pH van het water kunnen veranderen tot soms extreme waarden. Het effekt van de pH op de overlevingskans van **Gammarus pulex** is onderzocht in het volgende experiment.

III.4. Invloed van de pH op de overlevingskans

III.4.1 Inleiding

Gammarus pulex wordt in Nederland bij pH-waarden tussen 5.0 en 7.0 gevonden (Nijssen 1963). Brehm & Meijering (1982) vonden in een laboratorium experiment dat **G. pulex** 12 uur kan over leven bij pH 4. Zij gebruikten hiervoor beekwater (samenstelling onbekend) dat werd aangezuurd met respectievelijk citroenzuur, zwavelzuur en natuurlijk zuur water (paragraaf II.9.3.3). Het bleek echter zeer moeilijk om de pH, binnen redelijke grenzen constant te houden omdat **Gammarus pulex** in staat is de pH aan te passen door het uitscheiden van stoffen (Brehm & Meijering 1982). In de 12 uur van blootstelling aan een bepaalde pH werd het water dan ook vier maal bijgesteld. Het bleek practisch niet uitvoerbaar om de experimenten op deze manier te herhalen omdat met de grote hoeveelheden containers gewerkt wordt. Daarom moest op zoek gegaan worden naar een manier om de pH binnen redelijke grenzen constant te houden. Mocht er een manier gevonden worden dan is het de bedoeling dat bepaald wordt hoe lang **Gammarus pulex** blijft leven bij een bepaalde pH.

III.4.2 Korte experimenten

III.4.2.1 Doel

Het doel van deze experimenten is het vinden van een manier van aanzuren die binnen grenzen van een halve pH-eenheid constant blijft zonder hem meer dan één maal per dag bij te moeten stellen.

III.4.2.2 Materiaal en methoden

Er is gebruik gemakt van plastic containers (paragraaf 2.3), waarin 300 ml beekwater werd gedaan (samenstelling: Mudde 1988). Dit beek water werd vervolgens op pH gebracht. In elke container werden 10 individuen van **Gammarus pulex** gedaan. Na 24 uur werd gekeken hoeveel de pH veranderd was.
De volgende reeks pH-waarden werd in eerste instantie ingezet: 3.0 - 4.0 - 5.0 - 6.0 - 7.0 - 8.0 - 9.0 - 10.0.
De containers werden tijdens de proef in de klimaatkast gezet (omstandigheden: paragraaf 3.2.2).
Er is van de volgende stoffen gebruik gemaakt:

- zoutzuur (HCl)
- natronloog (NaOH)
- zwavelzuur (H_2SO_4)
- fosforzuur (H_3PO_4)
- natuurlijk zuur water (afkomstig uit het "Leersumse Veld", pH = 4)
- citroenzuur ($C_6H_{10}O_8$)

Daarna is geprobeerd om met behulp van het natuurlijk zuur water een zodanig groot volume te krijgen dat **Gammarus pulex** geen invloed meer had op de pH (3 liter water, 40 individuen).

III.4.2.3 Resultaten

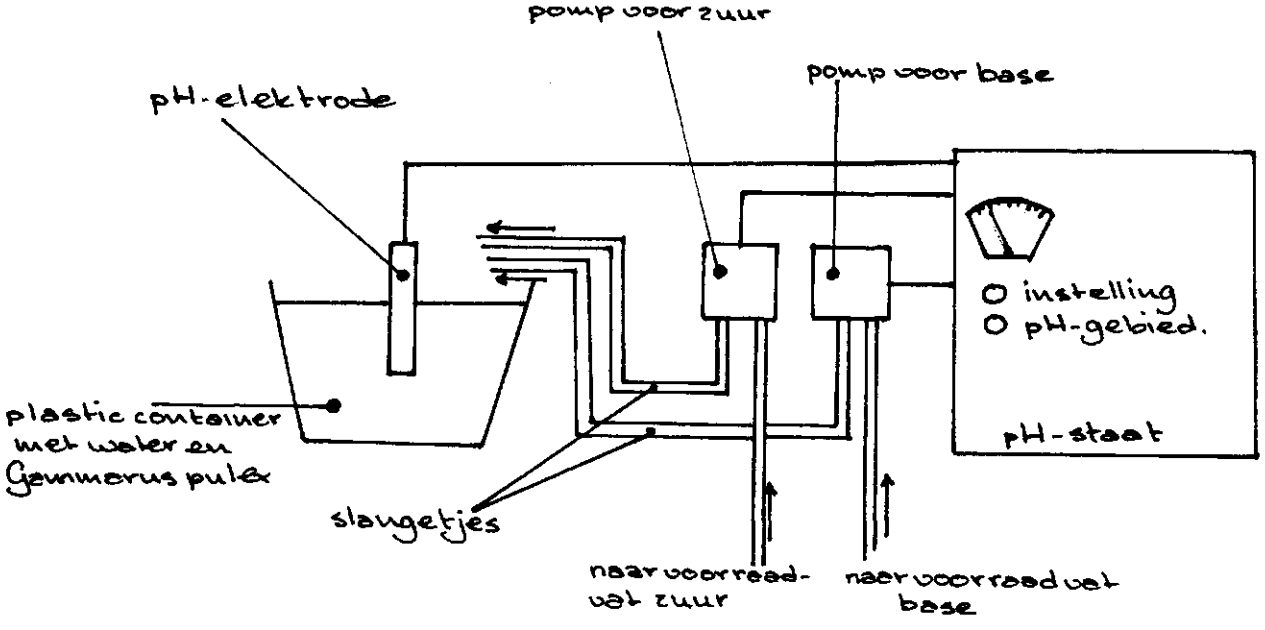
De resultaten van al deze experimenten waren teleurstellend te noemen. In alle containers leefden de individuen nog. tewijl de pH tussen de 5.0 en 7.0 geworden was. De pH van containers zonder organismen bleef echter wel constant dus kan geconcludeerd worden dat de verandering van de pH geheel op rekening van de organismen geschreven kan worden.
Geen enkele van de hierboven geteste methoden was dus goed genoeg voor het onderzoeken van de pH-overlevingstijd.
Er was nu nog één oplossing: een apparaat dat door middel van het bijdruppelen van zuur of base de pH constant kan houden. Dat apparaat konden we lenen van Jan Cuppen (Vakgroep waterzuivering Landbouw Universiteit Wageningen). Door tijdgebrek kon nu echter geen volledig experiment meer uitgevoerd worden. Er is alleen gekeken in hoeverre de pH-staat geschikt was voor het beoogde doel.
De opzet is daarom iets gewijzigd.

III.4.3 Kort experiment met de pH-staat

III.4.3.1 Materiaal en Methoden

Ongeveer 30 dieren werden in een plastic container gedaan en aangesloten op de pH-staat. De containers werden doorlucht. Na 24 uur werd gekeken hoeveel dieren nog in leven waren. Deze experimenten werden uitgevoerd bij de volgende pH's:
3.0 - 3.5 - 4.0 - 4,5 - 5.0 - 8.0 - 8.5 - 9.0 - 9.5 - 10.0

De pH-waarden van 5.0 tot 7.0 zijn niet onderzocht omdat daarvan zeker is dat de dieren daarin blijven leven.



Figuur 56. Schematisch overzicht van de werking en opstelling van de pH-staat.

III.4.3.2 Resultaten

De pH-staat bleek uitstekend geschikt voor het uitvoeren van zulke experimenten. De pH bleef constant tussen grenzen van 0.4 pH-eenheid.
De volgende tabel geeft de resultaten van de experimenten met de pH-staat.

Tabel 23. De resultaten van de experimenten met de pH-staat.

pH	aantal individuen begin experiment	aantal levende individuen na 24 uur	percentage levend
3.0	30	0	0
3.5	30	0	0
4.0	31	17	54
4.5	33	29	87
5.0	30	28	93
8.0	31	30	96
8.5	40	40	100
9.0	33	26	78
9.5	30	27	90
10.0	30	1	3
10.5	30	0	0

III.4.3.3 Discussie

Zoals al eerder vermeld is de pH-staat uitstekend geschikt om overlevingstijd experimenten uit te voeren. Er zitten echter toch wel een aantal nadelen aan.
- De EGV-waarde van het water in de container stijgt door toevoeging van zuur of base. Vooral als een erg kleine range gekozen wordt waartussen de pH mag varieren wordt erg veel zuur en base toegevoegd.
- In slecht gebufferd water hoeft slechts heel weinig zuur of base toegevoegd te worden om de pH sterk te doen veranderen, het is daarom aan te raden zuren en basen in zeer lage concentraties toe te voegen.
- Doordat er vrij grote volumes vloeistof toegevoegd worden zal daar in het proefvat rekening mee gehouden moeten worden, zeker als de proeven langer gaan duren.

Uit de resultaten van de korte experimenten kan berekend worden (met de nodige reserve) bij welke pH 50% van de dieren in 24 uur dood gaat.
Aan de zure kant is dat pH 4.4,
aan de basische kant is dat pH 9.8.

III.4.3.4 Conclusie

De pH-staat is een geschikt apparaat om er pH-overlevingstijd experimenten mee te doen.

III.5. Aanbevelingen

Een aantal dingen met betrekking op het droogvallen van het habitat van **Gammarus pulex** komen in aanmerking om verder onderzocht te worden.

* De bijdrage van stroomop- en stroomafwaartse migraties aan de overlevingskans van **Gammarus pulex.**

* De bijdrage van stroomop- en stroomafwaartse migraties aan de recolonisatie van een door droogte aangetaste populatie van **Gammarus pulex.**

* Bepaling van de overlevingstijd van **Gammarus pulex** bij een aantal pH's.

* Onderzoek aan andere milieuvariabelen die invloed kunnen hebben op de overlevingskans van **Gammarus pulex** in een periode van droogte (temperatuur, algengroei, zuurstof- en mineralenconcentraties).

* Onderzoek naar welke stadia in de levenscyclus van **Gammarus pulex** de grootste kansen hebben om droogte te overleven.

* Onderzoek naar invloed van daling van het waterpeil (dus voor het eigenlijke droogvallen) op het gedrag van **Gammarus pulex.**

IV. Literatuur

Adams, J. & J. Gee 1987: Factors affecting the microditribution of **Gammarus pulex** (Amphopoda). An experimental study. Freshwat. Biol. 17, p. 307-316.

Alten, H. von. 1915. Hydrobiologische Studien über die Wirkung von Abwässern auf die Organismen unserer Gewässer 3 (Vieweg & Sohn, Braunschweig).

Armitage, P.D., A.M. MacHale & D.T. Crisp 1975. A survey of the invertebrates of four streams in the Moor House Nature Reserve in Northern England. Freshwat. Biol. 5, p. 479-495.

Bärlocher, F. & B. Kendrick 1975. Assimilation efficiency of **Gammarus pseudolimnaeus** (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. Oikos 26, p. 55-59.

Bärlocher, F. & B. Kendrick 1973. Fungi in the diet of **Gammarus pseudolimnaeus** (Amphipoda). Oikos 24, p. 295-300.

Barnard, J.L. & C.M. Barnard 1983. Freshwater Amphipoda of the world, I and II. Hayfield Ass. Mt. Vernon, Virginia, U.S.A.

Barnes, R.D. 1980. Invertabrate Zoology. Saunders College/Holt, Rhinehart and Winston, U.S.A., 1099 p.

Beld, F.A.J. van den. 1973. Cycles annuelles de **Gammarus duebeni** et **Gammarus pulex** le long de la côte francais du Boulonnais. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 3, p. 79-98.

Berg, K. 1948. Biological studies on the River Susaa. Folia Limnol. Scand. 4, p. 68-74.

Besch, W. 1968. Zur Verbreitung der Arten des Genus **Rivulogammarus** in Fliessgewässern Nordbadens und Südwurttembergs. Beitr. Naturk. Försch. Südw. D.H. 27, p. 27-33.

Bjerknes, V. 1974. Life-cycle and reproduction of **Gammarus lacustris** (Amphipoda) in a lake at Hardangervidda, western Norway. Norw. J. Zool. 22, p. 39-43.

Bluzat, R. & Seugé, J. 1983. Effets d'une intoxication par le Thirame prêsent dans le milieu ou la hourriture chez le Crustacè **Gammarus pulex**. Environmental Pollution (Serie A) 31, p. 133-147.

Bousfield, E.L. 1958. Freshwater amphipod crustaceans of glaciated North America. Canadian Field Naturalist 72, p. 55-113.

Bousfield, E.L. 1973. Shallow-Water Gammaridean Amphipods of New-England. Cornell University Press, 344 p.

Brehm, J. & M.P.D. Meijering 1982. On the sensitivity to low pH of some selected crustaceans (**Daphnia** and **Gammarus**). Arch. Hydrobiol. 95, p. 17-27.

Brethouwer, E. 1986: De ontwikkeling van Macrophelia goetghebueri (Tanypodinae, Diptera) larven in een pHreeks in een experimenteel laboratoriumonderzoek. Verslag vakgroep Natuurbeheer nr. 836. L.U. Wageningen.

Bruggen, A.C. van. 1978. Problemen achter de indeling van het dierenrijk. Uitg. Dr. W. Backhuys, 133 p.

Bulnheim, H.P. 1984. Physiological responses of various Gammarus species to environmental stress. Limnologica 15, p. 461-467.

Carle, F.L. 1977. The removal sample method for estimating benthic populations and diversity (alleen samenvatting). N. Amer. Benth. Soc. Twenty-Fifth Annual Meeting.

Caspers, H. 1959. Die Einteilung der Brackwasser-Regionen in einem Astuar. Arch. Ocean. Limn. 11 suppl., p. 153-169.

Chambers, M.R. 1973. Notes on the gammarid fauna of the Frisian Lake District direct following the invasion of the alien amphipod **Gammarus tigrinus**. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 3, p. 1-6.

Chambers, M.R. 1977. The population ecology of **Gammarus tigrinus** in the reed beds of the Tjeukemeer. Hydrobiologia 53, p. 155-164.

Chamier, A.C. & L.G. Willoughby 1986: The role of fungi in the diet of the Amphpod **Gammarus pulex**. an enzymatic study. Freshwat. Biol. 16, p.197-208.

Costa, H.H. 1967. Responses of **Gammarus pulex** to modified environment. III. Reactions to low oxygen tensions. Crustaceana 13, p. 175-189.

Cowx, I.G., W.O. Young & J.M. Hellawell 1984: The influence of drought on fish of an upland stream in Wales. Freshwat. Biol. 14, p. 165-177.

Davis, J.C. 1975. Minimum dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: A review. J. Fish. Res. Bd. Can. 32, p. 2295-2332.

Dennert, H.G., A.L. Dennert & J.H. Stock 1968. Range extension in 1967 of the alien amphipod **Gammarus tigrinus**

in the Netherlands. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 1, p. 79-81.

Dennert, H.G., A.L. Dennert, P. Kant, S. Pinkster, J.H. Stock 1969. Upstream and downstream migrations in relation to the reproductative cycle and to environmental factors in the amphipod **Gammarus zaddachi**. Bijdr. Dierk. 39, p. 11-43.

Dennert, H.G. 1974. Tolerance differences and interspecific competition in three members of the amphipod genus Gammarus. Bijdr. Dierk. 44, pp. 83-89.

Dennert, H.G. & M.J. van Maren 1974. Further observations on the migration of **Gammarus zaddachi** (Amphipoda) in a French stream. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 3, p. 157-167.

Dieleman, J. & M. Pinkster 1977. Further observations on the range-extension of the alien amphipod **Gammarus tigrinus** in the Netherlands during the years 1974-1976. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 6: p. 21-29.

Dorgelo, J. 1977. Comparative ecophysiology of two intertidal gammarids and the problem of zonation. Crustaceana Suppl. 4, p. 64-80.

Elliott, J.M. 1969. Dial periodicity in invertabrate drift and the effect of different sampling periods. Oikos 20, p. 524-528.

Elliott, J.M. 1971a. Upstream movement of benthic invertabrates in a Lake District stream. J. Anim. Ecol. 40, p. 235-252.

Elliott, J.M. 1971b. The distance travelled by drifting invertabrates in a Lake District stream. Oecologia 6, p. 350-379.

Extence, C.A. 1981: The effect of drought on benthic invertabrate communities in a lowland river. Hydrobiologia 83, p.217-214.

Feldmeth, G. R. 1970: A large Volume Laboratory Stream. Hydrobiologia 35, p.397-400.

Frutiger, A. 1984: A versatile flow channel for laboratory experiments with running water macro-invertabrates. Schweiz. Z. Hydrol. 46, p. 301-305.

Foeckler, F. & E. Schrimpff 1985. Gammarids in streams of north-eastern Bavaria, F.R.G. II. The different hydrochemical habitats of **Gammarus fossarum** and **G. roeseli**. Arch. Hydrobiol. 104 (2), p. 269-286.

Franke, U. 1977. Experimentelle Untersuchungen zur Respiration von **Gammarus fossarum** in Abhängigkeit von Temperatur, Sauerstoffkonzentration und Wasserbewegung. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48, p. 369-411.

Frost, W.E. 1954. The food of Pike (**Esox lucius**) in Windermere. J. Anim. Ecol. 23, p. 339-360.

Garms, R. 1961. Biozönotische Untersuchungen an Entwasserunggräben in Flussmarschen des Elbe-Estuars. Arch. f. Hydrobiol. 26, p. 125-128.

Gledhill, T., D.W. Sutcliffe & W.D. Williams 1976. Key to British freshwater Crustacea: Malacostraca. Freshwat. Biol. Ass.: Scient. Publ. No. 132.

Goedmakers, A. 1972. **Gammarus fossarum**: Redescription based on neotype material and notes on its local variation (Crustacea, Amphipoda). Bijdr. Dierk. 42, p. 124-138.

Goodhart, C.B. 1941. The ecology of Amphipoda in a small estuary in Hampshire. J. Anim. Ecol. 10, p. 306-322.

Gras, J.M.J.F. 1971. Range extension in the period 1968-1970 of the alien amphipod **Gammarus tigrinus** in the Netherlands. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 2, 15-1-1971.

Greenwood, P.J. & J. Adams 1984. Sexual dimorphism in **Gammarus pulex**: the effect of currentflow on pre-copula pair formation. Freshwat. Biol. 14 (2), p. 203-210.

Haeckel, J.W., M.P.D. Meijering & H. Rusetzki 1973. **Gammarus fossarum** Koch als Fallaubzersetzer in Waldbächen. Freshwat. Biol. 3, p. 241-249.

Haempel, O. 1908. Über die Fortpflanzung und künstliche Zuchtes gemeines Flokrebses (**Gammarus pulex** u. **G. fluviatilis**). Allg. Fish. Ztg. 33, p. 86-89.

Hagemann, A.G.L., H.E.F. Schröer & M.P.D. Meijering 1974. Der Einfluss Häuslicher Abwässer auf die Verteilung von **Gammarus pulex** und **Gammarus fossarum** in einem hessischen Mittelgebirgsbach. Limnologica 9, ...

Hartley, P.H.T. 1948. Food and feeding relationships in a community of freshwater-fishes. J. Anim. Ecol. 17, p. 1-14.

Hartog, C. den 1964. The Amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse en Schelde, in relation to the hydrography of the area, part III-The Gammaridae. Netherl. J. Sea Res. 2, p. 407-457.

Hautus, H. & S. Pinkster 1987. Range extension in the period 1985-1986 of the alien amphipod **Gammarus tigrinus** and **Crangonyx pseudogracilis** in the Netherlands (Crustacea, Amphipoda). Bull. zool. mus. Univ. Amsterdam 11, p. 57-64.

Heinze, J.M. 1932. Fortpflanzung und Brutpflege bei **Gammarus pulex** und **Carinogammarus roeselii**. Gerv. Zoologische Jahrbücher (Abt. Zool. Phys.) 51, p. 397-440.

Higler, L.W.G. 1988. Mondelinge mededeling. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Hoppenheit, M. 1969. Strahles biologische Untersuchungen an Gammariden (Crustacea, Amphipoda). Helgoländer wiss. Meeresunters. 19, p. 163-140.

Hughes, D.A. 1970. Some factors affecting drift and upstream movements of **Gammarus pulex**. Ecology 51, p. 301-305.

Hultin, L. 1971. Upstream movements of **Gammarus pulex pulex** (Amphipoda) in a South Swedish stream. Oikos 22, p. 329-347.

Hynes, H.B.N. 1954. The ecology of **Gammarus duebeni** and its occurance in Western Britain. J. Anim. Ecol. 23, p. 38-84.

Hynes, H.B.N. 1955. The reproductative cycle of some British freshwater Gammaridae. J. Anim. Ecol. 24, p. 352-387.

Hynes, H.B.N. 1960. The biology of polluted waters. Liverpool University Press. 202 p.

Hynes, H.B.N., T.T. Macan & W.D. Williams 1960. A key to the British species of Crustacea Malacostraca occurring in fresh water. Freshw. Biol. Ass. Sc. Publ. 19, p. 1-36.

Hynes, H.B.N. & F. Harper 1972. The life histories of **Gammarus lacutris** and **G. pseudolimnaeus** in Southern Ontario. Crustaceana Suppl. 3, p. 329-341.

Iversen, T.B. & J. Jessen 1977. Life-cycle, drift and production of **Gammarus pulex** (Amphipoda) in a Danish spring. Freshwat. Biol. 7, p. 287-296.

Iversen, T.M., P. Wiberg-Larsen, S.B. Hansen & F.S. Hansen 1978: The efect of partial and total drought on the macro-invertbrate communities of three small Danish streams. Hydrobiologia 60, p.235-242.

Jahr, W., M.P.D. Meijering & W. Wüstendörfer 1980. Zur Situation der Gattung Gammarus (Flohkrebse) im Vogelsberg. Beitr. Naturkde. Osthessen 16, p. 3-12.

Karaman, G.S. & S. Pinkster 1977a. Freshwater Gammarus species from Europe, North-Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea, Amphipoda). II **Gammarus roeseli**-group and related species. Bijdr. Dierk. 47 (2), p. 165-196.

Kallnbach, M.E. & M.P.D. Meijering 1970. Die Gammariden der Haune. Beitr. Nat. Osthessen 2, p. 51-60.

Kinne, O. 1954. Interspezifische Sterilpahrung als konkurrenzoekologischer Faktor bei Gammariden (Crustacea, Peracarida). Naturwissenschaften 18, p. 434-435.

Kinne, O. 1960. **Gammarus salinus** - einige Daten über den Umweltseinfluss auf Wachstum, Hautungsfolge, Herzfrequenz und Eientwicklungsdauer. Crustaceana 1, p. 208-217.

Kinne, O. 1961. Growth, Moulting frequency, heartbeat, number of eggs and incubation time in **Gammarus zaddachi** exposed to different environments. Crustaceana 2, p. 26-36.

Kinzelbach, R. & W. Claus 1977. Die verbreitung von **Gammarus fossarum, G. pulex** und **G. roeseli** in den linken Nebenflüssen des Rheins zwischen Wieslauter und Nahe. Crustaceana Suppl. 4, p. 164-172.

Koch, M. 1974. Zeitpläne bei **Gammarus roeseli, G. pulex** und **G. fossarum** (Crustacea, Amphipode). Diplomarbeit Justus-Liebig Universität, Giessen.

Koch-Kallnbach, M.E. & M.P.D. Meijering 1977. Duration of instars and praecopulae in **Gammarus pulex** und **Gammarus roeseli** under semi-natural conditions. Crustaceana Suppl. 4. p. 120-127.

Kothé, P. 1961. Hydrobiologie der Oberelbe. Arch. f. Hydrobiol. 26, suppl. p.221-343.

Lehmann, U. 1967. Drift und Populationsdynamik von **Gammarus pulex fossarum**. Z. Morph. Ökol. Tiere 60. p. 227-274.

Lincoln, R.J. 1979. British Marine Amphipoda: Gammaridae. British Museum (Nat. Hist.), Publ. nr. 88.

Lourens, J.H. 1972. Range extension of the alien amphipod **Gammarus tigrinus** in the Netherlands in 1971. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam. 2, p. 115-120.

Macan, T.T. & J.C. Mackereth 1957. Notes on **Gammarus pulex** in the English Lake District. Hydrobiologia 9, p. 1-12.

Maitland, P.S. 1965. Notes on the biology of **Gammarus pulex** in the River Endrick. Hydrobiologica 28, p. 142-152.

Malicky. H. 1985. Frassversuche mit einige Fliesswassertiere an verschiedenem Fallub. Jahresbericht der Biologischen Station Lunze 8, p. 59-63.

Marchant, R. 1982. The ecology of Gammarus in running water. In: Perspectives in running water ecology (ed. M.A. Lock & D.D. Williams). N.Y. Plenum. p. 225-249.

Marchant, R. & H.B.N. Hynes 1981. The distribution of **Gammarus pseudolimnaeus** (Crustacea: Amphipoda) along a reach of the Credit River, Ontario. Freshwat. Biol. 11, p. 27-36.

Maren, M.J. van 1975. The biology of **Chaetogammarus marinus** and **Eulimnogammarus obtusatus**. Bijdr. Dierk. 45(2), p. 205-224.

Meinel, W., U. Matthias & S. Zimmermann 1985. Ecophysiological studies on acid tollerance of **Gammarus fossarum**. Arch. Hydrobiol. 104(2), p. 287-302.

Meijering, M.P.D. 1971. The **Gammarus**-fauna of flowing water in the area of Schlitz, F.R.G. Arch. Hydrobiol. 68(4), p. 575-608.

Meijering, M.P.D. 1972a. Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fliessgewässern. Arch. Hydrobiol. 70, p. 133-205.

Meijering, M.P.D. 1972b. Zur Methodik der Driftmessung in Rahmen produktionsbiologischer Untersuchungen in Fliessgewässern. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 65, p. 69-73.

Meijering, M.P.D. 1977. Quantitative relationships between drift and upstream migrations of **Gammarus fossarum**. Crustaceana Suppl. 4, p. 128-135.

Meijering, M.P.D. & H.G. Pieper 1982. Importance of the genus Gammarus as an indicator in running waters. Decheniana Beihefte (Bonn) 26, p. 111-113.

Minckley, W.L. 1964. Upstream movements of Gammarus (Amphipoda) in Doe Run, Maede County, Kentucky. Ecol. 45, p. 195-197.

Moller-Pillot, H.K.M. 1971. Faunistische beoordeling van de verontreiniging in laaglandbeken.

Moore, J.W. 1975. The role of algae in the diet of **Asellus aquaticus** and **Gammarus pulex**. J. Anim. Ecol. 44, p. 719-730.

Nijssen, H. 1962. Verspreiding en milieuvoorwaarden van

Gammarus pulex fossarum Koch in Nederland. RIVON-rapp.

Nijssen, H. & J.H. Stock 1966. The amphipod **Gammarus tigrinus**, introduced into the Netherlands. Beaufortia 13, p. 197-206.

Nilsson, L.M. 1974. Energybudget of laboratory populations of **Gammarus pulex** (Amphipoda). Oikos 25, p. 33-42.

Nilsson, L.M. 1977. Incubation time, growth and mortality of **Gammarus pulex** under laboratory conditions. Oikos 29, p. 93-98.

Oertzen, J.A. von 1973. Experimental-ökologische Untersuchungen an phytalbewohnenden Invertebraten der Ostsee. Wiss. Z. Univ. Rostock 22, p. 707-714.

Pennak, R.W. 1978. Freshwater Invertebrates of the United States. Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons U.S.A. 803 p.

Pinkster, S. & J.H. Stock 1967. Range extension in 1966 of the alien amphod **Gammarus tigrinus** in the Netherlands. Beaufortia 14, p. 81-86.

Pinkster, S. 1973. The **Echinogammarus berilloni**-group, a number of pre-dominantly iberian amphipod species (Crustacea). Bijdr. Dierk. 43(1), p. 1-19.

Pinkster, S., H. Smit & F. Brandse-de Jong 1977. The introduction of the alien amphipod **Gammarus tigrinus** in the Netherlands and its competition with indigenous species. Crustaceana Suppl. 4, p. 91-105.

Pinkster, S., J. Dieleman & D. Platvoet 1980. The present position of **Gammarus tigrinus** in the netherlands, with the description of a newly discovered amphipod species. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 7, p. 33-45.

Pinkster, S. & D. Platvoet 1986. De vlokreeften van het Nederlandse oppervlaktewater. Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V., nr. 172-jan. 1986.

Rehwoldt, R., L. Laski, C. Shaw & E. Wirhowski 1973. The accute toxicity of some heavy metal ions towards benthic organisms. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 10, p. 291-294.

Roux, A.L. 1967. Les Gammarus du groupe pulex (Crustacés, Amphipodes) Essai de systématique biologique, Thèse Fac. Sci. Univ. Lyon 447, i-vii, p. 1-172.

Roux, A.L. 1969. L'extension de l'aire de repartition geographique de **Gammarus roeseli** en France, nouvelles

données. Annls Limnologie 5(2), p. 123-127.

Redeke, H.C. 1948. Hydrobiologie van Nederland. C.V. Uitgeverij v/h De Boer jr. Amsterdam. 579 p.

Schellenberg, A. 1937. Die höhere Krebsfauna im Süsswasser Deutschlands, ihre Zusammensetzung und ihr Artenzuwachs. Arch. f. Hydrobiol. 31, p. 229-241.

Schellenberg, A. 1942. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 40: Krebstiere oder Crustacea 4: Flohkrebse oder Amphipoda.

Schmidt, R. 1913. Die Salzwasserfauna Westfalens. Inaug. Diss., Münster (Regensburgse Buchdruckerei). p. 1-71.

Schmitz, W. 1960. Die Einbürgerung von **Gammarus tigrinus** auf dem europäischen Kontinent. Arch. Hydrobiol. 57, p. 223-225.

Schmitz, W., W. Besch & I. Kneissl 1967. Die Salzgehaltstoleranz van **Gammarus pulex pulex, G. tigrinus** und **Asselus aquaticus** in Abhängigkeit von der relativen Konzentration der kationen Na, Mg, K und Ca. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 52, p. 589-616.

Schödel, H. 1987. Sesshafte Wimpertiere (Peritricha, Chonotricha, Suctoria) auf **Asselus aquaticus** und Gammariden. Limnologica 18, p. 83-166.

Scholz, E. & M.P.D. Meijering 1975. Vergleichende Untersuchungen zur Abwasserrezistenz von **Gammarus pulex** und **G. roeseli** in Osthessischen Fliesgewässern. Beitr. Naturk. Osthessen 9/10.

Schrimpff, E. & F. Foeckler 1985. Gammarids in the steams of northeastern Bavaria, F.R.G. I Prediction of their general occurrance by selected hydrochemical vaiables. Arch. Hydrobiol. 103(4), p. 479-495.

Schumann, F. 1928. Expeimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Salze, insbesondere kohlensauren Kalkes für Gammariden und ihren einflüss auf deren Häutungsphysiologie und Lebensmöglichkeit. Zool. Jb. 44, p. 623-704.

Segerstrale, S.G. 1947. New observations on the distribution and morphology of the Amphipod genus **Gammarus zaddachi**, with some notes on related species. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 27, p. 219-244.

Segerstrale, S.G. 1950. The Amphipods of the coast of Finland- some facts and problems. Soc. scient. Fenn. Comm.

Biol. 10, p. 1-28.

Segerstrale, S.G. 1951. The seasonal fluctuations in the salnity off the coast of Finland and their biological significance. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. 13, p. 1-27.

Sexton, E.W. & G.M. Spooner 1940. An account of Marinogammarus nov. gen. (Amphipoda), with a description of a new species: **Marinogammarus pirloti** J. Mar. Biol. Ass. U.K., p. 633-682.

Smyly, W.J.P. 1957. The life-history of the Bullhead or Miller's Thumb (**Cottus gobio**). Proc. Zool. Soc. Lond. 128, p. 431-453.

Spooner, G.M. 1947. The distribution of Gammarus species in estuaries. Part I. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 30, p. 129-147.

Spooner, G.M. 1957. 'Amphipoda' in Plymouth Marine Fauna. p. 207-234.

Steel, D.H. & V.J. Steele 1970. The biology of Gammarus (Crustacea, Amphipoda) in the North Western Atlantic. III **Eulimnogammarus obtusatus**. Can. J. Zool. 50, p. 801-813.

Steuslof, U. 1943. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbrietung und der Lebensräume von Gammarus-Arten in Nord-West Deutschland. Arch. Hydrobiol. 40, p. 79-97.

Stock, J.H. & A.P.C. DE VOS 1960. Einige wirbellose Tiergruppen des Dollarts-Ems-Estuarium. Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnbk. Gen. 19, p. 203-220.

Stock, J.H., H. Nijssen & P. Kant 1966. La repartition ecologique des amphipodes de la famille des Gammaridae dans la Slack et son estuaire. Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 1, p. 19-30.

Suomalainen, P. 1958. Der Sauerstoffverbrauch eniger Finnisher Gammarusarten. Verh. Int. Ver. Limnol. 13, p. 873-878.

Teichman, W. 1982. Life history of Gammaridae under environmental conditions. Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 64 (2), p. 240-306.

Thompson, D.J. & S.J. Moule 1983. Substrate selection and assortative mating in **Gammarus pulex**. Hydrobiologia 99, p. 3-6.

Turoboyski, K. & E. Styczynska-Jurewicz 1985. The effect of the oil-removing detergent on survival and osmoregulation of **Gammarus zaddachi**. Limnologica 15, p. 529-533.

Vakgroep Diertaxonomie 1988. Handleiding Faunacursus (onderdeel diagnostiek, G051-101). Landbouw Universiteit Wageningen.

Vincent, M. 1966. Vie en eau de mer diluée de quelques Gammaridès d'eau douce. Compataison des glandes antennaires. C.R. Soc. biol. 160, p. 637-641.

Vincent, M. 1971. Ecologie et écophisiologie des Gammaridès épigès du centre ouest. Thèse Fac. Sci. Univ. Limoges 5313, i-iv, p. 1-132.

Vlasblom, A.G. 1969. A study of a population of **Marinogammarus marinus** in the Oosterschelde. Netherl. J. Sea Res. 4, p. 317-338.

Vobis, H. 1973. Rheotaktisches Verhalten einiger Gammarus Arten bei verscheidenem Sauerstoffgehalt des Wassers. Helgoländer wiss. Meeresunters 25, p. 495-508.

Waters, T.F. 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. Ecology 46, p. 253-272.

Waters, T.F. 1976. Annual production and drift of the amphipod **Gammarus pseudolimnaeus** in Valley Creek, Minnesota (alleen samenvatting). N. Amer. Benth. Soc. Twenty Fourth Annual Meeting.

Welton, J.S. 1979 Life-history and production of the amphipod **Gammarus pulex** in a Dorset chalk stream. Freshwat. Biol. 9, p. 263-275.

Welton, J.S. & R.T. Clarke 1980. Laboratory studies on the reproduction and growth of the amphpod **Gammarus pulex**. J. Anim. Ecol. 49, p. 581-592.

Wesenberg-Lund, C. 1939. Biologie der Süsswassertier, wirbelose Tiere. Wien, Verlag von Julius Springer. 817 p.

Williams, K.A., D.W. Green & D. Pacoe 1985. Studies on the accute toxicity of pollutants to freshwater macoinvertebrates. I. Cadmium. Arch. Hydrobiol. 102, p. 461-471.

Willoughby, L.G. & D.W. Earnshaw 1976. Experiments on feeding and growth of the amphpod **Gammarus pulex** related to its distribution in the River Duddon. Freshwat. Biol. 6, p. 577-586.

Willoughby, L.G. & R. Earnshaw 1982. Gut passage times in **Gammarus pulex** (Crustacea, Amphipoda) and aspects of summerfeeding in a story stream. Hydrobiologia 97, p.

105-117.

Willoughby, L.G. 1983. Feeding behaviour of **Gammarus pulex** (Amphipoda) on **Nitella**. Crustaceana 44, p. 245-250.

Wundsch, H.H. 1922. Beiträge zur Biologie von **Gammarus pulex** Arch. Hydrobiol. 13, p. 478-531.

Zauke, G.P. 1982. Monitoring Aquatis pollution using Gammaridae (Amphipoda, Crustacea) with emphasis on Cadmium. Polskie Archiwm. Hydrobiol. 29, p. 289-298.

BIJLAGE I

TELLINGSRESULTATEN VAN HET PREFERENTIE EXPERIMENT

Tabel B1. Tellingsresultaten van het preferentie experiment met vier keuzemogelijkheden. Aantal exemplaren bij elke keuzemogelijkheid.

proef nr.	droog substraat	vochtig substraat	vochtig substraat met blad-pakket	poel	opzet-plaats
A	2	0	2	5	5
B	3	0	1	8	3
C	2	0	0	6	6
D	2	1	1	7	3
E	1	1	1	9	3
gemiddelde st. dev.	2	0.4	1	7	4
	0.7	0.5	0.7	1.6	1.4

Tabel B2 Tellingsresultaten van het preferentie experiment met drie keuzemogelijkheden. Aantal exemplaren bij elke situatie.

proef nr	droog substraat	vochtig substraat	vochtig substraat met blad-pakket	poel	opzet-plaats
A	3	2	1	X	9
B	2	4	1	X	8
C	2	3	1	X	9
D	3	1	3	X	8
E	1	2	3	X	9
gemiddeld st. dev.	2.2	2.4	1.8	X	8.6
	0.8	1.1	1.1	X	0.5

BIJLAGE II

TELLINGSRESULTATEN VAN HET OVERLEVINGSTIJD EXPERIMENT

Tabel B3. De tellingsresultaten van het overlevingstijd experiment. **Droog substraat**, aantal levende exemplaren.

	tijd (dagen)											
bak nr	0	1	2	5	8	13	19	22				
1	9	0	–	–	–	–	–	–				
2	9	6	1	0	–	–	–	–				
3	9	0	–	–	–	–	–	–				
4	9	0	–	–	–	–	–	–				
5	9	0	–	–	–	–	–	–				
6	9	0	–	–	–	–	–	–				
7	9	0	–	–	–	–	–	–				
8	9	0	–	–	–	–	–	–				
9	9	0	–	–	–	–	–	–				
10	9	0	–	–	–	–	–	–				

Tabel B4. Tellingsresultaten van het overlevingtijd experiment. **Vochtig substraat**, aantal levende individuen.

	tijd (dagen)											
bak nr	0	1	2	5	8	13	19	22				
11	9	9	5	1	1	1	1	0				
12	9	8	3	1	0	–	–	–				
13	9	7	7	3	2	1	0	–				
14	9	8	8	3	1	0	–	–				
15	9	9	8	6	5	1	0	–				
16	9	7	0	–	–	–	–	–				
17	9	9	2	1	1	0	–	–				
18	9	9	4	1	1	1	0	–				
19	9	8	4	0	–	–	–	–				
20	9	9	7	3	3	3	0	–				

VERVOLG BIJLAGE II

Tabel B5 Tellingsresultaten van het overlevingstijd experiment. **Vochtig substraat met een bladpakket,** aantal levende individuen.

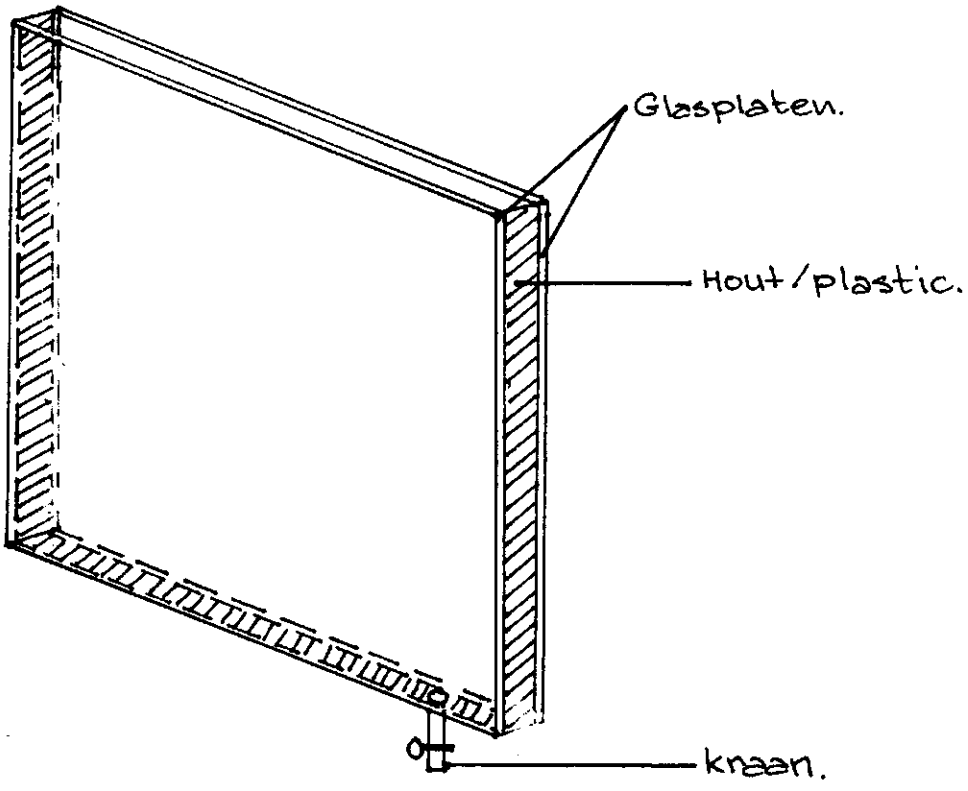
bak nr	tijd (dagen) 0	1	2	5	8	13	19	22
21	9	9	7	1	0	–	–	–
22	9	6	4	0	–	–	–	–
23	9	8	4	0	–	–	–	–
24	9	9	7	6	4	1	0	–
25	9	8	6	0	–	–	–	–
26	9	6	4	3	1	1	0	–
27	9	8	5	0	–	–	–	–
28	9	6	3	3	2	1	0	–
29	9	9	8	8	3	0	–	–
30	9	9	7	6	0	–	–	–
31	9	9	7	6	4	0	–	–
32	9	8	6	3	1	0	–	–
33	9	8	2	1	0	–	–	–
34	9	7	1	1	1	0	–	–
35	9	7	3	3	2	1	0	–
36	9	7	2	2	1	0	–	–
37	9	8	6	6	1	0	–	–
38	9	9	8	5	4	3	1	0
39	9	7	5	2	1	0	–	–
40	9	6	5	4	4	2	0	–

Tabel B6. Tellingsresultanten van het overlevingstijd experiment, **Poel,** aantal levende individuen.

bak nr	tijd (dagen) 0	1	2	5	8	13	19	22
41	9	9	9	9	9	9	9	9
42	9	9	8	8	7	7	7	6
43	9	9	9	9	9	9	9	9
44	9	9	9	9	9	9	9	9
45	9	9	8	8	8	8	8	8
46	9	9	9	9	9	9	9	9
47	9	9	9	8	8	8	8	8
48	9	9	9	9	9	9	9	9
49	9	9	9	9	9	9	9	9
50	9	9	9	9	9	9	9	9

BIJLAGE III

PROEFOPSTELLING INGRAAFEXPERIMENT

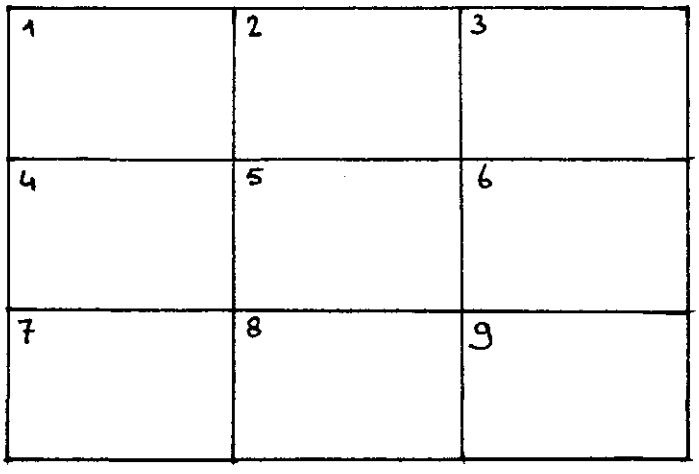


Figuur B1. Proefopstelling voor het ingraafexperiment.

Deze opstelling bestaat uit twee glas platen die evenwijdig ongeveer 2 cm uit elkaar aan houten latjes bevestigd worden, zodat een ssort heel smal aquarium onstaat. Onder in deze "bak" wordt een kraantje bevestigd zodat het waternivo geregeld kan worden.
De "bak" wordt gevuld met substraat met daarop een laagje water. Vervolgens worden in het laagje water de te onderzoeken organismen gebracht en wordt het kraantje open gezet zodat het waterpeil zakt.
Met deze opstelling kan heel eenvoudig bekeken worden hoe ver de organismen zich ingraven en of ze het waterpeil volgen.
In de reeks experimenten met **Gammarus pulex** bleek het niet nodig om deze opstelling te gebruiken omdat de dieren geen graafgedrag vertoonden.

BIJLAGE IV

DOORDRAAISCHEMA VOOR HET PREFERENTIE EXPERIMENT



Figuur B2. Proefopstelling voor het preferentie experiment (bovenaanzicht).

Experiment A:
Bakje 1 en bakje 9: Poel
" 2 en " 8: Vochtig substraat met bladpakket
" 3 en " 7: Vochtig substraat
" 4 en " 6: Droog substraat
" 5: Opzetplaats

Experiment B:
Bakje 1 en bakje 8: Vochtig substraat met bladpakket
" 2 en " 9: Poel
" 3 en " 4: Vochtig substraat
" 6 en " 7: Droog substraat
" 5: Opzetplaats

Experiment C:
Bakje 1 en bakje 8: Droog substraat
" 2 en " 9: Vochtig substraat
" 3 en " 4: Vochtig substraat met bladpakket
" 6 en " 7: Poel
" 5: Opzetplaats

Experiment D:
Bakje 1 en bakje 8: Poel
" 2 en " 9: Vochtig substraat met bladpakket
" 3 en " 4: Droog substraat
" 6 en " 7: Vochtig substraat
" 5: Opzetplaats

Experiment E:
Bakje 1 en bakje 8: Vochtig substraat
" 2 en " 9: Droog substraat
" 3 en " 4: Poel
" 6 en " 7: Vochtig substraat met bladpakket
" 5: Opzetplaats