Piet

Kolonisatie door aquatische macro-invertebraten:

aanvoer van soorten en geschiktheid van habitat in een bronbeeksysteem

Stageperiode: 1 maart 1999 – 27 oktober 1999

Stagiare
W.C.E.P. Verberk
Professor Huijbersstraat 159
6525 BA Nijmegen
024-3224530
wilcov@sci.kun.nl

Katholieke Universiteit Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen

Begeleiding
drs. R.C. Nijboer (IBN-DLO)
Dr. J.G.M. Roelofs (KUN)

ALTERRA
Droevedaalsesteeg 3A
Postbus 47
6700 AA Wageningen

INHOUDSOPGAVE

SUMMARY 3
SAMENVATTING 5
1. INLEIDING 7
1.1. Bronsystemen: Bedreigingen en hersel 7
1.1.1. Bronsystemen in Nederland 7
1.1.2. Bedreiging van bronsystemen 7
1.1.3. Herstel van bronsystemen en de macro-invertebraten gemeenschap van bronsystemen. . . 7
1.2. Kolonisatie van macro-invertebraten 8
1.3. Verspreidingsmogelijkheden van macro-invertebraten 8
1.3.1. Stroomafwaartseverspreiding via het water (drift) 8
1.3.2. Stroomopwaartse verspreiding 9
1.3.2.1. Via het water 9
1.3.2.2. Via het land 9
1.3.2.3. Via het 'gast heren' 9
1.3.3. Verticale migratie vanuit de bodem. 10
1.3.4. Migratie via de lucht 10
1.4. Aanleiding van het onderzoek 10
1.5. Doelstelling van het onderzoek 10
2. Gebiedsbeschrijving 13
2.1. Springendal algemeen 13
2.2. Geologie en hydrologie. 15
2.3. Springendal problematiek 15
2.4. Beschrijving van het onderzoeksgebied 15
2.5. Herstel maatregelen 16
2.6. Streefbeeld 16
3. MATERIAAL & METHODEN 17
3.1. Veldwerk 17
3.2. Labwerk 17
3.3. Literatuur. 18
3.4. Gegevensbewerking. 19
3.4.1. Kolonisatie 19
3.4.2. Vlieggedrag en functionele voedingsgroep 19
3.4.3. Multivariate analyse: Clustering. 19
3.4.4. Multivariate analyse: Ordinatie 20
4. RESULTATEN 23
4.1. Kolonisatie van het onderzoeksgebied. 23
4.1.1. Aantal taxa en aantal exemplaren 23
4.1.2. Soortensamenstelling.. 25
4.1.3. Herkomst van de aangetroffen soorten 25
4.1.4. Clustering: FLEXCLUS 26
4.2. Abiotiek en streefbeeld. 28
4.3. Kolonisatie en de relatie met gedrag en omgeving 29
4.3.1. Vlieggedrag en functionele voedingsgroep 29
4.3.2. Ordinatie: CANOCO 31
4.4.3. Autecologie per cluster 33

Foto omslag: Brontak 1 in het nieuw ontstane brongebied, gefotografeerd op 3 juni 1999. Brontak 1 ligt in het open veld en is onbeschut. Door afvoerpieken wordt de beekbodem uitgesleten, door afvoerdalen treedt droogvalling op.

5. DISCUSSIE 39
5.1. Algemene kolonisatiepatronen: aanvoer en habitat. 39
5.1.1. Algemene patronen in het bronsysteem. 39
5.1.2. Algemene patronen in het beeksysteem. 39
5.2. Verschillen in aantal exemplaren en soorten tussen bronsysteem en beeksysteem . . 39
5.2.1. Pionierssoorten 40
5.2.2. Invloed van de verschillende omgevingsfactoren: CANOCO 40
5.2.3. Aantal exemplaren en soorten in het bronsysteem 41
5.2.4. Het aantal exemplaren en de soorten in het beeksysteem 42
5.3. Afweging tussen aanvoer en habitat: implicaties voor het beheer 43
5.3.1. Aanvoer 43
5.3.2. Habitat 43
5.4.3. Afweging & beheer 43
6. CONCLUSIES & AANBEVELINGEN 45
6.1. Aanbevelingen 45
6.2. Verder onderzoek 45
7. LITERATUUR. 47

BIJLAGE 1: Determinatie Literatuur

BIJLAGE 2: Aantallen en percentages exemplaren per soort

BIJLAGE 3: Specificatie van de herkomst van taxa

BIJLAGE 4: FLEXCLUS samenvatting

BIJLAGE 5: FLEXCLUS soortentabel

BIJLAGE 6: FLEXCLUS abundantie scores

BIJLAGE 7: Typerende gewichten van NODES

BIJLAGE 8: CANOCO samenvatting

BIJLAGE 9: Monte Carlo permutation test

BIJLAGE 10: Overzicht autecologie per cluster

BIJLAGE 11: Taxa verdeling per cluster voor een aantal autecologische kenmerken

BIJLAGE 12: Spreiding van de omgevingsfactoren per cluster

BIJLAGE 13: Clusterbeschrijving

SUMMARY

During the last few decades, spring systems are threatened more severely due to drought, acidification and a disturbed hydrology in general. Recently management of an upstream area of the stream "Springendal" has been taken over by National Forestry Commission and recovery measures have been executed. After these measures, three new springs have developed in this area. These springs were uninhabited by aquatic invertebrates and this was an ideal opportunity to study the colonisation processes.

Samples were taken three times (day 1: 1 March 1999, day 43: 12 April, 1999 and day 78: 17 May 1999), on six different locations and in two separate streams (stream 1: location A, B and C; stream 2: location D, E and F). Locations C and F were located in the stream area and locations A, B, D and E were located in the spring area. There were two different barriers present in the two streams between the spring area and the stream area. In stream 1 this barrier was a pond, collecting water which then gradually flowed in the stream, resulting in a constant flow. Stream 2 was an intermittent stream, with parts sometimes drying up. Existing literature was used to search for the ecology of the captured species. Data were analysed for the locations separately and also by using clustering and ordination techniques.

6921 specimens were captured, belonging to 75 different species or higher taxa. There were profound differences between the stream area and spring area. In the spring area Chironomidae dominated and high numbers of specimens were captured. Numbers increased for day 43 and day 78. Oligochaeta were found in reasonably high numbers dominating location F and Malacostraca and Bivalvia dominated location C in low numbers. For the stream area, there was no clear increase in numbers for day 43 and day 78. The spring area of stream 1 was colonised by fewer taxa than stream 2. Also, the species composition of location F came to resemble that of D and E at day 78.

From the results it is concluded that colonisation has occurred. Colonisation is dependent on both supply of species as well as habitat quality. Dominance of the Chironomidae is thought to arise from the barriers, preventing upstream movement, thus giving Chiromidae an advantage to reach the spring area. In addition the habitat is free of competition and predation. Since the spring area of stream 1 is located in an open field with no shading and protection from wind, fewer species managed to colonise this area.

Location F was unstable and characterised by drought and peak flows. This gave an advantage for the burrowing Oligochaeta. However, drying up was not a continuous barrier, but rather in intermittent barrier. Because of this, there was exchange between the locations D, E and F. As the upstream spring was colonised, more species drifted to location F and thus the species composition came to resemble that of D and E. Location C was more isolated and stable due to the permanent barrier and constant flow of water from the pond. This is probably why the species composition at location C was found to be different at all three sample days from that of the other locations. Low numbers were captured, presumably because of high current velocities and influx of water from the pond, causing much drift.

The captured species were mainly pioneering species, since most species are both very common and not indigenous of fully developed springs. Furthermore, their ecology did not closely match the abiotic conditions measured. Supply and habitat quality are both important factors in colonisation. At the moment there are few climax species and demands on habitat are low. However, arriving climax species will not be able to colonise since there are large fluctuations in water level and temperature. Because of this, it is concluded that a climax population cannot develop in the newly developed springs, unless the problems concerning peakflows and droughts are solved and conditions such as stable water supply and temperature are met. In order to do this, upstream infiltration areas to the springs need to be free of drainage and the downstream discharge of water must be decreased.

SAMENVATTING

Bronsystemen in Nederland zijn de laatste decennia sterk in aantal afgenomen en de kwaliteit is verslechterd door verdroging, verzuring en een verstoorde hydrologie. Onlangs heeft Staatsbosbeheer een akker bovenstrooms van de beek 'Springendal' aangekocht. Na uitvoering van herstelmaatregelen zijn hier drie nieuwe bronnen ontstaan. Dit nieuw ontstane bronsysteem is nog onbegroeid en ongekoloniseerd en dit is daarom een ideale gelegenheid om kolonisatie in dit systeem te onderzoeken.

Op 1 maart 1999, 12 april 1999 en 17 mei 1999 zijn monsters genomen op zes locaties, gelegen in twee brontakken (brontak 1: monsterpunten A, B & C; brontak 2: monsterpunten D, E & F). De monsterpunten C en F lagen beide in het reeds bestaande beeksysteem en de monsterpunten A, B, D en E lagen in het nieuw ontstane bronsysteem. In brontak 1 was een barrière in de vorm van een retentiebekken aanwezig, in brontak 2 was een barrière in de vorm van een droogvallend deel aanwezig. Tevens werd de abiotiek gemeten. Van de aangetroffen taxa werd in de literatuur de autecologie opgezocht. De gevonden taxa en gemeten waarden voor de omgevingsvariabelen werden vergeleken met streefbeeld soorten en streefwaarden. Tenslotte werd de data verwerkt met clustering en ordinatie analyses.

Er zijn 6921 exemplaren aangetroffen, behorend tot 75 verschillende soorten of hogere taxa. Er waren grote verschillen tussen bron- en beeksysteem. In het bronsysteem domineerden Chironomidae welke in hoge aantallen werden aangetroffen. In monsterpunt F werden Oligochaeta in redelijk hoge aantallen aangetroffen. In monsterpunt C werden lage aantallen aangetroffen en monsterpunt C werd gedomineerd door Malacostraca en Bivalvia. In het bronsysteem nam het aantal exemplaren en het aantal soorten toe op dag 43 en 78. Deze toename was het grootst voor brontak 2. In het beeksysteem was er geen duidelijke toename in het aantal exemplaren en het aantal soorten. De soortensamenstelling van monsterpunt C verschilde sterk van de overige monsterpunten. Het verschil in soortensamenstelling tussen monsterpunt F en de monsterpunten D en E werd in de loop van de tijd kleiner.

Uit de resultaten blijkt dat het bronsysteem is gekoloniseerd. Kolonisatie is afhankelijk van de aanvoer van soorten en de geschiktheid van het habitat. De dominantie van Chironomidae in het bronsysteem is waarschijnlijk het gevolg van beide factoren. Het bronsysteem was door de barrières beter toegankelijk voor de vliegende Chironomidae. Daarnaast was het habitat geschikt doordat er veel voedsel was en weinig competitie en predatie. De gevonden verschillen in soortensamenstelling en aantal exemplaren tussen de beide brontakken zijn terug te voeren op verschil in ligging en het verschil in barrière. De monsterpunten van brontak 1 in het nieuw ontstane bronsysteem lagen sterk geïsoleerd en er was weinig schaduw, wat ongunstig is voor macro-invertebraten. De monsterpunten van brontak 2 lagen meer beschut en dichter bij elkaar.

Vanwege de aanwezigheid van het retentiebekken was monsterpunt C stabiel door een continue aanvoer van water en zeer geïsoleerd doordat het bekken functioneerde als barrière voor migratie door het water in beide richtingen. Monsterpunt F is minder sterk geïsoleerd doordat de droogvalling niet continue was. Hierdoor kwamen veel taxa via drift uit monsterpunten D en E in monsterpunt F terecht. Monsterpunt F is minder stabiel doordat de watertoevoer niet constant was.

Uit de resultaten is verder geconcludeerd dat nog geen climax stadium is bereikt voor zowel het nieuw ontstane als het reeds bestaande brongebied en dat het in het nieuwe bronsysteem vooral pionierssoorten betreft. Deze stellen weinig eisen aan hun habitat en daarom lijkt de aanvoer van taxa beperkend. Echter, climaxsoorten die het systeem bereiken stellen strengere eisen en zullen zich niet kunnen vestigen. Beide factoren zijn hier daarom van belang voor kolonisatie. Om een climaxstadium te verkrijgen moeten verdere herstelmaatregelen worden uitgevoerd. Deze moeten gericht zijn op het herstellen van de hydrologie, waardoor verdroging en temperatuursschommelingen verdwijnen en extra aanvoerroutes ontstaan. Hiervoor moeten de drainage in de bovenstroomse inzijggebieden worden verwijderd en de afvoer van water benedenstrooms moet worden verminderd. In een laatste stadium kan tevens het retentiebekken worden verwijderd.

1. INLEIDING

1.1. Bronsystemen: Bedreiging en herstel

1.1.1. Bronsystemen in Nederland

Brongebieden zijn plaatsen waar grondwater op natuurlijke wijze over een klein of groot oppervlak uittreedt. Ze zijn aanwezig in gebieden met reliëf waar ondoorlatende lagen (keileem, klei) voorkomen, welke zorgen voor een geheel of gedeeltelijke zijwaartse verplaatsing van het bodemwater. Onder druk van een grondwaterpakket kan eveneens op laaggelegen plaatsen waar de ondoorlatende laag onderbroken is, water uittreden. Bronnen komen in het pleistocene deel van Nederland en lokaal langs de binnenduinrand voor en zijn gelegen op de hellingen van stuwwallen en terrassen en zijn in nationaal opzicht zeldzaam te noemen (Staatsbosbeheer, 1990).

Er zijn verschillende brontypen te onderscheiden. In Twente komen nagenoeg alleen helocrene bronnen voor. Helocrene bronnen (of diffuse bronnen) treden diffuus aan de oppervlakte door een dunne, soms vrij dikke zandlaag. Het hele kwelgebied wordt zodoende tot een poel of moeras waaruit het water slechts langzaam afstroomt (Tolkamp, 1983).

Bronsystemen worden gekarakteriseerd door het voorkomen van een specifieke flora en fauna als gevolg van de unieke milieu-omstandigheden zoals de constante aanvoer van grondwater met een lage, constante temperatuur. Deze karakteristieke flora en fauna komt op nog maar weinig plaatsen voor en is zeldzaam tot zeer zeldzaam (Eysink, 1997). Daarnaast vormen bronnen historisch belangrijke landschapselementen (Maas, 1959).

1.1.2. Bedreigingen van bronsystemen

Bronsystemen in Nederland zijn de laatste decennia sterk in aantal afgenomen en de kwaliteit is verslechterd door intensief watergebruik. Behoud en waar nodig herstel van deze waardevolle systemen is daarom wenselijk. Bronsystemen zijn sterk afhankelijk zijn van de kwantiteit en kwaliteit van het water uit het infiltratiegebied en de directe omgeving. Doordat bronnen zijn gelegen op de hellingen van stuwwallen en terrassen zijn ze lange tijd min of meer van nature beschermd geweest. De laatste dertig jaar is dit echter drastisch veranderd.

Sinds de akkerbouw (vooral maïsteelt) zijn intrede heeft gedaan in pleistoceen Nederland is de toevoer van meststoffen naar brongebieden sterk toegenomen. De brongebieden die gevoed worden vanuit ondiepe grondwaterpakketten (bronnen met matige tot lage afvoer) zijn daarom het sterkst achteruit gegaan. Brongebieden gevoed vanuit diepe grondwater pakketten (bronnen met een matige tot hoge afvoer) zijn vooralsnog minder beïnvloed. De toename in voedingsstoffen heeft geleid tot een toename van de productie van organisch materiaal in veel brongebieden. Dit heeft geleid tot dikke organische pakketten waardoor bronnen 'dichtslibben' (Jalink *et al.*, 1997).

Daarnaast hebben benedenstroomse vergraving, normalisatie, drainage of anderszins versnelde waterafvoer een negatief effect op de hydrologie van een bron. Veel inzijggebieden zijn tegenwoordig gedraineerd en in veel grondwaterpakketten vindt drinkwaterwinning plaats. Deze beïnvloeding is van de laatste decennia en heeft geleid tot piekafvoeren in beeksystemen en ook het droogvallen van veel bronnen met een lagere afvoer. Deze effecten hebben onder andere een daling in de kwantiteit en diversiteit van macro-invertebraten tot gevolg.

1.1.3. Herstel van bronsystemen en de macro-invertebraten gemeenschap van bronsystemen

Door het herstellen van de fysische hydrologie en het verbeteren van de waterkwaliteit (de chemische hydrologie) van de inzijggebieden kunnen bronsystemen worden hersteld. Bij herstel van de fysische hydrologie moet gedacht worden aan het verwijderen van drainage en het herstel van de beekbodem, zodat deze vlakker en natuurlijker wordt, waardoor de afvoer gelijkmatiger is. Daarbij leidt verwijdering van drainage tot een grotere invloed van het grondwater, waardoor invloed van regenwater afneemt en de waterkwaliteit verbetert. Daarnaast zijn verminderde eutrofiëring en lozingen belangrijk voor herstel van de waterkwaliteit. Herstel van de hydrologie van een bronsysteem zal ook leiden tot herstel van de macro-invertebraten gemeenschap door (re-)kolonisatie.

1.2. Kolonisatie van macro-invertebraten

In dit onderzoek is de kolonisatie door macro-invertebraten van een nieuw ontstaan brongebied gevolgd. Om het verloop van kolonisatie te bepalen en voorspellingen hierover te doen is het belangrijk om te weten welke factoren van invloed zijn op het verloop van de kolonisatie. Twee factoren kunnen hierbij van belang zijn: Enerzijds is er de aanvoer van de soorten en anderzijds is er de ontwikkeling van een habitat waardoor vestiging en handhaving van de soorten mogelijk is.

De aanvoer van macro-invertebraten is afhankelijk van de autecologie van de soorten, de af te leggen afstand en het al dan niet aanwezig zijn van verspreidingsbarrières. In het onderzoeksgebied zijn twee barrières aanwezig, te weten een stilstaand water in de vorm van een retentiebekken en een periodiek droogvallend deel van de beek. Stilstaande wateren kunnen functioneren als barrière omdat de milieu-omstandigheden (bijvoorbeeld lage zuurstof concentratie) in stilstaande wateren ongeschikt zijn voor sommige beekbewonende macro-invertebraten (Dendy, 1944; Satzner, 1979). Stuwen en droogvallende trajecten kunnen ook als barrière functioneren (Pechlaner, 1986).

Voor de ontwikkeling van het habitat zijn zowel de waterkwaliteit als habitatdiversiteit (de aanwezigheid van veel verschillende habitats) van belang. Koppeling van omgevingsfactoren (zowel fysische als chemische) aan het voorkomen van macro-invertebraten is reeds uitvoerig gedaan voor het Springendal brongebied (Higler *et al.* 1981; Verdonschot, 1990; Regge & Dinkel, 1995; Nijboer, 1999). Hierbij is echter gekeken naar reeds gevestigde macro-invertebraten en niet naar kolonisatie van macro-invertebraten. Naast omgevingsfactoren zal deze studie de factoren van invloed op de aanvoer van macro-invertebraten inventariseren om zo tot een afweging te kunnen komen tussen het belang van aanvoer en habitatkwaliteit voor de kolonisatie van macro-invertebraten.

1.3. Verspreidingsmogelijkheden van macro-invertebraten

De respons van beekorganismen op de dynamiek van beken is groot en zeer variabel (Williams, 1981). Verplaatsingen treden zowel binnen een beeksysteem als tussen beeksystemen op en kunnen leiden tot (re-) kolonisatie. Williams & Hynes (1976) onderscheid gemaakt in vier mogelijkheden van kolonisatie:

1. stroomafwaartse migratie ('drift')
2. stroomopwaartse migratie
3. verticale migratie in het substraat
4. migratie via de lucht.

Al deze vier kolonisatie mogelijkheden blijken van belang te zijn. Totale kolonisatie van organismen kan daarom niet worden toegeschreven aan één mogelijkheid en wanneer één mogelijkheid geïsoleerd wordt kan het veel langer duren voordat de voorgaande taxonomische diversiteit en dichtheid bereikt wordt (Williams & Hynes, 1976). De tijd nodig voor macro-invertebraten om een nieuw habitat te koloniseren is variabel. Kolonisatie strekt zich uit van enkele weken (Walters, 1964) tot meer dan 20 jaar (Milner, 1984).

1.3.1. Stroomafwaartse verspreiding via het water (drift).

Drift is één van de belangrijkste mechanismen waardoor in beken een grote stroomafwaartse verplaatsing van invertebraten kan optreden. Drift varieert seizoensmatig in samenhang met de levenscyclus van de betrokken organismen en kan zowel actief als passief plaatsvinden. Bij stroomafwaartse beweging van beekmacro-invertebraten kan onderscheid worden gemaakt in de volgende typen:

- Catastrofische drift. Dit is meestal gerelateerd aan afvoercondities waarbij het substraat fysiek wordt verstoord en de dieren worden meegenomen door de stroom (Minckley, 1964). Catastrofische drift wordt veroorzaakt door extreme afvoerpieken maar kan eveneens het gevolg zijn van andere extreme omstandigheden zoals toevoer van gifstoffen, warm water of droogvalling.
- Gedragsdrift (Waters, 1965); zoals dagelijkse activiteit tijdens het voedsel zoeken, paren of verplaatsen (Elliott, 1969; Bishop & Hynes, 1969; Brusven, 1970; Statzner, 1979), of het

actief opzoeken van de waterkolom om te ontsnappen aan een predator.

- Verspreidingsdrift; waarbij de dieren zich verspreiden door gebruik te maken van de stroming hetgeen vaak bij pas uitgekomen jongen optreedt (Nishimura, 1967; Ulfstrand *et al.*, 1974).
- Constante drift of achtergronddrift; omvat het toevallig losraken en in de stroom terechtkomen van lage aantallen individuen.

Drift speelt een belangrijke rol bij kolonisatie en rekolonisatie van vrijgekomen/nieuwe habitats, wanneer deze stroomafwaarts liggen. In dit onderzoek zal drift daarom minder belangrijk zijn aangezien het onderzoeksgebied geheel aan het bovenstroomse deel van de beek ligt. Drift-compenserende maatregelen zijn echter wel van belang aangezien dit vormen zijn van kolonisatie vanuit benedenstroomse gedeeltes. Veel driftende soorten zijn r-strategen, soorten met een hoge reproductie, een snelle ontwikkeling en een hoge sterfkans (Verdonschot, 1996). Daarnaast zijn deze drift compenserende maatregelen belangrijk voor een gevestigde populatie zodat deze niet uitspoelt door drift. Er zijn verschillende theorieën over de populatiedynamiek van beekbewonende dieren om drift te compenseren:

- De kolonisatiecyclus: Volwassen dieren vliegen naar het bovenstroomse beekgedeelte waar eiafzetting plaatsvindt. Dit dient om de aantallen bovenstrooms aan te vullen aangezien deze door drift zijn afgenomen (Müller, 1954).
- Stroomopwaartse verspreiding.
- Dichtheidsafhankelijke regulatie; waarbij drift alleen optreedt om intraspecifieke competitie te reduceren (Dimond 1967; Elliott 1967).

1.3.2. Stroomopwaartste verspreiding

Stroomopwaartse migratie is de actieve verplaatsing van het dier tegen de stroomrichting in. Dit kan op verschillende manieren, zoals door de waterkolom, via de bodem en via gastheren, maar ook door de lucht geschieden.

1.3.2.1 Via het water: Stroomopwaartse verspreiding van rheofiele macro-invertebraten door de waterstroom is reeds lang bekend (o.a. Macan, 1957; Waters, 1965). De meeste auteurs zijn het er over eens dat deze vorm van verspreiding het verlies aan drift niet compenseert (Ball *et al.*, 1963; Müller, 1954; Bailey, 1966; Waters, 1965). Toch zijn de meeste macro-invertebraten positief rheotactisch (tegen de stroming in zwemmend) en wordt het belang van deze verspreiding onderschat (Hughes, 1969; Williams & Hynes, 1976).

Stroomopwaartse migratie kan geïnduceerd worden door een aantal factoren zoals voedsel, ontwikkelingsstadium, temperatuur, stroomsnelheid, seizoen, licht, dag-nacht ritme, vermindering van inter- en intraspecifieke competitie, vermijding van ongunstige abiotische omstandigheden en ter compensatie van drift (Beauchamps, 1933, 1937; Hultin, 1971; Müller, 1966; Söderström, 1987).

Bij stroomopwaartse verspreiding zoeken de dieren meestal stromingsluwe zones op en kunnen dan in 'rijen' stroomopwaarts trekken (Meijering, 1972). Daarnaast vertonen diergroepen met goed vliegende adulten stroomopwaartse migratie van larven/nymfen via het water (Bishop & Hynes, 1969; Hultin *et al.*, 1969).

1.3.2.2. Via het land: Verspreiding over land is minder bekend. Van sommige steenvliegen is bekend dat de vleugelloze vrouwtjes over redelijke afstanden stroomopwaarts lopen voordat ze hun eieren in de beek afzetten (Thomas, 1966; Hynes 1970).

1.3.2.3. Via 'gastheren': Het meest bekende voorbeeld van verspreiding door 'gastheren' is het meeliften van individuen met watervogels, of aan wantsen, schaatsenrijders en andere organismen (Rosine, 1956; Fryer, 1974; Fernando & Galbraith, 1970) De verspreiding via 'gastheren' heeft als nadeel dat de 'lifter' geen invloed uitoefent op de bestemming. Echter 'gastheren' zullen zich vaak op vergelijkbare plaatsen ophouden.

1.3.3. Verticale migratie vanuit de bodem

Naar boven gerichte beweging door de bodem is van belang. De bovenste laag van de bodem bevat namelijk larven van vele beekinsecten en daarnaast verschillende stadia van niet-insecten (Williams & Hynes, 1976). Deze vorm van migratie blijkt vooral van belang voor tijdelijke beken. Zo vond Williams (1977) voor een beek welke pas in oktober begon te stromen dat de belangrijkste kolonisten organismen waren die de zomerdroogte als dormatieve stadia, begraven in het substraat, doorbrachten.

1.3.4. Migratie via de lucht

Kolonisatie vanuit de lucht is gelimiteerd tot de lente, zomer en herfst in gematigde streken. Het grootste deel van de stroomopwaartse verspreiding van macro-invertebraten geschiedt via de lucht (Roos, 1957, Bengtsson *et al.* 1972, Madsen *et al.*, 1973). Redenen voor vliegbewegingen zijn het zoeken naar voedsel, paring, compensatie van drift en verspreiding over verschillende biotopen (Verdonschot, 1996).

Goede vliegers zijn vaak veel wijder verspreid dan de slechte vliegers. Voor goede vliegers is het risico en het verlies bij verspreiding door de lucht echter groter in vergelijking tot verspreiding via het water (Hynes, 1970). Beken in verschillende stroomgebieden zijn vaak gescheiden door ecologische barrières waardoor de kans om via de lucht een ander beeksysteem daadwerkelijk te bereiken gering is. Goede vliegers kunnen daarentegen wel snel koloniseren (Harrison, 1966; Fernando & Galbraith, 1973).

Naast het actief opzoeken van andere beeksystemen kunnen vliegende dieren eveneens passief verspreid worden door de wind. Hierbij bepaalt de windrichting de vliegrichting (Elliot, 1967; Bishop & Hynes, 1969). De oriëntatie voor de richting kan het reflecterend oppervlak van de beek zijn (Macan, 1974).

1.4. Aanleiding van het onderzoek

De Springendalse beek is een beek die door landbouw in de omgeving onderhevigd is aan verzuring, vermesting en verdroging (van Gerven *et al.*, 1997). Eind 1996 is het perceel Weersink (akker 'De Strengen'), bovenstrooms van de zuidkoppen van de beek 'Springendal', aangekocht door Staatsbosbeheer. Onlangs zijn er herstelmaatregelen uitgevoerd op deze akker om de negatieve effecten van verdroging, verzuring en eutrofiëring terug te dringen. Vrijwel meteen na het herstel zijn in het onderzoeksgebied verschillende bronplekken ontstaan. Het gebied is nog onbegroeid en de bronnen zijn ongekoloniseerd. Dit is een uitgelezen kans om onderzoek te doen naar de kolonisatie van aquatische macro-invertebraten in dit natuurontwikkelingsgebied.

1.5. Doelstelling van het onderzoek

Het doel van dit onderzoek is het volgen van de kolonisatie van de nieuwe brongebieden door macro-invertebraten om na te gaan welke factoren van belang zijn voor dit kolonisatieproces. De volgende deelvragen worden hierbij gesteld:

- Hoe verloopt de kolonisatie door aquatische macro-invertebraten in bronkoppen en bronbeekjes?
- Wat is de invloed van een barrière tussen bovenloop en benedenloop op de kolonisatie van aquatische macro-invertebraten?
- Is de kolonisatie gerelateerd aan habitatontwikkeling of aan aanvoer en autecologie van de gevonden soorten?

De volgende hypothesen worden gesteld:

- Soorten met een adult vliegend stadium zullen snel koloniseren, aangezien deze zich snel kunnen verplaatsen en omdat de bronnen vanuit de lucht goed bereikbaar zijn.
- Soorten die op korte afstand voorkomen zullen sneller koloniseren dan soorten die op lange afstand voorkomen.

- Habitat- en standplaatseisen zullen minder streng zijn, aangezien verwacht wordt dat de koloniserende soorten pioniersoorten zullen zijn, welke weinig eisen stellen aan hun omgeving.
- Een barrière zal stroomafwaartse en stroomopwaartse migratie verhinderen voor zover deze niet door de lucht plaatsvindt.

Om de hypothesen te toetsen en de doelvragen te beantwoorden wordt getracht de volgende onderzoeksvragen te beantwoorden.

- Welke (pioniers-)soorten worden waargenomen tijdens de onderzoeksperiode?
- Op welk moment in de tijd / het seizoen worden deze soorten waargenomen?
- Koloniseren bepaalde groepen macro-invertebraten de bronnen sneller dan andere?
- Zijn er typische pioniersoorten die na verloop van tijd weer verdwijnen?
- Waar komen de soorten vandaan?
- Welke afstanden hebben de soorten afgelegd?
- Hoe verschillen de plaatsen in soortensamenstelling?
- Is er een relatie tussen de aanwezige barrière en de aangetroffen soorten
- Is er een relatie tussen omgevingsfactoren en de aangetroffen soorten?
- Is er een relatie tussen de autecologie van de aangetroffen soorten en waar ze voorkomen?

2. GEBIEDSBESCHRIJVING

2.1. Springendal algemeen

Het onderzoeksgebied is gelegen in het natuurreservaat het Springendal (figuur 1). In dit reservaat ontspringt op 60 m N.A.P., ten noordwesten van het dorp Ootmarsum, de Springendalse beek. De beek heeft een totale lengte van 5.5 km en stroomt van west naar oost in één van de erosiedalen aan de oostflank van de noord-zuid lopende stuwwal van Ootmarsum. De beek wordt gevoed door verschillende helocrene bronnen. Benedenstrooms bevinden zich eveneens bronnen langs de beek, die de beek van water voorzien. Langs de bovenloop zijn enkele bronvijvers aanwezig, die gevoed worden door bronwater en afwateren op de beek. De bovenstroomse bronnen voeden twee bovenloopjes, respectievelijk de noordelijke en de zuidelijke bovenloop die ieder in een smal erosiedal liggen. Deze twee bovenloopjes voegen zich samen tot de eigenlijke Springendalse beek na 600 m. Het deel van de Springendalse beek met bronbeekjes is op de stuwwal gelegen en heeft de karakteristieken van een natuurlijke laaglandbeek (Waterschap Regge & Dinkel, 1995). Het stroomgebied omvat een oppervlakte van circa 485 hectare en de bronbeek mondt uit in de Hollander Graven op 20m N.A.P. die op zijn beurt weer uitmondt in de rivier de Dinkel.

De Springendalse beek is uniek wat zijn oorspronkelijke karakter enigszins heeft weten te behouden. Alhoewel ook in deze beek de invloed van verontreiniging en cultuurtechnische ingrepen zichtbaar is, bezit ze nog een min of meer gave morfologie en herbergt ze plaatselijk nog karakteristieke levensgemeenschappen (Provincie Overijssel, 1990). Aangezien verreweg het merendeel van de waterlopen in Twente gereguleerd en geëutrofieerd is, vervullen de nog resterende oorspronkelijke erosiedalen een zeer belangrijke natuurwetenschappelijke functie (Staatsbosbeheer, 1990). In de beek zelf komen volledig ontwikkelde bron- en beekfaunagemeenschappen voor. Deze gemeenschappen kenmerken zich door de aanwezigheid van koud-stenotherme bron- en bovenloopsoorten en een stromingsminnende fauna van typische grind-, zand- en bladhabitats.

Figuur 1: Overzicht van de ligging van de monsterpunten en de natte plaatsen op 16 maart 1999. De natte delen zijn donker aangegeven, stroompjes zijn met lijntjes aangegeven.

2.2. Geologie en hydrologie

Om inzicht te krijgen in de ondergrondse waterstromingen en het plaatselijk uittreden van bronwater van waaruit de beek ontstaat, is enige kennis over de geologie en de daarmee sterk samenhangende hydrologie vereist. De ondergrond van het op de stuwwal gelegen deel van het stroomgebied bestaat uit slecht doorlatende pakketten keileem en uit goed doorlatende grindhoudende zandgronden.

Door het onvoorspelbare voorkomen van kleischollen in de ondergrond is het stromingspatroon van het grondwater moeilijk te doorzien. In het algemeen kan gesteld worden dat in de hogere zandige delen van de stuwwal infiltratie plaatsvindt en dat bronnen ontstaan wanneer het grondwater na doorstroming van een goed doorlatende laag een kleipakket tot aan de oppervlakte tegenkomt. Voor een uitvoerige beschrijving van de geologie en hydrologie wordt verwezen naar Otter & Weijers (1987).

2.3. Springendal problematiek

Het Springendal is de laatste decennia onderhevig aan degradatie als gevolg van verdroging, verzuring en eutrofiëring (van Gerven *et al.*, 1997; Eysink, 1997). De belangrijkste oorzaak is de verstoorde hydrologie. Landbouwkundige ontwatering van bovenstrooms gelegen akkers die dienen als inzijggebieden heeft tot gevolg dat deze gebieden niet meer functioneren als een tijdelijke opslagplaats voor water. Hierdoor wordt het water niet langzaam aan de beek afgeven, maar snel afgevoerd waarbij zich bij neerslag onnatuurlijk hoge piekafvoeren voordoen (Eysink, 1997). Door de afvoerpieken snijdt de beek zich steeds dieper in, waardoor het water nog sneller afgevoerd wordt. Door deze insnijding en doordat er minder aanvoer van water uit de inzijggebieden is, daalt het beekpeil. Dit veroorzaakt het droogvallen van bronnen en het verdrogen van bronbossen en waardevolle schraalgraslanden langs de beek. Tevens treedt door de toegenomen invloed van regenwater verzuring en eutrofiëring op in de beek en de omliggende graslanden.

De verstoorde hydrologie heeft een verarming van de beekflora en –fauna tot gevolg. Vergeleken met de bron- en beekfauna van de noordelijke bovenloop is de fauna in de zuidelijke bovenloop ernstig verarmd. Karakteristieke koud stenotherme soorten komen slechts sporadisch voor, enkele soorten ontbreken zelfs volledig (van Gerven *et al.*, 1997).

Bij afvoerpieken treden sterke bewegingen in het bodemsubstraat op. Bewegend substraat geeft dieren geen kans te overleven, ze worden levend onder het zand begraven. Daarnaast worden organische pakketjes, fijn slib en sediment weggespoeld waardoor de habitatdiversiteit afneemt (Elliott, 1971).Veel habitatmozaïeken in de zuidtak zijn verdwenen behalve bovenstrooms bij de dammetjes in het bosgedeelte.

Bij afvoerdalen treedt stagnatie op en gaat het zuurstofgehalte dalen. De eutrofiëring veroorzaakt daarbij algengroei en verhoogde primaire productie. Sterven de algen af dan daalt het zuurstof nog verder en veel stromingsminnende soorten, die over het algemeen een hoog zuurstofgehalte nodig hebben, zullen verdwijnen. Door overmatige algengroei is kolonisatie bijna niet mogelijk, omdat de stenen en het sediment bedekt worden met een 'vettige' algenlaag. door deze algen- en plaatselijk sterkere bacteriegroei worden ook de bodemporiën afgesloten, waardoor de bodembewoners als het ware verstikken (van Gerven *et al.*, 1997).

2.4. Beschrijving van het onderzoeksgebied

De bossen en landbouwgronden rond het beekdal zijn relatief jong. Uit oude foto's en historische atlassen van 1850 en 1900 blijkt, dat het dal voornamelijk door heidevelden omgeven werd. Reeds in die tijd waren bronnen in het gebied aanwezig welke zijn verdwenen met de komst van landbouw en drainage. Bovenstrooms gelegen percelen zijn al lange tijd gebruikt voor akkerbouw. Het onderzoeksgebied is één van die percelen (perceel Weersink). Vanaf 1978 is het perceel als akker in gebruik geweest, grotendeels voor de maïsteelt. Daarom is het onderzoeksgebied te typeren als een heideontginningsakker. Eind 1995 is een retentiebekken aangelegd in de zuidelijke bovenloop op de grens van het bovenstrooms gelegen perceel Weersink en het beekdal (Eysink, 1997). Jalink en

collegae (1997) geven een uitvoerige beschrijving van het onderzoeksgebied: de maïsakker ligt tussen de Brandtorenweg en een retentiebekken. In het gebied liggen bronkoppen van de zuidelijke bovenloop van de Springendalse beek (Amersfoort coördinaten: 257, 494). De bodem bestaat uit veldpodzolgrond en ten zuiden van de akker is ondiep in de ondergrond keileem aanwezig (Stiboka, 1987). De akker fungeert als infiltratiegebied, van waaruit het grondwater naar de Springendalse beek stroomt. De bronnen in de akker worden gevoed door grondwater dat over de tertiaire leemlagen naar het maaiveld stroomt.

2.5. Herstel maatregelen

Het onderzoeksgebied is eind 1996 door Staatsbosbeheer opgekocht. Na aankoop zijn een aantal herstelmaatregelen uitgevoerd: Een deel van het maaiveld is afgegraven, de aanwezige drains zijn verwijderd en er is gerst ingezaaid en geoogst. Tevens wordt het gebied niet meer bemest. Hierdoor is het verschraald en er hebben zich nieuwe bronkoppen gevormd. Tegelijkertijd wordt experimenteel de beekbodem in een deel van de zuidelijke bovenloop opgehoogd tot een meer natuurlijk niveau. Zo wordt de sterk drainerende werking van de beek opgeheven. Voor een meer uitvoerige beschrijving van de problematiek en herstelmaatregelen wordt verwezen naar van Gerven en collegae (1997).

2.6. Streefbeeld

Gezien het oorspronkelijke landschap (voedselarme heidevelden) wordt de ontwikkeling van de volgende cenotypen (Verdonschot, 1990) gezien als streefbeeld (van Gerven *et al.*, 1997): De brongebieden kunnen zich ontwikkelen tot voedselarme helocrene bronnen met constant debiet (H3/5+). Deze bron bestaat uit pakketten, met water verzadigd, dood organische materiaal (afgestorven planten, blad) die begroeid zijn met hogere planten en (veen-)mossen. Hiertussen ontstaan kleine bronbeekjes die het overtollige water afvoeren. Hierdoor ontstaat een mozaïek aan habitats en microhabitats zoals dikke, drogere, begroeide organische pakketten, waterverzadigde organische pakketten, kleine met organisch materiaal gevulde beekjes en zandige of grindige kleine bronbeekjes. Het geheel is beschaduwd.

Waar de kleine bronbeekjes samenvloeien ontstaan matig voedselrijke bovenloopjes met constant debiet (S1+). Deze kenmerken zich door een constant afvoerpatroon en een geringe voedselrijkdom. De bodem bestaat uit zand, gemengd met klei en grind. Door de werking van het afstromende water ontstaat een mozaïek aan habitats en microhabitats (zand- en grindbankjes, zones met slib en detritus, bladpakketten, dammetjes, en dergelijke) in de beek zelf. De bronbeekbovenloopjes hebben een lengteprofiel met micromeandering en een onregelmatig dwarsprofiel (met uitgeholde buitenbochten en aangezande binnenbochten).

De bovenloopjes gaan geleidelijk over in natuurlijke bovenlopen met constant debiet, matig voedselrijk, oligo- tot ß-mesosaproob (S2+). Deze gelijken wat betreft hydraulica en morfologie sterk op de bovenloopjes, maar zijn groter van afmetingen. Bij elk van deze drie cenotypen zijn referentie waarden opgesteld voor belangrijke abiotische factoren en tevens zijn er lijsten van karakteristieke soorten.

3. MATERIAAL & METHODEN

3.1. Veldwerk

In het onderzoeksgebied werden 6 monsterpunten gekozen (figuur 1). Er werden twee brontakken, elk op 3 verschillende plaatsen, bemonsterd. De monsterpunten A en B liggen in het open veld en tussen B en C ligt het retentiebekken. Monsterpunt D en E lagen eerst eveneens in het open veld, maar waren op dag 43 drooggevallen en daarna zijn monsterpunt D en E respectievelijk aan de rand van het bos en in het bos gekozen. Monsterpunt F is in het bos gelegen. De beide bronplaatsen (A + D) waren te omschrijven als een ondiep poeltje met veel organisch materiaal op de bodem. De bronbeekjes (B + E) van beide takken waren zeer ondiep, hadden een lage stroomsnelheid en een zandige bodem. Monsterpunt F had een bodem met veel slib en grove detritus als gevolg van bladinval en een lage stroomsnelheid. Monsterpunt C had een zandige bodem bedekt met grind en eveneens veel grove detritus en bladpakketten als gevolg van bladinval. De monsterpunten A, B, D en E zijn gelegen in het nieuw ontstane bronsysteem, de monsterpunten C en F in het reeds bestaande beeksysteem.

Op elk monsterpunt werden 3 replica's genomen met de mini-macrofaunashovel (afmetingen: 10 x 15 x 3 cm^3). Er werd drie maal bemonsterd: dag 1 (1 maart 1999), dag 43 (5 april 1999) en dag 78 (10 mei 1999). Hierbij werd stroomopwaarts gemonsterd om te voorkomen dat opgewervelde organismen later benedenstrooms zouden worden gevangen. Bij elk monsterpunt werden de volgende omgevingsfactoren gemeten:

- Temperatuur
- Zuurstofgehalte
- Stroomsnelheid
- pH
- Elektrisch Geleidings Vermogen (EGV)

Hiervoor zijn de volgende meters gebruikt:

- EGV-meter: WTW Conductometer – I
  Serienummer: 98050233
- Zuurstof-meter: Mikroprocessor Oximeter Oxi 320 + zuurstofsensor CellOx 325
  Serienummer: 51582031
- pH-meter: WTW Mikroprocessor pH-meter 196 met Inlab 420 electrode
  Serienummer: 23398162
- Stroomsnelheid-meter: Sensa – RC2
  Serienummer : 5173

Substraat monsters zijn genomen om de substraatsamenstelling te bepalen. Tevens werd bij elke replica de microhabitatstructuur (aanwezigheid van planten, algen of dood plantenmateriaal (bladeren, takjes, hout)) getekend. De genoemde omgevingsfactoren zijn niet op elke dag gemeten. De omgevingsfactoren pH, O_2, diepte en stroomsnelheid behorende bij monsterpunt D op dag 1 zijn niet gemeten ten gevolge van droogvalling. Op dag 78 is het zuurstofgehalte niet gemeten omdat de zuurstofmeter toen niet functioneerde.

3.2. Labwerk

De monsters werden binnen 5 dagen uitgezocht en vervolgens gedetermineerd. Voor het spoelen van de monsters, het uitzoeken en het determineren van de macro-invertebraten en de substraatanalyse is gebruik gemaakt van de standaard protocollen van Alterra. De gebruikte determinatie literatuur is opgenomen in bijlage 1.

Figuur 2. Ligging van de monsterpunten in de Springendalse beek en de nabij gelegen Mosbeek en Hazelbeek. De locaties zijn aangegeven in Amersfoort coördinaten en de blokpijlen geven de stroomrichting aan.

3.3. Literatuur

De hoeveelheid gevallen neerslag van 7 dagen voor elke monsterdatum werd opgezocht (KNMI, 1999a; KNMI, 1999b; KNMI, 1999c). Deze factor is ook van invloed omdat bij veel neerslag macro-invertebraten kunnen uitspoelen en bij weinig neerslag droogvalling kan optreden. Hiervoor werden de waarden van Tubbergen genomen omdat deze plaats het dichtste bij het onderzoeksgebied ligt.

Daarnaast werden de bemonsteringsdata van de noordtak van de Springendalse beek, de zuidtak van de Springendalse beek (gelegen in Nutter veld, zie figuur 1), Mosbeek en de Hazelbeek gebruikt, welke in de buurt gelegen zijn (figuur 2). Voor elke soort werd bekeken of deze in één van de andere beken waren aangetroffen en wat dan de minimale afstand tot de monsterpunten was. Deze data zijn verzameld om voor elke soort na te gaan wat de mogelijke plaats van oorsprong is en welke afstand deze soort dan heeft afgelegd.

Van alle aangetroffen macro-invertebraten werden autecologische kenmerken opgezocht in de literatuur om het voorkomen te koppelen aan ecologische kenmerken. Hierbij werd getracht de volgende ecologische kenmerken te achterhalen:

- Functionele voedingsgroep
- Bewegingsgedrag
- Trofisch niveau
- Saprobiteitsklasse voorkeur
- Zeldzaamheid
- Stroomsnelheidsvoorkeur
- Het al dan niet hebben van een vliegend adult stadium
- Levensduur
- Generatietijd
- Tijd van migratie en reproductie
- Dispersiecapaciteit

Voor de literatuur zoekactie werd gebruik gemaakt van het programma Winspirs met de volgende databestanden: CAB abstracts 1972-07/1999; Biological Abstracts (BA) 1989-1999; Current Contents (CC) 1996-1999. Deze autecologische literatuurgegevens werden gebruikt om, tezamen met de ordinatie- en clusteringresultaten (zie volgende paragraaf), per verkregen cluster een karakterisering te geven van verschillende autecologische kenmerken.

3.4. Gegevensbewerking

3.4.1. Kolonisatie

De mogelijke herkomst van een soort is bepaald met behulp van bemonsteringsdata van in de buurt gelegen beken. Voor elke soort is bepaald of deze in één van de monsterpunten voorkwam en vervolgens is de opname die het dichtste bij het onderzoeksgebied lag als mogelijke plaats van oorsprong genomen. Om een beeld te krijgen van de ontwikkeling in soortensamenstelling is voor elk monsterpunt een tijdsverloop geplot in soortensamenstelling. Voor elke soort zijn zowel de aantallen als het percentueel aandeel van de aantallen van deze soort op het totale aantal weergegeven.

3.4.2. Vlieggedrag en functionele voedingsgroep

Per monsterpunt is het verloop van zowel het percentage taxa als het percentage exemplaren met een vliegend adult stadium berekend. Evenzo is het verloop van de percentages voor elke functionele voedingsgroep in de tijd voor elk monsterpunt berekend. Dit is gedaan op basis van aantal exemplaren om een beeld te krijgen van de verhoudingen van voedingsgroepen bij de verschillende monsterpunten. Wanneer een soort meerdere voedingsgedragingen heeft, is het aantal exemplaren evenredig verdeeld over elk van deze voedingsgedragingen.

3.4.3. Multivariate analyse: Clustering

De eerste stap van multivariate analyse is het opdelen van de monsterpunten in clusters op basis van de soortensamenstelling. Hiervoor werd na een korte vooranalyse gekozen voor het clusteringprogramma FLEXCLUS (van Tongeren, 1986). FLEXCLUS voegt monsterpunten samen op basis van overeenkomsten in soortensamenstelling. FLEXCLUS geeft per cluster de interne homogeniteit (Average resemblance) en de homogeniteit met het meest verwante cluster (Resemblance). Door deze twee op elkaar te delen wordt een maat voor de isolatie (Isolation) verkregen. Wanneer de Isolation van een cluster lager is dan 1 is de soortensamenstelling van dat cluster erg gelijk aan dat van een ander cluster of is de samenstelling erg heterogeen. Voor de analyses werden de soortabundanties getransformeerd naar Preston-klassen (Preston, 1962) omdat absolute aantallen leiden tot een overwaardering van hoog abundante soorten en onderwaardering van laag abundante soorten.

In de analyse met FLEXCLUS werd gebruik gemaakt van de similaritietsratio. Na de initiële clustering werd gereloceerd om na te gaan of de clusters stabiel waren. Met behulp van de Isolation, de soortentabel en het aantal clusters werd bepaald welke drempelwaarde optimaal was en welke clustering optimaal is. Door bij FLEXCLUS telkens de twee meest gelijke clusters samen te voegen kan een dendrogram verkregen worden.

Met behulp van het programma NODES (Verdonschot, 1990a) werden de typerende soorten voor elk cluster bepaald. Dit zijn de soorten welke specifiek zijn voor dat cluster. Berekening van de typerende soorten gebeurde aan de hand van drie criteria; constantheid in een cluster (de frequentie van voorkomen van een soort in een cluster), trouw aan een cluster (het voorkomen van een soort in een cluster in vergelijking met andere clusters) en de relatieve abundantie van soort (abundantie van een soort in een cluster in vergelijking met de abundantie in andere clusters). Het programma geeft bij elk cluster voor elke soort een indexwaarde van 1 tot 12 wat aangeeft of een soort zeer typerend (10-12), matig typerend (7-9) of laag typerend (4-6) is.

3.4.4. Multivariate analyse: Ordinatie

De tweede stap in multivariate analyse was het koppelen van de verschillen in soortensamenstelling tussen de verschillende monsterpunten aan omgevingsfactoren. Het ordinatieprogramma Canoco 4.0 for Windows (ter Braak *et al.*, 1987; ter Braak & Smilauer, 1998) drukt de variatie in soortensamenstelling uit in meerdere dimensies. Ordinatie is een techniek waarbij de dimensies (assen) berekend worden die de grootste variatie in soortensamenstelling weergeven. Alle soorten, monsterpunten en omgevingsfactoren krijgen een waarde op elke as. Op de eerste as is de variatie het grootst en deze neemt af bij de volgende assen. Deze assen zijn onderling niet gecorreleerd. Met behulp van regressies gaat het programma na in hoeverre gemeten omgevingsfactoren gecorreleerd zijn met de berekende dimensies en hoe deze factoren gecorreleerd zijn met de variatie in soortensamenstelling.

Hierbij zijn een aantal verschillende ordinatietechnieken mogelijk (tabel I). Eerst is er een tweedeling in gradiëntlengte. Bij een hoge gradiëntlengte wordt ordinatie op basis van het unimodale (Gaussische) responsiemodel gebruikt en bij een lage gradiëntlengte wordt ordinatie op basis van het lineaire responsiemodel gebruikt. Bij het lineaire model is een soort lineair gecorreleerd met een as, bij het unimodale model is er sprake van een gaussische curve met een optimum.

Het mogelijk om direct en indirect te ordineren. Indirecte analyse houdt in dat de analyse alleen op basis van de soortensamenstelling van de monsterpunten plaatsvindt. Dit vindt plaats door vele iteraties waarbij aan soorten steeds minder arbitraire waarden wordt toegekend. Pas na de analyse worden de ordinatie assen geïnterpreteerd naar omgevingsfactoren met behulp van regressie technieken. Directe analyse houdt in dat bij elke iteratie een regressie van de ordinatie assen op de omgevingsfactoren wordt uitgevoerd. Hierdoor wordt alleen de variatie getoond welke gecorreleerd is met de omgevingsfactoren.

Bovendien is er bij de ordinatie technieken met unimodale verdeling de mogelijkheid tot detrenden. Of detrenden noodzakelijk is blijkt uit een afname van de eigenvalue's van de ordinatie assen bij detrenden.

Tabel I. Overzicht van de verschillende ordinatie technieken in relatie tot hun eigenschappen.

	indirect	direct
lineair	PCA	RDA
unimodal (Gaussisch)	CA	CCA
unimodal (Gaussisch, detrended)	DCA	DCCA

Bij de analyse van de data met CANOCO werd eerst een DCA zonder omgevingsfactoren uitgevoerd om de gradiëntlengte te bepalen. Monsters met weinig of geen overlap werden uit de analyse weggelaten omdat deze erg ver van de andere monsterpunten liggen waardoor de variatie tussen de overgebleven monsterpunten onduidelijk is. Daarna werden analyses uitgevoerd met de omgevingsfactoren. Wanneer waardes voor omgevingsfactoren ontbraken omdat deze niet waren gemeten is hier het gemiddelde aangehouden van de dagen waarop deze omgevingsfactor voor dat monsterpunt wel gemeten is. Wanneer twee omgevingsfactoren met elkaar waren gecorreleerd, dan werd de minst relevante factor weggelaten uit de analyse omdat deze de directe analyse beïnvloed. Bij directe analyses werd de optie 'forwarded selection' gebruikt in combinatie met de Monte Carlo permutatie test (500 permutaties) om na te gaan hoeveel effect (marginaal en conditioneel effect) elke factor heeft op de soortensamenstelling en of een factor significant is. De relevantie van de factoren werd bepaald op basis van de onderlinge correlatie (bij een inflation factor van 20 en hoger zijn er twee factoren gecorreleerd en dient één van de correlerende factoren weggelaten te worden) en op basis van significantie en effect van elke factor.

Hierna werden de data zowel direct als indirect geanalyseerd en werd nagegaan of detrenden nodig was door na te gaan of de eigenwaarden daalden bij detrenden. Als output geeft CANOCO onder andere een samenvatting waarin de volgende dingen staan:

- De eigenvalue's van de assen: een maat voor het belang van elk van de assen.
- De species-environment correlation: geeft aan hoe sterk soorten en omgeving zijn gecorreleerd voor een bepaalde as.
- Het percentage variantie van de soortsdata: geeft aan hoeveel procent van de totale variatie (total inertia) door elke as wordt verklaard.
- Het percentage variatie van de soort-omgevings relatie: geeft aan hoeveel procent van de variatie verklaard wordt door de omgevingsfactoren per as (sum of all canonical eigenvalues). Bij een directe analyse wordt door alle assen tezamen 100% verklaard.

Na de analyse met CANOCO werd in Excel een ordinatie-plot gemaakt waarbij de monsterpunten zijn uitgezet tezamen met de omgevingsfactoren. Hierbij werd de clusterindeling, zoals die met FLEXCLUS verkregen was aangegeven. Dit werd gedaan door de buitenste punten in het diagram te omlijnen. Alle punten die in het zo ontstane veelvlak vallen behoren tot hetzelfde cluster.

4. RESULTATEN

4.1. Kolonisatie van het onderzoeksgebied

4.1.1. Aantal taxa en aantal exemplaren

In totaal zijn 6921 exemplaren aangetroffen, verdeeld over 75 verschillende taxa. In het nieuw ontstane bronsysteem (A en B, D en E) zijn 4565 exemplaren aangetroffen en is een toenemende trend in het aantal taxa zichtbaar (Tabel II). Het aantal taxa neemt sterker toe in brontak 2 (D en E) dan in brontak 1 (A en B). In het reeds bestaande beeksysteem (C en F) zijn 2356 exemplaren aangetroffen. Het aantal taxa is hoger en fluctueert op deze punten. In het beeksysteem zijn er hogere aantallen taxa die weer verdwijnen, met name op dag 43, dan in het bronsysteem.

Tabel II. Totaal aantal taxa, het aantal verdwenen taxa en het aantal nieuwe taxa op de drie tijdstippen (dag 1, dag 43 en dag 78) voor de verschillende monsterpunten.

Monsterpunten	Dag	Totaal aantal taxa	Verdwenen taxa	Nieuwe taxa
A+B	1	3	-	3
	43	12	1	10
	78	10	8	5
C	1	19	-	19
	43	10	14	5
	78	24	4	18
D+E	1	8	-	8
	43	12	6	10
	78	17	6	11
F	1	22	-	22
	43	16	12	6
	78	19	7	11

Van elk deel van het bronbeeksysteem (bron, bronbeekje, bovenloop) is voor beide takken het aantal aangetroffen exemplaren voor een aantal soorten weergegeven (Tabel III). Een uitgebreide tabel met het aantal exemplaren voor elke soort is opgenomen in bijlage 2. In de bronnen (A en D) worden de hoogste aantallen exemplaren bereikt. De aantallen zijn het laagst voor de bronbeekjes (B en E). In brontak 2 neemt het aantal exemplaren op dag 78 toe, terwijl dit niet het geval is in brontak 1. Het aantal exemplaren in C is lager dan voor het bronsysteem. Op dag 78 zijn wel redelijk hoge aantallen aangetroffen als gevolg van hoge aantallen *Musculium lacustre*. Het aantal exemplaren van F is constant en vrij hoog.

Tabel III. Aantal en percentage exemplaren van een aantal soorten in de monsterpunten op de drie tijdstippen (dag 1, dag 43 en dag 78). Per soort is tevens de taxonomische groep weergegeven (Chir: Chironomidae; Olig: Oligochaeta; Cole: Coleoptera; Hemi; Hemiptera; Biva: Bivalvia; Dipt: Diptera; Mala; Malacostraca). Zie bijlage 2 voor de uitgebreide tabel.

		A						B					
		aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten	tax. groep	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chaetocladius sp	Chir	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	2	1
Chironomus sp	Chir	-	649	292	-	88	76	-	119	63	-	94	71
Cricotopus sp	Chir	-	-	33	-	-	9	-	-	12	-	-	13
Enchytraeidae	Olig	4	-	-	67	-	-	1	2	-	50	2	-
Hygrotus sp larve	Cole	-	1	-	-	<1	-	-	-	-	-	-	-
Lumbriculidae	Olig	2	2	2	33	-	1	-	1	-	-	1	-
Macropelopia sp	Chir	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Micropsectra sp	Chir	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Musculium lacustre	Biva	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Rhypholophus sp	Dipt	-	-	14	-	-	4	-	-	11	-	-	12
Tubificidae met haren	Olig	-	61	37	-	8	10	-	-	-	-	-	-
Totaal		**6**	**734**	**384**	**100**	**100**	**100**	**2**	**127**	**89**	**100**	**100**	**100**

		D						E					
		aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten		1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chaetocladius sp	Chir	-	467	92	-	44	5	-	21	12	-	17	10
Chironomus sp	Chir	-	484	316	-	46	17	-	88	53	-	69	43
Corixidae	Hemi	-	-	11	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Cricotopus sp	Chir	-	-	13	-	-	1	-	-	20	-	-	16
Enchytraeidae	Olig	4	2	4	31	0	-	-	5	3	-	4	2
Hygrotus sp larve	Cole	-	5	-	-	<1	-	-	-	-	-	-	-
Laccobius sp larve	Cole	-	-	3	-	<1	-	-	-	-	-	-	-
Lumbriculidae	Olig	3	-	-	23	-	-	-	2	2	-	2	2
Macropelopia sp	Chir	-	-	195	-	-	10	-	-	6	-	-	5
Micropsectra sp	Chir	-	88	1077	-	8	57	-	6	14	-	5	11
Rhypholophus sp	Dipt	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Stylodrilus heringianus	Olig	-	-	1	-	-	-	-	1	4	-	1	3
Totaal		**13**	**1055**	**1902**	**100**	**100**	**100**	**2**	**127**	**124**	**100**	**100**	**100**

		C						F					
		aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten		1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chaetocladius sp	Chir	-	11	-	-	27	-	65	183	20	11	24	4
Chironomus sp	Chir	1	1	1	2	2	-	-	7	134	-	1	27
Cricotopus sp	Chir	-	-	4	-	-	1	-	-	58	-	-	12
Enchytraeidae	Olig	10	-	4	17	-	1	336	230	47	56	30	9
Gammarus sp	Mala	5	17	75	8	41	19	-	-	-	-	-	-
Lumbriculidae	Olig	2	2	-	3	5	-	25	21	4	4	3	1
Macropelopia sp	Chir	-	-	2	-	-	1	3	2	38	1	-	8
Micropsectra sp	Chir	2	1	8	3	2	2	-	-	53	-	-	11
Musculium lacustre	Biva	13	-	213	22	-	55	-	-	-	-	-	-
Rhypholophus sp	Dipt	1	-	-	2	-	-	1	-	-	<1	-	-
Stylodrilus heringianus	Olig	2	-	21	3	-	5	95	309	125	16	40	25
Tubificidae met haren	Olig	-	2	8	-	5	2	-	-	-	-	-	-
Totaal		**60**	**41**	**386**	**100**	**100**	**100**	**600**	**771**	**498**	**100**	**100**	**100**

4.1.2. Soortensamenstelling

De geselecteerde soorten in tabel III zijn gekozen om de patronen in soortensamenstelling te illustreren. Op dag 1 zijn in het bronsysteem alleen lage aantallen exemplaren aangetroffen van vooral Oligochaeta (Enchytraeidae, Lumbriculidae). Op dag 43 en dag 78 wordt het bronsysteem sterk gedomineerd door Chironomidae. Op dag 43 zijn vooral *Chironomus* sp. en *Chaetocladius* sp. aangetroffen. Op dag 78 zijn van deze soorten minder exemplaren aangetroffen, terwijl dan de meeste exemplaren van onder andere *Cricotopus* sp. worden aangetroffen.

De soortensamenstelling van bron en bronbeekje van eenzelfde brontak komt sterk overeen. Verder komt ook het aandeel exemplaren per soort van bron en bronbeekje van eenzelfde brontak sterk overeen. Tussen de brontak 1 en 2 zijn er wel grote verschillen in soortensamenstelling. *Micropsectra* sp., *Chaetocladius* sp. en *Macropelopia* sp. vertonen alleen in brontak 2 een sterke toename, terwijl *Rhypholophus* sp. alleen in brontak 1 toeneemt. Verder zijn Tubificidae met haren alleen aanwezig in monsterpunt A, terwijl adulte hemiptera (Corixidae) alleen aanwezig zijn in monsterpunt D. Hier zijn eveneens de meeste Coleoptera (*Laccobius* sp. en *Hygrotus* sp) aangetroffen. Tenslotte wordt brontak 2 minder sterk gedomineerd door één soort dan brontak 1.

In monsterpunt C spelen Chironomidae een ondergeschikte rol. Alleen op dag 43 is *Chaetocladius* sp. dominant. Monsterpunt C wordt vooral gedomineerd door Bivalvia (*Musculium lacustre*), Malacostraca (*Gammarus* sp.) en verschillende soorten Oligochaetae (onder andere Enchytraeidae en *Stylodrilus heringianus*). Opvallend is de dominantie van *Musculium lacustre* op dag 1 en 78, terwijl deze niet is aangetroffen op dag 43. *Gammarus* sp. is bij elke monstering aangetroffen en neemt toe over de tijd.

Monsterpunt F wordt vooral gedomineerd door Oligochaeta (met name Enchytraeidae en *Stylodrilus heringianus*) op dag 1 en dag 43. Chironomidae komen vooral op dag 78 in hoge aantallen voor. Op dag 1 zijn de meeste exemplaren van *Limnophyes* sp. aangetroffen en op dag 78 zijn de meeste exemplaren aangetroffen van chironomidae als *Chironomus* sp., *Cricotopus* sp. en *Micropsectra* sp. Voor *Cricotopus* sp. en *Micropsectra* sp. is dat in overeenstemming met de monsterpunten uit het bronsysteem, maar niet voor *Chironomus* sp; deze neemt op dag 78 in deze monsterpunten weer af. Echter het aantal aangetroffen exemplaren is vergelijkbaar.

4.1.3. Herkomst van de aangetroffen soorten

De meeste taxa die gevonden zijn in de nieuwe bronnen komen ook voor op andere plekken in de Springendalse beek. Daarnaast is de mogelijke herkomst van een groot deel onbekend. Een klein aantal taxa is mogelijk afkomstig uit de Mosbeek en enkele taxa uit de Hazelbeek (Tabel IV). Er is geen verschuiving van mogelijke plaats van herkomst in de tijd zichtbaar. Wanneer de mogelijke plaatsen van herkomst verder gespecificeerd worden naar afstand tot de monsterplaats is er geen eenduidige verandering in afstand in de tijd (resultaten niet getoond). Taxa waarvan de mogelijk herkomst onbekend is of waarvan de mogelijke herkomst niet het Springendal is kunnen verder worden onderverdeeld. Het zijn deels hogere taxomische niveaus waarvan lagere vertegenwoordigers wel in het Springendal voorkomen. Daarnaast zijn het deels lage taxomische niveaus die niet in het Springendal voorkomen. Een tabel met de soorten is opgenomen in bijlage 3.

Tabel IV. De mogelijke plaatsen van oorsprong voor de gevonden taxa op de drie tijdstippen (dag 1, dag 43 en dag 78)

Monsterpunten	Dag	Springendal	Hazelbeek	Mosbeek	Onbekend	Totaal
A+B	1	2	-	1	-	3
	43	3	1	3	5	12
	78	4	-	1	5	10
C	1	10	-	2	7	19
	43	4	-	3	3	10
	78	13	1	4	6	24
D+E	1	1	1	2	4	8
	43	5	1	3	3	12
	78	8	-	3	6	17
F	1	9	1	3	9	22
	43	8	-	2	6	16
	78	9	1	3	6	19

4.1.4. Clustering: FLEXCLUS

Clustering met FLEXCLUS levert 13 clusters op (figuur 3; Tabel V; Bijlage 4). FLEXCLUS splitst eerst de monsters van dag 1 af, welke weinig taxa bevatten (clusters 1,2,3,4 & 5). Ook de C-monsterpunten (clusters 7,8 & 9) worden apart gezet en worden vervolgens verder opgesplitst op datum. De F-monsterpunten van dag 1 en 43 zijn bij elkaar geplaatst (cluster 6) en de F-monsterpunten van dag 78 zijn bij de ABDE-monsterpunten geplaatst en staan meer door elkaar. Deze monsterpunten zijn geclusterd op tijd en locatie. De monsterpunten uit de verschillende brontakken zijn grotendeels bij elkaar gezet (brontak 1: clusters 10 &12 en brontak 2: clusters 11 & 13). Voor brontak 1 is de clustering op tijd minder sterk en worden de A-monsterpunten van dag 43 en 78 bij elkaar geplaatst (cluster 10). Voor brontak 2 is de clustering op tijd sterker en worden de D en F monsterpunten van overeenkomstige tijd (dag 43: cluster 11 en dag 78: cluster 13) bij elkaar geplaatst. De E-monsterpunten van dag 78 worden samen met de B-monsterpunten van dag 78 geplaatst (cluster 12).

Figuur 3. FLEXCLUS clustering dendrogram. Per cluster zijn de monsterpunten gegeven en de onderlinge verwantschappen tussen de clusters. De letters A, B, C, D, E en F geven de plaats van bemonstering aan (zie Materiaal en Methoden, figuur 1), het eerste cijfer geeft de tijd van bemonstering aan (1 = 1 maart 1999, 2 = 12 april 1999, 3 = 17 mei 1999) en het laatste cijfer is het replicanummer.

Tabel V. Overzicht van de verschillende clusters. Per cluster zijn de bijbehorende monstercodes weergegeven. Tevens is aan elk cluster een naam gegeven welke de locatie en het tijdstip van de monsterpunten samenvat.

Clusternr.	Monsterpuntcodes									naam
1	A12									A vroeg
2	A13	B13	D11	D13						Bron algemeen vroeg
3	B11									B vroeg
4	D12									D vroeg
5	E11									E vroeg
6	F11	F12	F13	F21	F22	F23				F vroeg en middel
7	C11	C21	C22	C23						C middel
8	C12	C31	C32	C33						C laat
9	C13									C vroeg
10	A21	A22	A23	B23	E21	A31	A32	A33	B32	A middel en laat
11	B22	D22	D23	E22	E23					Brontak 2 middel
12	B31	B33	E32	E33						Bronbeekjes laat
13	D21	D31	D32	D33	E31	F31	F32	F33		Brontak 2 laat

4.2. Abiotiek en streefbeeld

Voor vier abiotische factoren is nagegaan of de gemeten waarden (Tabel VI) overeenkomen met de streefwaarden (Tabel VII). Het gemeten elektrisch geleidings vermogen (EGV) neemt voor alle monsterpunten behalve C toe in de tijd en ligt voor de meeste monsterpunten onder de streefwaarde. De gemeten stroomsnelheid is meestal lager dan de streefwaarde. Alleen in monsterpunt C zijn hoge waarden gemeten. De stroomsnelheid van monsterpunt C op dag 1 en die van monsterpunt B en C op dag 43 liggen binnen de streefwaarden. De pH daalt voor alle monsterpunten in de tijd. Voor monsterpunt D ligt de gemeten waarde op dag 78 binnen de gewenste range. De gemeten pH van monsterpunt F ligt vanaf dag 43 binnen de gewenste range. De pH van alle andere monsterpunten ligt op dag 78 boven de streefwaarde ondanks de voortdurende daling. De bronnen vallen wat diepte betreft binnen de range, de bronbeekjes echter, zijn erg ondiep. De bovenlopen (C en F) zijn op alle tijden te ondiep om de streefwaarde te behalen.

De watertemperatuur vertoont een sterke toename in de tijd. Dit effect is het sterkste voor de monsterpunten in het brongebied. Monsterpunt C heeft grofste substraat en in de bronkoppen komt het fijnste substraat voor. Samen met monsterpunt F is in de bronnen het percentage organisch materiaal het hoogste. De gemiddelde neerslag varieert weinig, maar was hoger op dag 1 en 43. In de bronnen is een toename van detritus, de microhabitat van bronbeekjes bestaat voornamelijk uit zand. Monsterpunt C bestaat vooral uit grind en in monsterpunt F is veel grove detritus.

Van de streefsoorten zijn er slechts weinig aangetroffen (Tabel VII). Van de 30 streefsoorten voor bronnen zijn er twee aangetroffen: *Dugesia gonocephala* en *Metriocnemus hygropeticus* agg. Deze zijn echter niet in de bronnen aangetroffen, maar in respectievelijk de bovenloop op dag 78 en de bronbeek op dag 43. *Dugesia gonocephala* is eveneens een streefsoorten voor bovenlopen en was de enige aangetroffen soort van de 62 streefsoorten voor de bovenloop. Van de 77 soorten voor bronbeekjes is er één aangetroffen: *Chaetocladius piger*. Deze werd op dag 1 alleen in de bovenloop aangetroffen en op dag 43 en 78 in bron, bronbeek en bovenloop.

Tabel VI. De omgevingsvariabelen per monsterpunt en de microhabitat structuur op de drie tijdstippen (dag 1, dag 43 en dag 78). NG= niet gemeten.

cenotype	bron (H3/5+)						bronbeek (S1+)						Bovenloop (S2+)					
monsterpunten	A			D			B			E			C			F		
monsterdag	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
stroomsnelheid (cm s^{-1})	0,0	4,6	2,4	NG	1,9	1,5	0,0	33,8	3,1	5,0	18,8	3,6	50,0	30,5	15,5	10,0	10,0	1,8
waterdiepte (cm)	2,3	3,0	1,1	NG	4,0	4,9	0,1	2,9	4,1	1,5	1,5	0,5	10,0	7,5	6,1	5,5	4,5	5,9
pH (-log [H_3O^+])	9,0	7,5	7,4	NG	7,2	6,5	8,9	7,7	7,1	8,1	7,3	7,4	7,9	7,5	7,1	7,4	6,9	6,1
EGV (µ S)	98	106	281	NG	213	348	77	61	207	58	120	279	257	293	189	65	126	226
Water temperatuur (°C)	7.5	8.0	23.7	7.9	7.9	23.5	7.5	7.9	18.3	7.9	7.3	15.6	6.2	9.3	12.2	7.8	7.4	11.8
Zuurstof gehalte (%)	144.0	94.5	NG	NG	109.0	NG	94.5	101.0	NG	138.0	105.0	NG	102.0	100.3	NG	74.1	90.4	NG
Substraat klasse	10	12	11	10	12	12	11	10	10	10	10	10	2	2	7	9	10	9
Organisch materiaal (%)	2.8	4.8	4.1	1.6	13.2	8.3	0.7	1.6	0.3	0.6	0.6	0.4	0.2	0.5	2.8	5.4	7.9	3.1
Gemiddelde Neerslag (ml)	2.2	2.4	2.0	2.2	2.4	2.0	2.2	2.4	2.0	2.2	2.4	2.0	2.2	2.4	2.0	2.2	2.4	2.0
microhabitat structuur:																		
grind (%)													100	60	60			
blad (%)														20	20			
zand (%)				100	67		100	100	60	100	100	100		20	20			
slib (%)	100															100		
fijne detritus (%)		100	100		33				20									
detritus (%)						100			20									67
grove detritus (%)																	100	33

Tabel VII. De streefwaarden van vier omgevingsvariabelen, het aantal streefsoorten en het aantal aangetroffen streefsoorten per cenotype (streefwaarden en streefsoorten naar van Gerven *et al.*, 1997).

cenotype	bron (H3/5+)	bronbeek (S1+)	Bovenloop (S2+)
stroomsnelheid ($cm \cdot s^{-1}$)	30-50	30-50	30-50
waterdiepte (cm)	1-12	1-21	14-74
pH	4,5-5,5/5,5-7,0	5,5-7,0	5,5-7,0
EGV (µ S)	<150/150-300	150-300	150-300
Aantal streefsoorten	30	77	62
Aangetroffen streefsoorten	2	2	1

4.3. Kolonisatie en de relatie met gedrag en omgeving

4.3.1. Vlieggedrag en functionele voedingsgroep

Het percentage taxa met een vliegend adult stadium neemt sterk toe voor het bronsysteem (figuur 4a). Op dag 43 en 78 is het percentage taxa vergelijkbaar met het beeksysteem. Wanneer echter naar het percentage vliegers wordt gekeken op basis van het aantal exemplaren (figuur 4b) ligt deze voor het bronsysteem duidelijk hoger.

Bij elk van de monsterpunten blijkt dat vergaarders en filtreerders de belangrijkste functionele voedingsgroepen zijn (figuur 5). Hierbij moeten de data voor het bronsysteem van dag 1 buiten beschouwing worden gelaten vanwege het lage aantal aangetroffen exemplaren. In het bronsysteem koloniseren schrapers, vergaarders en filtreerders als eerste het nieuwe habitat. Het aantal knippers neemt toe voor de meeste monsterpunten, behalve voor monsterpunt C, waar het percentage knippers op alle tijdstippen redelijk hoog is. Verder neemt het percentage predatoren vooral toe in brontak 2.

Figuur 4: Het percentage taxa (a) en het percentage exemplaren (b) met een vliegend stadium (%) voor de twee brontakken in het bronsysteem (A & B, D & E) en de monsterpunten in beeksysteem (C, F).

Figuur 5. Het tijdsverloop van het percentage exemplaren per functionele voedingsgroep voor elk monsterpunt (naar: Cummins, 1973; Cummins, 1974; Cummins & Klug, 1979; Merritt & Cummins, 1978; Merritt & Cummins, 1984).

4.3.2. Ordinatie: CANOCO

De monsterpunten behorend tot cluster 3, 4 en 5 zijn in de eerste run meegenomen in de analyse met CANOCO. Deze monsterpunten verstoorden echter de analyse, omdat deze weinig of geen overlap hadden met de rest van de monsterpunten. Daarom zijn ze bij de verdere analyse weggelaten. Na een initiële DCA bleek de gradiëntlengte voor de eerste twee ordinatie assen groter dan 3 te zijn, zodat verdere analyses zijn uitgevoerd met ordinatie technieken met het gaussische responsiemodel. Na weglating van correlerende factoren is een directe (CCA) analyse uitgevoerd. Hierbij bleek detrenden niet nodig te zijn. De samenvattingen van de analyse (Bijlage 8) tonen een variatie in de soortendata (5.695) die slechts gedeeltelijk door de gegenereerde ordinatie assen (2.438) kan worden verklaard (42.8%). Van dit deel van de variatie verklaren de omgevingsfactoren in de directe analyse 70.9 % voor de eerste 4 ordinatie assen.

Na forwarded selection en de Monte Carlo permutation test blijkt dat alle geanalyseerde omgevingsfactoren significant gecorreleerd zijn met het voorkomen van de soorten op het zuurstofpercentage na (Bijlage 9). Vooral de factoren substraatklasse, EGV, gemiddelde diepte, tijd en hoeveelheid neerslag hebben een lage P-waarde.

Met behulp van de clusterindeling is een ordinatieplot gemaakt (figuur 6). De A-, B- en D-monsterpunten genomen op dag 1 (clusters 1 en 2) zijn samen geplot met de F-monsterpunten genomen op dag 1 en dag 43 (cluster 6). Deze clusters hangen samen met veel neerslag en met korte tijd en lage temperatuur. De C-monsterpunten (clusters 7 en 8) liggen in de plot ver van de overige monsterpunten. Deze monsterpunten hangen samen met een hoge stroomsnelheid, een hoge pH en grof substraat.

De D- en E-monsterpunten van dag 43 (cluster 11) staan dicht bij de D-, E- en F-monsterpunten van dag 78 (cluster 13). Deze clusters hangen samen met veel organisch materiaal en een fijn substraat. De B-, E- en A-monsterpunten van dag 43 en dag 78 (clusters 10 en 12) overlappen elkaar gedeeltelijk. Deze clusters hangen samen met lange tijd, hoge temperatuur, een hoog EGV en geringe diepte.

Figuur 6. CCA plot met alleen de significante variabelen. De clusterverdeling van FLEXCLUS is gebruikt om de aparte monsterpunten te verbinden tot veelhoeken.

4.3.3. Autecologie per cluster

Bij het opzoeken van de autecologische gegevens deden zich een aantal moeilijkheden voor: De taxonomische niveaus tot waar gedetermineerd is komen niet altijd overeen met de taxonomische niveaus van de autecologie gevonden in de literatuur. Daarnaast kan de autecologie sterk variëren tussen geografisch gescheiden gebieden (bijvoorbeeld een temperatuur gerelateerde generatietijd of afstelling van de reproductie op een regenperiode) of berusten de gegevens op laboratorium experimenten. Verder zijn de aanduidingen in de literatuur niet altijd eenduidig. Hierdoor is het niet mogelijk geweest van alle aangetroffen taxa de volledige autecologie te achterhalen. Dit geldt zeker voor de levensduur, generatietijd en dispersiecapaciteit; de levensduur en dispersiecapaciteit kon maar van een zeer klein deel van de taxa worden gevonden en de literatuur opgaven voor de generatietijd verschilden sterk van elkaar.

Met behulp van de clusterindeling van FLEXCLUS (figuur 3; Tabel V), de ordinatieplots van Canoco (figuur 6), informatie over de taxa per cluster (figuur 7, Bijlage 10 & 11), de spreiding (10 percentiel, mediaan, 90 percentiel) van de omgevingsfactor per cluster (Bijlage 12) en de abundantie- en typeringsscorelijsten (Bijlage 6 & 7) kan elk cluster worden beschreven. Voor de taxa-arme clusters (<5 taxa) (1,2,3,4,5 & 9) is over de autecologische kenmerken weinig te zeggen omdat het beeld wordt bepaald door één of enkele taxa, waarvan niet altijd alle gegevens bekend zijn. Voor de taxa-rijke clusters (6,7,8,10,11,12 & 13) zijn de verschillen in autecologie tussen de clusters klein. Wanneer dit aandeel in aantallen zou worden uitgedrukt zouden de verschillen groter zijn, maar dan wordt het beeld gedomineerd door dominante taxa, terwijl juist wordt gepoogd om te achterhalen of de clustering overeenkomt met groepen organismen met dezelfde autecologische kenmerken. Een gedetailleerde beschrijving van elk cluster is opgenomen in de Bijlage (Bijlage 13). Hieronder worden alleen de verschillen tussen de taxa-rijke clusters besproken.

Bijna alle bewegingsgroepen zijn vertegenwoordigd in de taxa-rijke clusters. De belangrijkste groepen zijn gravers en spartelaars. Klimmers zijn afwezig in cluster brontak 2 middel, zwemmers zijn afwezig in cluster bronbeekjes laat en cluster brontak 2 laat en duikers zijn alleen aangetroffen in cluster F vroeg en middel. Schaatsers zijn nergens gevangen maar zijn wel in het veld waargenomen in de D-monsterpunten van cluster brontak 2 laat.

De habitatvoorkeur van de fauna van de clusters verschilt weinig. De voorkeur voor het sediment is het grootst en deze is soms onderverdeeld in organisch of mineraal sediment. Daarna is de voorkeur voor vaste substraten het grootst en deze is soms weer verder onderverdeeld. De fauna van cluster bronbeekjes laat heeft geen voorkeur voor de oever, maar elk cluster bevat wel macro-invertebraten met voorkeur voor de waterkolom en de oever samen. Macro-invertebraten met een habitatvoorkeur voor het wateroppervlak zijn niet gevangen, maar kwamen wel voor in de D-monsterpunten van cluster brontak 2 laat.

Detri- en detriherbivoren zijn het meest abundant in de meeste taxarijke clusters. In cluster F vroeg en middel en cluster brontak 2 laat zijn predatoren het meest abundant en in cluster A middel en laat zijn er evenveel predatoren als detriherbivoren. Cluster C middel bevat bijna evenveel herbivoren als detrivoren.

De taxa zijn indicatief voor zowel verschillende saprobiteitsklasses als stromingsklasses, zodat niet van een cluster éénduidig de saprobiteitsklasse of stromingsvoorkeur kan worden vastgesteld. Wanneer voor elk cluster de saprobiteitsindicaties en stromingsvoorkeuren worden uitgemiddeld ligt de saprobiteitsklasse tussen oligo-ß-mesosaproob en mesosaproob in en de stromingsvoorkeur rond de 3 (geen stromingsvoorkeur).

Cluster F vroeg en middel en C laat bevatten beide als enige een zeer zeldzame (*Trissopelopia longimana, Pristina* sp), een zeldzame (*Paracladius conversus, Dugesia gonocephala*) en een vrij zeldzame soort (*Nephrotoma* sp., *Hydrachna* sp). Matig zeldzame taxa komen alleen voor in cluster F vroeg en middel, C laat en brontak 2 laat. Cluster bronbeekjes laat bevat alleen algemene en zeer algemene soorten en cluster C middel bevat alleen vrij algemene en meer algemene soorten. Voor *Dugesia gonocephala* moet hier opgemerkt worden dat deze in het Springendal vrij algemeen is.

De clusters 6,7,8,10 & 13 bevatten meer taxa die het meest voorkomen in zuur water. Het betreft hier vooral het voorkomen van *Stylodrilus heringianus* en *Slavina appendiculata* welke in cluster F vroeg en middel en de F-monsterplaatsen van cluster brontak 2 laat veel voorkomen. In cluster F vroeg en middel komt *Coelambus impressopunctatus* voor welke kenmerkend is voor instabiele wateren met sterk wisselende abiotische omstandigheden, waaronder droogvalling.

Code	Taxomomische hoofdgroep	Code	Taxomomische hoofdgroep
ACAR	mijten (Acarina)	HIRU	bloedzuigers (Hirudinea)
BIVA	tweekleppigen (Bivalvia)	MALA	kreeftachtigen (Malacostraca)
CHIR	vedermuggen (Chironomidae)	OLIG	wormen (Oligochaeta)
COLE	kevers (Coleoptera)	PLEC	steenvliegen (Plecoptera)
EPHE	eendagsvliegen (Ephemerotera)	TRIC	kokerjuffers (Trichoptera)
HEMI	wantsen (Hemiptera)	TURB	platwormen (Turbellaria)
DIPT	vliegen en muggen (excl. Vedermuggen) (Diptera)		

Figuur 7A. Verdeling van het aantal taxa over de taxonomische groepen per cluster (naar: Verdonschot, 1990).

code	Voedingsgroep
SH	Knippers
CF	Filtreerders
CG	Vergaarders
S	Schrapers
PI	Stekers
PE	Verzwelgers

Figuur 7B. Verdeling van het aantal taxa over de functionele voedingsgroepen per cluster (naar: Cummins, 1973; Cummins, 1974; Cummins & Klug, 1979; Merritt & Cummins, 1978; Merritt & Cummins, 1984).

Code	Groep	Code	Groep
SK	Schaatsers	SP	Spartelaars
DI	Duikers	CM	Klimmers
SW	Zwemmers	BU	Gravers
CG	Klevers	N	niet gecodeerd

Figuur 7C. Verdeling van het aantal taxa over de bewegingsgedragingen per cluster (naar: Merritt & Cummins, 1984; Verdonschot, 1990)

Code	Habitatvoorkeur	Code	Habitatvoorkeur
WO	wateroppervlak	VS	vaste substraten (levende planten, dood hout, mineraal (stenen), e.d.)
WL	waterkolom of littoraal	VO	op levend organisch materiaal (op planten)
OW	open waterkolom	VI	in levend organisch materiaal (minerend in planten)
LI	littoraal	VD	dood organisch materiaal (op dood hout)
SE	sediment (organisch of mineraal)	VM	mineraal materiaal (stenen)
SO	organisch sediment (slib)	N	niet gecodeerd
SM	mineraal sediment (zand, grind, klei)		

Figuur 7D. Verdeling van het aantal taxa over de habitatvoorkeuren per cluster (naar: Verdonschot, 1990; van der Hoek, 1994).

code	trofisch niveau
C	carnivoren
CD	carni-detritivoren
D	detrivoren
DH	detriti-herbivoren
H	herbivoren
O	omnivoren
N	niet gecodeerd

Figuur 7E. Verdeling van het aantal taxa over de trofische niveau's voor elk cluster (naar: Verdonschot, 1990).

Klasse	Omschrijving	Klasse	Omschrijving	Klasse	Omschrijving
I	zeer zeldzaam	V	matig algemeen	IX	zeer algemeen
II	zeldzaam	VI	vrij algemeen	N	niet gecodeerd
III	vrij zeldzaam	VII	algemeen		
IV	matig zeldzaam	VIII	algemeen		

Figuur 7F. Verdeling van het aantal taxa over de frequentieklassen per cluster. De frequentieklasses geven aan hoe vaak een soort is gevonden door Verdonschot (1990) en zijn derhalve een indicatie voor de zeldzaamheid.

5. DISCUSSIE

5.1. Algemene kolonisatiepatronen: aanvoer en habitat

Om het verloop van kolonisatie te bepalen en voorspellingen hierover te doen is het belangrijk om te weten wat van invloed is op het verloop van kolonisatie. Twee factoren kunnen beperkend zijn. Ten eerste is de aanvoer van de soorten belangrijk, welke gekoppeld is aan de autecologie van de soorten en de aanwezigheid van barrières. De aanvoerroutes verschillen per monsterpunt door de ligging van de monsterpunten en door de aanwezigheid van barrières tussen bronsysteem en beeksysteem. Ten tweede is de geschiktheid van het habitat van belang voor zowel de vestiging van soorten als de handhaving van soorten. Hierin zijn eveneens verschillen tussen de monsterpunten.

5.1.1. Algemene patronen in het bronsysteem

Uit de toename van aantal soorten en aantal exemplaren blijkt dat in het bronsysteem kolonisatie optreedt. Vanaf dag 43 wordt het bronsysteem sterk gedomineerd door Chironomidae. In het bronsysteem (A, B, D & E) wordt de aanvoer via het water geremd door twee verschillende barrières. Chironomidae hebben een vliegend adult stadium, verspreiden zich via de lucht en worden daarom niet geremd door de aanwezige barrières. Doordat de soorten met een vliegend stadium de hoogste aantallen bereiken en de soortensamenstelling van de verschillende monsterpunten in het bronsysteem redelijk overeenkomt lijkt de aanvoer vanuit de lucht de belangrijkste aanvoerroute in het bronsysteem.

Het habitat is eveneens belangrijk bij het verklaren van de hoge aantallen Chironomidae. De monsterpunten in het bronsysteem waren op dag 1 ongekoloniseerd, zodat er geen competitie of predatie was. Daarnaast is er in de bronkoppen een dunne laag organisch materiaal (slib) aanwezig wat als voedsel kan dienen en de temperatuur was op dag 43 en 78 in de bronkoppen hoger dan op overige monsterpunten. Een hoge temperatuur leidt tot een korte generatietijd van macrofauna waardoor snel hoge aantallen bereikt kunnen worden.

5.1.2. Algemene patronen in het beeksysteem

Het beeksysteem (C & F) is eveneens toegankelijk vanuit de lucht. Toch bereiken de soorten met een vliegend stadium geen hoge aantallen en komt de soortensamenstelling van de beide monsterpunten slecht overeen. Op monsterpunt C komen vooral Bivalvia en Amphipoda voor. Hier kan drift vanuit het retentiebekken optreden en daarnaast kan aanvoer optreden door stroomopwaartse bewegingen via het water. Uit de clustering blijkt dat de soortensamenstelling van monsterpunt C slecht overeenkomt met die van de andere monsterpunten. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de isolatie van monsterpunt C. Het retentiebekken vormt namelijk een continue barrière, waardoor soorten moeilijk vanuit het bronsysteem monsterpunt C kunnen bereiken. Daarnaast verschilt het habitat sterk van de overige monsterpunten (grind substraat, hoge stroomsnelheid) waardoor ook de vestigingsmogelijkheden verschillen

In monsterpunt F komen eerst vooral Oligochaeta voor en later neemt het aantal Chironomidae toe. In monsterpunt F kan wel aanvoer vanuit het bronsysteem optreden, omdat het droogvallend traject een tijdelijke barrière vormt. Als gevolg van drift vanuit D en E neemt daarom waarschijnlijk het aantal Chironomidae toe. De aanvoer van soorten vanuit het water via stroomopwaartse bewegingen is geremd omdat het brontak gedeelte benedenstrooms van monsterpunt F een groot verval kent en vaak droogvalt.

5.2. Verschillen in aantal exemplaren en soorten tussen bronsysteem en beeksysteem

Om tot een afweging te komen tussen beperking in aanvoer van soorten en beperking van habitat ontwikkeling moet inzicht in beide factoren worden verkregen. Hiervoor is het noodzakelijk om te weten of de aangetroffen soorten wel of geen pionierssoorten zijn. Pionierssoorten stellen immers minder strenge eisen aan hun omgeving. Verder moet worden nagegaan wat de invloed is van

de verschillende omgevingsfactoren en tenslotte dienen het aantal exemplaren en de soortsamenstelling van de verschillende monsterpunten te worden besproken.

5.2.1. Pionierssoorten

De koloniserende soorten zijn, op een paar soorten na, vrij algemeen tot zeer algemeen. Daarnaast komen slechts enkele van de aangetroffen taxa overeen met de streefbeeld soorten. Dit geeft aan dat het hier waarschijnlijk om pionierssoorten gaat. Verwacht wordt dat, wanneer een climaxstadium is bereikt, de autecologie van taxa uit een zelfde cluster past bij de abiotiek van de plaats waar deze taxa zijn verzameld. Zo wordt verwacht dat functionele voedingsgroepen en trofische niveaus overeenkomen met de voedselbeschikbaarheid en de voedselkwaliteit, dat bewegingsgedrag en habitatvoorkeur overeenkomen met het habitat en dat voorkomende taxa indicatief zijn voor het heersende saprobiteitsniveau en voor de heersende stroomsnelheid. Uit de resultaten blijkt echter dat er geen duidelijk autecologisch onderscheid bestaat tussen de verschillende clusters. De clusters verschillen wel van elkaar in kleine mate, maar deze verschillen kunnen veelal niet worden gerelateerd aan de abiotiek van een cluster. Omdat de aanwezige taxa niet optimaal zijn aangepast aan hun habitat, is er nog geen climax stadium bereikt. Dit geldt tevens voor de monsterpunten C en F in het beeksysteem. Hier zijn weliswaar zeldzame soorten en streefbeeldsoorten aangetroffen maar dat betrof slechts enkele exemplaren. Het beeksysteem is daarom verder ontwikkeld, maar kent eveneens geen climaxstadium.

5.2.2. Invloed van de verschillende omgevingsfactoren: CANOCO

De omgevingsfactoren geven deels aan in hoeverre een habitat geschikt is voor organismen om zich er te vestigen. Uit de CANOCO-analyse blijkt dat alle geanalyseerde omgevingsfactoren, op het zuurstof percentage na, significant gecorreleerd zijn met het voorkomen van de soorten. Voor de significant gecorreleerde factoren moet onderscheid gemaakt worden tussen significante correlaties en mogelijke causale verbanden. Dit gebeurt op basis van inzicht en ecologische kennis.

Zo zijn de Clusters 1, 2 en 6 positief gecorreleerd met de gemiddelde neerslag. Deze clusters zijn allen clusters met monsters van voornamelijk dag 1 en dag 43. Op deze dagen was de gemiddelde neerslag erg hoog. Dit betekent niet dat de taxa in cluster 1, 2 en 6 bij veel neerslag in grotere aantallen voorkomen; ze zijn alleen aangetroffen op het moment dat het veel regende. Tegenover de gemiddelde neerslag staan temperatuur, tijd en Elektrisch Geleidings Vermogen (EGV). Deze factoren hebben een lage waarde voor cluster 1, 2 en 6 en een hoge waarde voor de clusters 10 en 12, waarmee zij positief gecorreleerd zijn. Tijd is niet direct causaal, maar eerder indirect, via stijging van lichtintensiteit, temperatuur, voedsel, etc in het voorjaar en de zomer. Voor temperatuur is mogelijk wel een direct causaal verband. Door toename in temperatuur ontwikkelen larven zich sneller. EGV is een component van de chemische watersamenstelling en kan indirect leiden tot bijvoorbeeld meer productie (planten, algen, diatomeeën).

De diepte van een water is gerelateerd aan temperatuurschommelingen en snelheid van opdrogen. Sommige soorten hebben echter een preferentie voor diepere wateren waardoor het direct causaal gerelateerd is. Nessimian & Sanseverino (1995) concluderen dat diepte een belangrijke factor is voor populatiefluctuaties.

De substraatklasse en de stroomsnelheid zijn negatief aan elkaar gecorreleerd omdat bij hoge stroomsnelheden fijn substraat eerder wegspoelt. Het substraat van de C-monsterpunten, gekenmerkt door een hoge stroomsnelheid, bestaat uit grind, terwijl in de overige monsterpunten de stroomsnelheid lager is en het substraat fijn tot zeer fijn is. Stroomsnelheid is niet relevant voor het voorkomen van alle aangetroffen taxa, aangezien de taxa in cluster 7 en 8 (monsterpunt C, hoge stroomsnelheid) een variabele stromingsvoorkeur hebben. Er komen taxa voor die juist een voorkeur hebben voor langzaamstromend water. Dit zijn waarschijnlijk taxa door drift afkomstig zijn uit het retentiebekken. De taxa die wel een voorkeur hebben voor snel stromend water zijn aangepast om tegen de stroming in te bewegen en komen daarom in monsterpunt C voor. Voor deze taxa hoeft de

stroomsnelheid nog niet causaal te zijn, omdat deze meestal gerelateerd is aan het percentage zuurstof wat van invloed is op het voorkomen van soorten.

Cluster 13 is negatief gecorreleerd met pH. Over het algemeen is er weinig variatie in de gemeten pH tussen de clusters, maar monsterpunt 13 heeft de laagste uitschieters. Deze variabele kan causaal zijn, maar aangezien het voornamelijk pionierssoorten betreft is dit niet waarschijnlijk.

Tenslotte hebben de monsterpunten met een fijn substraat vaak veel organisch materiaal. Dit geldt vooral voor de bronkoppen, waar de stroomsnelheid het laagst is. In een andere studie is geconcludeerd dat de hoeveelheid organisch materiaal de belangrijkste structurerende factor is en dat de substraatklasse van minder belang is (Hornbach *et al.*, 1989).

5.2.3. Aantal exemplaren en soorten in het bronsysteem

Naast de genoemde dominantie van Chironomidae zijn er binnen de monsterpunten van het bronsysteem ook een aantal verschillen. Ten eerste is er een verschil tussen de bronkoppen (A & D) en de bronbeekjes (B & E). Chironomidae bereiken in de bronkoppen het hoogste aantal exemplaren en in de bronbeekjes is het aantal exemplaren lager. Echter, de verdeling van het aantal exemplaren per soort komt redelijk overeen tussen bronkop en bronbeekje van eenzelfde brontak. Waarschijnlijk bieden de bronkoppen het gunstigste habitat voor kolonisatie (veel voedsel, hoge temperatuur, stilstaand water). Vervolgens komt een deel van de exemplaren via drift terecht in de bronbeekjes.

Daarnaast zijn er verschillen tussen beide brontakken in het bronsysteem. Aangezien in brontak 2 (D en E) het aantal taxa en het aantal exemplaren sterker toenemen dan in brontak 1 (A en B) verloopt in brontak 2 de kolonisatie sneller. Dit verschil tussen de beide brontakken kan verklaard worden door een aantal factoren. Ten eerste is er een verschil in aanvoer door de verschillende barrières. Verder liggen bron en bronbeekje van brontak 1 verder verwijderd van de bovenloop (monsterpunt C) dan dat het geval is bij brontak 2. Ten tweede is er een verschil in habitat: Brontak 1 ligt in het open veld is slechts weinig begroeid, onbeschut en niet beschaduwd. Brontak 2 ligt aan de bosrand waardoor het meer beschut en beschaduwd is. In brontak 1 treden grotere temperatuursschommelingen op en er is minder bladinval. Door deze factoren is brontak 1 minder geschikt voor macro-invertebraten en verloopt de kolonisatie langzamer.

In het bronsysteem koloniseren schrapers, vergaarders en filtreerders als eerste. Dit kan verklaard worden doordat in de bronnen een dunne laag organisch materiaal aanwezig is, waarop deze voedingsgroepen kunnen foerageren. Waarschijnlijk komen door drift de schrapers, vergaarders en filtreerders ook in de bronbeekjes terecht. Knippers nemen in de meeste monsterpunten in aantal toe. Dit kan enerzijds een reactie zijn op bladval in de brontakken. Anderzijds kan de levenscyclus van de knippers zodanig zijn dat deze rond de periode van bladval abundant zijn. Aangezien in bron en bronbeekje van brontak 1 weinig blad aanwezig was, terwijl er wel knippers aangetroffen zijn, lijkt het laatste het geval te zijn. In brontak 2 zijn op dag 78 de predatoren toegenomen. Predatoren koloniseren als laatste omdat deze zich pas kunnen vestigen wanneer prooi aanwezig is. Dat predatoren in brontak 1 niet toenemen kan het gevolg zijn van het verschil in ligging.

Het aantal exemplaren van de aangetroffen soorten in het bronsysteem fluctueert in de tijd. Er zijn soorten die op dag 1 in relatief hoge aantallen voorkomen en op dag 43 en dag 78 zijn afgenomen, zoals *Limnophyes* sp. De larve van deze soort blijft in de winter doorgroeien en kan daarom vroeg in het voorjaar uitvliegen (Delettre & Cancela-da-Fonseca, 1979). Daarnaast zijn er soorten die op dag 43 zijn toegenomen en op dag 78 weer zijn afgenomen. *Chironomus* sp. is hier een voorbeeld van en deze soort staat in de literatuur bekend als een vroege en goede kolonisator (Dettinger-Klemm & Bohle, 1996; Onderikova, 1993). De afname van *Chironomus* sp. kan het gevolg zijn van competitie of opkomst van predatie. Tenslotte zijn er soorten die op dag 78 zijn toegenomen, zoals *Cricotopus* sp., voornamelijk bestaande uit *Cricotopus sylvestris* agg. Deze soort leeft in zelfgemaakte huisjes op vaste anorganische substraten (Verdonschot, 1990) en is eveneens een snelle kolonisator (Chaloner & Wotton, 1996) met een korte generatietijd (Bazzanti & Seminara, 1997). Toch bereikt *Cricotopus* sp. niet de hoge aantallen die wel door *Chironomus* sp. bereikt worden en bereikt deze soort in F de hoogste aantallen. Mogelijk begon op dag 78 *Cricotopus* sp. pas toe te nemen of er was een tekort aan

het voorkeurshabitat (anorganische vast substraat). Omdat *Cricotopus* sp. in F de hoogste aantallen bereikt waar het aantal Chironomidae lager is, kan competitie eveneens de oorzaak zijn.

Er zijn verschillen in de soortensamenstelling tussen brontak 1 en brontak 2. *Rhypholophus* sp. en Tubificidae met haren (voornamelijk bestaande uit *Tubifex tubifex*) zijn alleen in brontak 1 aangetroffen. T. tubifex is een ubiquist en gevoelig voor competitie (Janasson & Thorhauge, 1976; Verdonschot, 1980). De plaats van oorsprong van T. tubifex is mogelijk monsterpunt C, want hier zijn eveneens Tubificidae met haren aangetroffen. Daarnaast kan *T. tubifex* voorkomen in het retentiebekken, waardoor het lage aantal exemplaren in monsterpunt C een gevolg zijn van drift vanuit het retentiebekken. Aangezien *T. tubifex* een ubiquist is, zijn beide verklaringen mogelijk. Migratie van *T. tubifex* via het water naar brontak 2 heeft niet heeft plaatsgevonden. Dit kan komen doordat de afstand te groot is (in combinatie met concurrentie en predatie). Daarnaast zou dan eerst migratie in brontak 1 met de stroming mee (tot aan het punt waar beide brontakken bijeenkomen), en later in brontak 2 tegen de stroming in moeten plaatsvinden.

Chaetocladius sp., *Macropelopia* sp., *Micropsectra* sp. en Dytiscidae (waterroofkevers) zijn voornamelijk in brontak 2 aangetroffen en Corixidae zijn uitsluitend in brontak 2 aangetroffen. *Chaetocladius* sp. bestaat voornamelijk uit *Chaetocladius piger* agg. en deze soort is gebonden aan kleine loopjes in pleistocene gebieden (Moller Pilot, 1984). *Macropelopia* sp. heeft een habitatvoorkeur voor het sediment en is een predator. *Micropsectra* sp. heeft een habitatvoorkeur voor de waterlaag en is een vergaarder. Doordat deze soorten verschillende habitatvoorkeuren hebben, zijn ze niet met elkaar in competitie en kunnen ze beide hoge aantallen bereiken. Mogelijk is er wel predatie door *Macropelopia* sp. op *Micropsectra* sp. Aangezien *Micropsectra* sp. in hogere aantallen voorkomt dan *Macropelopia* sp. zou dit mogelijk zijn. Een andere studie toont eveneens dominantie door *Micropsectra* sp. (Lindegaard & Mortensen, 1988). Zowel de Corixidae als de Dytiscidae zijn goede vliegers (Gray & Fisher, 1981). Op *Chaetocladius* sp. na bereiken de genoemde taxa op dag 78 de hoogste aantallen. Voor *Macropelopia* sp., Dytiscidae en Corixidae komt dit waarschijnlijk doordat het allen predatoren zijn en zich pas kunnen vestigen wanneer prooi aanwezig is. Dat deze taxa niet of in lagere aantallen in brontak 1 voorkomen is waarschijnlijk het gevolg van de slechte ligging van brontak 1.

5.2.4. Het aantal exemplaren en de soorten in het beeksysteem

In monsterpunt C zijn slechts lage aantallen invertebraten aangetroffen. De stroomsnelheid in monsterpunt C was hoog en in combinatie met een (constante) toevoer van water met een andere samenstelling heeft dit mogelijk geleid tot veel drift, waardoor slechts lage aantallen exemplaren zijn aangetroffen. Het voorkomen van *Gammarus pulex* is het gevolg van stroomopwaartse migratie en habitatpreferentie. *Gammarus pulex* is namelijk een goede zwemmer en heeft een voorkeur voor grind met bladpakketten in stroompjes (Dahl & Greenberg, 1996) welke als schuilplaatsen dienen (Lancaster & Hildrew, 1993). Monsterpunt C heeft een verscheidenheid aan microhabitats zoals zandvlakte, grindbodem en bladpakket terwijl bij de overige monsterpunten het habitat gelijk is. Fluctuaties in de soortensamenstelling zoals het afwezig zijn van *Musculium lacustre* op dag 43, maar niet op dag 1 en 78 kunnen zijn ontstaan doordat microhabitats zijn gemist tijdens de bemonstering op dag 43. Daarnaast is de hydrologie van monsterpunt C stabiel; er wordt continue water aangevoerd vanuit het retentiebekken, waardoor geen uitdroging of piekafvoeren optreden. Tipulidae en Ceratopogonidae die hier zijn aangetroffen hebben een lange levensduur (> 1 jaar; Wallace *et al.*, 1991) en komen daarom voornamelijk voor in stabiele wateren.

In monsterpunt F zijn hoge aantallen Oligochaeta en Chironomidae aangetroffen. Mogelijk komt dit door de lage stroomsnelheid in F, alsmede de afwezigheid van predatoren, terwijl er wel voldoende voedsel aanwezig was. De soortensamenstelling van monsterpunt F verschilt op dag 1 en dag 43 sterk van de soortensamenstelling van monsterpunten D en E, zoals blijkt uit de clustering. Op dag 78 echter is dit verschil in soortensamenstelling zeer klein. Dit komt doordat het droogvallend deel tussen bron- en beeksysteem geen continue barrière is, aangezien droogvalling alleen optreedt na een periode met weinig neerslag. Daarnaast liggen in vergelijking met brontak 1 de monsterpunten van

brontak 2 dichter bij elkaar. Door processen als drift en stroomopwaartse bewegingen vindt er daardoor meer uitwisseling plaats binnen brontak 2. Hierdoor is monsterpunt F niet zo sterk geïsoleerd van het bovenstroomse deel als dat het geval is bij monsterpunt C.

Monsterpunt F heeft een minder stabiele hydrologie dan monsterpunt C, wat zich uit in droogvalling en piekafvoeren. Dit wordt ook weerspiegeld in de soortensamenstelling. De aanwezige taxa zijn veelal Chironomidae en andere Diptera, maar wat betreft aantallen wordt monsterpunt F gedomineerd door Oligochaeta zoals *Stylodrilus heringianus*, Enchytraeidae, Lumbriculidae en Lumbricidae. De dominantie door Oligochaeta is verklaarbaar door aanvoer en habitat. Oligochaeta zijn allen gravers en daardoor minder gevoelig voor drift. Hierdoor zijn zij bij piekafvoeren in het voordeel. Daarnaast kunnen ze zich bij droogvalling verder het sediment ingraven. Verder is de aanvoer van soorten vanuit het water via stroomopwaartse bewegingen geremd omdat het brontak gedeelte benedenstrooms van monsterpunt F een groot verval kent en vaak droogvalt. Oligochaeta zijn echter ook in staat om zich via de bodem stroomopwaarts te bewegen. Daarom zijn Oligochaeta minder geremd door een droogvallend gedeelte dan soorten als bijvoorbeeld *Gammarus pulex*. Tenslotte is *Coelambus impressopunctatus* hier aangetroffen. Deze soort is zeer algemeen en heeft een voorkeur voor instabiele milieus (Drost *et al*, 1992; Verdonschot, 1990).

5.3. Afweging tussen aanvoer en habitat: implicaties voor het beheer

5.3.1. Aanvoer

In deze studie is in het bronsysteem de belangrijkste aanvoerroute kolonisatie vanuit de lucht. In het beeksysteem zijn de belangrijkste aanvoerroutes voor monsterpunt C drift vanuit het retentiebekken en stroomopwaartse beweging via het water vanuit benedenstrooms gelegen delen. Voor monsterpunt F is de belangrijkste aanvoerroute drift vanuit monsterpunten D en E. De beide barrières belemmeren in meer of mindere mate drift. Het is belangrijk dat voor een monsterpunt verschillende mogelijkheden van kolonisatie aanwezig zijn. Wanneer kolonisatie via slechts één mogelijkheid kan plaatsvinden duurt het langer voordat de taxonomische diversiteit en het aantal exemplaren van een climax stadium zijn bereikt (Williams & Hynes, 1976).

5.3.2. Habitat

De meeste aangetroffen soorten zijn pionierssoorten. Deze soorten stellen weinig eisen aan hun habitat. Toch blijken de meeste omgevingsvariabelen significant gecorreleerd te zijn met het voorkomen van de soorten. Het is echter beargumenteerd dat dit niet altijd causale verbanden zijn. Uit de resultaten blijkt dat de streefwaarden voor vier belangrijke omgevingsfactoren niet allen worden gehaald. Toch komen EGV, pH en diepte voor de meeste monsterpunten vrij goed overeen met de streefwaarden. Deze omgevingsfactoren zijn echter niet de enige factoren. Temperatuur en algemene hydrologie zijn eveneens belangrijk. De grootste temperatuursschommelingen zijn waargenomen in de bronnen. Daarnaast vallen delen van brontak 2 droog. De aanvoer van grondwater met een constante temperatuur is niet groot genoeg om temperatuursschommelingen en droogvalling te voorkomen. Dit komt omdat er niet voldoende inzijggebieden zijn bovenstrooms en omdat het water door het grote verval benedenstrooms te snel wordt afgevoerd. Hierdoor is ook het streefbeeld van bronnen, bronbeekjes en bovenlopen met een constant debiet niet meer juist.

5.3.3. Afweging & beheer

Aanvoer van soorten en handhaving van soorten kunnen niet los van elkaar worden gezien. Vooralsnog lijkt de beperking te schuilen in de aanvoer van soorten, aangezien de meeste soorten pionierssoorten zijn. Echter, climax soorten die worden aangevoerd zullen zich moeilijk kunnen vestigen aangezien deze specifieke eisen stellen aan het habitat. Het habitat kan tijdens de levenscyclus droogvallen of het habitat kan ongeschikt zijn voor alle levensstadia.

Om een climaxstadium te creëren dient eerst de hydrologie te worden aangepakt. Door grotere inzijggebieden te verkrijgen wordt de toevoer van grondwater met een constante temperatuur

hoger. Daarnaast zal ophogen van de beekbodem benedenstrooms leiden tot een minder snelle afvoer. Hierdoor worden temperatuurschommelingen en droogvalling verminderd en wordt een stabiele hydrologie verkregen, waardoor de barrière in brontak 2 wegvalt. Verwijdering van het retentiebekken kan pas plaatsvinden wanneer de hydrologie in het bronsysteem stabiel is, aangezien het retentiebekken nu dient voor de constante toevoer van water naar de rest van de beek. Naast deze maatregelen is het zinvol om beschaduwing in brontak 1 aan te brengen om zo de temperatuurschommelingen verder te matigen.

Door deze maatregelen worden ten eerste meer aanvoerroutes gecreëerd. Hierdoor is het systeem beter toegankelijk voor meer soorten. Ten tweede wordt de kwaliteit van het systeem zo verbeterd. Een stabiele hydrologie is belangrijk voor het streefbeeld en draagt bij tot het vergroten van vestiging en handhaving van soorten.

6. CONCLUSIES & AANBEVELINGEN

Er treedt kolonisatie op in het nieuw-ontstane bronsysteem. Het bronsysteem wordt gedomineerd door Chironomidae. Dit kan enerzijds komen door de geschiktheid van het habitat zoals de hoge temperatuur en de afwezigheid van competitie en predatie. Anderzijds kan dit het gevolg zijn van de aanwezigheid van barrières tussen bron- en beeksysteem, waardoor de stroomopwaartse migratie via het water wordt geremd. Een belangrijke factor voor de verschillen tussen de beide brontakken in het bronsysteem is waarschijnlijk de ligging. Brontak 1 ligt in het open veld en is daardoor minder gunstig voor macro-invertebraten door gebrek aan schaduw en begroeiing.

Het effect van barrières is het grootst voor de monsterpunten in het reeds bestaande beeksysteem. Door het retentiebekken is de hydrologie van monsterpunt C stabiel en is monsterpunt C zeer geïsoleerd van de overige monsterpunten. De soortensamenstelling van monsterpunt C verschilt voor alle drie de tijdstippen daarom sterk van de overige monsterpunten.

Monsterpunt F is niet zo sterk geïsoleerd als monsterpunt C. Dit komt doordat de droogvalling niet een continue barrière is en doordat de monsterpunten D en E dicht bij monsterpunt F liggen. Er is een aanvoer van exemplaren door drift vanuit monsterpunten D en E, waardoor de soortensamenstelling van monsterpunt F op dag 78 overeenkomt die van monsterpunten D en E. Door de piekafvoeren en droogvallingen is het minder stabiel dan monsterpunt C. Dit blijkt ook uit de hoge aantallen Oligochaeta. Deze Oligochaeta zijn gravers. Bij piekafvoeren spoelen deze minder snel weg en bij droogvalling kunnen deze zich verder in het sediment graven.

Omdat er geen grote verschillen zijn in autecologie tussen de verschillende clusters, de meeste soorten zeer algemeen zijn en er weinig streefbeeldsoorten zijn aangetroffen zijn de meeste aangetroffen soorten waarschijnlijk pionierssoorten. Het beeksysteem is verder in de ontwikkeling, maar bevindt zich evenmin in een climax stadium.

De twee factoren aanvoer van soorten en ontwikkeling van het habitat zijn beide belangrijk voor het kolonisatieproces. Aangezien voornamelijk pionierssoorten zijn aangetroffen die slechts lage eisen stellen aan hun habitat, lijkt de beperking te schuilen in de aanvoer van soorten. Echter climax soorten die het nieuwe systeem bereiken zullen zich moeilijk kunnen vestigen door de wisselende temperatuur en het wisselende waterniveau.

6.1. Aanbevelingen

Om tot een volledig herstel te komen dienen de oorzaken van de verstoorde hydrologie aangepakt te worden om permanente bron-bovenloopsystemen met een constant debiet mogelijk te maken. Hierdoor kan het habitat zich beter ontwikkelen. Daarnaast zullen de kolonisatiemogelijkheden via het water, zoals drift vanuit het bronsysteem en stroomopwaartse bewegingen naar bron- en beeksysteem, voor macro-invertebraten toenemen. Bij meerdere kolonisatiemogelijkheden zal de kolonisatie sneller verlopen.

Hiervoor moeten er bovenstrooms meer inzijggebieden zonder drainage komen en daarnaast moet ook de waterhuishouding in de benedenloop hersteld worden, waardoor het water minder snel wordt afgevoerd. Na herstel moeten grote temperatuursschommelingen, piekafvoeren en droogvalling niet meer voorkomen. In het laatste stadium kan tevens het retentiebekken worden verwijderd, zodat de fauna in monsterpunt C zich kan ontwikkelen tot een stromingsminnende fauna.

6.2. Verder onderzoek

Vervolgonderzoek kan zich richten op het vinden van causale verbanden voor wat betreft de aanvoer van soorten. Dit kan enerzijds plaatsvinden in het veld en anderzijds met behulp van labexperimenten. Met behulp van vallen kan de werkelijke aanvoer dan bepaald worden en met monsteringen in het bron- en beeksysteem kan dan nagegaan worden welk deel ook werkelijk koloniseert. Hiermee kan dan kunnen worden nagegaan of streefbeeld soorten het gebied niet kunnen bereiken of dat het habitat ongeschikt is voor kolonisatie. Wanneer tevens de stadia van de aangetroffen exemplaren wordt bepaald kan ook nagegaan worden in hoeverre soorten zich kunnen

handhaven. Daarnaast kan veldonderzoek zich richten op het verkrijgen van meer inzicht in verspreidingsmechanismen en het belang daarvan voor elk monsterpunt. Bepaald kan worden wanneer droogvalling optreedt en hoe lang droogvalling duurt. Daarnaast kan de aanvoer van soorten met vallen worden gescheiden in drift, stroomopwaartse bewegingen, vanuit de lucht en vanuit het sediment. Inzicht hierin in het belang van elk van deze aanvoerroutes per monsterpunt is belangrijk voor het verklaren en voorspellen van het verloop van de kolonisatie door macro-invertebraten.

Met behulp van labexperimenten kan de eiafzetting van soorten worden bepaald door sediment monsters onder gunstige omstandigheden te brengen zodat alle aanwezige eieren zich kunnen ontwikkelen. Daarnaast kan in het lab droogvallen en temperatuurschommelingen worden gesimuleerd en kan het effect daarvan op de macro-invertebraten worden bepaald. Migratiesnelheden van soorten kunnen worden bepaald onder verschillende stroomsnelheden. Tevens kan voor verschillende soorten worden bepaald in hoeverre een habitat met een andere watersamenstelling als barrière functioneert (zoals het retentiebekken).

7. LITERATUUR

Bagge, P. & J. Hynynen, 1995. Plecopteran communities and annual emergence in five forest streams and two lake outlet streams of central Finland. Entomologica-Fennica 6(2-3): 99-108

Bailey, R.G., 1966. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. Hydrobiologia 27: 353-367

Ball, R.C., T.A. Wojjalik & F.F. Hooper, 1963. Upstream dispersion of radiophoshporus in a Michigan trout stream. Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett. 48: 57-64

Bazzanti, M., M. Seminara & S. Baldoni, 1997. Chironomids (Diptera: Chironomidae) from three temporary ponds of different wet phase duration in Central italy. Journal of Freshwater Ecology 12(1): 88-99

Beauchamps, R.S.A, 1933. Rate of movement and rheotaxis in Planaria Alpina. J. Exp. Biol. 4: 104-116

Beauchamps, R.S.A., 1933. Rheotaxis in Planaria alpina. J. Exp. Biol. 10: 113-129.

Bishop, J.E. & H.B.N. Hynes, 1969. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. J. Fish. Res. Bd. Canada 26: 279-298.

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

Braak, C.J.F. ter, 1987. CANOCO –A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.

Brinkhurst, R.O., 1971. A Guide for the Identification of Britisch Aquatic Oligochaeta. Freshwater Biological Association. Scientific Publication 22: 44

Brittain, J.E. & T.J. Eikeland, 1988. Invertebrate drift – A review. Hydrobiologia 166: 77-93

Brusven, M.A., 1970. Drift periodicity and upstream dispersion of stream insects. J. Entomol. Soc. Brit. Columbia 67: 49-59

Chaloner, D.T. & R.S. Wotton, 1996. Substratum preferences by larvae of three species of midge (Diptera: Chironomidae). Hydrobiologia 339 (1-3) : 93-99

Chekanovskaya, O.V., 1962. Aquatic Oligochaeta of the USSR. Akademiya Nauk SSSR Publishers. Moscow, Leningrad. ISM: 167215

Cummins, K.W. & M.J. Klug, 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 147-172

Cummins, K.W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. Ann. Rev. Entomol. 18: 183-205

Cummins, K.W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. Bioscience 24: 631-641

Dahl, J. & L. Greenberg, 1996. Effects of habitat structure on habitat use by *Gammarus pulex* in artificial streams. Freshwater Biology 36(3): 487-495

Davids C., 1979. De watermijten (Hydrachnellae) van Nederland. Levenswijze en voorkomen. Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V. Nr. 132: 1-78

Delettre, Y.R. & J.P. Cancela-da-Fonseca, 1979. Biology and ecology of Limnophyes pusillus Eaton, 1875 (Diptera, Chironomidae) in the Kerguelen Isles. II. Study of adult populations and discussion. Revue-d'Ecologie-et-de-Biologie-du-Sol 16: 355-372

Dendy, J.S., 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. Ecol. Monogr. 14: 333-357

Dettinger-Klemm, P. M. A. & H.W. Bohle, 1996. Survival strategies and faunistic of temporary pool dwelling chironomids (Chironomidae, Diptera). Limnologica 26(4): 403-421

Dimond, J.B., 1967. Evidence that drift of stream benthos is density related. Ecol. 48: 855-857

DIN, 1987. Biologisch-ökologische Gewässeruntersuchung. Bestimmung des Saprobienindez. Cencep Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung. Deutsches Institut für Normung, Berlin.

Dresscher, Th.G.N. & L.W.G. Higler, 1982. De Nederlandse Bloedzuigers. Hirudinea. Wetenschappelijke mededelingen: K.N.N.V. 154:20-21

Drost M.B.P., H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieukerken & M. Schreijer, 1992. De waterkevers van Nederland. Natuurhistorische bibliotheek K.N.N.V. 55: 1-280.

Dumont, M.J., 1982. Vooronderzoek naar landschapsecologische relaties. Trek van waterdieren. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw De Dorschkamp, Wageningen. Rapport nr. 322: 1-145.

Elliott, J.M., 1967. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. J. Anim. Ecol. 36: 343-362

Elliott, J.M., 1969. Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). Oikos 20: 110-118

Euliss, N.H. jr. , R.L. Jarvis & D.S. Gilmer, 1991. Standing crops and ecology of aquatic invertebrates in agricultural drainwater ponds in California. Wetlands 11(2): 179-190

Eysink, F., 1997. De aanleg van het retentiebekken in 'De Strengen' als aanzet tot een herstelplan van de Springendalse beek en beekdalen. Groeiplaatsen van Veldrus en Klimopwaterranonkel 'schuiven' in de bovenloop van de Springendalse beek. Notitie Staatsbosbeheer Twente – Vechtstreek.

Fernando, C.H. & D. Galbraith, 1970. A heavy infestation of gerrids (Hemiptera: Heteroptera) by water mites (Acarina: Limnocharidae). Can. J. Zool. 48: 592-594

Fernando, C.H. & D. Galbraith, 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. Verh. Int. Ver. Limnol. 18: 1564-1575

Freyer, G., 1974. Attachment of bivalve molluscs to corixid bugs. Naturalist, Hull 928: 18

Gerven, M.W. van, M.H. Jalink, J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot, 1997. Maatregelen voor natuurherstel in het Springendal. KIWA-rapport KOA 97.049, Kiwa N.V., Nieuwegein

Gray, L.J. & S.G. Fisher, 1981. Postflood recolonization pathways of macro-invertebrates in a lowland sonoran desert stream. The American Midland Naturalist 106: 249-257

Harrison, A.D., 1966. Recolonisation of a Rhodanesian stream after drought. Archiv für Hydrobiologie 62: 405-21

Harrison, S.S.C. & A.G. Hildrew, 1998. Distribution dynamics of epilithic insects in a lake littoral. Archiv für Hydrobiologie 143 (3) : 275-293

Heitkamp, U., 1982. Phänologie und Ökologie der Mollusken stagnierender Kleingewässer Süd-Niedersachsens - Faunistische Mitteilungen aus Süd-Niedersachsens 4/5:1-39

Higler, L.W.G., F.F. Repko & J.A. Sinkeldam, 1981. Hydrobiologische waarnemingen I het Springendal. R.I.N. rapport 81/16, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum; NWA Hellendoorn.

Hill, M.O., 1979. TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classifation of individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, N.Y.

Hilsenhof, W.L., 1993. Dytiscidae and Noteridae of Wisconsin (Coleoptera): III. Distribution, habitat, life cycle, and identification of Colymbetinae, except Agabini. Great lakes Entomologist 26(2): 121-136

Hoek, W.F. van der & P.F.M. Verdonschot, 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotooptypen. IBN-rapport 072. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

Hornback, D.J., T. Deneka, B.S. Payne & A.C. Miller, 1989. Benthic macroinvertebrate community structure in a backwater lake of pool 2, upper Mississippi River (USA). Journal of Freshwater Ecology 5(2): 131-138

Hughes, D.A., 1969. Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. Ecology 51: 301-305

Hultin, L., 1971. Upstream movements of *Gammarus pulex pulex* (Amphipoda) in a south Swedisch stream. Oikos 22: 329-347

Hultin, L., B. Svensson & S. Ulfstrand, 1969. Upstream movement of insects in a south Swedisch small stream. Oikos 20: 553-557

Hynes, H.B.N., 1970. The ecology of running waters. Liverpool Univ. Press, U.K. 555 pp

Hynes, H.B.N., Ph.D., A.R.C.S., F.R.E.S., 1941. The taxonomy and ecology of the nymphs of britisch plecoptera with notes on the adults and eggs. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 91, 10: 459-557

Jalink, M.H., C.G.E.M. van Beek en M.W. van Gerven, 1997. Inrichting maisakker Springendal. Verslag van een brainstorm. KIWA-rapport KOA 97.124, Kiwa N.V., Nieuwegein

Janasson, P.P. & F. Thorhauge, 1976. Production of *Potamothrix hammoniensis* in the profundal of eutrophic Lake Esrom. Oikos 27: 204-209

Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 1999a. Maandoverzicht neerslag en verdamping in Nederland: maart 1999. De Bilt 68e jaargang. Nr. 3

Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 1999b. Maandoverzicht neerslag en verdamping in Nederland: april 1999. De Bilt 68e jaargang. Nr. 4

Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 1999c. Maandoverzicht neerslag en verdamping in Nederland: mei 1999. De Bilt 68e jaargang. Nr. 5

Krno, I., 1998. Influence of abiotic and biotic factors on the life cycles and productin of stoneflies (Plecoptera) in an acidified spring area. Biologia 53(2): 195-204

Lancaster, J.& A. Hildrew, 1993. Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. Journal of the North American Benthological Society 12(4): 385-393

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

Lindegaard, C. & E. Mortensen, 1988. Abundance, life history and production of Chironomidae (Diptera) in a Danish lowland stream. Archiv für Hydrobiologie Supplementband 81(4): 563-587

Maas, F.M., 1959. Bronnen, bronbeken en bronbossen van Nederland, in het bijzonder die van de veluwezoom. Mededelingen van de landbouwhogeschool te wageningen, Nederland 59(12): 1-166

Macan, T.T., 1957. The life histories and migrations of the Ephemerotera in a stony stream. Trans. Soc. Brit. Ent. 12: 129-196

Macan, T.T., 1970. A key to the nymphs of Britisch Species of Ephemeroptera with notes on their Ecology. Second edition. Freshwater biological association. Scientific publication No. 20

Macan, T.T., 1974. Freshwater ecology. Longman Group Ltd., London. 343 pp.

MacArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17: 373-387

Madsen, B.L., J. Bengtson & I. Butz, 1973. Ovservations op upstream migration by imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera. Limnol. Oceanogr. 18: 678-681

Maeda, M. & K. Yano, 1988. Biology of *Chironomus kiiensis* (Diptera: Chironomidae). Bulletin of the Faculty of Agriculture Yamaguchi University

Mauch, E., 1976. Leifformen der Saprobität für die biologische Gewässeranalyse. Cour. Fors. Inst. Senckenberg 21, Frankfurt am Main.

Meijering, M.P.D., 1972. Experimentelle Untersuchungen zur drift und Aufwanderung von Gammariden in Fliesgewässern. Arch. Hydrobiol. 70: 133-205

Merritt, R.W. & Cummins, K.W., 1978. An introduction to the aquatic insects of North America. - Kendall/Hunt Publ. Comp., Dubuque. 441 pp.

Merritt, R.W. & K.W. Cummins, 1984. An introduction to the aquatic insects of North America. Second edition. Kendall/Hunt Publishing Company

Milner, N., 1984. Biological 4: Fish. In: Lewis G. & Williams G. Rivers and wildlife handbook. A guide to practices which further the conservation of wildlife on rivers. RSPB, London. 51-55.

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

Moller Pillot, H.K.M., 1984. De Larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera) (Orthocladiinae sensu lato) Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Nederland. ISN: 196905_01

Mraz, R. & I. Orszagh, 1998. Biting midges of the genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae) collected by light trap on the right bank of the Danube in Bratislava (Slovakia). Biologia 53(2): 239-246.

Müller, K., 1954. Investigations on the organic drift in north Swedish streams. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 35: 133-148

Müller,K., 1966. Die Tagesperiodik von Flieswasserorganismen. Z. Morp. Ökol. Tiere 56: 93-142

Nessimian, J.L. & A.M. Sanseverino, 1995. Structure and dynamics of chironomid fauna from a sand dune marsh in Rio de Janiero State, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 30(4): 207-219

Nijboer, R.C., 1999. De Springendalse Beek. Macrofaunagemeenschappen in de periode 1970-1995. I.B.N.-rapport 455. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO). Wageningen.

Nishimura, N., 1967. Ecological studies on net-spinning caddisfly, *Stenopsyche griseipennis* McLachlan. II. Upstream-migration and determination of flight distance. Mushi 40: 39-46.

Odum, E.P., 1971. Fundamentals of Ecology (3rd edition). W.B. Saunders Company. Philadelphia.

Onderikova, V., 1993. Colonization of the terminal sedimentation basin of Slovnaft crude oil refinery by the community of midges (Diptera, Chironomidae). Biologia (Bratislava) 48(2): 195-201

Otter, C. den & J.P. Weijers, 1987. Geo-hydrologisch advies Springendaal/Braamberg (N.O.-Twente). Rijks Geologische Dienst, projectnummer BP10693, Lochem

Pauw, N. de & R. Vannevel, 1990. Macro-invertebraten en waterkwaliteit. Stichting Leefmilieu vzw. - Kipdorp 11 - 2000 Antwerpen

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

Pelz, G., 1985. Fischbewegungen uber verschiedenartige Fishpasse am Beispiel der Mosel, Courier Forchungsinsitut. Senckenberg 76, Frankfurt a.M.

Preston, F.W., 1962. The canonical distribution of commoness and rarity: part 1. Ecology 43: 185-215

Provincie Overijssel., 1990. Ontwerp-Milieubeleidsplan 1992-1994, Zwolle

Reusch, H., 1988. Faunistic and phenological investigations on cranefies of the lowland of Lower Saxony (West germany) (Diptera: Limoniidae). Braunschweiger Naturkundliche schriften 3(1): 171-204

Reynoldson, T.B., 1978. A key to the britisch species of Freshwater Triclads. Freshwater biological association scientific publication No. 23. Second (revised) edition.

Rosine, W., 1956. On the transport of the common amphipod *Hyallela azteca* in South Dakota by the mallard duck. Proc. South. Dakota Acad. Sci. 35: 203

Schmid, P.E. & J.M. SchmidAraya, 1997. Predation on meiobenthic assemblages: resource use of a tanyod guild (Chironomidae, Diptera) in a gravel stream. Freshwater Biology 38(1): 67-91.

Sladeck, V., 1973. System of water quality from the biological point of view. Arch. Hydrobiol., Suppl. 7: 1-218

Söderström, O., 1987. Upstream movements of invertebrates in running waters – a review. Arch Hydrobiol. 111: 197-208.

Sperber, C., 1950. A guide for the determination of European Naididae. Zool. Bidrag Bd. 29: 46-78.

Staatsbosbeheer, 1990. Beheersplan voor de periode 1989-1999, plaatscode 77.1551/01; Staatsbosbeheer, Driebergen; NWA Hellendoorn.

Statzner, B., 1979. Der Obere und Untere Schierenseebach (Schleswig-Holstein)., Strukturen und Funktionen in zwei norddeutschen See-Ausfluß-systemen, unter besonderer Berucksichtigung der Makroinvertebraten. Diss. Univ. Kiel.

Stehr, F.W., 1991. Immature Insects. Volume 2. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.

Stiboka, 1987. Bodemkaart van Nederland 1:50.000 blad 28 oost – 29 (gedeeltelijk) Almelo – Denekamp. Staringcentrum, Wageningen.

Thomas, E., 1966. Orientierung der imagines von *Capnia atra* Morton (Plecoptera). Oikos 17: 278-280

Timm, T., 1970. On the fauna of the Estonian Oligochaeta. Pedobiologica 10: 52-78.

Timm, T., 1972. On the reproduction of *Euilyodrilus bedoti* (Piguet, 1913) (Oligochaeta, Tubificidae). Eesti NSV Teaduste Akadeemia Tormetised 21 Koïde Biologia nr. 3.

Tolkamp, H.H. & J.J.P. Gardeniers, 1977. Hydrobiological survey of lowland streams in the Achterhoek by means of a system for the asessment of waterquality and stream character based on macroinvertebrates. Mitt. Inst. Wasserwirtschaft, Hydrologie und Landwirtschaft TU Hannover 41: 215-235

Tolkamp, H.H., 1981. Organism-substrate relationships in lowland streams. Proefschrift. Wageningen.

Tolkamp, H.H., 1983. Beken in Zuid-Limburg. Natura 80: 102-108

Townsend, C.R. & A.G. Hildrew, 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. J. Anim. Ecol. 45: 759-772.

Ulfstrand, S., L.M. Nilson, A. Stergar, 1974. Composition and diversity of benthic species collectives colonizing implanted substrates in a south Swedish stream. Entomological Scandinavica 5: 115-22

Tongeren, O., van, 1986. FLEXCLUS, an interactive flexible cluster program. – Acta Bot. Neerl. 35: 137-142

Verdonschot, P.F.M., 1979. Aquatische Oligochaeta – introduktie, Delta instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Rapporten en Verslagen nr. 1979-11

Verdonschot, P.F.M., 1980. Aquatische Oligochaeta II. brakke binnenwateren, Delta instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Rapporten en Verslagen nr. 1980-11

Verdonschot, P.F.M., 1980. Aquatische Oligochaeta III. Het deltagebied, Delta instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Rapporten en Verslagen nr. 1980-9

Verdonschot, P.F.M., 1990a. Ecological characterization of surface waters in the province of Overijssel (The Netherlands). Proefschrift. Provincie Overijssel, Zwolle; Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum

Verdonschot, P.F.M., 1990b. Ecologische karakterisering van oppervlaktewateren in Overijssel. Overijssel, Zwolle; Rijksinstituut voor natuurbeheer, Leersum.

Verdonschot, P.F.M., 1996. Migratie van beekmacrofauna en beekvissen. Migreerbaarheid van een gesloten of open afleiding van de Schuitenbeek. I.B.N.-rapport 237. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO). Wageningen.

Wagner, R. & O. Gathmann, 1996. Long-term studies on aquatic dance flies (Diptera, Empididae) 1983-1993; Distribution and size patterns along the stream, abundance changes between years and the influence of environmental factors on the community. Archiv für Hydrobiologie 137(3): 385-410

Wallace, J.B., A.D. Huryn & G.J. Lugthart, 1991. Colonization of a headwater stream during three years of seasonal insecticidal applications. Hydrobiologia 211(1): 65-76

Waters, T.F., 1964. Recolonization of a denuded stream bottom area by drift. Trans Amer. Fish. Soc. 93: 311-325.

Waters, T.F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. Ecology 46: 327-334

Waterschap Regge & Dinkel, 1995. Rapport fysische parameters Springendal.

Williams, D.D. & H.B.N. Hynes, 1976. The recolonization mechanisms of stream benthos. Oikos 27: 265-272.

Williams, N.E., 1981. Emergence pathway of adult insects in the upper reaches of a stream. Int. Revue ges. Hydrobiol.

BIJLAGE 1: Determinatie Literatuur

Fylum Annelida

Klasse Oligochaeta

Brinkhurst, R.O., 1971. A Guide for the Identification of British Aquatic Oligochaeta. F.B.A. 22 (2ed): 1-55.

Klasse Hirudinea

Dresscher, Th.G.N., L.W.G. Higler, 1982. De Nederlandse bloedzuigers (Hirudinea). Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V. 154 - 2e druk: 1-64.

Fylum Mollusca

Klasse Gastropoda

Glöer, P., C. Meijer-Brook. Süsswassermollusken. Deutscher Jugendbond für Naturbeobachtung, Hamburg. ISBN: 3-923376-02-2

Gittenberger E., Backhuys W., Ripken Th.E.J., 1984. De landslakken van Nederland. : 1-184.

Klasse Bivalva

Piechocki A., 1989. The Sphaeriidae of Poland (Bivalvia, Eulamellibranchia). Annales Zoologici 42(12): 249-320.

Fylum Arthropoda

Klasse Arachnida
Orde Hydracarina

Davids C., 1979. De watermijten (Hydrachnellae) van Nederland. Levenswijze en voorkomen.. Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V. Nr. 132: 1-78.

Klasse Insecta
Orde Plecoptera

Hynes H.B.N., 1958. A key to the adults and nymphs of British stoneflies (Plecoptera). F.B.A. 17 (1ed): 1-86.

Orde Coleoptera

Drost B., Schreijer M., 1978. Waterkevertabel. N.J.N. : 1-222.
Klausnitzer, B., 1991. Die larven der käfer mitteleuropas. Krefeld. ISBN 3-87263-041-5

Orde Trichoptera

Waringer, J., W. Graf, 1997. Atlas der Österreichischen Köcherfliegenlarven. Facultas Universitätsverlag, Berggasse, Wien.

Wallace I.D., Wallace B., Philipson G.N., 1990. A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland. F.B.A. 51: 1-237.

Orde Diptera

Familie Sciaridae
Stehr, F.W., 1991. Immature Insects. Volume 2. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.

Familie: Chironomidae
Moller Pilot H.K.M., 1984. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera) - Orthocladiinae sensu lato. Nederlandse Faunistische Mededelingen 1B: 1-175.

Wilson, R.S., J.D. McGill, 1982. A Practical Key to the Genera of Pupal Exuviae of the British Chironomidae (Diptera). : 1-62.

Subphylum Crustacea
orde Amphipoda

Pinkster S., Platvoet D., 1986. De vlokreeften van het Nederlandse oppervlaktewater. Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V. 172: 1-42.

Algemene determinatie literatuur:

De Pauw, N., Vannevel R., 1990. Macro-invertebraten en waterkwaliteit. Dossiers Stichting Leefmilieu 11: 1-316.

Tolkamp, H., 1975. Tabel voor het determineren van de in het water levende, europese diptera-larven. Natuurbeheer LH-Wageningen, Wageningen

Bijlage 2. Aantallen en percentages exemplaren per soort in de monsterpunten op de drie tijdstippen (dag 1, dag 43 en dag 78). Soorten zijn gerangschikt op totale abundantie.

	A						B					
	aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chironomus sp	0	649	292	0	88	76	0	119	63	0	94	71
Micropsectra sp	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	1
Chaetocladius sp	-	-	-	-	-	-	0	3	1	0	2	1
Enchytraeidae	4	0	0	67	0	0	1	2	0	50	2	0
Macropelopia sp	0	2	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Musculium lacustre	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	1
Cricotopus sp	0	0	33	0	0	9	0	0	12	0	0	13
Tubificidae met haren	0	61	37	0	8	10	-	-	-	-	-	-
Lumbriculidae	2	2	2	33	0	1	0	1	0	0	1	0
Rhypholophus sp	0	0	14	0	0	4	0	0	11	0	0	12
Orthocladius sp	0	11	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-
Eukiefferiella brevicalcar agg	0	5	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-
Nais communis	0	3	5	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Rheocricotopus sp	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	1	0
Hygrotus sp larve	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Dugesia polychroa	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Helobdella stagnalis	-	-	-	-	-	-	1	0	0	50	0	0
Metriocnemus hygropetricus agg	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	1	0
Totaal	**6**	**734**	**384**	**100**	**100**	**100**	**2**	**127**	**89**	**100**	**100**	**100**

Vervolg Tabel II.

	D						E					
	aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chironomus sp	0	484	316	0	46	17	0	88	53	0	69	43
Micropsectra sp	0	88	1077	0	8	57	0	6	14	0	5	11
Chaetocladius sp	0	467	92	0	44	5	0	21	12	0	17	10
Enchytraeidae	4	2	4	31	0	0	0	5	3	0	4	2
Stylodrilus heringianus	0	0	1	0	0	0	0	1	4	0	1	3
Macropelopia sp	0	0	195	0	0	10	0	0	6	0	0	5
Tanytarsus sp	0	0	150	0	0	8	0	0	3	0	0	2
Cricotopus sp	0	0	13	0	0	1	0	0	20	0	0	16
Lumbriculidae	3	0	0	23	0	0	0	2	2	0	2	2
Limnophyes sp	1	0	0	8	0	0	-	-	-	-	-	-
Rhypholophus sp	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	1
Lumbricidae	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	1	0
Psectrotanypus varius	0	0	19	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Tanypus sp	0	0	16	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Diptera	0	7	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0
Corixidae	0	0	11	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Rheocricotopus sp	-	-	-	-	-	-	0	0	5	0	0	4
Hygrotus sp larve	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Paratanytarsus sp	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Dolichopodidae	1	0	0	8	0	0	-	-	-	-	-	-
Laccobius sp larve	0	0	3	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Metriocnemus terrester	3	0	0	23	0	0	-	-	-	-	-	-
Tabanidae	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Haementeria costata	-	-	-	-	-	-	1	0	0	50	0	0
Erpobdellidae	-	-	-	-	-	-	1	0	0	50	0	0
Oribatida	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	1	0
Colymbetinae	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Metriocnemus inopinatus	1	0	0	8	0	0	-	-	-	-	-	-
Totaal	**13**	**1055**	**1902**	**100**	**100**	**100**	**2**	**127**	**124**	**100**	**100**	**100**

	C						F					
	aantallen			percentage			aantallen			percentage		
soorten	1	43	78	1	43	78	1	43	78	1	43	78
Chironomus sp	1	1	1	2	2	0	0	7	134	0	1	27
Micropsectra sp	2	1	8	3	2	2	0	0	53	0	0	11
Chaetocladius sp	0	11	0	0	27	0	65	183	20	11	24	4
Enchytraeidae	10	0	4	17	0	1	336	230	47	56	30	9
Stylodrilus heringianus	2	0	21	3	0	5	95	309	125	16	40	25
Macropelopia sp	0	0	2	0	0	1	3	2	38	1	0	8
Musculium lacustre	13	0	213	22	0	55	-	-	-	-	-	-
Tanytarsus sp	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Cricotopus sp	0	0	4	0	0	1	0	0	58	0	0	12
Tubificidae met haren	0	2	8	0	5	2	-	-	-	-	-	-
Gammarus sp	5	17	75	8	41	19	-	-	-	-	-	-
Lumbriculidae	2	2	0	3	5	0	25	21	4	4	3	1
Limnophyes sp	-	-	-	-	-	-	30	0	0	5	0	0
Rhypholophus sp	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0
Lumbricidae	-	-	-	-	-	-	20	2	4	3	0	1
Psectrotanypus varius	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Tanypus sp	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1
Orthocladius sp	-	-	-	-	-	-	9	0	0	2	0	0
Slavina appendiculata	0	2	17	0	5	4	-	-	-	-	-	-

Vervolg Tabel II.

Eukiefferiella brevicalcar agg	0	0	9	0	0	2	-	-	-	-	-	-
Diptera	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0
Dero sp	10	0	1	17	0	0	-	-	-	-	-	-
Nais communis	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Clinotanypus nervosus	-	-	-	-	-	-	1	7	0	0	1	0
Rheocricotopus sp	-	-	-	-	-	-	0	0	2	0	0	0
Brillia modesta	1	0	4	2	0	1	-	-	-	-	-	-
Nemurella pictetii	-	-	-	-	-	-	2	2	0	0	0	0
Eloeophila sp	0	4	0	0	10	0	-	-	-	-	-	-
Psychodidae	0	0	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Dolichopodidae	-	-	-	-	-	-	0	0	3	0	0	1
Dicranota sp	0	0	3	0	0	1	-	-	-	-	-	-
cf conchapelopia	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0
Natarsia sp	-	-	-	-	-	-	1	2	0	0	0	0
Xenopelopia sp	3	0	0	5	0	0	-	-	-	-	-	-
Prodiamesa olivacea	0	0	3	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Limnephilidae	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0
Pristina sp	0	0	2	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Cloeon dipterum	2	0	0	3	0	0	-	-	-	-	-	-
Ptychopteridae	0	0	2	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Corynoneura scutellata agg	0	0	2	0	0	1	-	-	-	-	-	-
Parametriocnemus stylatus	-	-	-	-	-	-	2	0	0	0	0	0
Polypedilum nubeculosum agg	2	0	0	3	0	0	-	-	-	-	-	-
Empididae	-	-	-	-	-	-	0	1	1	0	0	0
Tabanidae	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Dugesia gonocephala	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Peloscolex ferox	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Hydrachna sp	1	0	0	2	0	0	-	-	-	-	-	-
Coelambus impressopunctatus	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0
Hydaticus sp larve	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0
Tipulidae pop	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Nephrotoma sp	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0
Pilaria gr filata	1	0	0	2	0	0	-	-	-	-	-	-
Ormosia sp	1	0	0	2	0	0	-	-	-	-	-	-
Simuliidae	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
Trichoceridae	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0
Krenopelopia binotata	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0
Trissopelopia longimana	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0
Paracladius conversus	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0
Psectrocladius platypus	0	1	0	0	2	0	-	-	-	-	-	-
Ceratopogonidae	1	0	0	2	0	0	-	-	-	-	-	-
Rhagionidae	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0
Ephydridae larve	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0
Totaal	**60**	**41**	**386**	**100**	**100**	**100**	**600**	**771**	**498**	**100**	**100**	**100**

Bijlage 3: Specificatie van taxa met een herkomst buiten het Springendal en taxa met een onbekende herkomst.

Taxa met mogelijke herkomst buiten het Springendal

naam	herkomst	opmerking
Dero sp	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Empididae	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Eukiefferiella brevicalcar agg	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Limnophyes sp	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Parametriocnemus stylatus	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Slavina appendiculata	Mosbeek	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Erpobdellidae	Hazelbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Hygrotus sp larve	Mosbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Laccobius sp larve	Mosbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Lumbriculidae	Mosbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Orthocladius sp	Hazelbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Oribatida	Mosbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Tabanidae	Hazelbeek	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel

Taxa met onbekende herkomst

naam	herkomst	opmerking
Pristina sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Hydrachna sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Hydaticus sp larve	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Ormosia sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Rhypholophus sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Tanypus sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Xenopelopia sp	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Dugesia polychroa	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Ferrissia wautieri	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Haementeria costata	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Nais variabilis	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Haemonais waldvogeli	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Peloscolex ferox	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Peloscolex velutinus	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Coelambus impressopunctatus	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Krenopelopia binotata	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Trissopelopia longimana	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Paracladius conversus	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Psectrocladius platypus	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Metriocnemus hygropetricus ag	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Polypedilum nubeculosum agg	Onbekend	taxon en lagere taxa komen niet voor in Springendal
Rheocricotopus sp	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Corixidae	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Dolichopodidae	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Rhagionidae	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Colymbetinae	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Diptera	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Sphaeriidae juv	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Nephrotoma sp	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
cf conchapelopia	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel
Ephydridae larve	Onbekend	taxon komt niet voor in Springendal, echter lagere taxa wel

Bijlage 4. De door FLEXCLUS gegenereerde samenvatting. Voor uitleg zie Materiaal en Methoden.

CLUSTER	SIZE	AVERAGE RESEMBLANCE	MOST SIMILAR TO	RESEMBLANCE	ISOLATION
1	1	1.0000	2	.2228	4.4875
2	4	.6171	1	.2228	2.7691
3	1	1.0000	13	.0000	9999.0000
4	1	1.0000	13	.0019	514.5634
5	1	1.0000	13	.0000	9999.0000
6	6	.7584	11	.2924	2.5935
7	4	.5013	11	.2666	1.8805
8	4	.5604	7	.1867	3.0020
9	1	1.0000	12	.2287	4.3733
10	9	.7516	12	.4281	1.7556
11	5	.6447	13	.3610	1.7862
12	4	.6014	10	.4281	1.4048
13	8	.6967	10	.3824	1.8220

Bijlage 5. FLEXCLUS soortentabel

	3	5	4	1	2			9	6					8			12				7			10					11				13				
DOPO DIAE			1																																	2	
CONC HASO								1		1			1																								
CLTA NERV											3	1																									
LIES SPEC					1				5			3																									
LILI DAE										1		1			1																						
NATA RSSP												1	2																								
NEMU PICT										1		1	2																								
DERO SPEC															4		1																				
DITA SPEC																2	1																				
EUKI BREA														2			3							3													
PRIS TISP														1			1																				
PROD DLIV														2		1																					
PSDI DAE									1							1	2																				
PTYC HOAE														1			1																				
BRIL MODE														1	1		2																				
MUSC LACU														4	4	8	6								1												
SLAV APPE														3		2	4				2																
ELOE OPSP																					2		1														
NAIS COMM																								3		1					2					1	
DIPT ERA									1																							1			1	2	3
TAPU SSPE																	1																	2			4	3
LUCU LIAE				2	2	1			1	3	4	2	3	5	2								2				2		2		1	1		1		2	2		2
ENEI DAE					2	1	1	3	4	6	8	7	7	7	3	4			1												1	2	1	2	1	3	4	2	1	5	3
CHIR ONSP								1	1			3			1				3	4	1	3				1	6	6	7	6	9	7	8	8	7	1	1	2	4	3	6	6	6	9	7	5	8	8
MIPS ECSP								2							3		1	2	2	1						1								3		1	1	3	4	4	4	4	7	5	9	9	9
CHCL ADSP									6		6	7	4	6					1	1		3	3		2	2								3	2	3	4	7	9	3	4	3	5	3	7	4	4
LUCI DAE									2	5	2																										1			1	2			1			
MALO PISP											1	2	2					2	1													2								3	2	3		6	7	7	6
STLO HERI									5	5	5	7	6	8	5	1	2	2					1											1						4	7	3		6		1	
CRIC OTSP															1		2	1	3	2	2	3					3	5		3			2							4	5	4		5	4		
GAMM ARSP															3	1	6	6					4	3	2	2																				
TUBI AEJM															3			3					1		1		6	1	4		6		2	1												
RHYP HOSP									1							1			1	4	1						3	4		2																
TATA RSSP																			1			2																		1				4	6	7
CORI XIAE																																													3	3
DIPT ERA4										1																																				1
EMPI DIAE														1																													1			
HYTU SSP6																												1														3				
LABI USS6																																												1	2	
ORCL ADSP												4																		4																
PATA NYSP																																									1			3		
PSTA VARI																																								1						5
RHCR ICSP																																		1						2	3					
TABA NIAE																																										1	1			
CEPO GOAE																							1																							
CLOE DIPT																2																														
COLA IMPR														1																																
COLY MNAE																																										1				
CONE SCUA															2																															
DUGE GONO															1																															
DUGE POLY																											1																			
EPDR IDA6																																											1			
ERPO BDAE		1																																												
HAME COST		1																																												
HEBD STAG	1																																													
HYCU SSP6									1																																					
HYNA SPEC																1																														
KREN BINO												1																																		
MEOC HYGA																																		1												
MEOC INOP			1																																											
MEOC TERR			2																																											
NECE RA													1																																	
NEPH ROSP										1																																				
ORIB ATID																																			1											
ORMO SISP																1																														
PADI CONV												1																																		
PAOC STYL										2																																				
PELO FERO															1																															
PILA gFIL								1																																						
POPE NUBA																							2																							
PSCL PLAT																									1																					
RHAG IOAE													1																																	
SIMU LIAE																	1																													
TIPU LIA4																																											1			
TRLO LONG												1																																		
XEPE LOSP																2																														

Bijlage 6. De door FLEXCLUS gegenereerde abundantie scores (1 tm 9) voor elk taxa per cluster.

Taxoncode	Naam voluit	Aantal monsterpunten	Gemiddelde abundantie	standaard afwijking	minimum	maximum
Cluster 1		1				
LUCULIAE	Lumbriculidae		1.5	0.0	1.5	1.5
Cluster 2		4				
ENEIDAE	Enchytraeidae		1.6	0.7	1.0	2.3
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.6	0.8	0.0	1.5
LIESSPEC	Limnophyes sp		0.3	0.5	0.0	1.0
Cluster 3		1				
HEBDSTAG	Helobdella stagnalis		1.0	0.0	1.0	1.0
Cluster 4		1			1.0	
DOPODIAE	Dolichopodidae		1.0	0.0	1.0	1.0
MEOCINOP	Metriocnemus inopinatus		1.0	0.0	1.0	1.0
MEOCTERR	Metriocnemus terrester		2.0	0.0	2.0	2.0
Cluster 5		1				
ERPOBDAE	Erpobdellidae		1.0	0.0	1.0	1.0
HAMECOST	Haementeria costata		1.0	0.0	1.0	1.0
Cluster 6		6				
CHCLADSP	Chaetocladius sp		4.4	2.4	0.0	6.6
CHIRONSP	Chironomus sp		0.6	1.1	0.0	2.8
CLTANERV	Clinotanypus nervosus		0.7	1.2	0.0	3.0
COLAIMPR	Coelambus impressopunctatus		0.2	0.4	0.0	1.0
CONCHAS0	cf conchapelopia		0.3	0.5	0.0	1.0
DIPTERA	Diptera		0.3	0.8	0.0	2.0
EMPIDIAE	Empididae		0.2	0.4	0.0	1.0
ENEIDAE	Enchytraeidae		6.2	1.3	3.8	7.3
HYCUSSP6	Hydaticus sp larve		0.2	0.4	0.0	1.0
KRENBINO	Krenopelopia binotata		0.2	0.4	0.0	1.0
LIESSPEC	Limnophyes sp		1.3	2.0	0.0	4.5
LILIDAE	Limnephilidae		0.3	0.5	0.0	1.0
LUCIDAE	Lumbricidae		1.2	1.6	0.0	4.2
LUCULIAE	Lumbriculidae		2.7	1.2	1.0	4.1
MALOPISP	Macropelopia sp		0.7	0.8	0.0	1.5
NATARSSP	Natarsia sp		0.4	0.7	0.0	1.5
NECERA	Trichoceridae		0.2	0.4	0.0	1.0
NEMUPICT	Nemurella pictetii		0.6	0.7	0.0	1.5
NEPHROSP	Nephrotoma sp		0.2	0.4	0.0	1.0
ORCLADSP	Orthocladius sp		0.5	1.3	0.0	3.3
PADICONV	Paracladius conversus		0.2	0.4	0.0	1.0
PAOCSTYL	Parametriocnemus stylatus		0.3	0.6	0.0	1.5
PSDIDAE	Psychodidae		0.2	0.4	0.0	1.0
RHAGIOAE	Rhagionidae		0.2	0.4	0.0	1.0
RHYPHOSP	Rhypholophus sp		0.2	0.4	0.0	1.0
STLOHERI	Stylodrilus heringianus		5.5	1.2	4.3	7.5
TRLOLONG	Trissopelopia longimana		0.2	0.4	0.0	1.0
Cluster 9		1				
CHIRONSP	Chironomus sp		1.0	0.0	1.0	1.0
CONCHAS0	cf conchapelopia		1.0	0.0	1.0	1.0
MIPSECSP	Micropsectra sp		1.5	0.0	1.5	1.5
PILAgFIL	Pilaria gr filata		1.0	0.0	1.0	1.0

Vervolg bijlage 6

Cluster 10		9				
CHCLADSP	Chaetocladius sp		0.3	0.8	0.0	2.5
CHIRONSP	Chironomus sp		6.7	1.1	5.3	8.2
CRICOTSP	Cricotopus sp		1.3	1.7	0.0	4.8
DIPTERA	Diptera		0.1	0.3	0.0	1.0
DUGEPOLY	Dugesia polychroa		0.1	0.3	0.0	1.0
ENEIDAE	Enchytraeidae		0.1	0.3	0.0	1.0
EUKIBREA	Eukiefferiella brevicalcar agg		0.3	0.8	0.0	2.5
HYTUSSP6	Hygrotus sp larve		0.1	0.3	0.0	1.0
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.4	0.7	0.0	1.5
MALOPISP	Macropelopia sp		0.2	0.5	0.0	1.5
MIPSECSP	Micropsectra sp		0.3	0.8	0.0	2.3
MUSCLACU	Musculium lacustre		0.1	0.3	0.0	1.0
NAISCOMM	Nais communis		0.6	0.9	0.0	2.5
ORCLADSP	Orthocladius sp		0.4	1.2	0.0	3.5
RHYPHOSP	Rhypholophus sp		0.8	1.3	0.0	3.1
STLOHERI	Stylodrilus heringianus		0.1	0.3	0.0	1.0
TUBIAEJM	Tubificidae juveniel met haren		1.9	2.2	0.0	5.6
Cluster 11		5				
CHCLADSP	Chaetocladius sp		4.6	2.7	2.0	8.5
CHIRONSP	Chironomus sp		1.8	1.0	1.0	3.4
DIPTERA	Diptera		1.0	1.1	0.0	2.5
ENEIDAE	Enchytraeidae		1.1	0.7	0.0	2.0
LUCIDAE	Lumbricidae		0.2	0.4	0.0	1.0
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.4	0.5	0.0	1.0
MEOCHYGA	Metriocnemus hygropetricus agg		0.2	0.4	0.0	1.0
MIPSECSP	Micropsectra sp		1.6	1.3	0.0	3.1
ORIBATID	Oribatida		0.2	0.4	0.0	1.0
RHCRICSP	Rheocricotopus sp		0.2	0.4	0.0	1.0
Cluster 7		4				
CEPOGOAE	Ceratopogonidae		0.3	0.5	0.0	1.0
CHCLADSP	Chaetocladius sp		1.6	1.2	0.0	2.8
CHIRONSP	Chironomus sp		0.3	0.5	0.0	1.0
ELOEOPSP	Eloeophila sp		0.8	1.0	0.0	2.0
GAMMARSP	Gammarus sp		2.3	0.9	1.5	3.6
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.4	0.8	0.0	1.5
MIPSECSP	Micropsectra sp		0.3	0.5	0.0	1.0
POPENUBA	Polypedilum nubeculosum agg		0.4	0.8	0.0	1.5
PSCLPLAT	Psectrocladius platypus		0.3	0.5	0.0	1.0
SLAVAPPE	Slavina appendiculata		0.4	0.8	0.0	1.5
STLOHERI	Stylodrilus heringianus		0.3	0.5	0.0	1.0
TUBIAEJM	Tubificidae juveniel met haren		0.5	0.6	0.0	1.0
Cluster 8		4				
BRILMODE	Brillia modesta		1.0	0.8	0.0	2.0
CHIRONSP	Chironomus sp		0.3	0.5	0.0	1.0
CLOEDIPT	Cloeon dipterum		0.4	0.8	0.0	1.5
CONESCUA	Corynoneura scutellata agg		0.4	0.8	0.0	1.5
CRICOTSP	Cricotopus sp		0.9	0.6	0.0	1.5
DEROSPEC	Dero sp		1.1	1.6	0.0	3.4
DITASPEC	Dicranota sp		0.6	0.8	0.0	1.5
DUGEGONO	Dugesia gonocephala		0.3	0.5	0.0	1.0
ENEIDAE	Enchytraeidae		1.4	1.7	0.0	3.4
EUKIBREA	Eukiefferiella brevicalcar agg		1.1	1.4	0.0	3.0
GAMMARSP	Gammarus sp		3.5	2.0	1.0	5.1
HYNASPEC	Hydrachna sp		0.3	0.5	0.0	1.0
LILIDAE	Limnephilidae		0.3	0.5	0.0	1.0
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.4	0.8	0.0	1.5
MALOPISP	Macropelopia sp		0.4	0.8	0.0	1.5
MIPSECSP	Micropsectra sp		1.3	1.0	0.0	2.3

Vervolg bijlage 6

MUSCLACU	Musculium lacustre		5.0	1.8	3.4	7.2
ORMOSISP	Ormosia sp		0.3	0.5	0.0	1.0
PELOFERO	Peloscolex ferox		0.3	0.5	0.0	1.0
PRISTISP	Pristina sp		0.5	0.6	0.0	1.0
PRODOLIV	Prodiamesa olivacea		0.6	0.8	0.0	1.5
PSDIDAE	Psychodidae		0.6	0.8	0.0	1.5
PTYCHOAE	Ptychopteridae		0.5	0.6	0.0	1.0
RHYPHOSP	Rhypholophus sp		0.3	0.5	0.0	1.0
SIMULIAE	Simuliidae		0.3	0.5	0.0	1.0
SLAVAPPE	Slavina appendiculata		1.9	1.4	0.0	3.3
STLOHERI	Stylodrilus heringianus		2.1	1.3	1.0	4.1
TAPUSSPE	Tanypus sp		0.3	0.5	0.0	1.0
TUBIAEJM	Tubificidae juveniel met haren		1.1	1.3	0.0	2.3
XEPELOSP	Xenopelopia sp		0.5	1.0	0.0	2.0
Cluster 12		4				
CHCLADSP	Chaetocladius sp		1.1	0.9	0.0	2.3
CHIRONSP	Chironomus sp		2.3	1.0	1.0	3.4
CRICOTSP	Cricotopus sp		2.0	0.4	1.5	2.3
ENEIDAE	Enchytraeidae		0.3	0.5	0.0	1.0
MALOPISP	Macropelopia sp		0.3	0.5	0.0	1.0
MIPSECSP	Micropsectra sp		0.8	1.0	0.0	2.0
RHYPHOSP	Rhypholophus sp		1.3	1.3	0.0	3.1
TATARSSP	Tanytarsus sp		0.6	0.8	0.0	1.5
Cluster 13		8				
CHCLADSP	Chaetocladius sp		3.8	1.2	2.5	6.0
CHIRONSP	Chironomus sp		6.2	1.5	4.4	8.8
COLYMNAE	Colymbetinae		0.1	0.4	0.0	1.0
CORIXIAE	Corixidae		0.7	1.2	0.0	3.0
CRICOTSP	Cricotopus sp		2.5	2.1	0.0	4.6
DIPTERA	Diptera		0.1	0.4	0.0	1.0
DOPODIAE	Dolichopodidae		0.3	0.7	0.0	2.0
EMPIDIAE	Empididae		0.1	0.4	0.0	1.0
ENEIDAE	Enchytraeidae		2.0	1.7	0.0	4.9
EPDRIDA6	Ephydridae larve		0.1	0.4	0.0	1.0
HYTUSSP6	Hygrotus sp larve		0.3	0.9	0.0	2.5
LABIUSS6	Laccobius sp larve		0.3	0.6	0.0	1.5
LUCIDAE	Lumbricidae		0.4	0.6	0.0	1.5
LUCULIAE	Lumbriculidae		0.6	0.8	0.0	1.5
MALOPISP	Macropelopia sp		3.7	2.4	0.0	6.2
MIPSECSP	Micropsectra sp		5.9	2.3	3.4	8.9
NAISCOMM	Nais communis		0.1	0.4	0.0	1.0
PATANYSP	Paratanytarsus sp		0.4	0.8	0.0	2.3
PSTAVARI	Psectrotanypus varius		0.7	1.5	0.0	4.3
RHCRICSP	Rheocricotopus sp		0.5	1.0	0.0	2.5
STLOHERI	Stylodrilus heringianus		2.3	2.5	0.0	6.2
TABANIAE	Tabanidae		0.3	0.5	0.0	1.0
TAPUSSPE	Tanypus sp		1.0	1.5	0.0	3.3
TATARSSP	Tanytarsus sp		2.0	2.7	0.0	6.6
TIPULIA4	Tipulidae pop		0.1	0.4	0.0	1.0

Bijlage 7. De door NODES gegenereerde typerende gewichten voor elk taxa in elk cluster.

Taxoncode	Naam voluit	Clusternummer												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
HEBDSTAG	Helobdella stagnalis	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MEOCINOP	Metriocnemus inopinatus	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MEOCTERR	Metriocnemus terrester	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DOPODIAE	Dolichopodidae	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	1
HAMECOST	Haementeria costata	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-
ERPOBDAE	Erpobdellidae	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-
NEMUPICT	Nemurella pictetii	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	1
COLAIMPR	Coelambus impressopunctatus	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
NECERA	Trichoceridae	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
CLTANERV	Clinotanypus nervosus	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	1
CONCHAS0	cf conchapelopia	-	-	-	-	-	10	-	-	12	-	-	-	1
NATARSSP	Natarsia sp	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	1
EMPIDIAE	Empididae	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	1
RHAGIOAE	Rhagionidae	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
ELOEOPSP	Eloeophila sp	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-
PSCLPLAT	Psectrocladius platypus	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
POPENUBA	Polypedilum nubeculosum agg	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
CEPOGOAE	Ceratopogonidae	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
DUGEGONO	Dugesia gonocephala	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
MUSCLACU	Musculium lacustre	-	-	-	-	-	-	-	12	-	1	-	-	-
SLAVAPPE	Slavina appendiculata	-	-	-	-	-	-	2	12	-	-	-	-	-
DEROSPEC	Dero sp	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
PRISTISP	Pristina sp	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
PELOFERO	Peloscolex ferox	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
HYNASPEC	Hydrachna sp	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
GAMMARSP	Gammarus sp	-	-	-	-	-	-	5	12	-	-	-	-	-
CLOEDIPT	*Cloeon dipterum*	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
DITASPEC	Dicranota sp	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
ORMOSISP	Ormosia sp	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
PSDIDAE	Psychodidae	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	1
PTYCHOAE	Ptychopteridae	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
SIMULIAE	Simuliidae	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
XEPELOSP	Xenopelopia sp	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
PRODOLIV	Prodiamesa olivacea	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
BRILMODE	Brillia modesta	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-
CONESCUA	Corynoneura scutellata agg	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
EUKIBREA	Eukiefferiella brevicalcar agg	-	-	-	-	-	-	-	12	-	1	-	-	-
PILAgFIL	Pilaria gr filata	-	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-
DIPTERA	Diptera	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	12	-	-
RHYPHOSP	Rhypholophus sp	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	11	1
ENEIDAE	Enchytraeidae	-	1	-	-	-	9	-	1	-	1	1	1	3
LUCULIAE	Lumbriculidae	3	1	-	-	-	9	1	1	-	1	1	-	3
STLOHERI	Stylodrilus heringianus	-	-	-	-	-	9	1	1	-	1	-	-	3
LILIDAE	*Limnephilidae*	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	1
NAISCOMM	Nais communis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	1
TUBIAEJM	Tubificidae juveniel met haren	-	-	-	-	-	-	1	1	-	9	-	-	-
LUCIDAE	Lumbricidae	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	8
MALOPISP	Macropelopia sp	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	9
CHCLADSP	Chaetocladius sp	-	-	-	-	-	6	1	-	-	1	6	1	3
TAPUSSPE	Tanypus sp	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	4
MIPSECSP	Micropsectra sp	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	6
CHIRONSP	Chironomus sp	-	-	-	-	-	1	1	1	1	3	1	1	3
CRICOTSP	Cricotopus sp	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	3	2
TATARSSP	Tanytarsus sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
LIESSPEC	Limnophyes sp	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
DUGEPOLY	Dugesia polychroa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
HYTUSSP6	Hygrotus sp larve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
ORCLADSP	Orthocladius sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
ORIBATID	Oribatida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
MEOCHYGA	Metriocnemus hygropetricus agg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
RHCRICSP	*Rheocricotopus sp*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
CORIXIAE	Corixidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
COLYMNAE	Colymbetinae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
HYCUSSP6	Hydaticus sp larve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
LABIUSS6	Laccobius sp larve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
TIPULIA4	Tipulidae pop	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
NEPHROSP	Nephrotoma sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
KRENBINO	Krenopelopia binotata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
PSTAVARI	Psectrotanypus varius	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
TRLOLONG	Trissopelopia longimana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
PADICONV	Paracladius conversus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
PAOCSTYL	Parametriocnemus stylatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
PATANYSP	Paratanytarsus sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
TABANIAE	Tabanidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
EPDRIDA6	Ephydridae larve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Bijlage 8. Samenvatting CCA analyse van CANOCO. Voor uitleg van de termen zie Materiaal en Methoden.

Axes	1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	0.578	0.453	0.365	0.334	5.695
Species-environment correlations	0.958	0.929	0.949	0.959	
Cumulative percentage variance					
of species data	10.1	18.1	24.5	30.4	
of species-environment relation	23.7	42.3	57.2	70.9	
Sum of all unconstrained eigenvalues					5.695
Sum of all canonical eigenvalues					2.438

Bijlage 9. Resultaten van de Monte Carlo permutation test. De P-waarden en de F-waarden van de correlaties van elk van de gemeten omgevingsfactor en de soortensamenstelling zijn getoond.

Omgevingsvariable		P	F
Substraatklasse	(1-12)	***0.002***	3.82
Electrisch Geleidings Vermogen	(µS)	***0.002***	3.48
Gemiddelde diepte	(cm)	***0.002***	3.03
Tijd	(dagen)	***0.002***	2.51
Gemiddelde neerslag	(ml)	***0.002***	2.57
PH	(-log $[H_30^+]$)	***0.014***	1.83
Stroomsnelheid	($m \cdot s^{-1}$)	***0.022***	1.61
Water temperatuur	(°C)	***0.010***	1.79
Organisch materiaal	(%)	***0.010***	1.89
Zuurstof gehalte	(%)	*0.663*	0.72

BIJLAGE 10. Overzicht van autecologische kenmerken voor de aangetroffen taxa in elk cluster.

CN=Clusternummer **BG=Bewegingsgedrag** **FK=Frequentieklasse**
MC=Monstercode **HV=Habitatvoorkeur** **SV=Stromingsvoorkeur**
A=Aantallen aangetroffen **TN=Trofisch niveau** **SU=Substraatomschrijving**
TAX= Taxonomische groep **K=Saprobiteitsklasse** **VS=Vliegend stadium**
VG=Voedingsgroep

CN	MC	Code	Naam voluit	A	TAX	VG	BG	HV	TN	K	FK	SV	SU	VS
1	A12	LUCULIAE	Lumbriculidae		OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2	slib	Nee
2	A13	ENEIDAE	Enchytraeidae	9	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8		slib	Nee
	B13	LUCULIAE	Lumbriculidae	3	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2	zand	Nee
	D11	LIESSPEC	Limnophyes sp	1	CHIR	CG	SP	VSSE	DH	OS	7	3	zand	Ja
	D13												zand	
3	B11	HEBDSTAG	Helobdella stagnalis	1	HIRU	PI	CGCM	VS/WL	C	AS	9	2	zand	Nee
4	D12	MEOCTERR	Metriocnemus terrester	3	CHIR	CG,PE	BUSP	LI	C	OB	8	N	zand	Ja
		MEOCINOP	Metriocnemus inopinatus	1	CHIR	CG,PE	BUSP	LI	C	OB	7	N		Ja
		DOPODIAE	Dolichopodidae	1	DIPT	PE, CG	BUSP	LI	C	N	4	N		Ja
5	E11	HAMECOST	Haementeria costata	1	HIRU	PI	CGCM	VS	C	N	4	3	zand	Nee
		ERPOBDAE	Erpobdellidae	1	HIRU	PE	CGCM	VS	C	AS	9	3		Nee
6	F11	ENEIDAE	Enchytraeidae	566	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8		slib	Nee
	F12	STLOHERI	Stylodrilus heringianus	404	OLIG	CG	BU	SMSO	D	OS	5	3	slib	Nee
	F13	CHCLADSP	Chaetocladius sp	248	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	slib	Ja
	F21	LUCULIAE	Lumbriculidae	46	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2	grove detritus	Nee
	F22	LIESSPEC	Limnophyes sp	30	CHIR	CG	SP	VSSE	DH	OS	7	3	grove detritus	Ja
	F23	LUCIDAE	Lumbricidae	22	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2	grove detritus	Nee
		ORCLADSP	Orthocladius sp	9	CHIR	CG	BUSP	VSSE	DH			4		Ja
		CLTANERV	Clinotanypus nervosus	8	CHIR	PE	BU	SE	D/C	N	8	3		Ja
		CHIRONSP	Chironomus sp	7	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3		Ja
		MALOPISP	Macropelopia sp	5	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	7	4		Ja
		NEMUPICT	Nemurella pictetii	4	PLEC	SH	CGSP	WL	H	OS	5	5		Ja
		NATARSSP	Natarsia sp	3	CHIR	PE	SP	SE	C	N	6	3		Ja
		CONCHAS0	cf conchapelopia	2	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	8	4		Ja
		PAOCSTYL	Parametriocnemus stylatus	2	CHIR	CG	SP	LISO	DH	OS	5	5		Ja
		LILIDAE	Limnephilidae	2	TRIC	CG,S,SH	CMSPCG		H					Ja
		COLAIMPR	Coelambus impressopunctatus	1	COLE	PE	CMSW	WL/SM	C	N	5	2		Ja
		HYCUSSP6	Hydaticus sp larve	1	COLE	PI	SWDICM							Ja
		DIPTERA	Diptera	1	DIPT									Ja
		NEPHROSP	Nephrotoma sp	1	DIPT	CG,SH	BU	SE	DH	N	3	2		Ja
		RHYPHOSP	Rhypholophus sp	1	DIPT	CG,SH	BU							Ja
		PSDIDAE	Psychodidae	1	DIPT	CG	BU		DH					Ja
		NECERA	Trichoceridae	1	DIPT	CG	BU							Ja
		KRENBINO	Krenopelopia binotata	1	CHIR	PE	SP	VS	C	N	5	4		Ja
		TRLOLONG	Trissopelopia longimana	1	CHIR	PE	SP	LISE	C	N	1	5		Ja
		PADICONV	Paracladius conversus	1	CHIR	CG	SP	SE	DH	N	2	3		Ja
		EPDRIDA6	Ephydridae larve	1	DIPT	PE, CG	BUSP	SO	C	N	4	3		Ja
		RHAGIOAE	Rhagionidae	1	DIPT	PI	BUSP	SE	C	N	4	5		Ja
7	C11	GAMMARSP	Gammarus sp	21	MALA	CG, SH	CGCM	VO	O	BS	8	4	grind	Nee
	C21	CHCLADSP	Chaetocladius sp	11	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	grind	Ja
	C22	ELOEOPSP	Eloeophila sp	4	DIPT	CG,SH	BU						zand-grind	Ja
	C23	SLAVAPPE	Slavina appendiculata	2	OLIG	CF	SW	VS/LI	H	N	5	2	blad-grind	Nee
		TUBIAEJM	Tubificidae met haren	2	OLIG	CG	BU	SE	D	N	9	2		Nee
		LUCULIAE	Lumbriculidae	2	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
		POPENUBA	Polypedilum nubeculosum agg	2	CHIR	CG,SH,PE	CMCG	VS	H		9	3		Ja
		STLOHERI	Stylodrilus heringianus	1	OLIG	CG	BU	SM/SO	D	OS	5	3		Nee
		PSCLPLAT	Psectrocladius platypus	1	CHIR	CG,SH	BUSP	LISE	H	OB	7	2		Ja
		CHIRONSP	Chironomus sp	1	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3		Ja
		MIPSECSP	Micropsectra sp	1	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3		Ja
		CEPOGOAE	Ceratopogonidae	1	DIPT	PE, CG	BUSP	SE	C	N	9	3		Ja
8	C12	MUSCLACU	Musculium lacustre	226	BIVA	CF		SE	H			3	grind	nee
	C31	GAMMARSP	Gammarus sp	76	MALA	CG, SH	CGCM	VO	O	BS	8	4	blad-grind	Nee
	C32	STLOHERI	Stylodrilus heringianus	22	OLIG	CG	BU	SM/SO	D	OS	5	3	zand-grind	Nee
	C33	SLAVAPPE	Slavina appendiculata	17	OLIG	CF	SW	VS/LI	H	N	5	2	grind	Nee
		ENEIDAE	Enchytraeidae	14	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8			Nee
		DEROSPEC	Dero sp	11	OLIG	S	BUSW	SE	DH			2		Nee
		EUKIBREA	Eukiefferiella brevicalcar agg	9	CHIR	CG,PE,S	SP	VS	C	OS	5	5		Ja
		TUBIAEJM	Tubificidae met haren	8	OLIG	CG	BU	SE	D	N	9	2		Nee
		MIPSECSP	Micropsectra sp	8	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3		Ja
		BRILMODE	Brillia modesta	5	CHIR	CG,SH	BUSP	VDSE	D	OS	6	5		Ja
		CRICOTSP	Cricotopus sp	4	CHIR	CG,SH	BUCG	VSVI	DH	N	9	2		Ja
		DITASPEC	Dicranota sp	3	DIPT	PE	BUSP							Ja
		PSDIDAE	Psychodidae	3	DIPT	CG	BU		DH					Ja
		XEPELOSP	Xenopelopia sp	3	CHIR	PE, PI	SP		DH			2		Ja

	PRODOLIV	Prodiamesa olivacea	3	CHIR	CG	BUSP	SE	DH	BS	6	4		Ja
	PRISTISP	Pristina sp	2	OLIG	S	SW	LI	H	N	1	2		Nee
	LUCULIAE	Lumbriculidae	2	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
	CLOEDIPT	Cloeon dipterum	2	EPHE	CG, S	CMSWCG	WL	D	BS	9	2		Ja
	PTYCHOAE	Ptychopteridae	2	DIPT	CG	BU		DH					Ja
	MALOPISP	Macropelopia sp	2	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	7	4		Ja
	CONESCUA	Corynoneura scutellata agg	2	CHIR	CG	SP	VOSO	DH			2		Ja
	DUGEGONO	Dugesia gonocephala	1	TURB	PE	CGCM	VM	C	OS	2	5		Nee
	PELOFERO	*Peloscolex ferox*	1	OLIG	CG	BU	SE	D	N	7	2		Nee
	HYNASPEC	Hydrachna sp	1	ACAR	PI	CGCMSW	LI	C	N	3	3		ja
	ORMOSISP	Ormosia sp	1	DIPT	CG	BU							Ja
	RHYPHOSP	Rhypholophus sp	1	DIPT	CG,SH	BU							Ja
	SIMULIAE	Simuliidae	1	DIPT	CF,S	CG	VS	DH			4		Ja
	TAPUSSPE	Tanypus sp	1	CHIR	PE	SP	LI	O					Ja
	CHIRONSP	Chironomus sp	1	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3		Ja
	LILIDAE	Limnephilidae	1	TRIC	CG,S,SH	CMSPCG		H					Ja
9	C13	MIPSECSP	Micropsectra sp	2	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3	grind	Ja
		PILAgFIL	Pilaria gr filata	1	DIPT	PE	BU							Ja
		CONCHAS0	cf conchapelopia	1	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	8	4		Ja
		CHIRONSP	Chironomus sp	1	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3		Ja
10	A21	CHIRONSP	Chironomus sp	1196	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3	fijne detritus	Ja
	A22	TUBIAEJM	Tubificidae met haren	98	OLIG	CG	BU	SE	D	N	9	2	fijne detritus	Nee
	A23	CRICOTSP	Cricotopus sp	40	CHIR	CG,SH	BUCG	VSVI	DH	N	9	2	fijne detritus	Ja
	B23	RHYPHOSP	Rhypholophus sp	16	DIPT	CG,SH	BU						zand	Ja
	E21	ORCLADSP	Orthocladius sp	11	CHIR	CG	BUSP	VSSE	DH		4		zand	Ja
	A31	NAISCOMM	Nais communis	8	OLIG	S	CM	LI	DH	AS	6	3	fijne detritus	Nee
	A32	LUCULIAE	Lumbriculidae	5	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2	fijne detritus	Nee
	A33	CHCLADSP	Chaetocladius sp	5	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	fijne detritus	Ja
	B32	EUKIBREA	Eukiefferiella brevicalcar agg	5	CHIR	CG,PE,S	SP	VS	C	OS	5	5	detritus	Ja
		MIPSECSP	Micropsectra sp	4	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3		Ja
		MALOPISP	Macropelopia sp	2	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	7	4		Ja
		DUGEPOLY	Dugesia polychroa	1	TURB	PE		VOVM	C			2		Nee
		MUSCLACU	Musculium lacustre	1	BIVA	CF		SE	H			3		nee
		ENEIDAE	Enchytraeidae	1	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8			Nee
		STLOHERI	*Stylodrilus heringianus*	1	OLIG	CG	BU	SM/SO	D	OS	5	3		Nee
		HYTUSSP6	Hygrotus sp larve	1	COLE	PI	SWCM	WLLI	C	OB		1		Ja
		DIPTERA	Diptera	1	DIPT									Ja
11	B22	CHCLADSP	Chaetocladius sp	457	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	zand	Ja
	D22	CHIRONSP	Chironomus sp	18	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3	fijne detritus	Ja
	D23	MIPSECSP	Micropsectra sp	16	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3	fijne detritus	Ja
	E22	DIPTERA	Diptera	8	DIPT								zand	Ja
	E23	ENEIDAE	Enchytraeidae	7	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8		zand	Nee
		LUCULIAE	Lumbriculidae	2	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
		LUCIDAE	Lumbricidae	1	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
		ORIBATID	Oribatida	1	ACAR									nee
		MEOCHYGA	Metriocnemus hygropetricus agg	1	CHIR	CG,PE	BUSP	LI	O	OB	6	N		Ja
		RHCRICSP	Rheocricotopus sp	1	CHIR	CG,SH	SP		CH			5		Ja
12	B31	CHIRONSP	Chironomus sp	20	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3	zand-fijne detritus	Ja
	B33	CRICOTSP	Cricotopus sp	13	CHIR	CG,SH	BUCG	VSVI	DH	N	9	2	zand	Ja
	E32	RHYPHOSP	Rhypholophus sp	10	DIPT	CG,SH	BU						zand	Ja
	E33	CHCLADSP	Chaetocladius sp	6	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	zand	Ja
		MIPSECSP	Micropsectra sp	4	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3		Ja
		TATARSSP	Tanytarsus sp	3	CHIR	CF,CG,S	CMCGSP	VS	DH	N	8	3		Ja
		ENEIDAE	Enchytraeidae	1	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8			Nee
		MALOPISP	Macropelopia sp	1	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	7	4		Ja
13	D21	MIPSECSP	Micropsectra sp	1215	CHIR	CG	CGSP	WL	DH	OB	7	3	fijne detritus	Ja
	D31	CHIRONSP	Chironomus sp	964	CHIR	CF,CG,S	BU	VSSE	D/H	PS	9	3	detritus	Ja
	D32	MALOPISP	Macropelopia sp	238	CHIR	PE	SP	SE	C	BS	7	4	detritus	Ja
	D33	TATARSSP	Tanytarsus sp	151	CHIR	CF,CG,S	CMCGSP	VS	DH	N	8	3	detritus	Ja
	E31	CHCLADSP	Chaetocladius sp	148	CHIR	CG	SP	VSSE	D	N	7	4	zand	Ja
	F31	STLOHERI	*Stylodrilus heringianus*	130	OLIG	CG	BU	SM/SO	D	OS	5	3	detritus	Nee
	F32	CRICOTSP	Cricotopus sp	83	CHIR	CG,SH	BUCG	VSVI	DH	N	9	2	grove detritus	Ja
	F33	ENEIDAE	Enchytraeidae	54	OLIG	CG	BU	SE	D	N	8		detritus	Nee
		PSTAVARI	Psectrotanypus varius	20	CHIR	PE	SP	LISE	C	AS	8	2		Ja
		TAPUSSPE	Tanypus sp	19	CHIR	PE	SP	LI	O					Ja
		CORIXIAE	Corixidae	11	HEMI	PE,PI,S	SW	VO						Ja
		RHCRICSP	Rheocricotopus sp	7	CHIR	CG,SH	SP		CH			5		Ja
		LUCULIAE	Lumbriculidae	6	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
		HYTUSSP6	Hygrotus sp larve	5	COLE	PI	SWCM	WLLI	C	OB		2		Ja
		PATANYSP	Paratanytarsus sp	5	CHIR	CG	SP	VOVM	DH	N	8	3		Ja
		LUCIDAE	Lumbricidae	4	OLIG	CG	BU	SE	D	N	5	2		Nee
		LABIUSS6	Laccobius sp larve	3	COLE	PE	CMSW	VS	C		5	3		Ja
		DOPODIAE	Dolichopodidae	3	DIPT	PE, CG	BUSP	LI	C	N	4	N		Ja
		TABANIAE	Tabanidae	2	DIPT	PI	BUSP	SE	C	N	7	2		Ja
		NAISCOMM	Nais communis	1	OLIG	S	CM	LI	DH	AS	6	3		Nee
		COLYMNAE	*Colymbetinae*	1	COLE	PE	CMSW							Ja
		DIPTERA	Diptera pop	1	DIPT									Ja
		TIPULIA4	Tipulidae pop	1	DIPT	CG,SH	BU							Ja
		EPDRIDA6	Ephydridae larve	1	DIPT	PE, CG	BUSP	SO	C	N	4	3		Ja

Bijlage 11. Taxa verdeling per cluster voor een aantal autecologische kenmerken.

Opmerking: Van de volgende genera is maar één soort aangetroffen. Voor de autecologische informatie van het genus is de informatie van de soort genomen.
- *Gammarus pulex* in plaats van *Gammarus* sp.
- *Cricotopus sylvestris* agg. in plaats van *Cricotopus* sp.
- *Chaetocladius piger* agg. in plaats van *Chaetocladius* sp.
- *Tubifex tubifex* in plaats van Tubificidae juv met haren

Code	Omschrijving	Code	Omschrijving
OS	Oligosaproob	AS	a-mesosaproob
OB	oligo-B-mesosaproob	PS	polysaproob
BS	B-mesosaproob	N	niet gecodeerd
MS	mesosaproob		

De geïndiceerde saprobiteitsklassen door de macro-invertebraten van elk cluster. (naar Sladeck, 1973; Mauch, 1976; Tolkamp, 1983; DIN, 1987)

klasse	specificatie	klasse	specificatie
1	niet of bij uitzondering in stromend water	4	meer in stromend dan in stilstaand water
2	minder in stromend dan in stilstaand water	5	alleen in stromend water
3	weinig voorkeur wat betreft stroming	N	niet gecodeerd

De stroomsnelheidsklassen voorkeur voor elk cluster (naar Tolkamp & Gardeniers, 1977).

De verdeling van substraaat types voor elk cluster zoals bepaald in het veld.

Bijlage 12. De mediaan (-), het 10 percentiel en 90 percentiel van alle gemeten omgevingsfactoren voor elk cluster.

Bijlage 13. Clusterbeschrijving

Met behulp van de clusterindeling van FLEXCLUS (Tabel V, figuur 4), de ordinatieplots van Canoco (figuur 7 en 8), informatie over de taxa's per cluster (figuur 9, bijlage 3.3), de spreiding (10 percentiel, mediaan, 90 percentiel) van de omgevingsfactor per cluster (Bijlage 3.4) en de abundantie- en typeringsscorelijsten (bijlage 2.3, 2.4) kan elk cluster worden beschreven.

Clusters 1, 3, 4, 5

Locatie: Dit zijn allen clusters bestaande uit slechts één monsterpunt, gelegen in het bekensysteem en gemonsterd op dag 1. Vanwege de geringe hoeveelheid gegevens worden deze monsterpunten gezamenlijk besproken. De monsterpunten zijn zowel in de bron zelf als in de bronbeekjes van beide brontakken genomen.

Biotiek: De aangetroffen taxa in deze clusters zijn Lumbriculidae, *Helobdella stagnalis*, Erpobdellidae, *Haementeria costata*, *Metriocnemus inopinatus*, *Metriocnemus terrester* en Dolichopodidae. Op Lumbriculidae na zijn deze allen hoog typerend omdat zij in geen enkel ander monsterpunt zijn aangetroffen.

Omdat elk van de clusters arm aan taxa is, worden de autecologische kenmerken per cluster gedomineerd door één of enkele taxa of deze zijn onbekend indien van die taxa geen gegevens gevonden konden worden. Hierdoor ontstaat een scheef beeld en het heeft daarom weinig zin om alle autecologische kenmerken in detail te beschrijven. Kort kan worden gesteld dat de hirudinea stekers zijn met een voorkeur voor wateren die redelijk groot zijn of waterplanten bevatten. De aangetroffen diptera zijn allen (semi-) terrestrisch en zijn vergaarders en verzwelgers.

Abiotiek: Alle omgevingsfactoren liggen dicht bij elkaar voor elk van de clusters. Alle monsterplaatsen worden verder gekenmerkt door een lage temperatuur, een laag EGV en een lage stroomsnelheid. Alleen cluster 4 heeft een lage pH en is behoorlijk diep in vergelijking met de overige drie clusters. Monsterpunten in de clusters zijn ondiep en hebben een fijn sediment bestaande uit slib voor cluster 1 en een zand bodem voor de clusters 3, 4 en 5. Alleen cluster 1 is meegenomen in de analyse met Canoco en is positief gecorreleerd met neerslag en negatief met het EGV.

Cluster 2

Locatie: Alle monsterpunten zijn afkomstig uit de het bekensysteem en genomen op dag 1. Het betreft monsteringen in de bronnen en bronbeken.

Biotiek: Hier zijn de volgende taxa aangetroffen: Enchytraeidae, *Limnophyes* sp. en Lumbriculidae. Elk van deze taxa is laag typerend. De eerste twee taxa zijn semi-aquatisch. Het cluster bevat alleen vergaarders van levend plantaardig en dood organisch materiaal. De larven van *Limnophyes* sp. komen gedurende het hele jaar uit en blijven en de winter langzaam doorgroeien zodat ze vroeg in het voorjaar kunnen uitvliegen (Delettre & Cancela da Fonseca, 1979).

Abiotiek: Cluster 2 wordt gekenmerkt door een lage temperatuur, stroomsnelheid en een laag EGV. Het substraat is fijn en bestaat uit zand en slib. Daarnaast vertoont het cluster een groot verloop in pH met een hoog gemiddelde. In de ordinatieplots ligt cluster 2 erg dicht bij cluster 1 en is eveneens positief gecorreleerd met neerslag en negatief met het EGV.

Cluster 9

Locatie: Cluster 9 bestaat uit één monsterpunt, genomen in het bronsysteem in monsterpunt C. Het monster is genomen op dag 1 en betreft een bovenloop.

Biotiek: Er zijn vier verschillende diptera, waarvan drie chironomidae aangetroffen: *Micropsectra* sp., *Chironomus* sp., *cf conchapelopia* en *Pilaria gr. filata*. De laatste twee taxa zijn hoog typerend. De belangrijkste voedingsgedragingen zijn vergaarders en verzwelgers. Verder komen er alleen schrapers en filtreerders voor. De belangrijkste bewegingsgedragingen zijn gravers en spartelaars, maar klimmers en klevers komen eveneens voor. Er is een habitatvoorkeur voor vaste substraten, het sediment en de waterkolom. De macro-invertebraten vertonen een lichte voorkeur voor sneller stromend water.

Abiotiek: cluster 9 wordt gekenmerkt door een lage temperatuur, hoeveelheid organisch stof, een hoge EGV, diepte en een grote stroomsnelheid, en grof substraat dat volledig uit grind bestaat. Bij de directe analyse ligt cluster 9 dichtbij cluster 7 en 8 en is positief gecorreleerd met stroomsnelheid. Bij de indirecte analyse wordt duidelijk dat cluster 9 op basis van de soortensamenstelling dichter bij cluster 13 ligt. Hierdoor lijkt het cluster positief gecorreleerd te zijn met de substraat klasse, ofschoon het een zeer lage substraatklasse heeft.

Cluster 6

Locatie: Cluster 6 bevat alleen F-monsterpunten uit het bronsysteem. Monsters zijn genomen op dag 1 en 43 en betreffen een bovenloop.

Biotiek: Cluster 6 wordt qua aantallen gedomineerd door oligochaeta. De vijf meest abundante taxa zijn: Enchytraeidae, Lumbriculidae, *Stylodrilus heringianus*, *Chaetocladius* sp. en *Limnophyes* sp. Naast de genoemde oligochaeta zijn verder *Nemurella pictetii*, *Coelambus impressopunctatus*, Trichoceridae, *Clinotanypus nervosus*, *cf conchapelopia*, *Natarsia* sp., Empididae en Rhagionidae hoogtyperende taxa. Matig typerend is *Chaetocladius* sp. Er komen vergaarders, verzwelgers en in mindere mate knippers, schrapers, filtreerders en stekers voor. Hiervan zijn de meeste spartelaars, maar alle andere bewegingsgedragingen, waaronder duikers, komen eveneens voor, behalve schaatsers. De meeste taxa hebben een voorkeur voor het sediment en de vaste substraten en zijn indicerend voor een oligosaproob milieu. Opvallend is het hoge aantal carnivore taxa. Dit zijn de diptera en de detri- en detriherbivoren zijn de oligochaeta. De meeste taxa zijn matig algemeen maar er zijn eveneens zeer zeldzame taxa aangetroffen. Er is een lichte voorkeur voor snelstromend water.

Abiotiek: Cluster 6 wordt gekenmerkt door een laag EGV en veel organisch materiaal. Het substraat is fijn en bestaat uit slib met grove detritus. Het cluster ligt dicht bij cluster 2 en is in zowel de directe als indirecte analyse positief gecorreleerd met de gemiddelde neerslag en negatief gecorreleerd met het EGV.

Cluster 8

Locatie: Cluster 8 bestaat C-monsterpunten, genomen in het bronsysteem op dag 1 en 78 en betreffen een bovenloop.

Biotiek: De vijf dominante taxa in Cluster 8 zijn *Musculium lacustre*, *Gammarus pulex*, *Stylodrilus heringianus*, *Slavina appendiculata* en Enchytraeidae. Hoog typerende taxa zijn: *Dugesia gonocephala*, *Musculium lacustre*, *Slavina appendiculata*, *Dero* sp., *Pristina* sp., *Peloscolex ferox*, *Hydrachna* sp., *Gammarus* sp., *Cloeon dipterum*, *Dicranota* sp., *Ormosia* sp., Psychodidae, Ptychopteridae, Simuliidae, *Xenopelopia* sp., *Prodiamesa olivacea*, *Brillia modesta*, *Corynoneura scutellata agg en Eukiefferiella brevicalcar agg.* Limnephilidae is matig typerend. Er komen vergaarders, verzwelgers en in mindere mate knippers, schrapers, filtreerders en stekers voor. Hiervan zijn de meeste gravers, maar alle andere bewegingsgedragingen komen eveneens voor, behalve

schaatsers en duikers. De meeste taxa hebben een voorkeur voor het sediment, de vaste substraten en klein deel heeft de voorkeur voor de oever. De taxa zijn indicerend voor een oligosaproob tot ß-mesosaproob milieu en zijn vrij algemeen tot zeer algemeen maar er zijn eveneens zeer zeldzame taxa aangetroffen. De stromingsvoorkeur is variabel met uitschieters naar uitsluitend in stromend water.

Abiotiek: Cluster 8 wordt gekenmerkt door een grote spreiding in de omgevingsfactoren, een hoog EGV, een hoge stroomsnelheid, een grote diepte en redelijk grof substraat bestaande uit grind, zandgrind en grind met bladpakketten. Positief correlerende omgevingsfactoren zijn stroomsnelheid en pH. Negatief correlerende factoren zijn substraat klasse en hoeveelheid organisch materiaal.

Cluster 12

Locatie: Alle monsterpunten zijn gelegen in het bekensysteem, genomen op dag 78 en het betreft alleen bronbeekjes.

Biotiek: De vijf dominante taxa zijn voornamelijk chironomidae: *Chironomus* sp., *Cricotopus* sp. *Rhyphopholus* sp., *Chaetocladius* sp. en *Micropsectra* sp. Hiervan is alleen *Rhyphpholus* sp., een diptera, hoog typerend, alle overige taxa zijn laag typerend. Er komen vergaarders, verzwelgers en in mindere mate knippers, schrapers en filtreerders voor. Gravers, spartelaars en klevers komen veel voor en verder komen alleen klimmers voor. De taxa hebben een habitatvoorkeur voor het sediment en de vaste substraten. Er is geen voorkeur voor de oever, maar wel voor de waterkolom en oever samen. De meeste taxa zijn detri- of detriherbivoor en er zijn maar weinig carnivoren. Ze zijn allen algemeen tot zeer algemeen zonder een duidelijke stromingsvoorkeur.

Abiotiek: Cluster 12 wordt gekenmerkt door een hoge temperatuur, een hoog EGV, een lage stroomsnelheid en weinig organisch materiaal. Het substraat is fijn en bestaat uit zand en fijne detritus. Positief correlerende omgevingsfactoren zijn temperatuur, tijd en in mindere mate EGV. Diepte is negatief gecorreleerd.

Cluster 7

Locatie: Cluster 7 bestaat C-monsterpunten, genomen in het bronsysteem op dag 1 en 43 en betreffen een bovenloop.

Biotiek: De 5 dominante taxa zijn *Eloeophila* sp., *Gammarus* sp., Lumbriculidae, Tubificidae juveniel met haren en *Chaetocladius* sp. De hoog typerende taxa zijn: *Eloeophila* sp., *Psectrocladius platypus, Polypedilum nubeculosum agg* en *Ceratopogonidae. Gammarus* sp. is matig typerend, de overige taxa zijn laag typerend. De taxa zijn voornamelijk vergaarders en filtreerders en in mindere mate verzwelgers en schrapers. Opvallend is de afwezigheid van knippers. Alle gedragingen komen voor, behalve duikers en stekers, waarbij gravers het meest algemeen zijn. De meeste taxa hebben een voorkeur voor het sediment en de vaste substraten, maar daarnaast is er een voorkeur voor de oever en de waterkolom samen. Veel taxa zijn detri- of herbivoor en enkele zijn detriherbivoor of carnivoor. Ze zijn matig algemeen tot zeer algemeen en de stromingsvoorkeur is variabel.

Abiotiek: Cluster 7 wordt gekenmerkt door een hoog EGV, een hoge stroomsnelheid, een grote diepte en zeer grof substraat bestaande uit grind, grindzand en grind met bladpakketten. Cluster 7 overlapt deels cluster 8. Positief correlerende omgevingsfactoren zijn stroomsnelheid en pH. Negatief correlerende factoren zijn substraat klasse en hoeveelheid organisch materiaal.

Cluster 10

Locatie: Cluster 10 bestaat uit monsterpunten, allen genomen in het bekensysteem, voornamelijk genomen in monsterpunt A. De monsters zijn genomen op dag 44 en 78 en betreffen bron en bronbeekje.

Biotiek: De vijf dominante taxa zijn: *Chironomus* sp., Tubificidae juveniel met haren, *Cricotopus* sp., *Rhyphopholus* sp. en *Nais communis*. Alleen de Tubificidae juveniel met haren zijn hoog typerend, *Nais communis* is matig typerend en de overige taxa zijn laag typerend. Vergaarders en verzwelgers zijn het meest algemeen en in mindere maten komen knippers, schrapers, filtreerders en stekers voor. Alle gedragingen komen voor, behalve duikers en stekers, waarbij gravers het meest algemeen zijn. De meeste taxa hebben een voorkeur voor het sediment en de vaste substraten, maar daarnaast bestaat een voorkeur voor de oever en de waterkolom samen. Naast detri- en detriherbivoren komen veel carnivoren voor. De gevonden taxa zijn van matig algemeen tot zeer algemeen en hebben geen duidelijke stromingsvoorkeur.

Abiotiek: Cluster 10 wordt gekenmerkt door een grote spreiding in de omgevingsfactoren, een lage temperatuur, een hoog EGV, een hoge stroomsnelheid en fijn substraat, bestaande uit zand, slib en fijn slib. Cluster 10 is positief gecorreleerd met tijd, temperatuur en EGV en negatief gecorreleerd met Diepte.

Cluster 11

Locatie: Cluster 10 bestaat uit monsterpunten, allen genomen in het bekensysteem. De monsters zijn genomen op dag 44 en betreffen bron en bronbeekje van brontak 2.

Biotiek: De vijf dominante taxa zijn: *Chaetocladius* sp., *Chironomus* sp., *Micropsectra* sp., *Enchytraeidae* en diptera. Hoog typerend zijn de diptera, matig typerend is *Chaetocladius* sp. en de overige taxa zijn laag typerend. Vergaarders zijn het meest algemeen en daarnaast komen knippers, schrapers en filtreerders voor. Hiervan zijn de meeste gravers, spartelaars en daarnaast komen alleen klevers voor. De meeste taxa hebben een voorkeur voor het sediment en de vaste substraten, maar daarnaast is er een voorkeur voor de oever en de waterkolom. Veel taxa zijn detrivoor en er zijn weinig carnivoren. Ze zijn matig algemeen tot zeer algemeen zonder duidelijke stromingsvoorkeur.

Abiotiek: Cluster 11 wordt gekenmerkt door een grote spreiding in de omgevingsfactoren, een lage temperatuur, een hoge stroomsnelheid, veel organisch materiaal en fijn substraat bestaande uit zand en fijne detritus. Cluster 11 is positief gecorreleerd met de hoeveelheid organisch materiaal, en in de directe analyse eveneens met neerslag.

Cluster 13

Locatie: Cluster 13 bestaat uit monsterpunten genomen in brontak 2 in zowel bron- als bekensysteem. De monsters zijn bijna allen genomen op dag 78 en betreffen bron, bronbeekje en bovenloop.

Biotiek: De vijf dominante taxa zijn allen chironomidae: *Chironomus* sp., *Micropsectra* sp., *Chaetocladius* sp., *Macropelopia* sp. en *Cricotopus* sp. *Macropelopia* sp. en Lumbricidae zijn hoog typerend, *Micropsectra* sp. is matig typerend en de overige taxa zijn laag typerend. Hemiptera komen alleen voor in dit cluster en het aandeel coleoptera is vrij groot. Naast vergaarders komen alle andere voedingsgedragingen voor. Gravers en spartelaars zijn het meest algemeen en daarnaast komen klevers, klimmers en zwemmers voor. Ook bevonden zich schaatsenrijders in de D monsterpunten genomen tijdens dag 78 (persoonlijke observatie). Dit zijn schaatsers, carnivoren, met een sterke

voorkeur voor stilstaand water. Vanwege hun leefwijze zijn ze niet gevangen met de minimacro-invertebratenmonstershovel. Er is een habitatvoorkeur voor het sediment en vaste substraten en daarna voor de oever en waterkolom. Carnivoren zijn de belangrijkste voedingsgroep. De taxa zijn matig zeldzaam tot zeer algemeen en vertonen geen duidelijke stromingsvoorkeur.

Abiotiek: Cluster 13 wordt gekenmerkt door een grote spreiding in de omgevingsfactoren, een hoge temperatuur, een hoog EGV en veel organisch materiaal. Daarnaast is de stroomsnelheid zeer laag en het substraat is zeer fijn, bestaande uit zand, fijne detritus, detritus en grove detritus. Cluster 13 is positief gecorreleerd met substraat klasse.