

Dispersie van aquatische organismen

In opdracht van Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Wetenschap en Kennisoverdracht, Cluster Ecologische Hoofdstructuur, Thema BO-02-007 Ecologische doelen en maatlatten waterbeheer.

# **Dispersie van aquatische organismen**

**Verspreidingsmogelijkheden en onderzoeksmethoden**

**Rebi Nijboer**

**Piet Verdonschot**

**Alterra-rapport 1365**

**Alterra, Wageningen, 2006**

## REFERAAT

Nijboer, R.C. & P.F.M. Verdonschot, 2006. *Dispersie van aquatische organismen; Verspreidingsmogelijkheden en onderzoeksmethoden*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1365. 82 blz.; 2 tab.; 312 ref.

Dit rapport bevat de resultaten van een literatuuronderzoek naar methoden van dispersie voor aquatische organismen. Het behandelt zowel passieve als actieve vormen van dispersie. Het blijkt dat aquatische organismen zich op veel verschillende manieren kunnen verspreiden, over verschillende afstanden en met verschillende snelheden. Dit hangt af van de omstandigheden, van de morfologie en het gedrag van het organisme. Er zijn verschillende methoden om dispersie te meten. De belangrijkste indeling is die tussen directe methoden waarbij direct de dispersie wordt geobserveerd en indirecte methoden waarbij de dispersie verklaard wordt uit bijvoorbeeld de mate van genetische verschillen tussen populaties op verschillende afstanden van elkaar. Aan iedere methode kleven voor- en nadelen. De keuze voor een bepaalde methode hangt af van de beschikbare tijd, het beschikbare budget, de kenmerken van de te onderzoeken soorten en hun dispersiemethode en het landschap waarin ze voorkomen.

Trefwoorden: dispersie, verspreiding, macrofyten, zoöplankton, macrofauna, vis, diatomee

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 20,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1365. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2006 Alterra  
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland  
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: [info.alterra@wur.nl](mailto:info.alterra@wur.nl)

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

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

# Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Achtergrond	11
1.2 Kans op herkolonisatie	11
1.3 Doelstelling	12
1.4 Leeswijzer	13
2 Dispersie bij aquatische organismen	15
2.1 Definitie	15
2.2 Voor- en nadelen van dispersie	15
2.3 Dispersie als aanpassing	16
2.4 Intraspecifieke verschillen in dispersiecapaciteit	17
2.5 Succes: dispersie en handhaving	18
2.6 Consequenties van dispersie	19
2.7 Conclusies	20
3 Passieve dispersie	21
3.1 Inleiding	21
3.2 Dispersie in de tijd	21
3.3 Passief transport door watervogels	22
3.3.1 Intern transport	22
3.3.2 Extern transport	24
3.3.3 Frequentie	25
3.3.4 Kennislacunes	26
3.4 Verspreiding via andere gastheren	27
3.5 Dispersie door menselijke activiteiten	28
3.6 Drift	28
3.6.1 Waardoor wordt drift veroorzaakt?	29
3.6.2 Compensatie van drift	30
3.6.3 Drift van waterplanten	31
3.7 Verspreiding via de wind	32
3.8 Het belang van passieve dispersie	32
3.9 Conclusies	33
4 Actieve dispersie	35
4.1 Verspreiding via de lucht (vliegen)	35
4.1.1 Vliegrichting	36
4.1.2 Vliegvermogen in relatie tot morfologie	37
4.1.3 Vliegvermogen in relatie tot het weer.	38
4.1.4 Landgebruik in relatie tot afgelegde afstand	39
4.2 Verspreiding via land (kruipen)	39

4.3	Verspreiding via het water (kruipen, zwemmen)	39
4.3.1	Voorkomen en snelheden van verspreiding door het water	40
4.3.2	Factoren die Stroomopwaartse migratie veroorzaken	40
4.4	Conclusies	41
5	Migratie/dispersie van vissen	43
5.1	Inleiding	43
5.2	Typen vismigratie	44
5.2.1	Paaimigratie	45
5.2.2	Compensatiemigratie	45
5.2.3	Foerageermigratie	45
5.2.4	Seizoensmigratie	46
5.2.5	Dispersie	46
5.3	Kenmerken van vissen in relatie tot migratie	47
5.4	Conclusies	48
6	Verspreidingsbarrières	49
6.1	Inleiding	49
6.2	Stuwen en vispassages	50
6.3	Duikers	51
6.4	Ongeschikte habitats	53
6.5	Conclusies	54
7	Onderzoeksmethoden	57
7.1	Directe en indirecte methoden	57
7.2	Radio-telemetrie	58
7.3	Vallen	59
7.4	Vangst-terugvangst technieken	60
7.4.1	Merken met stabiele isotopen	60
7.5	Genueitwisseling tussen populaties	62
7.6	Kolonisatie van nieuwe habitats	64
7.7	Conclusies	65
	Literatuur	67

## Woord vooraf

Dit rapport vormt een onderdeel van het project 'Dispersie van aquatische organismen'. Dit is één van de projecten die worden uitgevoerd binnen het thema 'Ecologische doelen en maatregelen waterbeheer', binnen het onderzoekscluster 'Ecologische Hoofdstructuur', in opdracht van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Wetenschap en Kennisoverdracht.

De doelstelling van dit project is het onderzoeken van het dispersievermogen van doel/indicatorsoorten ten behoeve van het voorspellen van de kans op terugkeer na het uitvoeren van herstelmaatregelen.

Het project is gericht op kennisverdieping ter verbetering van de effectiviteit van herstelmaatregelen en ondersteunt daarmee de implementatie van het habitat- en soortenbeleid (o.a. VHR) en de KRW. Vooral voor de uitvoering van soortherstelprogramma's is dit onderzoek van belang. De keuze van te bestuderen soorten en habitats zal worden afgestemd op doelen in het habitat- en soortenbeleid.

Voor het natuurbeleid is het erg relevant om de terugkeer van doelsoorten beter in beeld te krijgen en vooral om te begrijpen waarom een doelsoort al dan niet terugkeert na het nemen van herstelmaatregelen.

Dit rapport beschrijft de resultaten van een literatuuronderzoek, de eerste stap in het project. Het literatuuronderzoek was gericht op twee hoofdvragen: (1) hoe kunnen aquatische soorten zich verspreiden en (2) hoe kunnen we meten hoe ver soorten zich kunnen verspreiden?

Wij willen Erwin Winter (RIVO, IJmuiden) bedanken voor zijn bijdrage aan de hoofdstukken 5 en 6.





## **Samenvatting**

In plaats van een samenvatting is aan het einde van ieder hoofdstuk een paragraaf opgenomen met conclusies van het betreffende hoofdstuk.



# 1 Inleiding

## 1.1 Achtergrond

De laatste decennia zijn veel herstelprojecten in oppervlaktewateren uitgevoerd, zowel in stromende als in stilstaande wateren. Het gaat hierbij om een groot aantal verschillende maatregelen (Nijboer 2004, Verdonschot 1995). In een deel van de projecten treedt ook daadwerkelijk herstel op van de natuurlijke omstandigheden in het water: een goede waterkwaliteit en de aanwezigheid van de juiste habitats voor het voorkomen van indicator- en doelsoorten die horen bij het betreffende referentiebeeld. Toch blijkt in een deel van de gevallen dat de gewenste soorten niet of slechts voor een deel terugkeren, ondanks het feit dat aan de abiotische randvoorwaarden is voldaan.

De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in de mogelijkheden die de soorten hebben om de afstand van de dichtstbijzijnde populatie naar het herstelde oppervlaktewater te overbruggen. Landgebruik leidt tot een afname van natuurlijke habitats en tot versnippering van habitats. Ook aquatisch kan dit een rol spelen. Dispersie van soorten wordt hierdoor bemoeilijkt.

De dispersiecapaciteit van een soort bepaalt in hoeverre de soort geneigd is om zich naar andere habitats te begeven en welke afstand de soort kan overbruggen. De dispersiecapaciteit van soorten is niet alleen van belang voor het koloniseren van herstelde habitats maar ook in het kader van klimaatsverandering (Graham et al. 1990). Als de omstandigheden hierdoor zodanig veranderen dat de huidige macrofauna in een oppervlaktewater zich niet kan handhaven is het van belang dat deze soorten zich kunnen verspreiden naar wateren waar de omstandigheden nog wel gunstig zijn. Andersom geeft dit mogelijkheden voor nieuwe soorten om het 'lege' habitat te koloniseren.

Sode & Wiberg-Larsen (1993) concludeerden dat herkolonisatie van herstelde beken decennia lang kan duren tenzij de originele aquatische fauna kunstmatig wordt geherintroduceerd. Als een soort niet voorkomt in het stroomgebied van de herstelde beek is herkolonisatie door vrouwtjes van elders noodzakelijk. De dispersiecapaciteit wordt dan belangrijk. Deze hangt bijvoorbeeld af van gedrag en vliegkracht maar ook van fysische factoren zoals de afstand tussen de beken/stroomgebieden en het weer. Van groot belang is de dispersie range, de afstand die een soort normaliter aflegt vanaf het habitat van herkomst.

## 1.2 Kans op herkolonisatie

Er moet dus aan twee voorwaarden worden voldaan voordat een soort in een hersteld habitat kan terugkeren: er moet aan de abiotische randvoorwaarden voldaan zijn, zodat de soort in het habitat kan overleven en de soort moet het habitat kunnen

bereiken. Het is belangrijk om van tevoren te kunnen voorspellen wat de kans is op herkolonisatie van doel- en indicatorsoorten. De kans op terugkeer van een soort in een geschikt habitat kan geschat worden door het bepalen van:

- De afstand van het herstelde water tot het water waarin de soort nog voorkomt;
- De dispersiecapaciteit van de soort (kan de soort deze afstand overbruggen en hoe snel);
- De populatiedichtheid van de soort in de nabij gelegen wateren;
- De aanwezigheid van geschikte omstandigheden tussen het water waarin de soort voorkomt en het te bereiken habitat (kan de soort zich door het gebied verspreiden, zijn er geen barrières aanwezig);
- Het seizoen waarin de kans op terugkeer het grootst is (afhankelijk van levenscyclus, reproductie en verspreidingskenmerken versus geschiktheid van het habitat in het juiste seizoen).

Indien problemen verwacht worden met betrekking tot de herkolonisatie van doel- of indicatorsoorten kan daar van tevoren op ingespeeld worden, bijvoorbeeld door barrières weg te nemen, de maatregelen in het meest gunstige seizoen te nemen of indien er geen andere mogelijkheden zijn de soort te herintroduceren.

### 1.3 Doelstelling

Dit rapport beschrijft de resultaten van een literatuuronderzoek naar dispersie van aquatische organismen. Er zijn een aantal hoofddoelen:

- Het geven van een overzicht van mogelijke vormen van dispersie bij verschillende organismegroepen;
- Het relateren van de dispersiecapaciteit aan andere kenmerken (bijvoorbeeld levenscyclus, morfologie, reproductie);
- Het geven van informatie over afgelegde afstanden;
- Opsommen van mogelijke barrières;
- Het geven van een overzicht van methoden om dispersie te meten.

Dit rapport beschrijft slechts de algemene processen, het geeft dus geen informatie per soort. Hiervoor wordt verwezen naar Elbersen & Higler (2002). Dit moet echter uitgebreid worden naar meer soorten (vooral doel- en indicatorsoorten) in een volgende stap. De volgende vragen zouden daarbij aan bod kunnen komen:

- Wat is de dispersiecapaciteit van de soort (hoe ver kan een soort zich verspreiden) over land, door de lucht of via water?
- Hoe verspreidt de soort zich (actief – passief, vliegend, lopend, liftend, etc.)?
- Is de dispersie van een soort seizoensafhankelijk en in welk levenstadium vindt verspreiding plaats (ei, larve, volwassene, zaad, kiemplant, etc.)?
- Wat voor eisen stelt een soort aan het te overbruggen gebied om zich naar een ander of binnen een oppervlaktewater te kunnen verplaatsen (hoe tolerant is de soort)?
- Wat zijn voor de soort barrières?

Uiteindelijk kan de verzamelde kennis het mogelijk maken om het terugkeren van bepaalde soorten na het uitvoeren van herstelprojecten te voorspellen. Eventueel kan dit worden omgezet in een model per soort.

#### **1.4 Leeswijzer**

In hoofdstuk 2 wordt een aantal algemene aspecten van dispersie belicht. In de hoofdstukken 3 en 4 worden de dispersiemogelijkheden verder behandeld, eerst de passieve dispersie (3), daarna de actieve (4). Per mogelijkheid wordt weergegeven voor welke organismegroepen deze vormen mogelijk zijn. Hoofdstuk 5 gaat specifiek in op dispersie van vissen. Hoofdstuk 6 beschrijft mogelijke barrières voor de verspreiding van soorten. De methoden om dispersie te meten zijn opgenomen in hoofdstuk 7.



## 2 Dispersie bij aquatische organismen

### 2.1 Definitie

Verplaatsing van dieren kan in twee hoofdgroepen worden onderverdeeld, namelijk beweging en verspreiding (dispersie). Er zijn verschillende definities van dispersie. Lincoln et al. (1998) geven de volgende definitie: de verspreiding van organismen of propagulen (zaden, sporen, stengeldelen, cysten, eieren, etc.) vanaf het punt van herkomst of loslaten; beweging van het ene habitat naar het andere. Bilton et al. (2001) gebruiken de volgende definitie: de beweging van individuen of propagulen tussen ruimtelijke of temporele discrete locaties of populaties. Odum (1971) omschrijft dispersie als de verplaatsing van dieren naar en van een populatie. Dit komt overeen met de definitie van Bohonak & Jenkins (2003): de beweging van individuen over populatiegrenzen. Zij beschouwen kolonisatie als een categorie van dispersie. Kolonisatie is het vestigen van een nieuwe populatie door één of meer zich verspreidende individuen. Kortom er is sprake van dispersie als het organisme zich naar een andere populatie, locatie of habitat begeeft. De vorm van het organisme kan verschillen, bijvoorbeeld als adult, ei of plantendeel.

Pelz (1985) beschrijft *beweging* als het afleggen van kortere afstanden (volgens Odum binnen de populatie). Naast beweging van dieren binnen de populatie wordt ook vaak het habitat of het biotoop als ruimtelijk criterium gebruikt (Pelz 1985). Dieren bewegen binnen hun habitat. Dit rapport gaat verder niet in op beweging binnen de populatie of het habitat

Dispersie is belangrijk in het concept van metapopulaties. Een metapopulatie is (Levins 1969): Een groep van populaties, elk onderworpen aan stochastische extinctions en aan elkaar gekoppeld door dispersie. Later is hier de uitwisseling van genen aan toegevoegd door Bohonak & Jenkins (2003).

### 2.2 Voor- en nadelen van dispersie

Waarom verspreiden dieren zich? Dispersie heeft vanuit het oogpunt van een individu een aantal voordelen:

- Het vermijden van inteelt;
- De mogelijkheid om een nieuwe locatie met een lage dichtheid aan individuen en weinig concurrenten voor voedsel te vinden;
- De mogelijkheid om aan niet optimale biotische omstandigheden te ontsnappen, zoals beperkte voedselbeschikbaarheid, predatoren, ziektekiemen en parasieten;
- De mogelijkheid om aan ongunstige abiotische omstandigheden te ontsnappen, bijvoorbeeld calamiteiten zoals incidentele lozingen van zuurstofbindende stoffen of gifstoffen, extreme afvoerpieken of droogval.

De biotische oorzaken zullen altijd optreden. Inteelt wordt beschouwd als hoogste risico bij zich seksueel voortplantende soorten die niet in staat zijn zich te verspreiden. Overbezetting, predatie en het onvermogen om met pathogenen en parasieten om te gaan (Bell 1982) zijn de grootste bedreigingen voor zich vegetatief voortplantende of klonende organismen. Abiotisch ongunstige omstandigheden worden vaak door de mens veroorzaakt. Extreme afvoerpieken kunnen optreden als gevolg van een versnelde afvoer van neerslagwater door normalisatie en drainage, droogval door verhoogde drainage en verlaagde grondwaterstanden. Vaak spelen hierbij ook klimatologische aspecten een rol. Calamiteiten zijn onvoorspelbaar maar de kans hierop is altijd aanwezig.

Dispersie kan voor een individu ook nadelen opleveren:

- Er niet in slagen om een nieuwe geschikte locatie te vinden;
- Gepredeerd worden tijdens de dispersie;
- Er niet in slagen een partner te vinden (Bilton et al. 2001).

Het zich verplaatsen naar een andere populatie of habitat brengt dus eveneens risico met zich mee.

Er zijn veel theoretische modellen gemaakt met betrekking tot dispersie waarin de voor- en nadelen worden afgewogen. Vaak richten deze modellen zich op variabelen zoals het risico van het verdwijnen van het habitat, concurrentie tussen verwanten, temporele en ruimtelijke variabiliteit in habitatkwaliteit, kosten van dispersie en het vermijden van inteelt (Bilton et al. 2001).

Het is de vraag in hoeverre soorten door dispersie zomaar ergens terechtkomen of dat ze een geschikt habitat kunnen herkennen en selecteren. Als dieren maar een beperkte controle hebben over hun dispersie (bijvoorbeeld bij dispersie met behulp van de wind) kunnen ze onder sommige omstandigheden niet in staat zijn het geprefereerde habitat te koloniseren (Fonseca & Hart 2001) en is het kolonisatiesucces laag.

### **2.3 Dispersie als aanpassing**

Dispersie is van belang voor het behoud van zoetwatersoorten op de lange termijn, omdat de meeste zoetwaterhabitats tijdelijk bestaan in relatie tot de levensduur (evolutionair gezien) van soorten (Bilton et al. 2001). Dispersie is dan ook een 'long term persistence trait' (Malmqvist 2002); als soorten zich goed kunnen verspreiden kunnen ze op lange termijn overleven. Dispersie vindt plaats voor het vinden van voedsel, een partner, om andere gebieden in dezelfde of andere wateren te koloniseren of om ongeschikte condities te overleven (Malmqvist 2002).

Dispersie kan een aanpassing zijn aan het milieu (Bilton et al. 2001). Actieve dispersie kan worden gestimuleerd door veranderende milieumomstandigheden of door de voorspelling dat het gaat veranderen. Dumont (1982) beschrijft dat tijdelijke of blijvende veranderingen in het milieu resulteren in een tijdelijke of blijvende



verandering in het verspreidingsgebied van een soort. Individuen van een soort zijn steeds op zoek naar gunstige milieuomstandigheden. Hiertoe vertonen ze meestal willekeurig zoekgedrag. Wijzigen milieuomstandigheden zich, dan kan deze beweging resulteren in een beweging van de hele populatie in een bepaalde richting. Bij Heteroptera en Coleoptera wordt de dispersie in gang gezet door een stijging van de temperatuur en een afname van de waterdiepte (Velasco et al. 1998). In het algemeen is er weinig bekend over de prikkels die dispersie stimuleren.

Bij passief transport hebben soorten aanpassingen waardoor de kans groter wordt dat ze meegenomen worden als de omstandigheden verslechteren: bijvoorbeeld haakjes, kleverige delen, afgifte van een groot aantal kleine dispersiestadia tegelijkertijd met een piek van watervogel migraties (Okamura & Hatton-Ellis 1995).

## 2.4 Intraspecifieke verschillen in dispersiecapaciteit

Dat de dispersiecapaciteit tussen soorten verschilt is duidelijk. Dit hangt af van vele kenmerken (bijvoorbeeld morfologie, gedrag of levenscyclus). Maar ook binnen soorten kunnen er verschillen optreden.

Binnen sommige soorten is de mogelijkheid om zich te verspreiden afhankelijk van het hebben van een bepaald genetisch kenmerk. Een voorbeeld is het hebben van lange vleugels, zoals voorkomt bij waterkevers en -wantsen. Bij de waterkever *Helophorus granularis* wordt het voorkomen van individuen met lange vleugels en vleugelloze individuen bepaald door een 'single locus systeem' (Angus 1970). Bij een aantal schaatsenrijders is het overerven van lange of korte vleugels polygenetisch, dat wil zeggen dat er meer allelen bij betrokken zijn (Zera et al. 1983). En in sommige *Gerris* soorten speelt het seizoen samen met het genetische kenmerk een rol bij de vleugellengte en daarmee de dispersiecapaciteit. In andere soorten kan een omslag in de milieuomstandigheden alleen al de vleugellengte bepalen (Andersen 1982).

Waarschijnlijk heeft vleugel-dimorfisme zich geëvolueerd als resultaat van verschillen in de conditie van zich verspreidende nakomelingen onder verschillende milieuomstandigheden (Bilton et al. 2001). Een relatief hoge frequentie van de vleugelloze vorm wordt geassocieerd met stabiele habitats (Vepsäläinen 1974, Roff 1990). Bij *Gerris* is gebleken dat individuen met korte vleugels een grotere reproductie efficiëntie hebben. Organismen met lange vleugels kunnen zich goed verspreiden en nieuwe populaties vestigen als een locatie uitdroogt. Het behoud van vleugel-dimorfisme in een populatie kan een resultaat zijn van dispersie in de metapopulatie ondanks het feit dat dimorfisme lokaal niet de optimale strategie is. De keuze tussen het investeren in het vliegvermogen of in andere aspecten van de levenscyclus (zoals reproductie) is geëvalueerd door Roff (1990, 1994). Omdat vliegen relatief veel energie kost, gaat het bij sommige taxa ten koste van de eiproductie (Roff 1977).

Een ander voorbeeld waarbij de dispersiecapaciteit binnen de soort verschilt, is *Branchipodopsis wolffi*, een Zuid-Afrikaanse garnaal die zowel kleverige als gladde eieren kan produceren. Gladde eieren hebben een hogere kans zich te verspreiden tussen

locaties (Brendonck & Riddoch 1999). *Plumatella repens*, een zoetwater Bryozoa kan twee typen statoblasten produceren: stationaire sessoblasten en zich verspreidende (drijvende) floatoblasten. In grote kolonies worden de laatste meer geproduceerd. Dit suggereert dat dispersie een aanpassing is om te ontsnappen aan een lokaal voedseltekort (Karlson 1992).

## 2.5 Succes: dispersie en handhaving

Voor het vestigen van een nieuwe populatie is het bereiken van een nieuw habitat niet genoeg. De populatie moet in het nieuwe habitat (snel) kunnen groeien en de soort moet er kunnen overleven. Wesselingh et al. (1999) stellen dat dispersie pas succesvol is als het organisme zich ook kan voortplanten in de nieuwe omgeving. Dit gaat het gemakkelijkste als het organisme jongen bij zich draagt of als deze zich door middel van parthenogenese kan voortplanten zoals bij *Potamopyrgus antipodarum* (Cadée 1991), of hermafrodit is.

Young & Reynoldson (1999) hebben het succes van dispersie gerelateerd aan soortkenmerken. Zij vergeleken de dispersie capaciteit van *Dugesia tigrina* met *Planaria torva*. *Dugesia tigrina* is in Wales waarschijnlijk toevallig geïntroduceerd met planten of via viskwekerijen of biologische onderzoeken. De soort kan zich snel verder verspreiden via rivieren en kanalen. *Dugesia tigrina* kan zich beter dan andere platwormen vasthechten aan het substraat en heeft daardoor een grotere kans passief verspreid te worden. Bovendien kan de soort zich asexueel voortplanten zodat één volwassen individu genoeg is om een nieuwe populatie te vestigen. Andere platwormen, bijvoorbeeld *Planaria torva* planten zich seksueel voort. Voor deze dieren geldt wel dat één cocon een nieuwe populatie kan vormen als deze in een ander water terecht komt, indien de jongen uitkomen en volwassen kunnen worden. Cocons worden echter maar gedurende een korte periode in het jaar geproduceerd, waardoor de kans op verspreiding afneemt. Hieruit blijkt dus dat het succes mede afhangt van reproductiekenmerken van de soorten.

Veel waterplanten planten zich vegetatief voort door middel van stolonen, turionen, tubers of niet gespecialiseerde organen (Sculthorpe 1967, Van der Valk 1981). Het succes van de dispersie kan uitblijven als de propagulen zich niet kunnen handhaven in het nieuwe habitat (Santamaría 2002). Vooral waar ze moeten concurreren met gevestigde populaties van zich klonende soorten is het succes vaak laag. Niet in rust zijnde asexuele plantendelen zijn vaak succesvol, omdat ze hogere vestigingscapaciteiten hebben. Maar deze worden geproduceerd in het groeiseizoen als de concurrentie maximaal is. Seksuele propagulen vermijden deze concurrentie doordat ze vroeg arriveren, voorat de concurrentie groot is (Santamaría 2002). Dus ook de timing van de vorming van propagulen is van belang voor de kans op vestiging.

Ook Barrat-Segretain & Bornette (2000) hebben het effect van het type propagule in relatie tot het seizoen bij waterplanten onderzocht. Fragmentatie waarbij plantendelen zich elders weer kunnen vestigen, kan efficiënt zijn bij onvoorspelbare

afvoerpieken of andere vormen van verstoring. Er zijn twee overlevingstactieken (Southwood 1988):

1. De fragmenten ontwikkelen wortels en vestigen zich snel in het sediment (kolonisatie) of
2. de fragmenten verankeren zichzelf niet meteen maar ontwikkelen nieuwe propagulen die zich kunnen verspreiden (regeneratie).

Er is een trade off (keuze die ten koste gaat van de andere optie) tussen de twee technieken. De techniek die wordt gebruikt hangt af van de soort en van het seizoen. Daarom is de timing van verstoring door afvoer of inundatie van belang voor de herkolonisatie van kale plekken (Barrat-Segretain & Bornette 2000). Soorten die nieuwe habitats snel weer kunnen koloniseren in ieder seizoen hebben altijd ten minste één type vegetatief fragment met hoge kolonisatiecapaciteit (always ready strategy). Dit geldt bijvoorbeeld voor *Elodea canadensis* en *Hippurus vulgaris*. In het veld verschenen beide soorten snel na afvoerpieken, onafhankelijk van het seizoen. Fragmenten hadden een hogere overlevingskans in het voorjaar dan in het najaar. Beide soorten hadden een hogere regeneratiecapaciteit dan kolonisatiecapaciteit in het voorjaar, maar andersom in het najaar. Fragmenten van *Ranunculus trichophyllus* en *Sparganium emersum* hadden hoge kolonisatie- en lage regeneratiecapaciteit in beide seizoenen. Fragmenten van *Luronium natans* ontwikkelden nieuwe knoppen in het voorjaar en wortels alleen in het najaar. *Potamogeton pusillus* wortelde nooit in het sediment maar ontwikkelde turionen in de herfst. Verschillen in kolonisatiepatronen in het veld konden dus worden gerelateerd aan regeneratie en kolonisatiecapaciteit in de verschillende seizoenen (Barrat-Segretain & Bornette 2000).

Ook bij zoöplankton is het succes soms laag. Shurin (2000) heeft aangetoond dat meer dan 91 % van geïntroduceerde zoöplankton soorten in bestaande zoöplankton gemeenschappen in enclosures snel weer was uitgestorven. De soorten die zich wel konden handhaven bepaalden maar 0 tot 2.5 % van de totale biomassa van de zoöplanktongemeenschap.

## 2.6 Consequenties van dispersie

Dispersie heeft invloed op de evolutie en populatiegenetica van een soort, maar alleen als succesvolle kolonisatie gevolgd wordt door overleving van volgende generaties op de nieuwe plek zoals in de voorgaande paragraaf is beschreven. Zulke kolonisatie resulteert in genenuitwisseling, de transfer van genen van de ene populatie naar de andere. De effecten van dispersie en genenuitwisseling zijn gevarieerd en vergaand. Dispersie kan zorgen voor uitbreiding van de verspreidingsrange door kolonisatie van nieuwe locaties. Dispersie kan ook de kans op uitsterven van lokale populaties veranderen door de introductie van nieuwe kolonisten en toename van genetische diversiteit. Aan de andere kant kan dispersie de genetische variatie tussen populaties doen afnemen (Bohonak 1999). Zonder voldoende genetische uitwisseling raken populaties geïsoleerd. Dit leidt tot de ontwikkeling van nieuwe soorten (zie Howard & Berlocher 1998 voor een review).

Sanderson et al. (2004) hebben aangetoond dat de samenstelling van de macrofaunagemeenschap in een beek ten eerste afhankelijk is van de lokale abiotische omstandigheden. Maar ook de levensgemeenschap in nabij gelegen beken heeft invloed op de soortensamenstelling, door uitwisseling van individuen tussen populaties. De sterkte van deze invloed verschilt per soort. Soorten die zich moeilijk kunnen verspreiden zoals Ephemeroptera zijn sterker afhankelijk van de nabijheid van andere populaties dan soorten met een groot dispersievermogen zoals Coleoptera. Deze patronen kunnen echter nog niet gegeneraliseerd worden, daarvoor moet dit eerst voor meer taxa bestudeerd worden. Wel geeft het aan dat het bestaan van een metapopulatie en uitwisseling van genen van belang is.

## 2.7 Conclusies

- Dispersie is het zich verplaatsen vanuit de populatie;
- Dispersie heeft voor- en nadelen (ontsnappen aan ongunstige omstandigheden – risico geen gunstige nieuwe locatie te vinden);
- Soorten kunnen investeren in dispersie tactieken of andere aspecten van de levenscyclus. Dit is een trade-off;
- Mogelijkheden voor dispersie zijn vaak gebonden aan levensstadia/seizoenen;
- Dispersie is pas succesvol voor het overleven van de soort op lange termijn als de soort zich op de nieuwe locatie kan handhaven gedurende meer generaties;
- Succesvolle dispersie zorgt voor uitbreiding van de verspreidingsrange van een soort en voor uitwisseling van genen.

## **3 Passieve dispersie**

### **3.1 Inleiding**

Oppervlaktewateren kunnen beschouwd worden als eilanden, omringd door het terrestrische milieu, wat in feite een barrière vormt. Veel aquatische soorten zijn niet in staat om zich direct van het ene naar het andere water te verplaatsen en om zo nieuwe wateren te koloniseren. Ook als het gaat om dispersie van het ene naar het andere stroomgebied zal er land overbrugd moeten worden (Figuerola & Green 2002).

Desondanks zijn er veel aquatische soorten planten en fauna die wijd verspreid zijn. Sommige soorten kunnen zich actief verspreiden (zij bewegen zelf) bijvoorbeeld door van het ene water naar het andere te vliegen. Andere zijn afhankelijk van vectoren zoals wind, gasteren of waterstroming (Bilton et al. 2001). Deze soorten bewegen niet zelf. Dit wordt passieve dispersie genoemd. Passieve dispersie is een kenmerk waarmee distributiepatronen van niet mobiele soorten verklaard kunnen worden (Jenkins & Buikema 1998). In dit hoofdstuk zijn de verschillende vormen van passieve dispersie beschreven.

Bij passieve dispersie komt vaak een klein ruststadium voor met afgenomen metabolische snelheid en resistentie tegen droogte en extreme temperaturen (Williams 1987). Dergelijke propagulen zijn waarschijnlijk geëvolueerd onder andere omstandigheden, bijvoorbeeld droogval, of een afname van voedselbeschikbaarheid of temperatuur in een bepaald seizoen (Bilton et al. 2001).

### **3.2 Dispersie in de tijd**

Veel soorten kunnen zich in de tijd verspreiden (temporele verspreiding), wat wil zeggen dat generaties elkaar niet direct opvolgen maar pas na verloop van tijd. Sommige macrofaunasoorten kunnen zich temporeel verspreiden door de accumulatie en vrijkomen van in rust zijnde propagulen die als het ware een reservoir vormen van genetisch materiaal (Bilton et al. 2001). Planten kunnen een zaadbank vormen waarvan de zaden jaren later nog kunnen kiemen. Dergelijke dispersie over de tijd is afhankelijk van de rustperiode van levensvatbare propagulen en varieert van soort tot soort. Het gaat hierbij om stadia die voor een langere periode in rust zijn, dus niet stadia die overwinteren en het volgende voorjaar uitkomen (Bilton et al. 2001). Door temporele dispersie is op lange termijn het voortbestaan van genotypen en locale populaties onder verschillende omstandigheden gewaarborgd (o.a. Freeland et al. 2001). Een ander voorbeeld van temporele dispersie is het voorkomen van verschillende ontwikkelingspatronen van steenvlieg-eieren (Zwick 1996). Ook bij zoöplankton komt temporele dispersie voor. Zoöplanktoneieren kunnen meer dan 200 jaar in het sediment overleven (Hairston et al. 1995). Temporele dispersie komt

vooral voor bij bentische soorten die zich niet actief kunnen verspreiden tussen locaties en die zich klonaal voortplanten.

### 3.3 Passief transport door watervogels

Watervogels kunnen aquatische organismen over lange afstanden transporteren. Er zijn twee mogelijkheden (Darwin 1859, Ridley 1930):

1. Interne dispersie (endozoöchorie): aquatische organismen of onderdelen daarvan worden opgegeten en in het spijsverteringskanaal meege dragen;
2. Externe dispersie (ectozoöchorie): aquatische organismen of onderdelen daarvan worden aan de buitenkant van het lichaam meege dragen, bijvoorbeeld tussen de veren.

Er is echter weinig kwantitatief onderzoek uitgevoerd naar de bijdrage van passieve dispersie door watervogels aan de verspreiding van soorten. Genetische populatiestudies kunnen aanwijzingen geven, doordat verschillen en overeenkomsten tussen populaties bepaald kunnen worden. Hieruit is bijvoorbeeld gebleken dat de geografische afstand niet overeenkomt met de genetische afstand tussen populaties (o.a. Freeland et al. 2000a). De genetische afstand is kleiner, wat duidt op dispersie van soorten en uitwisseling van genen tussen populaties. Een studie naar de verspreiding van *Potamogeton pectinatus* in Europa (Mader et al., 1998) heeft laten zien dat de associatie tussen genetische en geografische afstand alleen significant was voor poelen die niet door zwanen bezocht werden tijdens de migratie (zwanen werden in het studiegebied als de belangrijkste dispersievector beschouwd). Een andere aanwijzing is dat de genetische verspreiding van *Daphnia laevis* overeenkomt met de vliegroutes van trekvogels. Populaties in een noord-zuid gradiënt hebben een hogere mate van overeenkomst dan in een oost-west gradiënt (Taylor et al., 1998.) Dit geldt ook voor de Bryozoa *Cristatella mucedo* in Noord-Europa (Freeland et al., 2000b). Het blijft echter bij aanwijzingen, directe effecten zijn nauwelijks aangetoond.

Passieve dispersie met vogels kan alleen optreden als (Wesselingh et al 1999):

- De soort abundant voorkomt in gebieden waar vogels rusten en voedsel zoeken;
- De soort de mogelijkheid heeft zich aan de vogel vast te klampen/of door de vogel bij de voeding opgenomen wordt;
- De soort een methode heeft om zich te beschermen tegen verdroging;
- De soort opname door de vogel kan overleven;
- De soort zich gemakkelijk kan voortplanten, in het ideale geval vanuit een enkel individu, als deze in een nieuw habitat terechtkomt.

#### 3.3.1 Intern transport

Proctor (1964) en Proctor et al. (1967) vonden levensvatbare eieren van kleine kreeftachtigen (micro-Crustacea) in de darm van wilde eenden. Dit is slechts een voorbeeld van de vele verschillende propagulen die getransporteerd worden, doordat ze door vogels worden opgenomen. Propagulen kunnen als voedsel dienen voor de

gastheer maar ook per ongeluk opgenomen worden tijdens het voeden. In het laatste geval dienen de propagulen zelf niet als voedsel en is de frequentie van dispersie waarschijnlijk hoger omdat de propagulen dan zelf niet opgegeten/verteerd worden (Traveset 1998). Sommige vogels, bijvoorbeeld eenden, filteren het water om voedsel op te nemen. Ze zijn niet selectief en nemen een grote hoeveelheid verschillend voedsel en dus verschillende soorten op (Batt et al. 1992). Het is dan moeilijk op voorhand te bepalen wat vrijwillig en niet vrijwillig gegeten wordt. Waadvogels eten selectief macrofauna die eieren in een ruststadium kunnen bevatten. Omdat deze vogels trekken, kunnen de opgenomen eieren over lange afstanden getransporteerd worden (Cramp & Simmons 1983).

Er zijn verschillende experimenten gedaan om de overleving en vitaliteit van propagulen na opname door watervogels te bepalen. Hiervoor zijn ze uit de uitwerpselen van gevangen eenden of steltlopers gehaald en opgekweekt. De belangrijkste conclusies zijn (Figuerola & Green 2002):

- Een grote variëteit aan zaden, oösporen, fytoplankton sporen en Crustacea eieren kunnen de passage van het spijsverteringskanaal overleven. Voor de meeste soorten die getest zijn, overleefde een deel van de propagulen. Alleen voor fytoplankton waarvan zeven soorten algen getest waren, ontkiemde slechts het spoor van één diatomee (Atkinson 1970, 1971);
- Het is niet duidelijk welke kenmerken de overleving van propagulen bevorderen. Uit onderzoek aan zaden zijn verschillende resultaten gekomen. Uit het ene onderzoek blijken kleine zaden met een harde schil beter te overleven en blijkt de structuur van de spiermaag en de retentietijd belangrijk te zijn (De Vlaming & Proctor 1968). Uit ander onderzoek bleek dat er geen relatie was tussen grootte en lignine gehalte van de zaden en overleving. Wel bleek dat er meer zaden ontkiemden naarmate ze groter waren en meer lignine hadden (Holt 1999).

Het probleem is dat de studies vaak niet vergelijkbaar zijn en zijn uitgevoerd met een laag aantal verschillende soorten vogels in gevangenschap, waarbij de vertering anders kan zijn dan in de werkelijke situatie. Ook de manier van voeden is verschillend. Daarbij komt dat de ontkieming van zaden of het uitkomen van eieren ook afhangt van de omstandigheden, die eveneens verschillen per onderzoek. Hiervoor zou een controle met zaden/eieren die niet opgenomen zijn door watervogels moeten plaatsvinden om het percentage kieming/uitkomen te bepalen (Figuerola & Green 2002).

De frequentie van succesvolle dispersie hangt af van de kenmerken van de soort. Dispersie van seksuele en asexuele propagulen van aquatische planten wordt beschouwd als algemeen, vooral door passief transport door migrerende watervogels. Vooral op lokale schaal speelt dit een belangrijke rol (Figuerola & Green 2002). Zaden worden opgegeten en bevinden zich lang in het spijsverteringskanaal, waardoor ze ook over langere afstand verspreid kunnen worden (Santamaria 2002). Ze overleven de spijsvertering en bij sommige soorten wordt de kieming hierdoor zelfs positief beïnvloed (o.a. Smits et al. 1989). Extern transport komt ook voor maar meer bij emergente en wetland planten dan bij ondergedoken en drijvende waterplanten. Maar er zijn duidelijk verschillen tussen de soorten planten. Pollux et

al. (2005) toonden bijvoorbeeld aan dat er verschillen zijn tussen het succes in dispersie door intern transport in eenden bij *Sagittaria sagittifolia* en *Sparganium emersum*. De laatste soort liet zien dat het een hoger potentieel had voor endozoöchore dispersie door eenden en zich te vestigen in een nieuwe habitat, doordat meer zaden het spijsverteringsstelsel passeerden, de retentietijd in het spijsverteringsstelsel langer was, 35% meer zaden kiemden en de kieming versneld was met 10 dagen.

Van macrofauna worden vaak eieren intern getransporteerd. Wesselingh et al. (1999) beschrijven bijvoorbeeld voor mollusken dat de volwassen dieren intern transport niet overleven, omdat het huisje vaak stuk gaat. Er zijn wel enkele gevallen van intern transport bekend maar dit zijn uitzonderingen. Een voorbeeld is *Hydrobia ulva*, die het spijsverteringskanaal kan passeren en dit overleven. De dispersieafstand is dan vaak kort, omdat de retentietijd vrij kort is. Eieren kunnen wel intern getransporteerd worden zonder dat de vitaliteit achteruitgaat (Malone 1965a).

De dispersie en overleving van zaden, eieren en andere propagulen is ook afhankelijk van de vogelsoort (De Vlaming & Proctor 1968). De variabelen die dit bepalen zijn echter onbekend. Waarschijnlijk speelt de hoeveelheid zand in en de sterkte van de spiermaag van vogels een rol naast de darmlengte en -structuur. Ook het dieet van de vogel speelt een rol. Vooral in herbivore soorten is de spiermaag sterker en de kans om het maagdarmkanaal ongeschonden te passeren kleiner. *Artemia* eieren die opgenomen zijn met zand hebben een lagere overleving dan zonder zand (McDonald 1980). Charalambidou et al. (2005) toonden aan dat het dieet van eenden (zaden of dieren) effect heeft op de vertering van zaden en cysten. Er bleken geen verschillen in de snelheid waarmee zaden en cysten het darmstelsel passeerden, dus verandering van dieet met de seizoenen heeft geen effect op de dispersieafstand van planten en evertibraten. Alleen verschillen in verteerbaarheid bepalen het aantal propagulen dat verspreid wordt.

De afgelegde afstand hangt af van hoe lang de propagule in het maagdarmstelsel van de vogel aanwezig is (retentietijd) en welke afstand de vogel in deze tijd kan afleggen. Over retentietijd in watervogels is weinig bekend. Agami & Waisel (1986) lieten zien dat zaden van *Najas marina* 10-12 uur in eenden bleven, terwijl Swanson & Bartonek (1970) een retentietijd van meer dan 72 uur maten voor *Scirpus* zaden in de blauwvleugel taling. De retentietijd hangt onder andere af van het voedsel waarmee de propagulen zijn opgenomen. Hoe vezeliger de plant hoe langer de retentietijd van de propagulen (Malone 1965b). Eenden vliegen 60-78 km/uur en waadvogels 48-60 km/uur (Welham 1994). In een dag kunnen ze grote afstanden afleggen. Het is duidelijk dat propagulen ver verspreid kunnen worden door middel van intern transport, hoewel de frequentie van dispersie over lange afstand nog onbekend is.

### 3.3.2 Extern transport

Gegevens over adhesie van propagulen aan watervogels zijn schaars (Figuerola & Green 2002). Er zijn slechts een aantal observaties van organismen die vastgekleefd zaten aan het verenkleed van vogels. Het eerste onderzoek is uitgevoerd door



Darwin (1859) die een poot van een dode watervogel in een tank met slakken hield. De slakken kropen op de poot en bleven daar aan hangen toen hij de poot uit het water haalde en bewoog. Later observeerde Segerstråle (1954) dat *Gammarus lacustris* zich kan vasthouden aan het verenkleed van eenden gedurende twee uur. Rees (1965) vermeldde dat *Physa* sp. individuen regelmatig onder de vleugels van plevieren worden gevonden. Bivalvia, zoals de mossel *Unio complanatus*, hechten zich aan de voeten van een eend door de tenen tussen de kleppen te klemmen (Darwin 1878). Dit type transport is vaker waargenomen. Rees (1965) noemt een aantal andere voorbeelden waarbij bivalven zich vasthouden aan poten van vogels, waterkevers, waterscorpionen of Corixidae. Bondesen & Kaiser (1949) hebben waargenomen dat *Potamopyrgus antipodarum* zich aan veren van vogels vasthoudt door deze tussen het operculum en het huis te klemmen. Rosine (1956) vond levende vlokreeften (*Hyallolela azteca*; Amphipoda) tussen de veren van wilde eenden. Ook zijn visseneieren gevonden die gekleefd waren aan watervogels (Thiennemann 1950).

Uitdroging gedurende het transport is waarschijnlijk de beperkende factor voor veel aquatische organismen om zich op deze manier te verspreiden. Maar voor soorten die goed tegen droogte kunnen kan het een effectieve manier van transport zijn. Wesselingh et al. (1999) concluderen dat voor Mollusken geldt dat extern transport effectiever is dan intern transport doordat de dispersieafstand groter is en de overlevingskans groter. Waarschijnlijk is transport via vogels effectiever dan met wind omdat het gericht is, vogels vliegen vaak naar een ander water. Door het afsluiten van het huis kunnen slakken relatief goed tegen uitdroging.

Veel zaden en eieren in ruststadium zijn waarschijnlijk hoog resistent tegen verdroging (o.a. Bilton et al., 2001). Dit geldt zeker niet voor alle soorten. Frisch (2001) liet zien dat ruststadia van larven van twee copepoden binnen 24 uur sterven, zelfs bij 100% vochtigheid. Verdroging beperkt dus de afstand waarover de dieren verspreid kunnen worden.

Waarschijnlijk speelt de structuur van de propagulen een rol in de kans om meegenomen te worden. Kleine propagulen en die met bijvoorbeeld haakjes kunnen zich beter aan vogels hechten. Ook drijvende zaden en eieren in ruststadium hebben waarschijnlijk meer kans om zich aan een watervogel te hechten. Dit is echter niet experimenteel getest (Figuerola & Green 2002).

### 3.3.3 Frequentie

Het blijft de vraag hoe vaak passief transport van aquatische organismen door watervogels optreedt en in hoeverre het bijdraagt aan de verspreiding van soorten. Watervogels zijn niet alleen belangrijk voor verspreiding over lange afstand en kolonisatie van nieuwe habitats maar ook als gastheer voor dispersie op locale schaal. Er zijn maar weinig veldstudies maar genoeg om te laten zien dat transport door watervogels met hoge frequentie voorkomt zowel intern als extern, vooral voor plantenzaden (Figuerola & Green 2002). Vivian-Smith & Stiles (1994) bijvoorbeeld observeerden dat aan de veren en poten van 28 van de 36 onderzochte ganzen en

eenden zaden gekleefd waren van planten. Er zijn echter geen studies waarbij zowel de aanwezigheid van propagulen als de afgelegde afstand bepaald zijn.

Potentieel kunnen dus vele organismen worden verspreid door watervogels. Deze processen gebeuren waarschijnlijk vaak genoeg om een groot effect te hebben op metapopulatie dynamica en de uitwisseling van genen in aquatische organismen, in ieder geval op lokale schaal. Bij terrestrische planten is aangetoond dat zelfs bij laag frequente verspreiding over lange afstand er grote effecten zijn op patronen van kolonisatie en verspreiding (Cain et al. 1998). Charalambidou et al. (2003) lieten zien dat de kans op kolonisatie van een nieuw habitat door *Bythotrephes longimanus* (Crustacea) door intern transport van eieren in diapauze in eenden laag is, maar door het grote aantal eenden dat zich tussen wetlands verplaatst toch significant kan zijn.

### 3.3.4 Kennislacunes

Het relatieve aandeel van passief transport door watervogels ten opzichte van andere dispersie vectoren (andere dieren, wind, regen, mensen) op verschillende schalen is nog niet bekend. Er is nog weinig kennis over de karakteristieken van de propagulen en de watervogels in relatie tot het verspreidingsvermogen (Figuerola & Green 2002).

Het gebruik van genetica in relatie tot het type propagulen kan aanwijzingen geven voor de dispersiecapaciteit (Cain et al. 2000).

Verder onderzoek is nodig naar de invloed van het dieet en de structuur van het spijsverteringskanaal van de vogels op de overleving en retentietijd van de propagulen. Hoe langer de retentietijd, hoe kleiner de kans op overleving maar hoe groter de afstand die de vogel ondertussen kan afleggen.

Verder is nog niet onderzocht of de verspreiding door watervogels willekeurig is of dat watervogels bepaalde wateren selecteren. Watervogels migreren niet alleen in het voor- en najaar. Na het broeden, migreren ze naar andere locaties om te ruien en als reactie op het weer kunnen ze zich in de winter verplaatsen naar meer beschutte of diepere wateren waar geen ijs is. Er is een constante turnover van individuele watervogels in overwinteringsgebieden. Veel watervogels op niet extreme breedtegraden zijn nomadisch en trekken regelmatig in respons op fluctuaties in habitat en voedselbeschikbaarheid. Ook dagelijkse verplaatsingen spelen een rol, bijvoorbeeld van fourageer- naar rustgebieden. Dit gebeurt gedurende het hele jaar. Dergelijke verplaatsingen van vogels vinden plaats op lokale schaal en kunnen belangrijk zijn voor dispersie van propagulen (Figuerola & Green 2002).

De grote afstanden die worden afgelegd, de lage frequentie van dispersie en de complexiteit van het gebruik van het landschap door watervogels maken onderzoek naar dispersie door watervogels moeilijk (Santamaria & Klaassen 2002). Kennis is vereist over:

- De interactie tussen gastheer en de verspreide soort en het belang van variatie hierin op verschillende niveaus (van individu tot populatie);

- Het belang van verschillende morfologische, fysiologische en gedragskenmerken als voorspellers voor de kwaliteit van de dispersie door verschillende gastheren en verspreide soorten;
- Het relatieve belang van lokale versus regionale versus lange afstandsbewegingen van vogels voor het verspreiden van propagulen;
- De beperkingen die worden opgelegd aan de ontwikkeling van de propagulen na kolonisatie door habitatvariabiliteit, intra- en interspecifieke concurrentie en predatoren.

Bij dergelijk onderzoek is samenwerking tussen aquatisch ecologen, ethologen, ornithologen, evolutiedeskundigen, moleculair ecologen en modellers nodig.

### 3.4 Verspreiding via andere gastheren

Niet alleen watervogels zorgen voor de verspreiding van aquatische organismen. Ook andere dieren dragen bij deze vorm van passieve verspreiding. Het volgende overzicht is voor een belangrijk deel gebaseerd op Williams (1981). Er zijn waarnemingen bekend van algen, protozoën en schimmels die meeliften met gastheren zoals wantsen (Hemiptera) en kokerjuffers (Trichoptera) (Stewart et al. 1970), langpootmuggen (Tipulidae) en vedermuggen (Chironomidae) (Revill et al. 1967), kevers (Coleoptera) (Milliger & Schlichting 1968) en libellen (Odonata) (Maguire 1963). Fryer (1974) vond tweekleppigen (Bivalvia) geklemd aan haren van waterwantsen (Corixidae) en Lansbury (1955) vond mosselkreeftjes (Ostracoda) gehecht aan rugzwemmers (Notonectidae). Fernando & Galbraith (1970) vonden individuen van de watermijt *Limnochares sp.* op volwassen schaatsenrijders (*Gerris sp.*).

Harris & Harrison (1974) vonden de watermijt *Hydrocharus sp.* op waterwantsen (Corixidae). Williams (1981) nam erwtenmossels (Sphaeriidae) waar gekleefd aan de poten van zoetwaterkreeften (*Orconectus sp.*). Ook amfibieën transporteren op deze wijze tweekleppigen (Bivalvia; Rees 1952). De napjesslak *Ancylus sp.*, een karakteristieke beekbewoner, is waargenomen op de waterkever *Colymbetes sp.* (Thiennemann 1950).

De verspreiding via gastheren heeft als nadeel dat de lifter geen invloed kan uitoefenen op de bestemming. Echter, gastheren zullen zich vaak op vergelijkbare plaatsen ophouden.

Ook zaden van planten kunnen via kleinere dieren zich verspreiden. Daarnaast kunnen vissen een rol spelen bij de verspreiding van soorten. Chick et al. (2003) geven aan dat verspreiding door vissen die vruchten eten van moeras- en waterplanten tijdens overstroming van de uiterwaarden van rivieren wel eens meer voor kan komen dan gedacht wordt. In de overstromingsvlakte van de Mississippi worden de vruchten van twee soorten planten gegeten door de 'channel catfish' (*Ictalurus punctatus*). Dit verbetert de kieming van de zaden van deze planten en zorgt voor dispersie (Chick et al. 2003).

### 3.5 Dispersie door menselijke activiteiten

Mensen hebben meer en meer gezorgd voor de verspreiding van soorten (Bilton et al. 2001). Er zijn een aantal mogelijkheden:

- Ontsnapping van soorten uit viskwekerijen, vijvers of aquaria;
- Ontsnapping van soorten uit tuincentra;
- Meegenomen worden in ballastwater van schepen: Milbrink & Timm (2001) beschrijven de dispersie van *Potamothrix moldaviensis* en concluderen dat transport van soorten met ballastwater in schepen dispersie van het ene naar het andere continent mogelijk maakt. Via stroomop- of afwaartse verplaatsing in rivieren en beken kan de soort zich vervolgens verder verspreiden;
- Aanleg van kanalen tussen grote rivieren, zodat stroomgebieden met elkaar verbonden worden (bijvoorbeeld aanleg van het Rijn-Donaukanaal met als resultaat veel nieuwe soorten in de Nederlandse rivieren);
- Het gebruik van soorten voor de controle van andere soorten, bijvoorbeeld graskarpers voor het verwijderen van een overmaat aan waterplanten in sloten.

Waarschijnlijk gebeurde transport door menselijke activiteiten ook al voordat de biologische monitoring begon. De mate waarin dergelijk transport bijdraagt aan de totale dispersie van soorten is niet duidelijk.

Anderzijds kunnen mensen de dispersie van soorten ook belemmeren, bijvoorbeeld door het aanleggen van stuwen (fragmentatie van rivieren) of door de afname van geschikte habitats als stepping stones bij veranderd landgebruik.

Klimaatverandering en habitatdegradatie en -versnippering kunnen betekenen dat het bestaan van populaties en soorten afhangt van een toename in de frequentie van dispersie. Tegelijkertijd kan de dispersie via transport door menselijke activiteiten toenemen en zo voor een nieuwe vorm van connectiviteit tussen populaties zorgen (Bilton et al. 2001).

### 3.6 Drift

Drift is een vorm van passieve dispersie in stromende wateren (Bilton et al. 2001). Hierbij worden organismen stroomafwaarts getransporteerd. Drift is relevant als hierdoor discrete populaties met elkaar verbonden worden (Bilton et al. 2001). Drift kan ook zorgen voor kolonisatie van een benedenstrooms gelegen hersteld beektraject. Het speelt een belangrijke rol bij kolonisatie en herkolonisatie van vrij gekomen/nieuwe habitats. Van de dieren die zich vestigen in een nieuw habitat heeft 41.4 tot 82 % door drift het nieuwe habitat bereikt (Williams & Hynes 1976, Townsend & Hildrew 1976). Dit geldt natuurlijk alleen voor habitats die stroomafwaarts van de locatie van oorsprong liggen en die door middel van het water hiermee in verbinding staan. Drift is niet een methode waarmee een nieuw geïsoleerd waterlichaam of een nieuw stroomgebied gekoloniseerd kan worden.

Dieren verplaatsen zich passief door drift. Echter de grote aantallen van sommige soorten die zich laten meespoelen indiceren dat dit in sommige gevallen meer is dan een passieve activiteit. Drift kan in vier categorieën onderscheiden worden:

- *Catastrofische drift*: 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 ook een gevolg zijn van andere extreme omstandigheden zoals toevoer van gifstoffen, warm water of droogval;
- *Gedragsdrift* (Waters 1965): omvat een verscheidenheid aan typen drift. De twee belangrijkste zijn een gevolg van:
  - de dagelijkse activiteit, zoals tijdens het voedsel zoeken, paren of zich verplaatsen, hetgeen vooral 's nachts geschiedt (Elliott 1969, Bishop & Hynes 1969, Brusven 1970, Statzner 1979);
  - het actief opzoeken van de waterkolom, zoals bij het ontsnappen aan een predator (ook wel *actieve drift* genoemd ten opzichte van alle andere categorieën die *passieve drift* betreffen behalve mogelijk verspreidingsdrift);
- *Verspreidingsdrift*: drift 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). Deze vorm van drift is onder te verdelen naar een micro- en een macro-schaal. Op microschaal betreft het verspreiding van individuen tussen, als een mozaïek verspreide, geschikte habitats in een beektraject over korte afstanden (Minshall & Petersen 1985; Brittain & Eikeland 1988). Op macro-schaal betreft het eigenlijke verspreiding. Vaak vindt verspreidingsdrift vooral 's nachts plaats, mogelijk om predatie door visuele predatoren, zoals vis, te voorkomen (Allan 1984). In het geval dat dieren de waterkolom actief opzoeken is er sprake van actieve drift (Larimore 1972).
- *Constante drift of achtergronddrift*: omvat drift van lage aantallen individuen als gevolg van bijvoorbeeld het toevallig losraken en in de stroom terecht komen, onafhankelijk van andere oorzaken.

*Baetis sp.* bijvoorbeeld heeft een consistente nachtelijke drift. Ook andere eendagsvliegen, steenvliegen, kokerjuffers, kriebelmuggen en vlokreeften worden vaak gevonden in hoge aantallen in drift. Drift is van belang om nieuwe gebieden in een beekstelsysteem te koloniseren. Veel dieren leven van drift als voedselbron. Vissen, vooral salmoniden verdedigen een territorium van waaruit ze zich goed met driftende macrofauna kunnen voeden.

Reviews over drift zijn gepubliceerd door: Bishop and Hynes (1969), Hynes (1970), Waters (1965, 1972), Müller (1974) en Williams (1981), Brittain & Eikeland (1988) en Pechlaner (1986).

### 3.6.1 Waardoor wordt drift veroorzaakt?

Drift wordt beïnvloed door een aantal abiotische en biotische factoren. Brittain & Eikeland (1988) hebben geconcludeerd dat het aandeel van abiotische factoren in drift van de bentische gemeenschap groter is dan het aandeel van biotische factoren.

Drift is een heterogeen verschijnsel met een verscheidenheid aan oorzaken. Kennis hiervan draagt bij aan het inzicht in het eventuele terugkeren of herkoloniseren van dieren. Drift biedt dieren de mogelijkheid te ontsnappen aan negatieve fysische, chemische en/of biologische omstandigheden. Daarentegen stelt drift dieren bloot aan een verhoogde sterfkans door predatie en het terechtkomen in ongeschikte milieus. Wilzbach et al. (1988) concluderen dat driftende dieren een ongeveer drievoudige sterfkans hebben omdat juist bij passieve drift het vaak verzwakte dieren betreft.

Drift neemt sterk toe wanneer de stroomsnelheid plotseling hoger (Minshall & Winger 1968) of lager (Pearson & Franklin 1968) wordt. Macroinvertebraten zijn actiever bij lage stroomsnelheden, een plotselinge verhoging sleurt deze actieve dieren mee. Bij een plotselinge verlaging worden de dieren actief en komen in verhoogde aantallen in de waterkolom. Drift is ook hoger vlak na zonsondergang (Hughes 1969, Müller 1963) en kan door gewijzigde lichtritmen worden beïnvloed (Müller 1966, Holt & Waters 1967).

### 3.6.2 Compensatie van drift

Drift is één van de belangrijkste mechanismen waardoor in beken een grote stroomafwaarts gerichte verplaatsing van de fauna kan optreden. Drift leidt hierdoor tot een verlies van de populatie bovenstrooms. Of dit alleen voorkomt bij overmatige productie of dat compenserende maatregelen nodig zijn, is niet altijd even duidelijk. Dit heeft geleid tot verschillende theorieën over de populatiedynamiek van beekbewonende dieren om drift te compenseren:

- *Kolonisatiecyclus* (volwassen dieren vliegen naar het bovenstroomse beekgedeelte om het verlies aan aquatische stadia door drift te compenseren (Müller 1954)). Enkele studies hebben het belang van de constante immigratie aangetoond voor populaties (Otto & Svensson 1976, Neves 1979). Maar de meeste studies konden geen verdwijnen van populaties als gevolg van drift vaststellen.
- *Stroomopwaartse verspreiding* van larven en nimfen over en door de beekbodem en/of in mindere mate door de waterkolom en soms via de oever. De meeste dieren zijn altijd naar de stroming toe gericht, zodat iedere beweging die ze maken ertoe leidt dat ze zich stroomopwaarts bewegen. Het aandeel actieve beweging in stroomopwaartse richting wordt hoogstwaarschijnlijk onderschat (anders zou de fauna in bovenstroomse delen zeer arm zijn). Dendy (1944) en Bailey (1966) concluderen dat 'pools and flats' fungeren als depositieplaatsen voor driftende dieren. Deze dieren oriënteren zich op dergelijke plekken weer op de stromingsrichting en vertonen dan positieve rheotaxis.
- *Dichtheidsafhankelijke regulatie* waarbij drift alleen optreedt om intra-specifieke competitie te reduceren (Dimond 1967, Elliott 1967a).

Stroomopwaartse migratie van aquatische stadia is zeker van belang voor de populatiedynamiek van beeksoorten. Veel auteurs zijn het er over eens dat actieve stroomopwaartse beweging het verlies aan drift niet compenseert (Ball et al. 1963, Müller 1954, Bailey 1966, Waters 1965). Toch zijn de meeste macro-evertibraten

positief rheotactisch en wordt het belang van deze verspreiding waarschijnlijk onderschat (Hughes 1969). Stroomopwaartse verspreiding kan de aantallen driftende dieren zelfs sterk overstijgen (Minckley 1964, Hughes 1969, Williams 1977).

Dat drift niet leidt tot het verdwijnen van soorten is ook te verklaren uit de hoge reproductiviteit van sommige soorten. Eendagsvliegen produceren bijvoorbeeld 500-4500 eieren (Brittain 1982, Elliott & Humpesch 1980). Ook de reproductie bij *Gammarus* sp. is voldoende hoog om drift te compenseren (Waters 1981). Drift-compenserende mechanismen zijn van belang voor het herkoloniseren van bovenstroomse delen van beken (bijvoorbeeld die na herstel weer geschikt zijn). Voor insecten in korte bovenlopen kan drift en een drift-compenserend mechanisme er ook toe leiden dat ze zich van de ene naar de andere bovenloop verspreiden zonder laterale dispersie. Dat kan gebeuren als larven stroomafwaarts driften tot een positie beneden de samenkomst van twee eerste-orde beken en de adulten dan in de aanliggende beek stroomopwaarts migreren (Griffith et al. 1998). Het gaat hierbij vrijwel altijd om actieve dispersie (zie hoofdstuk 4), tenzij soorten met andere soorten meeliften of door de wind stroomopwaarts verspreid worden.

### 3.6.3 Drift van waterplanten

Niet alleen beekdieren verplaatsen zich door middel van drift. Ook planten gebruiken de stroming om zich te verspreiden. Het hangt af van de soort en het type plant of het vooral vegetatieve of generatieve propagulen betreft. In een onderzoek waarin diasporen van planten benedenstrooms van een genormaliseerde beek zijn opgevangen, is gebleken dat van de drijvende planten 100% van de gevangen diasporen vegetatief was, van de submerse waterplanten 98.9 % en van de emergente planten 23.7 % (Boedeltje et al. 2003). Deze laatste groep is voor dispersie meer afhankelijk van zaden. Dit geldt ook voor oever/moerassoorten waarvan maar 2.9 % van de diasporen vegetatief is. Voor emergente planten is de zaadproductie dus van belang. Hoe meer zaden geproduceerd worden, hoe meer dispersie er optreedt. Het drijfvermogen van de zaden van emergente planten speelt hierbij ook een rol, naast de frequentie van voorkomen van de soort. De frequentie van voorkomen van de soort is eveneens van belang voor de verspreiding van vegetatieve diasporen bij drijvende en submerse waterplanten (Boedeltje et al. 2003).

Ook Duarte et al. (1994) beschrijven dat veel zaden drijfvermogen hebben en verspreid worden via het water en de wind. De zaden hebben hiervoor specifieke structuren zoals moesachtige zaadrokken in *Nymphaea*, waterafstotende structuren in *Nymphoides*, met lucht gevulde zaadomhulsels, zaadhuid of kafjes in *Potamogeton*, *Iris*, respectievelijk *Scirpus*. Op deze manier kunnen ze lange afstanden afleggen (Santamaría 2002). Veel plantendelen hebben drijfvermogen en zijn daarom geschikt voor dispersie. Daarentegen zijn speciale organen voor asexuele voortplanting vaak zwaarder dan water en zinken naar de waterbodem. Deze organen zullen daardoor kortere afstanden afleggen (Santamaría 2002). Over het algemeen kan worden gesteld dat zowel seksuele als asexuele propagulen een significante dispersiecapaciteit hebben binnen en tussen hydrologisch met elkaar verbonden wateren. Ondanks dat

in het algemeen wordt aangenomen dat aseksuele propagulen zich het beste kunnen verspreiden (onder andere Duarte et al. 1994) lijken ze zich minder te verspreiden naar geïsoleerde waterlichamen en tussen niet verbonden stroomgebieden (uitgezonderd zijn delen van zeer kleinen planten zoals *Riccia*, *Azolla* of *Lemna*). Hollingsworth et al. (1996) concludeerden dat vooral zaden het meest verantwoordelijk zijn voor genen uitwisseling in *Potamogeton pectinatus*.

### 3.7 Verspreiding via de wind

Een vorm van passieve verspreiding via de lucht is verspreiding door wind. Winddispersie kan belangrijk zijn voor het verspreiden van kleine, droogteresistente stadia bijvoorbeeld van zoöplankton (Bilton et al. 2001). Ook Cáceres & Soluk (2002) gaven aan dat voor zoöplankton wind of regen een belangrijke transportvector kan zijn. Plankton, zaden en sporen blijken veelvuldig op deze wijze te worden verplaatst (Gislen 1948, Maguire 1963, Fryer 1974). Anderzijds zijn slechts weinig propagulen gevangen in experimenten die speciaal gericht waren op transport door wind of regen (Jenkins & Underwood 1998, Brendonck & Riddoch 1999). Wind en regen spelen waarschijnlijk nauwelijks een rol en de rol van meeliften met gastheren is in natuurlijke populaties waarschijnlijk veel groter (o.a. Bohonak & Whiteman 1999). Er is meer gerepliceerd en lange termijn onderzoek nodig om de relatieve rollen van wind, regen en gastheren te bepalen.

Naast het actief opzoeken van andere wateren kunnen vliegende volwassen insecten ook passief verspreid worden door de wind. Dispersie over langere afstand wordt vooral bevorderd door de wind bij slecht vliegende insecten, zoals steenvliegen, eendagsvliegen, kokerjuffers en sommige Diptera (Kelly et al. 2001). Chapman et al. (2003) concludeerden dat *Culex annulirostris* van Papua New Guinea naar Noord-Australia is getransporteerd door de wind. Het is echter de vraag of veel dieren met behulp van de wind echt een ander water bereiken, omdat de kans groot is dat ze onderweg op het land terechtkomen (Bilton et al. 2001).

Engblom et al. (1981b) namen waar dat *Leptophlebia vespertina*, *L. marginata* en *Heptagenia fuscogrisea* zich in de vegetatie ophouden en bij zonnig weer over de toppen van de bomen vliegen. Ze refereren naar vergelijkbare waarnemingen van Stadler (1915) en Russev (1972). Deze 'hoog'vliegers (150 m tot 1000 m hoogte) kunnen door de wind gemakkelijk ver verspreid worden. Freeman (1945) trof in lagere en hogere luchtlagen individuen van eendagsvliegen (Ephemeroptera), kevers (Coleoptera), langpootmuggen (Tipulidae), vliegen (Ephydriidae), vedermuggen (Chironomidae) en knutten (Ceratopogonidae) aan.

### 3.8 Het belang van passieve dispersie

Bohonak & Jenkins (2003) concludeerden dat succesvolle passieve dispersie niet zo vaak voorkomt. Zoöplankton taxa hebben lage dispersie snelheden. Jenkins & Buikema (1998) vonden dat 14 van de 61 zoöplanktonsoorten alle van 12



experimentele poelen koloniseerden gedurende een jaar. Ook Cáceres & Soluk (2002) concludeerden dat dispersie niet algemeen voorkomt en dat soortkenmerken, zoals het hebben van eieren met een ruststadium of parthenogenese, slecht correleren met het kolonisatiesucces.

Aan de andere kant zijn er ook veel studies die hebben laten zien dat passieve dispersie potentieel frequent en ecologisch relevant kan zijn. Maar experimentele en verspreidingsgegevens indiceren dat dit potentieel niet zo vaak benut wordt als verwacht. Een voorbeeld is het onderzoek naar *Cristatella mucedo* (Bryozoa), die in rust zijnde statoblasten vormt die aangepast zijn om zich te verspreiden. Data over de uitwisseling van genen hebben laten zien dat minder dan 1 individu immigrereert per populatie per generatie. In Europa is de dispersie niet hoog genoeg om lokale populaties voor uitsterven te behouden (Okamura & Freeland, 2002)

Uiteraard zal de mate waarin passieve dispersie plaatsvindt, afhangen van de soort en de omstandigheden. Waarschijnlijk is voor de verspreiding van een soort en het uitwisselen van genetische informatie tussen populaties de verspreiding van enkele individuen per generatie voldoende. Hierbij spelen karakteristieken van een soort, zoals het aantal nakomelingen, natuurlijk ook een rol.

### 3.9 Conclusies

- Passieve dispersie omvat de volgende mogelijkheden:
  - Transport door watervogels: intern of extern;
  - Transport door andere gastheren, zoals kevers of wantsen;
  - Transport of transportmogelijkheden gecreëerd door menselijke activiteiten;
  - Drift (stroomafwaarts drijven);
  - Dispersie door de wind;
- Het relatieve aandeel en de mate en frequentie van dispersie via de verschillende transportroutes is niet bekend;
- Potentieel kan passieve dispersie een grote rol spelen maar het is niet aangetoond of dat daadwerkelijk zo is;
- Waarschijnlijk kan passieve dispersie van één of enkele individuen per generatie al voldoende zijn om genenuitwisseling tussen populaties te laten plaatsvinden;
- Er is meer onderzoek nodig naar de mate en frequentie waarin passieve dispersie optreedt en naar de relatie tussen kenmerken van de propagulen of de organismen zelf in relatie tot de passieve dispersiecapaciteit.



## 4 Actieve dispersie

### 4.1 Verspreiding via de lucht (vliegen)

Adulte insecten kunnen zich verspreiden door te vliegen. De mate waarin het organisme dit kan is afhankelijk van de soort en de milieuomstandigheden (Bilton et al. 2001). Het grootste deel van de verspreiding van macro-evertebraten geschiedt via de lucht (Roos 1957, Bengtsson et al. 1972, Madsen et al. 1973). Dit kan uiteraard alleen bij amfibische soorten (soorten met een terrestrisch stadium). Deze verspreidingswijze sluit aan bij de eerder genoemde kolonisatiecyclus (Müller 1954, Russev 1972, Madsen 1977) ter compensatie van drift. Door vliegvermogen in de terrestrische fase kunnen dieren terrestrische barrières tussen wateren overbruggen. Hierdoor kunnen nieuwe of herstelde habitats gekoloniseerd worden. Deze dispersie heeft tevens consequenties voor de locale en regionale populatiedynamiek en de uitwisseling van genen tussen populaties (o.a. Griffith et al., 1998).

Een deel van het volgende overzicht is opgesteld naar Williams (1981). Goede vliegers worden aangetroffen bij veel libellen (Odonata; Corbet 1963), sommige kevers (Coleoptera; Balfour-Browne 1958, Dytiscidae, Hydrophilidae; Gray & Fisher 1981), sommige wantsen (Hemiptera; Macan 1939, Corixidae; Gray & Fisher 1981) en sommige kokerjuffers (Trichoptera; Svensson 1974, Bouvet 1977), kriebelmuggen (Simuliidae; Davies 1961), sommige steenvliegen (Schwartz 1970, Madsen et al. 1973; met name *Nemoura cinerea*; Engblom et al. 1981a), sommige eendagsvliegen (Madsen et al. 1973) met name *Leptophlebia marginata*, *L. vespertina*, *Baetis rhodani* (Engblom et al. 1981a), *Baetis alpinus* (Lavandier 1982)) en steekmuggen (Culicidae; Provost 1952). Veel van deze goede vliegers zijn wijd verspreid over geschikte habitats.

De afstanden waarover deze soorten vliegen verschillen. Voor steekmuggen (Culicidae) suggereren de data dat adulte dispersie in de meeste soorten beperkt is tot < 5 km (Service 1997) en in sommige gevallen zelfs < 1 km. Maar met behulp van wind kunnen steekmuggen zich soms veel verder verspreiden zoals *Culex pipiens*, waarvan adulten een afstand van meer dan 20 km wisten te overbruggen (Verdonschot et al. 1988). Generalisaties zijn dus niet te maken. Dat geldt ook voor bijvoorbeeld Odonata, waarvan sommige soorten op grote schaal migreren en andere zich slechts verspreiden over zeer korte afstanden (o.a. McPeck 1989).

Andere soorten zijn slechte vliegers, zoals de meeste eendagsvliegen (Ephemeroptera; Edmunds et al. 1976), kokerjuffers (Trichoptera; Ross 1956) en vedermuggen (Chironomidae; Davies 1976), veel steenvliegen (Plecoptera; Hynes 1976), sommige wantsen (Naucoridae; Gray & Fisher 1981) en sommige kevers (Coleoptera; Jackson 1956). In tegenstelling hiermee concludeert Roos (1957) dat 70-80% van alle volwassen vrouwtjes van rheofiele kokerjuffers, eendagsvliegen, steenvliegen en kriebelmuggen (Simuliidae) stroomopwaarts vliegen. Sommige soorten hebben vleugelloze volwassen vormen (vooral bij wantsen, steenvliegen en kokerjuffers).

De goede vliegers zijn vaak veel wijder verspreid dan de slechte vliegers die minder verspreid of soms zelfs endemisch zijn. Hynes (1970) is echter van mening dat het risico en daarmee het verlies, bij goede vliegers groter is indien deze zich verspreiden via de lucht in vergelijking tot verspreiding via het water. Beken in verschillende stroomgebieden zijn vaak gescheiden door grote ecologische barrières waardoor de kans om via de lucht een ander beekstelsel daadwerkelijk te bereiken gering is. Voor beide hypothesen zijn voorbeelden onderzocht. Goede vliegers kunnen toch een beperkt verspreidingsgebied hebben (Ross 1956, Lehmkuhl 1972, Flannagan 1978) maar kunnen ook snel koloniseren (Harrison 1966, Fernando & Galbraith 1973).

#### 4.1.1 Vliegrichting

Naast de mogelijkheid om zich via de lucht te verspreiden speelt de vraag rond de richting van verspreiden. De stroomopwaartse gerichte vliegbeweging is 3-5 maal zo groot als de stroomafwaartse vlucht bij insecten (Göthberg 1972). Sommige auteurs noemen een positieve anemotaxis (tegen de windrichting) als mechanisme (Lehmann 1970). Roos (1957) vermeldt eveneens waarnemingen van insecten die tegen de wind in, stroomopwaarts vlogen. Lehmann merkt hierbij op dat dit mechanisme alleen bij beken gelegen in diepere dalen opgaat. Beken in ondiepe of vlakke beekdalen hebben geen heersende winden. Maar ook andere onderzoekers merken op dat de vliegrichting sterk door de wind wordt beïnvloed (Elliott 1967b, Bishop & Hynes 1969). Briers et al. (2004) vonden de meeste met stabiele isotopen gemerkte individuen van steenvliegen in de richting van de overheersende windrichting. Hij concludeert dat wind dus belangrijk lijkt te zijn voor verspreiding tussen beken van adulte steenvliegen. Dit komt vaker voor bij soorten die zwakke vliegers zijn. Als er een sterke wind staat vliegen er weinig individuen maar degenen die op dat moment vliegen komen verder (Briers et al. 2003).

Stroomopwaartse afstanden gereisd door individuele insecten zijn nauwelijks bepaald maar vangst-terugvangst met stabiele isotopen liet zien dat de afstand ongeveer 1 km is in *Baetis* sp (Hershey et al. 1993). Roos (1957) komt tot een afstand van circa 5 km. Nishimura (1967) komt tot een schatting van circa 20 km, die volwassen exemplaren van de kokerjuffer *Stenopsyche griseipennis* stroomopwaarts af kan leggen.

Een andere mogelijkheid voor de oriëntatie voor de richting is het reflecterende oppervlak van de beek (Macan 1974). Het zou kunnen dat soorten die altijd stroomopwaarts vliegen dit gebruiken.

Directe onderzoeken naar laterale dispersie zijn gebaseerd op onderzoeken met Malaise vallen (Griffith et al. 1998), kleverige vallen (Jackson & Resh 1989), lichtvallen (Kovats et al. 1996) of een combinatie van vallen (Collier & Smith 1998). Uit deze studies is gebleken dat de laterale dispersie beperkt is in de meerderheid van de beekinsecten, vooral bij zwakke vliegers zoals Trichoptera en Plecoptera. Op het noordelijk halfrond is in het algemeen de dispersiesnelheid binnen een stroomgebied hoger dan tussen afgescheiden stroomgebieden, zelfs bij actief vliegende soorten.

Van vijf soorten Hydropsychidae (niet in Nederland voorkomende soorten) en van *Hexagenia* is de inlandse verspreiding bepaald met lichtvallen tot op een afstand van 5 km van de waterlijn (Hoffsten 2004). De verspreiding was beperkt en het aantal gevangen individuen nam exponentieel af met de afgelegde afstand. De gemiddelde afstand vanaf de oever was 650 tot 1845 meter. De kleinere kokerjuffersoorten legden kleinere afstanden af dan de grotere soorten en *Hexagenia*. De afgelegde afstand verschilde tussen de soorten maar ook tussen de geslachten (mannetjes en vrouwtjes) wat soortspecifieke reproductiestrategieën reflecteerde. De verspreiding van *Hexagenia* verschilde tussen de metingen, waarschijnlijk door de timing in relatie tot de emergentiepiek. Slechts een klein deel van de emergerende adulten, vooral de vrouwtjes die al gepaard hebben, verspreiden zich verder dan 5 km. Petersen et al. (1999) vonden ook dat het aantal kokerjuffers en steenvliegen exponentieel afnam met de afstand tot de beek. De helft van de individuen werd niet verder gevonden dan 11-16 m van de beek, 90% van de soorten niet verder dan 51 m. Uit een ander onderzoek van Petersen et al. (2004) is gebleken dat van de steenvliegen 90% minder dan 60 m aflegt en dat kokerjuffers en eendagsvliegen nog kortere afstanden overbruggen. De meeste adulten vlogen over de beek en niet van de beek af.

De verspreiding van beekstroom naar beekstroom is minder onderzocht (Bilton et al. 2001). Dit is juist bij de kolonisatie van nieuwe waterlichamen van belang. Uit experimenten van Schuhmacher (1969), waarbij een aantal gemerkte dieren werd losgelaten en elders teruggevangen, blijkt dat de kokerjuffer *Hydropsyche* als volwassen dier zich ongericht verspreid. Op deze wijze kunnen ook andere beeksystemen worden bereikt. Svensson (1972) en Crichton (1971) beschrijven deze verspreidingswijze ook voor andere Trichoptera. Göthberg (1973) vond voor kokerjuffers dat *Rhyacophila nubila* en *Lepidostoma hirtum* zich ver in de omgeving verspreiden terwijl de Hydroptilidae en Leptoceridae de beek volgen. Sode & Wiberg-Larsen (1993) vonden dat de meeste volwassen kokerjuffersoorten (14 soorten onderzocht, gevangen met Malaise traps) niet verder dan 20-40 m van de beek vlogen. Alleen de dispersie van *Plectrocnemia conspersa* was veel verder.

Echte verspreidingsvluchten zijn door Fernando & Galbraith (1970) voor kevers (Coleoptera) en vliegen (Diptera) waargenomen, die in de vroege zomer ondiepe wateren opzoeken ten behoeve van voedsel en voortplanting. In de nazomer verdwijnen ze weer. In het algemeen onderstreept Müller (1982), op basis van waarnemingen van verscheidene auteurs, het belang van verspreiding via de lucht naar geschikte biotopen.

#### 4.1.2 Vliegvermogen in relatie tot morfologie

Vliegvermogen wordt voor een deel bepaald door de morfologie van de soort. Vooral in fragmentarisch verspreide habitats en temporeel variabele habitats is een hoge dispersiecapaciteit, dus hoog vliegvermogen belangrijk. Binnen de kokerjuffers zijn er grote verschillen in de tendens om zich te verspreiden. De morfologie blijkt goed de dispersiecapaciteit te indiceren (Hoffsten 2004). De aërodynamica suggereert dat de volgende morfologische kenmerken de vliegcapaciteit kunnen beïnvloeden:

het totale lichaamsgewicht, de relatieve thorax grootte, de vleugel 'loading' (sterkte van de vleugel gerelateerd aan het oppervlak en het gewicht van het dier) en de lengte/breedte verhouding van de vleugels (Vogel 1981).

Onderzoek naar de relatie tussen morfologie, dispersiecapaciteit en de verspreiding van soorten is al gedaan voor schaatsenrijders, steenvliegen en eendagsvliegen (Vepsäläinen 1978, Malmqvist 2000). Hoffsten (2004) vond een duidelijk verband tussen morfologie en de mate van bezetting van habitats (Zweedse beken) in het landschap (een maat voor dispersie). Het relatieve thoraxgewicht, het totale lichaamsgewicht en de vleugel 'loading' waren positief gecorreleerd met de dispersiecapaciteit. De spiermassa in de vleugels bepaalt voor een groot deel het vliegvermogen. De relatieve grootte van deze spieren boven 30% laat een snelle toename in bezetting van habitats zien. Dit suggereert dat dit een kritisch minimum voor de thoraxmassa is bij kokerjuffers die dispersievluchten vertonen. De dispersiecapaciteit is lager in de kleinste en grootste (bezetting van habitats 71-77%) soorten en het hoogste in de matig grote soorten (bezetting van habitats 95-100 %). Bredere vleugels (een lage lengte/breedte verhouding) waren gecorreleerd met goede dispersiecapaciteit. Aërodynamisch gezien zouden smallere vleugels efficiënter zijn dus wellicht is dit een trade-off tussen efficiënte dispersie en dispersie tussen de vegetatie, ontwijken van predatoren of paringsgedrag, want brede vleugels worden geassocieerd met een betere manoeuvreerbaarheid (Dingle 1996).

Soorten met een hoge bezetting van habitats zijn soorten die meestal ook ver van het water gevonden worden: *Potamophylax* spp. (Svensson, 1974, Sode & Wiberg-larsen 1993), *Rhyacophila nubila*, *Lepidostoma hirtum* (Göthberg, 1973) of zijn één van de eersten die een verstoord habitat rekoloniseren: *Lepidostoma* spp. (Wallace et al. 1991), *Sericostoma personatum* en *Potamophylax* sp. (Hoffsten 2003).

#### 4.1.3 Vliegvermogen in relatie tot het weer.

Het vliegvermogen hangt ook af van het weer. Briers et al. (2003) hebben steenvliegen gevangen met Malaise vallen langs beken in midden Wales en de aantallen adulten gerelateerd aan de weersomstandigheden. Het bleek dat de aantallen adulten die wekelijks gevangen werden positief gerelateerd waren aan de luchttemperatuur en negatief aan de windsnelheid. De positieve relatie met de luchttemperatuur is ook gevonden voor andere groepen bijvoorbeeld kokerjuffers (Waringer 1991). De weersomstandigheden overdag lieten een sterker verband zien met vliegactiviteit dan de omstandigheden 's nachts. De sterkte van het verband hing ook van de locatie af. Zo was windsnelheid alleen significant op een locatie, waar de gemiddelde windsnelheid hoger was dan op de andere locaties door meer openheid. Wind kan echter ook de werking van de Malaise vallen beïnvloeden. Jaarlijkse variatie in de weersomstandigheden tijdens de vliegperiode van steenvliegen kan resulteren in een wisselende mate van dispersie tussen locaties. Deze invloed bestrijkt de gemeenschapsdynamiek over een heel gebied. Adulten leven kort en hebben dus weinig tijd om zich te verspreiden. De watertemperatuur is gerelateerd aan de luchttemperatuur en daarom zou het gevonden verband ook veroorzaakt kunnen

worden door meer emergerende dieren bij een hogere watertemperatuur. Dit is voor twee soorten getest met emergentievallen maar het aantal emergerende dieren was geen goede voorspeller van de vliegactiviteit (Briers et al. 2003).

#### **4.1.4 Landgebruik in relatie tot afgelegde afstand**

Petersen et al. (1999) plaatsten vallen op het land, 1-75 m van de beek, waarvan enkele in open en enkele in bebost terrein. In het bos werden significant meer *L. nigra* en *N. pictetii* individuen gevangen dan op de open locatie, terwijl *Leuctra hippopus* geen preferentie voor locaties liet zien. Dit verschilt dus per soort.

Uit een ander onderzoek van Petersen et al. (2004) bleek geen overall effect van verschillen in landgebruik (7 beken vergeleken in heidelandschap, aangeplant naaldbos en gekapt bos).

Delettre & Morvan (2000) toonden aan dat het terrestrische landschap invloed heeft op de dispersie. Zij zetten vallen onder heggen in Brittannië op verschillende afstanden van de beek en onder verschillende typen heggen. Het bleek dat op globale schaal de afstand tot de beek bepalend was voor de diversiteit en abundanties van Chironomidae (nam af). Op locale schaal speelde de kwaliteit van de heggen een rol. Hoe diverser en breder de heg, hoe meer individuen hierin rustten. Hoe hoger de dichtheid van de heggen in het landschap, hoe hoger de dispersie.

Effecten van landgebruik op dispersie tussen beken kan niet worden uitgesloten maar omdat dispersie zo moeilijk te meten is, is ook het effect van verschillende typen landschap moeilijk vast te leggen.

## **4.2 Verspreiding via land (kruipen)**

Verspreiding over land, zoals bij de rivierkreeft *Astacus astacus* voorkomt (Müller-Motzfeld et al. 1986), is een minder voorkomende manier van verspreiden bij ongewervelde dieren. Verspreiding over land is wel van belang voor gewervelden zoals waterspitsmuis, amfibieën, otters en dergelijke. Sommige adulte insecten die niet goed kunnen vliegen, lopen over land stroomopwaarts om daar hun eieren af te zetten. 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). Sommige mollusken (Kerney 1999) en niet vliegende kevers (Balfour-Browne 1958) kunnen zich via tussenliggende natte habitats naar andere wateren begeven.

## **4.3 Verspreiding via het water (kruipen, zwemmen)**

Veel dieren kunnen zich in het water actief bewegen door te zwemmen of te kruipen. Bij stroomopwaartse verspreiding zoeken de dieren meestal stromingsluwe zones

(vaak langs de oeverzone, Elliot 1971) op en kunnen dan in 'rijen' stroomopwaarts trekken (Meijering 1972). In geïsoleerde wateren heeft dit geen effect op de dispersie. Maar in stromende wateren kan stroomopwaartse of stroomafwaartse beweging ertoe leiden dat andere beektakken gekoloniseerd worden. Williams (1977) noemt stroomopwaartse verplaatsing de belangrijkste herkolonisatiemethode voor droogvallende beken

#### 4.3.1 Voorkomen en snelheden van verspreiding door het water

Veel soorten zijn afhankelijk van verplaatsing door het water, omdat zij geen terrestrisch stadium hebben. *Radix peregra* kan per jaar 2.4 kilometer stroomopwaarts afleggen. Zelfs mijten kunnen zich tegen de stroming in bewegen. Verder is stroomopwaartse verspreiding waargenomen bij platwormen (*Turbellaria*; Steinmann 1913, *Crenobia alpina*; Beauchamps 1937, *Polycelis felina*; Elliott 1971), vlokreeften (*Gammarus* sp.; Meijering 1972, Minckley 1964, Williams 1977, Lehman 1967, Hultin 1968), waterpissebedden (*Asellus coxalis*; Thomas 1969), zoetwaterkreeften (*Orconectes nais*; Momot 1966), wormen (*Oligochaeta*; Williams & Hynes 1976), vedermuggen (*Chironomidae*; Williams 1977), bloedzuigers (*Erpobdella octoculata*; Elliott 1971), eendagsvliegen (*Baetis rhodani*; Elliott 1971, Heptagenidae; McArthur & Barnes 1985, *Ecdyonurus torrentis*; Harker 1953), kokerjuffers (*Hydropsyche* sp.; Elliott 1971) en slakken (*Physa*; Noel 1954).

De snelheden verschillen van soort tot soort. Voor *Gammarus pulex* vermeldt Hughes (1969) een snelheid van 22 m/uur bij een stroomsnelheid van 9.3 cm/s. Meijering (1972) noemt 40 m/uur voor *Gammarus fossarum*. *Gammarus zaddachi* migreert stroomopwaarts met een snelheid van 40-60 m/uur en 50-80 m/uur stroomafwaarts (Dennert et al. 1969).

Bishop & Hynes (1969) en Hultin et al. (1969) komen tot de conclusie dat ook diergroepen met goed vliegende adulten stroomopwaartse migratie van larven/nimfen via het water vertonen. Vaak is dergelijke verspreiding geconcentreerd gedurende bepaalde levensstadia, vooral voor de emergentie (Müller 1966, Ulfstrand 1968). Hayden & Clifford (1974) beschrijven de stroomopwaartse migratie van de eendagsvlieg *Leptophlebia* (Ephemeroptera) als nimf, terwijl de adult stroomafwaarts vliegt om haar eieren af te zetten. De nimf migreert in de lente bij hogere waterstanden vanuit de hoofdstroom via bovenlopen naar bronmoerassen om daar uit te vliegen. Neave (1930) nam waar dat vertegenwoordigers van het genus *Leptophlebia* 1-6 km stroomopwaarts migreerden.

#### 4.3.2 Factoren die Stroomopwaartse migratie veroorzaken

Stroomopwaartse migratie wordt vaak beschouwd als compensatie van drift (zie paragraaf 3.6.2). Er zijn echter ook andere factoren die stroomopwaartse migratie veroorzaken, zoals de beschikbaarheid van voedsel, het ontwikkelingsstadium van het organisme, de watertemperatuur, de stroomsnelheid, het seizoen, licht en het



dagnachtritme van het organisme (Beauchamps 1933, 1937, Hultin 1971, Müller 1966, Söderström 1987). De redenen voor beweging verschillen per soort en tussen de seizoenen. De stimulans tot positieve rheotaxis is niet altijd gelijk, maar een gevolg van de interactie van meerdere factoren (Beauchamps 1937). Zo migreert de platworm *Crenobia alpina* stroomopwaarts bij een lage stroomsnelheid als de temperatuur boven de 12 °C komt. Ook als het dier klaar is voor voortplanting migreert het stroomopwaarts. Het beweegt stroomafwaarts om zich te voeden. Benedenstrooms is relatief meer voedsel aanwezig door het kleinere aantal platwormen per oppervlakte-eenheid. De watermijt *Lebertia tuberosa* concentreert zich in de koudere bovenstroomse delen bij hogere temperatuur.

De meeste macro-evertebraten migreren 's nachts stroomopwaarts (Elliott 1971, Dennert et al. 1969). De kreeft *Orconectes nais* migreert juist voor en na droogval stroomopwaarts (Momot 1966). Unestam et al. (1972) beschrijven hoe met behulp van een elektrisch 'scherm' de stroomopwaartse verspreiding van de kreeftenpest in populaties *Astacus astacus* kan worden tegengehouden. Voor deze verspreiding moeten besmette dieren stroomopwaarts trekken. Daarmee is stroomopwaartse verspreiding voor deze zoetwaterkreeft aangetoond.

Söderström (1987) vat in een review de oorzaken voor stroomopwaartse verspreiding via het water als volgt samen:

- Op zoek naar voedsel, ruimte ten behoeve van vermindering van inter-/intraspecifieke competitie;
- Op zoek naar geschikte habitats om uit te vliegen, zich te verpoppen of zich voort te planten;
- Ter vermijding van ongunstige abiotische omstandigheden;
- Ter compensatie van drift.

#### 4.4 Conclusies

- Actieve dispersie vindt plaats via de lucht (vliegen), via het land (kruipen) of via het water (zwemmen of kruipen);
- Dispersie via de lucht gebeurt bij insecten. Het vliegvermogen verschilt van soort tot soort en hangt samen met de morfologie.
- De afgelegde vliegafstand hangt ook af van het landschap en het weer;
- De meeste adulte insecten vliegen stroomopwaarts. Het aantal individuen dat van de beek af vliegt is laag en het aantal gevonden individuen neemt exponentieel af met de afstand tot de beek. Voor stilstaande wateren is weinig bekend over afgelegde afstanden en vliegrichting.
- Er zijn weinig aquatische soorten die zich via het land verplaatsen.
- Verplaatsing via het land vindt plaats langs de oever of via natte habitats.
- Veel soorten verspreiden zich door het water, veelal via luwe zones.
- Stroomopwaartse verspreiding heeft in stromende wateren vaak te maken met voedselbeschikbaarheid, het bereiken van een ander stadium (bijvoorbeeld om te verpoppen of om zich voort te planten) of om drift te compenseren. De afgelegde afstanden verschillen per soort.



## 5 Migratie/dispersie van vissen

### 5.1 Inleiding

Vissen kunnen op veel grotere ruimtelijke schaal dan andere aquatische organismen leven. Voor verschillende levensstadia stellen ze verschillende eisen aan het milieu. Ze kunnen dan ook grote afstanden afleggen om een nieuw stadium te kunnen beginnen. Soms leidt deze migratie tot dispersie als een nieuw habitat gekoloniseerd wordt. Het onderscheidt tussen migratie en dispersie is bij vissen moeilijk te maken. Vissen houden hun populaties in stand op basis van enkele belangrijke biologische aspecten; voortplanting, voeding, groei en zelfbescherming. Elk van deze biologische aspecten is gekoppeld aan bepaalde milieumomstandigheden (tabel 1).

Tabel 1 *Habitat-eisen van vissen voor verschillende biologische aspecten (naar Milner 1984).*

<b>Biologisch aspect</b>	<b>Habitat-eisen</b>
<b>voortplanting</b>	
migratie naar paaiplaats	voldoende diepte en geschikte stroomsnelheid, afwezigheid van barrières
ei-afzetting	geschikt substraat
incubatie	stabiliteit substraat, geschikte temperatuur, voldoende zuurstof en waterbeweging
<b>voeding en groei</b>	
beschikbaarheid voedsel	oever- en aquatische vegetatie, substraat geschikt voor macrofaunaproductie, aanvoer allochtoon organisch materiaal
optimaal energiegebruik voor bewegen en voedsel zoeken	schuilplaatsen en beschutting (schaduw) zoals obstakels, boomwortels, diversiteit in stromingspatronen, substraattypen en oever- en waterbegroeiing, geschikte temperatuurrange
<b>zelfbescherming</b>	
tegen fysische verplaatsing	beschutting en visuele isolatie door gevarieerd substraat, onderspoelde oevers, boomwortels, takken, omgevallen bomen, bladdammen, watervegetatie, luwe zones, aangesloten oude armen
tegen predatie	
tegen inter- en intraspecifieke concurrentie	

Bij al deze biologische aspecten speelt migratie een rol. Er zijn tal van definities van migratie in omloop. Veelal wordt onder migratie van vissen een regelmatige (cyclische) beweging tussen paaihabitats, voedselhabitats en refugia verstaan (Lucas & Baras 2001). Een vaak gebruikte definitie is die van Northcote (1998): “migratie zijn die bewegingen die resulteren in een verplaatsing tussen twee of meer gescheiden habitats, die plaats vinden met een regelmatige periodiciteit, een groot deel van de populatie behelzen en gerichte bewegingen tijdens sommige stadia van de levenscyclus”. Met andere woorden migratie zijn vooral de gerichte bewegingen van vis tussen functiegebieden (bijvoorbeeld paai-, opgroei- en overwinteringsgebieden), terwijl dispersie voornamelijk wordt gebruikt voor de ongerichte of exploratieve bewegingen, waarbij de netto afstand tussen individuen in de (deel-)populatie groter wordt.

Migrerende vissoorten worden vaak onderverdeeld in verschillende klassen (Lucas & Baras 2001):

1. *diadrome soorten*: soorten die migreren tussen zee en zoet water onder te verdelen in:
  - *anadrome soorten*; brengen het grootste gedeelte van hun leven door in zee en trekken naar zoet water om te paaien (bijvoorbeeld zalm, elft of steur),
  - *katadrome soorten*; brengen het grootste gedeelte van hun leven door in zoet water en trekken naar zee om te paaien (bijvoorbeeld aal),
2. *potamodrome soorten*: soorten die alleen binnen het zoete water migreren (bijvoorbeeld winde, snoek, barbeel, kopvoorn, sneep, serpeling, alver, vlagzalm), door Quak (1994) onderverdeeld in:
  - lokale migranten: migreren over korte afstand;
  - regionale migranten: migreren over langere afstand;
3. *oceanodrome soorten*: soorten die alleen in zee migreren.

Naast deze migrerende of trekkende soorten zijn ook een aantal *residente* soorten of standvissen, die veel meer plaatsgebonden voorkomen. Deze standvissen zijn meer of minder plaatstrouw en verplaatsingen zijn in verhouding tot de diadrome soorten betrekkelijk gering (verscheidene tot tientallen kilometers). Voorbeelden van deze laatste categorie zijn karper, zeelt, baars, snoekbaars, blankvoorn, bempje, rivierdonderpad, riviergrondel en beekprik.

Overigens moet worden gerealiseerd dat er binnen één en dezelfde soort meerdere migratiestrategieën naast elkaar kunnen voorkomen. Bijvoorbeeld binnen forelpopulaties. Elke individuele forel kan zich afhankelijk van de opgroei-omstandigheden ontwikkelen tot een trekkende variant (zeeforel), dan wel standvis (beeforel). Ook driedoornige stekelbaars en spiering kennen zowel trekkende (diadrome) als residente deelpopulaties (Lucas & Baras 2001).

## 5.2 Typen vismigratie

Het migratiegedrag van vissen wordt sterk beïnvloed door externe milieufactoren, zoals watertemperatuur, weergesteldheid, seizoen, dag-nachtritme en waterafvoer. Deze inductie dan wel remming van migratiegedrag kan plotseling ontstaan of stoppen. Vismigratie treedt gewoonlijk massaal en pieksgewijs op. De migratieperiode staat in direct verband met de migratietypen. Gezien de verschillende migratietypen en soorten kan migratie eigenlijk het gehele jaar door optreden (Lucas & Baras 2001).

Zoals al in de inleiding van dit hoofdstuk is opgemerkt worden een aantal typen van vismigratie onderscheiden. De redenen voor vismigratie en -beweging zijn onder meer door Merwald (1987), Semmekrot (1994) en Quak (1994) opgesomd:

- Opzoeken van refugia (vluchtgedrag) en dagnachtritme (dagelijkse bewegingen);
- Voortplantings- of paaimigratie en/of wisselende habitat voorkeuren per levensstadium;
- Vereffenen van verschillen in populatie grootte of compensatiemigratie;

- Voedsel zoeken of foerageermigratie;
- Overwinterings- of seizoensmigratie;
- Tegengaan gevaar van het ontstaan van een geïsoleerde populatie, verspreiding en herkolonisatie (dispersie).

In de bovenstaande opsomming kan onderscheid worden gemaakt tussen: dagelijkse bewegingen binnen het biotoop, (exploratieve) ongerichte verplaatsingen over grote afstanden (dispersie), en seizoensgebonden migraties.

### **5.2.1 Paaimigratie**

Paaimigratie betekent dat eieren en jongbroed andere milieuomstandigheden (biotoop) nodig hebben dan de oudere levensstadia. Dit biotoop moet aan de eieren en de jongen optimale omstandigheden voor ontwikkeling alsmede beschutting bieden (Vasnetsov 1953). Paaimigratie zal sterk toenemen indien geschikte paaiplaatsen ontbreken. Dit betekent dat paaimigratie in gekanaliseerde beken wellicht gemiddeld langer zal duren zijn dan in natuurlijke systemen (Riemersma & Quak 1991). Met name voor soorten die snelstromende paaihabitats selecteren vindt direct na het uitkomen van de eieren vaak larvale drift plaats naar luwere opgroei gebieden (Lucas & Baras 2001).

### **5.2.2 Compensatiemigratie**

Compensatiemigratie treedt op om onbedoelde drift te compenseren (Steinmann et al. 1937). Bij hoge afvoeren wordt vooral jonge vis door de stroming stroomafwaarts verplaatst. De dieren zullen bij de afname van de stroomsnelheid weer proberen de bovenstroomse trajecten te bezetten.

Onder natuurlijke omstandigheden is dit mechanisme waarschijnlijk van minder groot belang dan in gekanaliseerde systemen. Natuurlijke beken bezitten een verscheidenheid aan habitats en luwtezones en zullen bij hoge afvoeren overstromen zodat vis steeds een uitwijkmogelijkheid vindt. Daarnaast maakt de vis in natuurlijke systemen gebruik van open afgesneden rivierarmen. In gekanaliseerde beken is dit minder het geval en zal het aandeel in drift groter zijn.

### **5.2.3 Foerageermigratie**

Deze vorm van migratie is een gevolg van enerzijds inter- en intraspecifieke concurrentie en anderzijds het gegeven dat verschillende levensstadia verschillende voedselbehoeften (kunnen) hebben. De dagelijkse beweging ten behoeve van het zoeken van voedsel valt feitelijk ook binnen deze vorm van migratie.

#### 5.2.4 Seizoensmigratie

Seizoensmigratie treedt op bij soorten die in verschillende seizoenen andere biotopen bewonen. Vaak betreft het migratie van en naar overwinteringsplaatsen. Dat dit gedrag ook kan verschillen binnen de soort afhankelijk van de milieuomstandigheden beschrijft Crisp (1985). Na de aanleg van een stuwmeer blijkt de populatie van de rivierdonderpad, normaliter een standvis, seizoensmigratie te vertonen. Ze trekken zich in het stuwmeer terug in de winter en zwemmen in het voorjaar de rivier op om te paaien. Dit gedrag wordt voor tal van riviervissoorten waargenomen, bijvoorbeeld serpeling, barbeel en winde. Waarbij opgemerkt moet worden dat dit gemiddelde migratiepatronen binnen populaties betreffen. Individuele verschillen in migratiepatronen kunnen groot zijn en variëren tussen vrijwel residente individuen tot lange afstand migreerders zoals met zender-onderzoek voor winde in de Overijsselse Vecht en Elbe is gebleken (Winter & Fredrich 2003).

Deze verplaatsingen hangen samen met migraties tussen paaihabitats, opgroeigebieden en overwinteringsgebieden en worden veelal getriggerd door daglengte, watertemperatuur of waterafvoer (Lucas & Baras 2001).

#### 5.2.5 Dispersie

Vissen kunnen zich verplaatsen binnen een watersysteem en tussen watersystemen. Als er sprake is van verplaatsing naar een ander water, bijvoorbeeld een andere beek via een benedenstroomse gedeeld traject is te beschouwen als dispersie. Doordat veel vissen vormen van migratie vertonen en er grote verschillen tussen individuen binnen populaties plaatsvinden is het onderscheid tussen dispersie en migratie vaak moeilijk te maken.

Overigens moet voor vis rekening worden gehouden met een lage herkolonisationsnelheid, volgens McCarthy (1985) 40 jaar of meer. Dit hangt natuurlijk af van de afstand van tot nieuwe habitats, de mate van isolatie en soortspecifieke verschillen in dispersiegedrag. Verspreiding tussen geïsoleerde wateren kan plaatsvinden door passief transport van eieren (zie hoofdstuk 3). In stromende wateren kan dispersie plaatsvinden door drift, of actief stroomopwaarts of stroomafwaarts te zwemmen. Stroomafwaartse verspreiding of drift is voor vissen van veel minder groot belang in vergelijking tot de macrofauna (Schönborn 1992). Alleen vissenlarven en kleine juveniele vissen kunnen met de stroom meegevoerd worden (Clifford 1972). Oudere vissen kunnen zich bij een aanzwellende afvoer gemakkelijk verplaatsen in de richting van luwtezones, oever of stagnante zijwateren. Bij oudere vis worden vaak exploratieve bewegingen (“excursies”) vanuit een zogenaamde “home-range” waargenomen die kunnen leiden tot een permanente verandering van “standplaats” (Lucas & Baras 2001), al dan niet ingegeven door (tijdelijk) verslechterende lokale omstandigheden. Merwald (1987) noemt drift wel als belangrijke factor die tot verplaatsingen over grotere afstanden kan leiden, maar indiceert niet of het jonge dan wel volwassen dieren betreft. Bij piekafvoeren kunnen in de paaitijd de eieren worden bedekt met slib, kunnen eieren en larven worden

weggespoeld en/of kan de hoeveelheid voedsel afnemen (McFadden & Cooper 1962, Quak 1994).

### 5.3 Kenmerken van vissen in relatie tot migratie

Er zijn belangrijke soortspecifieke kenmerken die in direct verband staan met migratie en dispersie. Het betreft het oriëntatievermogen, de rheotaxis, het effect van licht/donker, het gedrag en de fysieke capaciteiten van de vis.

Veel stromend water vissen zijn in de schemering of 's nachts actief zoals het biermpje en de rivierdonderpad (Smyly 1955, 1957). Aangezien veel soorten hun positie in de stroom handhaven door zich te oriënteren op vaste objecten en dit 's nachts moeilijk is, worden meer individuen in nachtelijke driftmonsters aangetroffen. Er zijn echter ook steeds meer aanwijzingen dat nachtelijke drift voor soorten een doelbewuste aanpassing is om predatierisico te verkleinen (Lucas & Baras 2001). Dit gaat vooral op voor soorten waarbij larvale drift belangrijk is voor de beweging van het sneller stromende paaihabitat naar luwere opgroeihabitats. Soorten met geringe zwemcapaciteiten handhaven hun positie vaak door contact te houden met het substraat. Sommige soorten worden door donkere duikers aangetrokken en verblijven in de ingang. Forellen passeren donkere vispassages zelfs beter (Ebel 1985).

Het oriëntatievermogen en het gedrag van een vis tijdens migratie bepaalt in sterke mate de wijze waarop barrières kunnen worden gepasseerd. Voor deze oriëntatie is het gezichtsvermogen van groot belang (Clausen 1931, Vriese 1994). Het gedrag van een vis ten opzichte van de stroming wordt rheotaxis genoemd. Bij een toename van de stroomsnelheid oriënteert de vis zich met de kop op de sterkste stroming. Verdere oriëntatie vindt plaats langs oevers, bodem en eventuele obstakels. Vissen kunnen alleen de waterstroom rond het lichaam waarnemen. Een vis volgt zo lang mogelijk eenzelfde waterbaan. Bij een te hoge stroomsnelheid of bij turbulentie wordt de vis uit de stroombaan gedwongen.

De oriëntatie van, met name rheofiele, vissoorten op een duidelijk waarneembare, niet turbulente waterstroom (een zogenaamde lokstroom) biedt de mogelijkheid voor de vis een beekmonding of vispassage te vinden (Riemersma 1994). Maar er kunnen tal van andere oriëntatie mechanismen voorkomen: aardmagnetisch veld, zonnestand, geurstoffen, of door leergedrag en ervaring aan de hand van "landmarks". Veel lange afstand trekkers, bijvoorbeeld zalm en paling gebruiken meerdere mechanismen en veel is op dit vlak nog onbekend (Lucas & Baras 2001).

De stroomopwaartse migratiecapaciteit verschilt per soort maar hangt ook af van de omstandigheden. Zo is de migratie-capaciteit van de elrits en het biermpje in meer natuurlijke, maar gestuwde beektrajecten, kleiner dan die van de beekprik (Zucchi & Goli 1981).

Factoren die van belang zijn bij de zwemkracht van een vis zijn enerzijds afhankelijk van de soort, de lengte, de vorm en de conditie (uithoudingsvermogen) van de vis, en anderzijds van de watertemperatuur (Videler & Wardle 1991). Waarnemingen aan de beekprik wijzen uit dat de larven nauwelijks tot niet in staat zijn tegen de stroom in te zwemmen en dat lage hindernissen niet genomen kunnen worden (Hardisty 1944, Malmquist 1980). Voor de zwemsnelheid van een vis wordt onderscheid gemaakt tussen de:

- Sprintsnelheid: (= burst speed of darting speed); snelheid die een vis minder dan 20 seconden kan volhouden, vaak niet langer dan 5-15 seconden;
- Verhoogde snelheid: (= prolonged speed, ook sustained speed genoemd); snelheid die een vis gedurende een zekere tijd (20 seconden tot 180/200 minuten) kan volhouden, maar die dan tot uitputting leidt;
- Kruissnelheid: (=cruising speed, soms in de literatuur sustained speed genoemd); snelheid die een vis lang (> 200 minuten) kan volhouden zonder dat dit direct tot uitputting leidt.

•  
De sprintsnelheid van vis is sterk afhankelijk van de soort, grootte en watertemperatuur (Videler & Wardle 1991). Zo verdubbelt de sprintsnelheid bij een watertemperatuurverhoging van 10 graden. Winter & Van Densen (2001) geven een overzicht van de sprintcapaciteit van alle Nederlandse zoetwatervissen in relatie tot grootte en watertemperatuur. Voor sustained, prolonged en cruise snelheden speelt naast bovenstaande ook het zuurstofgehalte van het water een rol (Videler & Wardle 1991).

Naast de individuele capaciteit van de vis is ook de capaciteit van de populatie van belang. Om genetische verliezen te voorkomen moet een vispopulatie eigenlijk minimaal 500 individuen en minimaal 50 geslachtsrijpe individuen bevatten (Franklin 1980). Dit betekent dat kolonisatie van een nieuw habitat door meer dan een enkel individu moet kunnen geschieden, wil een populatie kunnen aanslaan.

## 5.4 Conclusies

- Bij vissen is het onderscheid tussen dispersie en migratie moeilijk te maken, omdat veel soorten bewegingen over grote afstanden kunnen maken;
- Migratie kan optreden vanwege het zoeken van een paai-, overwinterings-, opgroei-, voedselgebied of een schuilplaats;
- Dispersie kan optreden als er nieuwe habitats worden gekoloniseerd;
- De mate van migratie/dispersie hangt af van het orientatievermogen van de soort, de zwemcapaciteit en het gedrag en verschilt sterk tussen verschillende soorten en levensstadia.



## 6 Verspreidingsbarrières

### 6.1 Inleiding

In veel Nederlandse natuurlijke wateren is sprake van restpopulaties van karakteristieke soorten. Geïsoleerde populaties handhaven zich onder relatief geschikte (meer natuurlijke) milieu-omstandigheden. Ze zijn van belang voor eventuele toekomstige herkolonisatie van herstelde beektrajecten. Anderzijds zijn ze kwetsbaar. Een enkele calamiteit kan deze populaties doen verdwijnen. Bij te geïsoleerde populaties treedt ook genetische verarming op (Dillon 1988). Sommige karakteristieke soorten zijn reeds uit vele wateren verdwenen. In beide gevallen is verspreiding vanuit andere watersystemen de enige nieuwe bron voor vestiging van soorten.

Bij deze regionale vorm van verspreiding of regionale geografische verspreiding van soorten speelt de habitatkwaliteit op de verspreidingsroute een belangrijke rol. Bij verspreiding hoeven de omstandigheden op de verspreidingsroute niet optimaal te zijn, maar moeten wel aan de minimumeisen van betreffende soorten voldoen.

De aanwezigheid van verspreidingsbarrières speelt vooral een rol in beken en rivieren. Stilstaande wateren zijn meestal geïsoleerd en actieve verspreiding is hier van nature moeilijker. De belangrijkste barrière tussen stilstaande wateren is het land. Enerzijds zijn verspreidingsbarrières een natuurlijk gegeven, zoals omgevallen bomen en wortelformaties die leiden tot natuurlijke watervallen vooral in bovenlopen van beken. Maar anderzijds zijn er tegenwoordig veel kunstmatige structuren in stromende wateren. Mede op basis van een opsomming van Pechlaner (1986) kunnen de volgende fysische en chemische barrières worden genoemd:

- Bodemvallen en stuwen;
- Duikers en overkluizingen;
- Genormaliseerde beektrajecten waar geschikte habitats ontbreken;
- Stilstaande wateren die stromende wateren onderbreken, zoals zandvangen;
- Volledig in bodem en oever beschoeide beken;
- Sterk gestuwde en vaak verslibde trajecten;
- Chemisch of thermisch belaste trajecten;
- Vispassages met een gladde bodem;
- Droogvallende trajecten.

De meeste laaglandbeken zijn tegenwoordig door kunstmatige barrières in trajecten opgedeeld. Ward & Stanford (1983) hebben deze situatie beschreven in het 'serial discontinuity' concept. Dit in tegenstelling tot het 'continuum concept' (Vannote et al. 1980) dat de natuurlijke omstandigheden in stromende wateren beschrijft. In dit hoofdstuk wordt alleen ingegaan op de meest voorkomende barrières: stuwen en vispassages, duikers en ongeschikte habitats.

## 6.2 Stuwen en vispassages

Stuwen vormen een duidelijke barrière voor aquatische organismen. Dit geldt niet alleen voor vissen maar ook voor macrofauna en andere soorten die zich stroomopwaarts bewegen. Van macrofauna is weinig bekend over het passeren van stuwen en vispassages. De introductie van nieuwe (uitheemse) soorten kan bijdragen aan de kennis over effecten van barrières op de verspreiding. Een voorbeeld is de uitbreiding van de vlokreeft *Crangonyx pseudogracilis*. Pinkster & Platvoet spraken in 1986 de verwachting uit dat deze soort zich snel zou uitbreiden ten koste van de inheemse vlokreeften. Uit het jaarverslag van het Zuiveringsschap Drente (1993) blijkt dat *C. pseudogracilis* het Peizerdiep is opgetrokken waarbij meerdere stuwen zijn gepasseerd. Hoe deze passage geschiedde is echter onbekend. Daarnaast worden grote aantallen Chinese Wolhandkrabben *Eriocheir sinensis* waargenomen die via de vistrappen in de Nederrijn optrekken (Winter et al. 2005) en in mindere mate ook de Amerikaanse Rivierkreeft *Orconectes limosus* in de vistrappen in de Overrijsselse Vecht.

Over het vermogen van vissen om barrières te passeren is meer bekend, zowel ten aanzien van kenmerken van de vis als ten aanzien van kenmerken van de barrière. Bless (1981) noemt stuwen hoger dan 30 cm al wezenlijke hindernissen voor beekvis met uitzondering van grotere zalmachtigen. Wanneer de waterstroom over een stuw vrijkomt van de verticale stuwwand, dan is daarmee een volledige hindernis voor optrekkende vis gecreëerd (Wilke 1970).

Het vermogen van vissen om barrières te passeren, hangt af van:

- De zwemsnelheid;
- De sprongcapaciteit;
- Het uithoudingsvermogen;
- Het gedrag.

Deze kenmerken verschillen per vissoort en zijn enerzijds afhankelijk van de grootte en conditie van de vis en anderzijds van de watertemperatuur (Arnoud 1964). De migratieperiode is daarmee ook van belang. Grotere vissen hebben een hogere maximale zwemsnelheid. Bij het toenemen van de watertemperatuur neemt de zwemsnelheid toe maar het uithoudingsvermogen af. Als vuistregel geldt dat de maximale afstand per seconde ongeveer gelijk is aan 2 tot 3 maal de lichaamslengte (Stott 1967). Vanuit de barrières gezien gelden twee kenmerken die voor de vis belangrijk zijn, namelijk het verticale hoogteverschil en de stroomsnelheid.

De laatste jaren zijn in Nederland veel oude stuwen vervangen door nieuwe stuwen met een vistrap. Vistrappen zullen alleen de ecologische structuur van beken herstellen als de doelvissoorten ook daadwerkelijk gebruik maken van de voorziening. Voor de benedenstrooms gelokaliseerde vissoorten zoals de serpeling, winde, snoek, baars en kopvoorn lijken de voorzieningen te leiden tot een betere verspreiding en bereikbaarheid van beken vanuit de grote wateren. Voor de bovenstroomse beekvispopulaties die hun gehele levenscyclus in beken kunnen voltooien is het nog maar de vraag of optrekvoorzieningen ook daadwerkelijk als migratieroute functioneren. Mocht dit het geval zijn dan wordt het leefgebied van de

beekvispopulaties in verstuwde beken vergroot. Dit zal leiden tot een toename van het habitataanbod waardoor sommige soorten beter in staat zullen zijn om hun gehele levenscyclus in de beek te voltooien.

Omdat de aanleg van vispassages in beeksystemen een relatief jonge maatregel is, zijn er nog geen rapporten en publicaties verschenen waarin kon worden aangetoond dat door de aanwezigheid van een vispassage de beekvispopulatie zich heeft hersteld. Er zijn wel een aantal studies verricht naar de doelmatigheid van de optrekvoorzieningen in beken (onder andere De Laak et al, 1994). Hierbij werd vooral aangetoond dat er in de paaiperiode optrek plaatsvindt van algemene vissoorten zoals blankvoorn, baars, brasem en snoek. Beekvissen worden zelden aangetroffen bij het vistrappenonderzoek. Alleen de riviergrondel is regelmatig bovenstrooms van vispassages gevangen. De lage abundantie van de beekvissoorten maakt dat ze weinig voorkomen in de fuikvangsten. Door de lage abundantie en hun geringe afmetingen zijn beekvissen ook weinig geschikt voor onderzoek door middel van merken en terugvangen. Voor vispassages houden Bell & Hildebrand (1979) een maximale stroomsnelheid van 50% van de vissprintsnelheid aan, het betreft dan kortere afstanden.

Vistrappen worden ook vaak gezien als faunapassages. Niet alleen vissen maar ook andere gewervelde en ongewervelde dieren zouden van de voorzieningen gebruik kunnen maken om hun leefgebied te vergroten. Als gewervelde soorten worden onder andere de waterspitsmuis, de otter en amfibieën genoemd (Voorn, 1996). Al deze dieren zijn echter in staat om zich over land (oeverzone) stroomopwaarts te verplaatsen en zullen vispassages behalve een natuurlijkere oever weinig extra's bieden voor hun verspreiding. Voor macrofauna ligt dat anders. Veel macrofaunasoorten kunnen zich alleen via het water stroomopwaarts verplaatsen. Voor deze soorten zullen stuwen en andere barrières daadwerkelijk een onoverkomelijke hindernis vormen. Aangezien het feit dat macrofaunabemonsteringen in beken regelmatig worden uitgevoerd en er binnen de macrofaunagroepen zeer verschillende vormen van verspreiding bestaan, zouden deze organismen nog eens extra informatie kunnen leveren over de daadwerkelijke invloed van migratiebarrières op de populatieontwikkeling en uiteindelijke samenstelling van de beeklevensgemeenschap.

### **6.3 Duikers**

Duikers bezitten een open verbinding tussen boven- en benedenstroomse trajecten in een beek. De barrièrewerking van een duiker hangt enerzijds samen met de fysische/hydraulische toestand van in- en uitstroomopening en anderzijds de fysisch/hydraulische omstandigheden in de duiker zelf. Zijn er hoogteverschillen aanwezig tussen beek en instroom (stroomversnelling) of tussen duiker en uitstroom (stroomversnelling en/of waterval), dan levert dit een voor dieren moeilijk passeerbare structuur op, vergelijkbaar met een stuw. Een luwtezone bij de uitstroomopening is een randvoorwaarde voor een passeerbare duiker (Kay & Lewis 1970).

Een hoogteverschil bij een stuw van 30 cm is een barrière voor veel beekvissen. Dit geldt ook voor de uitstroomopening van een duiker. Indien hier verticaal verval aanwezig is en de overstort vrij van de wand komt is een volledige stuw gevormd oftewel een hindernis tegen optrek opgeworpen.

De bodem in een duiker is vaak glad en de stroomsnelheid is hoog. Dit vormt eveneens moeilijk passeerbare omstandigheden. De stroomsnelheid heeft een groot effect op de verspreiding van macro-evertebraten. Bij lage stroomsnelheden treden drift en stroomopwaartse verplaatsingen veel vaker en in hogere aantallen op (Hughes 1969, Elliott 1968) dan bij hoge snelheden. Bij lagere stroomsnelheden zijn dieren actiever, komen achter obstakels vandaan en vertonen positieve rheotaxis.

Gladde duikers zonder obstakels met een hoge stroomsnelheid zijn daarom moeilijk passeerbaar. Pechlaner (1986) adviseert dan ook duikers te voorzien van grof sediment van natuurlijke oorsprong (geërodeerd) waarover en waardoor dieren stroomopwaarts kunnen migreren.

Gebhards & Fisher (1972), Watts (1974), Dane (1978a,b) en Wellen & Kane (1985) komen tot het volgende overzicht voor problemen voor vis bij het passeren van duikers:

- Bij de uitstroomopening:
  - hoogteverschil (stroomversnelling of waterval),
  - afwezig zijn van een luwtezone/poel;
- In de duiker zelf:
  - hoge stroomsnelheid door hoge afvoer of groot verval,
  - turbulentie,
  - ophoping van (organisch) materiaal in de duiker geeft stroomversnellingen in de duiker of vormt een fysieke barrière,
  - lengte van de duiker in relatie tot de zwemprestatie van de relevante vissoorten,
  - te lage stroomsnelheid bij lage afvoeren,
  - gladde structuur;
- Bij de instroomopening:
  - hoogteverschil/sterk verval leidend tot een stroomversnelling,
  - ophoping van (organisch) materiaal.
  -

Over de licht-donker barrièrewerking van een duiker verschillen de meningen. Echter uit veel onderzoek blijkt vis in mindere mate tot geen effect hiervan te ondervinden (Kay & Lewis 1970, Rogers & Kane 1979).

Driessen & Van der Meer (1981) concluderen dat duikers met een diameter van meer dan 25 cm en tot 7 m lengte (bij een stroomsnelheid van 7-13 cm/s) geen belemmering vormen voor de passage van blankvoorn en graskarper (beide eurytope soorten). Bless (1985) maakt melding van een duiker van 250 m lengte waarin een waterdiepte van 4-10 cm en een stroomsnelheid van 30 cm/s optreedt. Hoewel meer dan 200 vissen per vierkante meter zich voor de uitstroom verzamelden, passeerde geen enkel individu deze duiker. Op meer plaatsen maakt Bless (1985) melding van

de barrière-werking van duikers. Ook McGrath (1985) concludeert dat de stroomsnelheid in duikers vaak veel te hoog is en daarom onpasseerbaar voor vis. Tanner & Wilde (1981) namen grotere soorten en aantallen vissen waar benedenstrooms van een duiker. Bovenstrooms van de duiker (lengte 3.5 m, diameter 25 cm, stroomsnelheid 0.36 m/s, verval 5%) bevonden zich minder, maar grotere en zwaardere individuen als gevolg van verminderde concurrentie. De duiker fungeerde duidelijk als obstakel in de uitwisseling van soorten en individuen tussen boven- en benedenstrooms. Gauley et al. (1966) toonde aan dat salmoniden duikers waarin stroomsnelheden van 0.3-0.6 m/s optreden probleemloos passeren. Ook Rogers & Cane (1985) beschrijven een succesvolle passage van salmoniden en forellen door een 2.2 km lange duiker met een lage stroomsnelheid. Clay (1961) adviseert ten aanzien van salmoniden een stroomsnelheid van circa 0.6 m/s.

Derksen (1980) kwam tot de conclusie dat een duiker (lengte 27.5 m) met een stroomsnelheid van 1.37-2.04 m/s bijna niet passeerbaar is voor snoek. Snoeken van 30-40 cm lengte passeren nog wel bij stroomsnelheden van 0.6-0.7 m/s en kleine snoekjes passeren alleen bij snelheden van circa 0.25 m/s. Passage door kwabaal werd niet waargenomen. Uit een door Derksen (1980) gegeven literatuuroverzicht blijkt passage door salmoniden bij stroomsnelheden hoger dan 1.22 m/s niet op te treden. Voor andere soorten liggen deze snelheden lager (circa 0.3-0.9 m/s). Bij voorkeur is de stroomsnelheid in de duiker gedurende grote delen van het jaar lager dan 0.2-0.5 m/s.

De maximale zwemsnelheid van vis is sterk afhankelijk van de soort, grootte en watertemperatuur (Videler & Wardle 1991). Winter & Visser 2004, hebben voor alle Nederlandse zoetwatervis een rekenmodel gemaakt waarbij de parameters stroomsnelheid, weglengte waarover gesprint moet worden en watertemperatuur per vissoort kan worden bepaald bij welke lengte deze nog passeerbaar is. Bij lange duikers of weglengtes zal sprintsnelheid niet toereikend zijn en zal op basis van een veel lagere sustained, prolonged of cruise snelheid gepasseerd moeten worden waarbij ook het zuurstofgehalte van het water een rol speelt (Videler & Wardle 1991).

Voor de stroomsnelheid in de duiker is de snelheid vlak boven de bodem van het grootste belang omdat vissen zullen proberen te passeren via de laagst beschikbare stroomsnelheden (Kane et al. 1989).

## **6.4 Ongeschikte habitats**

Ten behoeve van de verspreiding van vissoorten is het niet noodzakelijk dat de verbindingszones volledig voldoen aan de biotoopeisen van de betreffende soorten. Vooral volwassen vissen zullen minder strenge eisen stellen. Een gekwantificeerd beeld van de minimumeisen per soort ontbreekt vooralsnog. Echter, uit de hoge frequentie van incidentele vangsten van bedreigde en vaak veeleisende soorten in 'ongeschikte' watertypen (naar De Nie 1996) kan toch een vrij grote verspreidingscapaciteit worden afgeleid.

Voor typische stromend water soorten kunnen moerassen of stilstaande wateren een obstakel vormen. Het is de vraag of ze slechts de goed doorstroomde delen gebruiken en hoe lang ze in een minder geschikt habitat kunnen overleven. Stilstaande wateren worden in de literatuur als 'driftvallen' aangemerkt (Pechlaner 1986). De milieu-omstandigheden in stilstaande wateren zijn vaak ongeschikt voor beekbewonende macro-evertebraten (Dendy 1944, Statzner 1979). Het ontbreken van stroming en een slechtere zuurstofhuishouding leiden tot sterfte indien de dieren niet terug/stroomopwaarts of naar een ander stroomgebied kunnen migreren.

Barrières vormen vaak alleen een hindernis voor stroomopwaarts migrerende dieren, maar veranderen soms ook de milieu-omstandigheden stroomop- en -afwaarts. Zo beschrijft Schuhmacher (1986) dat als gevolg van de aanwezigheid van een visvijver in een beek de omstandigheden benedenstrooms gewijzigd zijn. De secundaire saprobiëring is verhoogd, de fauna van sneller stromende wateren is vervangen door een fauna van langzaam stromende wateren, terwijl substraat en stroomsnelheid toch het karakter van sneller stromend water hebben. In dit opzicht vormt een dergelijke barrière eigenlijk een dubbele barrière doordat het habitat er ongeschikt door wordt.

De sterfte van beekbewoners hangt af van;

- De levensvoorwaarden van de soort zelf;
- De omvang van het stilstaande water/moeras;
- De milieu-omstandigheden in het stilstaande water/moeras, zoals de mate van doorstroming, de temperatuur en de zuurstofhuishouding.

In het algemeen kan gesteld worden dat de drie bovengenoemde punten ook voor vissen van belang zijn. Vissen zijn echter, als gevolg van hun afmetingen en zwemcapaciteit, in staat veel grotere afstanden af te leggen in vergelijking tot macrofauna. Dit is wel afhankelijk van de leeftijd. Voor volwassen anadrome salmoniden is het passeren van kleine of grotere stilstaande wateren of stuwmeren geen probleem, behalve in perioden met hoge watertemperaturen. Jonge salmoniden daarentegen worden sterk in hun trek vertraagd, hierbij speelt niet alleen temperatuur maar ook zuurstofverzadiging een belangrijke rol (Ebel 1985).

Voor volwassen insecten kan het terrestrische habitat meer of minder geschikt zijn. In hoofdstuk 4 is al beschreven dat het landschap mede de dispersieafstand bepaalt. Sommige soorten zoeken actief bepaalde landschapselementen op, bijvoorbeeld houtwallen.

## 6.5 Conclusies

- Dispersie wordt tegengegaan door barrières, waardoor uitwisseling tussen populaties moeilijk wordt;
- De belangrijkste barrières zijn stuwen/(vispassages), duikers, ongeschikte habitats op het dispersietraject (bijvoorbeeld stilstaande wateren die stromende wateren onderbreken of het terrestrische milieu voor dieren uit geïsoleerde wateren);

- De mate waarin fysieke barrières overwonnen kunnen worden hangt af van de kenmerken van de barrière (bijvoorbeeld het verval, de stroomsnelheid, de bodem van de duiker) en van de kenmerken van de soort (bijvoorbeeld zwemsnelheid en sprongcapaciteit);
- Het overleven van een ongeschikt habitat hangt af van de mate van ongeschiktheid, de afstand die de soort door dit ongeschikte habitat moet afleggen en de snelheid waarmee de soort dit kan.





## 7 Onderzoeksmethoden

### 7.1 Directe en indirecte methoden

Er zijn directe en indirecte methoden om dispersie te bepalen. Directe methoden betreffen het vangen van individuen op verschillende afstanden van een geïsoleerde bronpopulatie of vangen van individuen die gemerkt zijn op de bronlocatie, zodat ze onderscheiden kunnen worden van individuen die elders vandaan komen (Hagler & Jackson 2001). Indirecte methoden omvatten het bepalen van niveaus van genetische differentiatie of de verspreiding van zeldzame allelen om de snelheid en het patroon van dispersie tussen populaties te bepalen (onder andere Bohonak 1999).

Beide benaderingen leiden vaak tot verschillende conclusies, waarbij indirecte studies vaker een bredere en meer frequente dispersie suggereren. Dit komt onder andere door de temporele en ruimtelijke schaal die verschilt (Briers et al. 2004).

Directe methoden zijn beperkt door het aantal individuen dat gemerkt kan worden (o.a. Hagler & Jackson 2001) en door de bemonsteringsintensiteit die vereist is om gemerkte individuen op andere (veraf gelegen) locaties te vinden. Bilton et al. (2001) concludeerden ook dat directe methoden moeilijk zijn, omdat het vangen, merken en terugvangen van individuen een methode is waarbij niet frequente maar significante uitwisseling tussen populaties over het hoofd gezien kan worden. Methoden om dieren te merken moeten aangepast worden voor gebruik in water. Een bijkomend probleem is dat veel dieren stadia hebben waarin ze moeilijk gemerkt kunnen worden.

Indirecte schattingen integreren dispersie en uitwisseling van genen over langere perioden (Bohonak 1999). Maar het vertalen van niveaus van genenuitwisseling in het aantal migranten per generatie hangt af van aannames die in sommige gevallen niet waar zijn, zoals een gelijke kans op migratie tussen alle populaties en een evenwicht tussen de invloed van migratie en drift op de genetische samenstelling van populaties (Whitlock & McCauley 1999). Tegenwoordig zijn schattingen van de snelheid van uitwisseling van individuen tussen populaties vooral gebaseerd op indirecte metingen (Briers et al. 2004).

Het kan ook voorkomen dat met directe methoden een hoge dispersiecapaciteit gevonden wordt en de genetische differentiatie toch hoog blijft. De Meester et al. (2002) toonden aan dat het verschil tussen grote genetische differentiatie tussen geïsoleerde wateren en de hoge dispersiecapaciteit van zoöplankton, Bryozoa en macrofyten verklaard kan worden door het 'founder effect'. Als soorten een nieuw habitat koloniseren en zich snel aanpassen aan de lokale omstandigheden kan genetische differentiatie snel optreden. Als een populatie is aangepast en een zaadbank of veel individuen aanwezig zijn, is dit een sterke buffer tegen nieuwe genotypen, zodat de differentiatie in stand gehouden wordt.

In de volgende paragrafen wordt nader ingegaan op directe respectievelijk indirecte methoden voor het bepalen van de mate en frequentie van dispersie.

## 7.2 Radio-telemetrie

Bubb et al. (2004) hebben de kreeft *Pacifastacus leniusculus* gezenderd en gevolgd. Ze leggen per dag gemiddeld maximaal 13.5 m stroomopwaarts en 15 m stroomafwaarts af in bovenlopen (het significante verschil tussen stroomopwaarts en stroomafwaarts transport is niet gevonden in grotere beken/rivieren). Er was geen verschil tussen grootte of geslacht. Stroomafwaartse bewegingen waren actief, ze werden niet door de stroming meegesleurd. De dieren verplaatsten zich vooral in de zomer. De gemiddelde snelheid van populatie uitbreiding in de Wharfe bedroeg tussen 1987 en 2002 ongeveer 1.5 km/jaar stroomafwaarts.

Radio-telemetrie is beperkt tot grote dieren (adulte kreeften >35 mm). Radio transmitters (type PIP met een Ag 392 batterij; biotrack, Wareham, U.K.) zijn gebruikt om de kreeften te volgen. De zenders waren 17 x 8 x 6 mm, met een antennelengte van 10 cm. De radiozenders gingen 3 maanden mee. De zenders zijn op de kreeften vastgekleefd. Frequenties tussen 173.700 en 173.950 MHz met een tussenpose van 10 kHz zijn gebruikt om de individuen te identificeren. De kreeften zijn terug gezet op de plek waar ze gevangen waren. De zendermassa was 1.4-9.8 % van het lichaamsgewicht. Dit heeft geen effect op het gedrag of de overleving.

De kreeften zijn gevolgd met een ontvanger waarbij de positie van de dieren om de dag is vastgelegd. Vanuit het water kon een nauwkeurigheid van 1 m gehaald worden, vanaf de oever 5 m. Twee kreeften hebben waarschijnlijk hun zender vrij snel verloren en vier hebben zich waarschijnlijk verveld. Alle andere zijn langer dan 3 weken gevolgd (64 individuen).

Recent worden ook miniatuur zenders gebruikt om de bewegingen van insecten die zich dicht bij de bodem bewegen te volgen (Bilton et al. 2001). Deze zenders zenden een signaal uit als reactie op een radar die in de hand gehouden wordt (Riley et al. 1996). Dergelijke methoden zijn nuttig om korte afstand verplaatsingen en dispersie in adulte aquatische insecten te volgen (Bilton et al. 2001).

Radio-telemetrische technieken worden recentelijk in steeds grote aantal toegepast bij onderzoek naar migratie en dispersie bij vis (zie Lucas & Baras 2001 voor een uitgebreid overzicht aan cases en beschikbare technieken). De hiermee verworven kennis neemt snel toe, waarbij relatief veel informatie over grotere soorten en volwassen levensstadia wordt verzameld en relatief weinig over de juveniele stadia en kleinere vissoorten. In kleinere watersystemen zoals beken is PIT-tagging geschikt voor kleine soorten zoals rivierdonderpad.

### 7.3 Vallen

Hoffsten (2004) heeft adulte kokerjuffers verzameld met lichtvallen met een draagbare generator (Bosch G800, 230 V, 250 W) en een 250 W normale lamp (gemengde golflengte). Aanvullend zijn dieren gevangen met een net en met de hand. Er is in het midden van de vliegperiode verzameld, zodat zoveel mogelijk adulten aanwezig waren. De verzamelde dieren zijn bij -20 graden ingevroren gedurende 1 à 2 dagen voordat morfologische metingen werden gedaan (Hoffsten 2004). Morfologische kenmerken werden gerelateerd aan het vliegvermogen.

Kovats et al (1996) gebruikten aangepaste Pennsylvania-type lichtvallen (Frost 1957) om kokerjuffers en eendagsvliegen van het geslacht *Hexagenia* te vangen. Via windvanen (wieken) en een pijp komen de insecten terecht in een emmer met droog ijs, waardoor ze verdoofd en ingevroren worden. De lichtvallen werden opgezet gedurende twee uren na zonsondergang op de oever van een rivier en een meer op verschillende afstanden van de waterlijn (tot 5 km landinwaarts). Dieren zijn ook gevangen in de vallen die ver van de waterlijn af stonden (5 km), maar in deze vallen werden wel minder individuen aangetroffen.

Lichtvallen hebben enkele nadelen (Sode & Wiberg-Larsen 1993):

- Ze zijn alleen geschikt voor het meten van lange afstand dispersie;
- Succes hangt af mede af van het gedrag van de soort om richting kunstlicht te vliegen;
- De afstand vanaf waar er sprake is van directe aantrekking door de lichtbron (40-100 m volgens Malicky 1987);
- Soorten die overdag vliegen worden nauwelijks gevangen;
- Mogelijkheid van verstoring door de grote afstand waarop het licht soorten aantrekt;
- Mannetjes worden sterker door het licht aangetrokken dan vrouwtjes (Crichton, 1971).
- 

Een ander type vallen dat veel wordt gebruikt zijn de Malaise vallen. Briers et al. (2002) hebben deze vallen met twee invliegzijden parallel aan de beekoever geplaatst op afstanden van 2.7 tot 54.6 m vanaf de beken. De vallen zijn zo geplaatst dat de gevangen dieren of van de beek af of naar de beek toe vlogen. Sode & Wiberg-Larsen (1993) geven aan dat Malaise vallen geschikt zijn voor het verkrijgen van betrouwbare informatie over de korte afstand dispersie van adulte kokerjuffers, ondanks het feit dat hoog vliegende individuen niet gevangen worden.

Wilcock et al. (2003) concluderen dat niet attractieve vangstmethoden voor kleine insecten nauwelijks succesvol zijn wanneer deze meer dan een aantal tientallen meters vanaf de beek staan. De meeste adulte insecten blijven dicht bij de beek waar ze vandaan komen (Sode & Wiberg-larsen 1993, Petersen et al. 1999). Dispersie over langere afstand komt zelden voor maar deze uitzonderingen zijn wel cruciaal in de kolonisatie en dynamiek van beekpopulaties (Kovats et a. 1996). Een ander nadeel van vallen is dat het niet zeker is waar de gevangen individuen vandaan komen,

vooral als er meer wateren in de buurt liggen. Vangen-merken-terugvangen ondervangt dit probleem.

Voor vis worden hier vaak passieve vistuigen als fuiken en ankerkuilen voor gebruikt.

## 7.4 Vangst-terugvangst technieken

Vangen-merken-terugvangen is een techniek die is ontwikkeld voor de schatting van de populatiegrootte in ecologische studies (Southwood & Henderson 2000). Maar deze methoden kunnen ook worden gebruikt voor het bepalen van dispersie (Service 1993). Voorbeelden van fysische markeringsmethoden voor macrofauna zijn het gebruik van kleurstoffen, fluorescerende of gekleurde poeders en pigmenten die gebruikt kunnen worden op het hele organisme of als vlekken, letters of nummers. Deze methoden zijn vooral bruikbaar bij terrestrische adulten van aquatische insecten (Bilton et al. 2001). Voor geheel aquatische organismen met een hard extern skelet kan een aangepaste tandartsboor of een naald gebruikt worden om een permanente markering aan te brengen (Svensson 1998). Het voordeel is dat het merk aanwezig blijft als het organisme het water uit en weer in gaat. Er treedt geen slijtage op. Het dier heeft geen last van toxische organische oplosstoffen zoals vaak het geval is in waterproof kleurstoffen (Bilton et al. 2001). Bij kokerjuffers worden wel eens gekleurde korrels gebruikt die dan in het huisje worden opgenomen (Jackson et al. 1999). Een nadeel van directe markering is dat het gedrag van het gemarkeerde individu kan veranderen. Andere problemen zijn dat het moeilijk is om voldoende individuen te merken om relatief infrequente dispersie te detecteren (Bilton et al. 2001).

De merk- en terugvangstechniek kan bij Odonata problemen opleveren, omdat de interpretatie moeilijk is. Het onderscheid tussen gedrag (wegvliegen vanuit het territorium om te foerageren) en echte dispersie is moeilijk te maken. Bovendien vindt dispersie vaak plaats in de eerste terrestrische fase voor het verkrijgen van een territorium. Dit wordt vaak over het hoofd gezien (Bohonak & Jenkins 2003).

Er zijn vele merk-terugvangst technieken beschikbaar voor vis (Lucas & Baras 2001), waarbij onderscheid kan worden gemaakt tussen groepsmerken (kleuren, vinklippen of koudbrandmerken) en individuele merken. Ook hier is interpretatie vaak lastig doordat er moeilijk onderscheid is te maken tussen migratie en dispersie.

### 7.4.1 Merken met stabiele isotopen

Het markeren van dieren met radioactieve en stabiele isotopen wordt gebruikt om dispersie afstanden van zoetwater insecten te onderzoeken (Service 1993). Een voordeel is dat dieren niet eerste gevangen hoeven te worden om ze te markeren, in tegenstelling tot de technieken beschreven in de vorige paragraaf. Coutant (1982) bijvoorbeeld toonde stroomopwaartse verspreiding van kokerjuffers aan met lozing van koelwater met <sup>65</sup>Zn uit een kernreactor.

Met stabiele isotopen kunnen veel organismen tegelijk gemerkt worden. Briers et al. (2004) hebben stabiele isotopen ( $^{15}\text{N}$ ) gebruikt om meer dan 1.5 miljoen larven van *Leuctra inermis* in een bovenloop te markeren. Dit is gedaan vlak voor het uitvliegen om de snelheid van transport van individuen tussen de bron en de aangrenzende populaties te bepalen. Volwassen insecten zijn vervolgens gevangen in Malaise vallen (Briers et al. 2002) die geplaatst waren binnen 2 meter van de oever van aangrenzende beken en op locaties tussen de verrijkte locatie en de aangrenzende beken. Als stabiele isotoop is een oplossing van 98 atoom %  $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$  gedurende 6 weken aan het beekwater toegevoegd met behulp van een Mariotte fles (Webster & Ehrman 1996). De dosering was zo getimed dat het resulteerde in een maximale opname van de isotoop net voor de piek in het uitvliegen van adulten. De verrijking was minstens 200 ‰ boven het achtergrondniveau van ammonium-N in het beekwater. Het  $^{15}\text{N}$  werd snel opgenomen door algen en werd door de voedselketen opgenomen door *Leuctra inermis*. Binnen een week waren de  $^{15}\text{N}$  niveaus in *Leuctra inermis* hoog genoeg om een gemarkeerd individu te detecteren in een monster.

De vallen zijn elke week geleegd. Gevangen adulten zijn geconserveerd in 50 % industrial methylated spirits (IMS). Na determinatie zijn de *L. inermis* adulten bewaard in 70% IMS om ze vervolgens te drogen bij 60°C gedurende 48 uur voor stabiele isotoop analyse. IMS beschadigt de stabiele isotoop niet. Voor de ratio  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  zijn monsters van ieder 10 individuen gebruikt. Van tevoren is bepaald wat in niet gemerkte individuen de ratio is. Deze is normaal verdeeld met een maximum van 5.46 ‰. Monsters met een ratio > 5.5 ‰ zijn beschouwd als monsters waarin gemerkte individuen zitten. Eén individu in een monster van tien kan al gedetecteerd worden. Door middel van bemonstering is bepaald dat 1.5 miljoen larven een voldoende hoge  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratio had om gedetecteerd te worden in een monster van tien adulten.

Uiteindelijk bleken 12 van de 229 monsters van tien adulten gemerkte individuen te bevatten. Dit komt erop neer op 0.1-0.2 % van de populatie in aanliggende bronbeken afkomstig is uit de verrijkte beek. De gemiddelde afstand tot de bronpopulatie was 996 m. Het is dus duidelijk dat een klein aantal individuen veel verder vliegt dan gesuggereerd wordt door voorgaande studies waarin alleen vallen geplaatst zijn op verschillende afstanden van de beek. Briers et al. (2002) toonden aan dat 90% van de populatie niet verder dan 11 m van de beek vliegt. Het niveau van dispersie suggereert dat het aantal migranten tussen bovenlopen per generatie groter is dan 1. Dit zou genoeg zijn om te resulteren in genenuitwisseling tussen anders geïsoleerde populaties, en dus reductie van de kans op populatiedifferentiatie (Slatkin 1985). Het is dus gebleken dat een studie met stabiele isotopen waarbij een groot aantal individuen gemerkt kan worden, meer informatie kan geven over dispersie, ook al is het aantal individuen dat zich verspreidt klein. De gevonden dispersie komt meer overeen met indirecte dan met directe voorgaande studies over steenvliegen.

Macneale et al. (2005) hebben ook  $^{15}\text{N}$  gebruikt om steenvliegen te labelen (*Leuctra ferruginea*). De meeste bleken stroomopwaarts te vliegen over een gemiddelde afstand van 211 m. Er zijn ook enkele gelabelde individuen gevangen in een andere tak van de beek en in een traject 500 m van de gelabelde beek. Er is dus sprake van

verspreiding tussen beken. Het aanliggende bos vormde voor de adulten geen barrière en door verspreiding werden populaties in verschillende beken binnen één generatie met elkaar verbonden.

## 7.5 Genenuitwisseling tussen populaties

Dispersie tussen populaties resulteert in de uitwisseling van genetisch materiaal (gene flow) tussen de populaties. Onderzoek naar allel frequenties kan dus worden gebruikt om dispersie te bestuderen en is nuttig, vooral in kleine kort levende soorten of soorten met infrequente lange afstand dispersie (Wilcock et al. 2003).

Genetische populatiestudies zijn dus indirecte methoden om dispersie te bestuderen. Homogene genefrequenties tussen populaties impliceren dat de dispersie hoog is, waarbij dispersie compenseert of zelfs hoger is dan de diversiteit verhogende effecten van genetische drift en selectie (Wilcock et al. 2003). Veel dispersie resulteert in gedeelde allelen en weinig onderverdeling tussen populaties, terwijl weinig dispersie resulteert in genetische divergentie tussen populaties door drift en/of selectie (Nürnberg & Harrison 1995).

Niveaus van genenuitwisseling tussen populaties kunnen worden afgeleid uit de genetische karakterisering van individuen door gebruik te maken van moleculaire markers zoals allozymen (Crease et al. 1997), mitochondriaal DNA (Crease et al. 1997), willekeurig vergroot polymorfisch DNA (RAPD) (Thomas et al. 1998) of 'microsatellite loci' (Freeland et al. 2000a, b).

In eenvoudige modellen van de populatiestructuur wordt de gestandaardiseerde variantie in allelfrequenties gerelateerd aan het effectieve aantal migranten per generatie (Wilcock et al. 2003). Deze schattingen zijn waarschijnlijk niet een nauwkeurige weergave van migratie in echte populaties, omdat er belangrijke afwijkingen zijn van het onderliggende model (Whitlock & McCauley 1999). Beter bruikbaar is het ruimtelijke patroon van genetische verschillen tussen paren van populaties (Slatkin 1993, Rousset 1997).

F-statistics (Wright 1931) worden vaak gebruikt als indicator voor genetische differentiatie.  $F_{st} \approx 1/(4N_m + 1)$  voor een eiland model of populatiestructuur in drift/migratie evenwicht, waarin  $F_{st}$  de gestandaardiseerde variantie van allelfrequenties tussen populaties is (een indicator voor genetische differentiatie),  $N$  is de effectieve populatiegrootte en  $m$  is de migratiesnelheid.  $N_m$  wordt geïnterpreteerd als het absolute aantal migranten per generatie. Een laag niveau van genetische differentiatie reflecteert een hoge snelheid van genenuitwisseling dus frequente dispersie (Miller et al. 2002).

Miller et al. (2002) hebben gevonden dat de genetische differentiatie consistent was met directe observaties van dispersie van organismen, hoewel de directe observaties van vluchten van adulte insecten het pas mogelijk maakten de resultaten juist te interpreteren. Zij geven aan dat patronen van genetische isolatie in relatie tot de

afstand tot nabij gelegen populaties meer nog dan F-statistics informatie geven over het dispersievermogen.

De resultaten van genetisch onderzoek naar dispersie verschillen. Bij genetische onderzoeken naar dispersie van zoetwaterinsecten is door een aantal onderzoekers weinig differentiatie tussen aanliggende stroomgebieden gevonden (o.a. Hughes et al. 1998, 1999). Dit suggereert een hoog niveau van genenuitwisseling. De afstanden waarover de onderzoeken zijn uitgevoerd verschillen. Bij *Plectrocnemia conspersa* werd geen genetische differentiatie gevonden tussen locaties minder dan 20 km uit elkaar, ondanks dat de populatiegroottes suggereerden dat genetische drift substantiële variatie op deze schaal mogelijk zou kunnen maken (Wilcock et al., 2003). Wilcock et al. (2001) gaven ook al aan dat deze soort ondanks versnipperde habitats dispersie over tientallen kilometers frequent voorkomt. Sode & Wiberg-Larsen (1993) toonden ook al aan dat deze soort zich over grote afstanden kan verspreiden.

Hughes et al. (1998) hebben aangetoond dat genetische differentiatie op grote ruimtelijke schaal tussen deelstroomgebieden en tussen stroomgebieden laag is. Dit indiceert dat dispersie door de adulten groot is. Maar de auteurs hebben ook significante genetische differentiatie aangetroffen binnen trajecten in dezelfde beek, wat suggereert dat de larven zich nauwelijks verplaatsen binnen de beek. Populaties in sommige trajecten bleken het resultaat te zijn van slechts enkele paringen. Dit is verrassend, gezien het grote aantal larven in een traject.

Nadelen van de indirecte benadering zijn dat de studies vaak plaatsvinden over een beperkte geografische range, waarbij de rol van andere evolutionaire factoren niet bekend is of waar een beperkte kennis is van de demografie van de soorten (Bossart & Prowell 1998). Genetische data zijn waardevol als ze samen met een basale kennis van de biologie van een soort en de geografische range waarover de individuen zich verplaatsen worden gebruikt (Miller et al. 2002). Een nadeel is dat de genetische similariteit tussen populaties ook afhangt van de relatieve mutatiesnelheid en de manier van overerven (bijvoorbeeld nucleair of mitochondriaal) van de moleculaire markers (de plek op het genoom) die worden gebruikt. Dit kan de interpretatie beïnvloeden (Bilton et al. 2001). Verschillende methoden om de genenuitwisseling te bepalen moeten daarom in combinatie gebruikt worden. Zelfs dan kan het zo zijn dat genenuitwisseling niet representatief is voor de mate en frequentie van dispersie, omdat er veel aannames gedaan moeten worden (Bilton et al. 2001)

De uitwisseling van genen kan ook gebruikt worden om te bepalen of een bepaalde route gebruikt wordt voor dispersie. Brändle et al. (2005) hebben in bronnen in een gebied van 20 km lengte en twee stroomgebieden genetische methoden gebruikt om de dispersiecapaciteit van twee bronsoorten: de slak *Bythinella dunkeri* en de platworm *Crenobia alpina* te bepalen. De genetische differentiatie tussen populaties kan een inschatting geven van het belang van dispersie via grondwater, vooral voor soorten die geen terrestrische fase hebben. *B. dunkeri* bleek een redelijk goede disperser te zijn en gebruikt waarschijnlijk grondwater als dispersieroute. *C. alpina* vormt geïsoleerde populaties met weinig verspreiding tussen bronnen en het grondwater lijkt geen rol te spelen in de dispersie.

## 7.6 Kolonisatie van nieuwe habitats

Informatie over de kolonisatie van nieuwe locaties kan van belang zijn voor het bepalen van de dispersiecapaciteit van soorten, als de afstand tussen de dichtstbijzijnde populatie en de tijd voordat de soort het nieuwe habitat bereikt heeft, bekend zijn. Dergelijke gegevens zeggen iets over het plaatsvinden van dispersie, de snelheid en de afstand maar niet over de frequentie of mate. De meeste gegevens over kolonisatie van nieuwe habitats zijn slechts anekdotisch en niet kwantitatief (Bilton et al. 2001). Hieronder volgt een aantal voorbeelden van kolonisatie-onderzoek.

Yallop & O'Connell (2000) hebben de kolonisatie van een wetland in Groot-Brittannië gevolgd. Dit wetland is kunstmatig aangelegd met daarin ondiepe wateren. Het wetland is in 1996-1997 geïnundeerd met water uit de Thames. De eerste macrofyten waren *Zannichellia palustris*, *Chara* spp. en *Myriophyllum spicatum*. Deze soorten zijn aangetroffen in mei 1999 (twee jaar na het ontstaan van het habitat). Propagules zijn waarschijnlijk aangevoerd via het rivierwater.

Bij kolonisatieonderzoek van een verstoord habitat door Williams & Hynes (1976, 1977) bleek dat in de eerste fase drift van bovenstrooms de belangrijkste aanvoerroute was. Echter na verloop van enige tijd (enkele maanden) namen de toevoer van benedenstrooms en via de lucht sterk toe. Na een jaar bleek dat bijna de helft van de aanwezige soorten via de lucht was aangevoerd. De uiteindelijke verdeling in aantallen was bij herkolonisatie via drift 41.4 %, via de lucht 28.2 %, stroomopwaarts via het water 18.2 % en via de bodem 19.1 %. Tabel 2 laat de verhoudingen zien uit het onderzoek van Gray en Fisher (1981).

Tabel 2 Verhoudingen tussen methoden van dispersie (Gray & Fisher 1981).

	drift	stroomopwaarts actief transport		
		water	lucht	land/bodem
% individuen	65-73	23-16	2-10	10-1
% taxa	36-23	0-4	64-65	0-8

De tijd nodig voor dieren om een habitat te (her-)koloniseren is variabel. Herkolonisatie strekt zich uit van enkele weken (Waters 1964) tot meer dan 20 jaar afhankelijk van de aard van de verstoring (Milner 1994).

Kolonisatie-onderzoek kan ook worden uitgevoerd in experimentele poelen of beektakken. In 12 kunstmatige beektakken, aangelegd buiten in een beek, is de kolonisatie van waterplanten gevolgd door Riis et al. (2004). Na 30 weken was 1 % van de beektakken bedekt met vegetatie, na 83 weken 90%. Propagulen kwamen alleen van bovenstroomse trajecten. *Veronica anagallis-aquatica* en *Lagarosiphon major* waren de eerste kolonisten, gevolgd door *Potamogeton crispus* en *Myriophyllum propinquum*. De dominante soorten bij de laatste kolonisten waren amfibische soorten zoals *Veronica anagallis-aquatica*, *Rorippa nasturtium-aquaticum* en *Mimulus guttatus*. De sterkte van de stroming had geen effect op de bedekking (deze varieerde van 0 tot 0.74 m/s (bij afvoerpieken). Afvoerpieken resulteerden niet in het losraken van de vegetatie door verhoogde stroomsnelheid. Waarschijnlijk wordt losraken van



vegetatie bij afvoerpieken eerder veroorzaakt door destabilisatie van het sediment. In deze kunstbeken was dat gestabiliseerd met grind (Riis et al. 2004).

Kunstmatige poelen worden snel gekoloniseerd door zoöplankton. De afstand die varieerde van 5 tot 60 m van de oorspronkelijke poelen bleek geen rol te spelen, wat betekent dat een afstand van 60 m geen probleem vormt voor de kolonisatie. Kolonisatie vond plaats binnen enkele dagen tot weken (Cohen & Shurin 2003).

De resultaten tonen duidelijk verschillen maar er kan veel geleerd worden over dispersieafstand, route en snelheid voor veel soorten tegelijk door het bemonsteren van nieuwe habitats. Wel is het nodig dan ook kennis te hebben over het voorkomen van soorten in de omgeving en mogelijke transportroutes.

## 7.7 Conclusies

- Er zijn directe en indirecte methoden om dispersie te meten.
- Directe methoden zijn gericht op het direct observeren van dispersie bij één of meer individuen, bijvoorbeeld door het volgen van het individu (eventueel met zenders), vangen van individuen, vangen-merken-terugvangen en het merken met stabiele isotopen;
- Indirecte methoden zijn genetische studies waarbij genetische verschillen tussen populaties bepaald worden aan de hand van bijvoorbeeld allelfrequenties en het bemonsteren van nieuwe habitats;
- Bij directe methoden worden vaak zeldzame gevallen van dispersie over lange afstand gemist, bij indirecte methoden lijkt dispersie vaker voor te komen maar de onderliggende modellen zijn deels gebaseerd op niet getoetste aannames.
- Het gebruik van vallen heeft als nadeel dat slechts een klein deel van de populatie gevangen wordt en dat de herkomst niet zeker is. Deze methode is alleen bruikbaar voor volwassen insecten. Het merken van dieren door ze eerst te vangen en later terug te vangen maakt de herkomst wel duidelijk;
- Het gebruik van stabiele isotopen heeft als voordeel dat veel dieren tegelijk gemerkt worden zonder ze eerst te hoeven vangen. De resultaten van deze benadering komen meer in de buurt van de resultaten van indirecte studies. Er worden hogere frequenties van lange afstand dispersie gevonden dan bij andere directe methoden;
- Over de bruikbaarheid van genetische studies verschillen de meningen. Gedeeld wordt de gedachte dat het nuttig is om verschillende methodes tegelijkertijd te gebruiken, zodat de resultaten vergeleken kunnen worden. Doordat er veel aannames gedaan moeten worden is de betrouwbaarheid minder. Aan de andere kant wordt vaak aangetoond dat er meer dispersie over langere afstand is dan met directe methoden gemeten kan worden;
- Ten slotte is er de mogelijkheid om nieuwe habitats te bemonsteren. Dit kan informatie geven over de dispersieafstand, tijd en routes van veel soorten tegelijk. Een nadeel is dat gedegen kennis nodig is over het voorkomen van soorten in de omgeving en mogelijke transportroutes.

- Iedere methode heeft voor- en nadelen. De keuze voor een bepaalde methode hangt af van de beschikbare tijd, het beschikbare budget, de kenmerken van de te onderzoeken soorten en hun dispersiemethode en het landschap waarin ze voorkomen.

## Literatuur

- Agami, M. & Waisel, Y. 1986. The role of mallard ducks (*Anas platyrynchos*) in the distribution and germination of seeds of the submerged hydrophyte *Najas marina* L. *Oecologia* 68: 473-475.
- Allan J.D. 1984. The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Oikos* 42: 68-76.
- Andersen, M.M. 1982. *The semiaquatic Bugs*. Klampenborg, Denmark: Scandinavian Sci. 455pp.
- Angus, R.B. 1970. Genetic experiments on *Helophorus* F. (Coleoptera: Hydrophilidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London* 122: 257-276.
- Arnoud Br. 1964. Onze inheemse modderkruipers. *Natuurhistorisch Maandblad* 53(1): 5-7.
- Atkinson, K.M. 1970. Dispersal of phytoplankton by ducks. *Wildfowl* 21: 110-111.
- Atkinson, K.M. 1971. Further experiments in dispersal of phytoplankton by birds. *Wildfowl* 22: 98-99.
- Bailey R.G. 1966. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. *Hydrobiologia* 27: 353-367.
- Balfour-Browne F. 1958. *British water beetles*. Vol. 3. Roy. Soc., London.
- Ball R.C., Wojjalik T.A. & Hooper F.F. 1963. Upstream dispersion of radiophosphorus in a Michigan trout stream. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 48: 57-64.
- Barrat-Segretain, M.H. & Bornette, G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421: 31-39.
- Batt, B.D.J., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, D.H., Kadleg, J.A. & Krapu, G.L. 1992. *Ecology and management of breeding waterfowl*. University of Minnesota Press, Minnesota.
- Beauchamps R.S.A. 1933. Rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. Exp. Biol.* 10: 113-129.
- Beauchamps R.S.A. 1937. Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. Exp. Biol.* 4: 104-116.
- Bell M.C., Hildebrand S.G. 1979. Fish passage and small hydroelectric technology: A state of the art review. Washington University, Seattle, WA (U.S.).
- Bell, G. 1982. *The masterpiece of nature: The evolution and genetics of sexuality*. Univ. Calif. Press., Berkeley.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates: mechanisms and consequences. *Annual Review in Ecology and Systematics* 32: 159-181.
- Bishop J.E. & Hynes H.B.N. 1969. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 26: 279-298.
- Bless R. 1981. Untersuchungen zum Einfluss von gewässerbaulichen Massnahmen auf die Fischfauna in Mittelgebirgsbächen. *Natur und Landschaft* 56: 243-252.
- Bless R. 1985. Zur Regeneration von Bächen der Agrarlandschaft, eine ichthyologische Fallstudie. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*, Heft 26: 1-79.

- Boedeltje, G., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Van Groenendael, J.M. & Soesbergen, M. 2003. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology* 91: 855-866.
- Bohonak, A.J. & Jenkins, D.G. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6: 1-14.
- Bohonak, A.J. & Whiteman, H.H. 1999. Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca): effects of hydroperiod and salamanders. *Limnol. Oceanogr.* 44: 487-493.
- Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* 74: 21-45.
- Bondesen, P. & Kaiser, E.W. 1949. *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* Smith in Denmark illustrated by its ecology. *Oikos* 1: 252-281.
- Bossart, J. & Prowell, D.P. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 202-206.
- Bossart, J.L. & Prowell, D.P. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons, and new directions. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 202-206.
- Bouvet Y. 1977. Adaptations physiologiques et compartementales des *Stenophylax* (Limnephilidae) aux eaux temporaires. In: Proc. 2n Int. Symp. on Trichoptera. Crichton, Mi.I. ed. Junk, The Hague, 117-119.
- Brändle, M., Westerman, I. & Brandl, R. 2005. Gene flow between populations of two invertebrates in springs. *Freshwater Biology* 50: 1-9.
- Brendonck, L. & Riddoch, B.J. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 87-95.
- Briers, R.A., Cariss, H.M. & Gee, J.H.R. 2002. Dispersal of adult stoneflies (Plecoptera) from upland streams draining catchments with contrasting land-use. *Archiv für hydrobiologie* 155: 627-644.
- Briers, R.A., Cariss, H.M. & Gee, J.H.R. 2003. Flight activity of adult stoneflies in relation to weather. *Ecological Entomology* 28: 31-40.
- Briers, R.A., Gee, J.H.R., Cariss, H.M. & Geoghegan, R. 2004. Inter-population dispersal by adult stoneflies detected by stable isotope enrichment. *Freshwater Biology* 49: 425-431.
- Brittain J.E. & Eikeland T.J. 1988. Invertebrate drift - A review. *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- Brittain J.E. 1982. The biology of mayflies. *Ann. Rev. Ent.* 27: 119-147.
- Brusven M.A. 1970. Drift periodicity and upstream dispersion of stream insects. *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia* 67: 49-59.
- Bubb, D.H., Thom, T.J. & Lucas, M.C. 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology* 49 (3): 357-368.
- Cáceres, C.E. & Soluk, D.A. 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131: 402-408.
- Cadée, G.C. 1991. Verspreiding van *Potamopyrgus jenkinsi*. *Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver.* 258: 781-783.

- Cain, M.L., Damman, H. & Muir, A. 1998. Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68: 325-347.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- Chapman, H.F., Hughes, J.M., Ritchie, S.A. & Kay, B.H. 2003. Population structure and dispersal of the freshwater mosquitoes *Culex annulirostris* and *Culex palpalis* (Diptera: Culicidae) in Papua New Guinea and northern Australia. *Journal of medical entomology* 40 (2): 165-169.
- Charalambidou, I., Ketelaars, H.A.M. & Santamaría, L. 2003. Endozoochory by ducks: influence of developmental stage of *Bythotrephes* diapause eggs on dispersal probability. *Diversity and Distributions* 9: 367-374.
- Charalambidou, I., Santamaría, L., Jansen, C. & Nolet, B.A. 2005. Digestive plasticity in Mallard ducks modulates dispersal probabilities of aquatic plants and crustaceans. *Functional ecology* 19 (3): 513-519.
- Chick, J.H., Cosgriff, R.J. & Gittinger, L.S. 2003. Fish as potential dispersal agents for floodplain plants: first evidence in North America. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 60 (12): 1437-1439.
- Clausen R.G. 1931. Orientation in fresh water fishes. *Ecology* 12: 541-546.
- Clay C.H. 1961. Fishways and other Fish Facilities. The department of Fisheries of Canada, Ottawa, Canada.
- Clifford H.F. 1972. Drift of invertebrates in an intermittent stream draining marshy terrain of west-central Alberta. *Can. J. Zool.* 50: 985-991.
- Cohen, G.M. & Shurin, J.B. 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zoöplankton. *Oikos* 103 (3): 603-617.
- Collier, K.J. & Smith, B.J. 1998. Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests along-side three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 361: 53-65.
- Corbet P.S. 1963. A biology of dragonflies. Quadrangle Books, Chicago.
- Coutant, C.C. 1982. Evidence for upstram dispersal of adult caddisflies (Trichoptera : Hydropsychidae) in the Colombia River. *Aquatic Insects* 4 : 61-66.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa, Vol. 3. Oxford University Press, UK.
- Crease, T.J., Lee, S.K., Yu, S.I., Spitze, K., Lehman, N. & Lynch, M. 1997. Allozyme and mtDNA variation in populations of the *Daphnia pulex* complex from both sides of the Rocky mountains. *Heredity* 79: 242-251.
- Crichton, M.I. 1971. A study of caddisflies (Trichoptera) of the family Limnephilidae, based on the Rothamsted Insect Survey, 1964-1968. *Journal of Zoology* 163: 533-563.
- Crisp D.T. 1985. Effects of impoundment and regulation of the River Tees at Cow Green (Northern Pennines, UK) upon fish populations in afferent tributaries and in the river immediately downstream of the dam. In: Alabaster J.S. *Habitat Modifications and Freshwater Fishes*. Proc. Symp. Europ. Inland Fish. Butterworths, London. 42-51.
- Dane B.G. 1978a. A review & resolution of fish passage problems at culverts side in British Columbia. Fisheries & Marine Service Technical Report No.810: 1-126.
- Dane B.G. 1978b. Culverts Guidelines: Recommendations for the design & installation of culverts in British Columbia to avoid conflict with anadromous fish. Fisheries & marine Service Technical Report No.811: 1-57.

- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. Murray, London.
- Darwin, C. 1978. Transplantation of shells. *Nature* 18: 120-121.
- Davies B.R. 1976. A trap for capturing planktonic chironomid larvae. *Freshwater Biology* 6: 373-80.
- Davies L. 1961. Ecology of two *Prosimulium* species with reference to their ovarian cycles. *Can. Ent.* 93: 1113-1140.
- De Laak, G.A.J., Vriese, F.T. & Merckx, J.C.A. 1995. Onderzoek naar de doelmatigheid van de vistrap in de Beerze. Organistaie ter Verbetering van de Binnevisserij, Nieuwegein. OVB-Onderzoeksrapport 1995-14. 43 p.
- De Meester, L., Gomez, A., Okamura, B. & Schwenk, K. 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23 (3): 121-135.
- De Nie H.W. 1996. Atlas van de Nederlandse zoetwatervissen. Media Publ., Doetinchem. 1-151.
- De Vlaming, V. & Proctor, V.W. 1968. Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive killdeer and mallard ducks. *American Journal of Botany* 55: 20-26.
- Delettre, Y.R. & Morvan, N. 2000. Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater biology* 44 (3): 399-411.
- Dendy J.S. 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. *Ecol. Monogr.* 14: 333-357.
- Dennert H.G., Dennert A.L., Kant P., Pinkster S. & Stock J.H. 1969. Upstream and downstream migrations in relation to the reproductive cycle and to environmental factors in the amphipod, *Gammarus zaddachi*. *Bijdr. Dierkunde* 39: 11-43.
- Derksen 1980
- Dillon R.T. Jr. 1988. The influence of minor human disturbance on biochemical variation in a population of freshwater snails. *Dep. Biol. Coll. Charleston. Biol. Conserv.* vol 43(2): 137-144.
- Dimond J.B. 1967. Evidence that drift of stream benthos is density related. *Ecol.* 48: 855-857.
- Dingle, H. 1996. Migration: The biology of life on the move. Oxford University Press, New York.
- Driessen G., Van der Meer M. 1981. Passage van Blankvoorn (*Rutilus rutilus*) en Graskarper (*Ctenophary nigodon idella*) door duikers. RIVO ZS 81 - 04: 1-19.
- Duarte, C.M., Planas, D. & Peñuelas, J. 1994. Macrophytes, taking control of an ancestral home. In: Margalef, R. (Ed.), *Limnology Now: a paradigm of planetary problems*. Elsevier, Amsterdam: 59-79.
- 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.
- Ebel W.J. 1985. Review of effects of environmental degradation on the freshwater stages of anadromous fish. In: Alabaster J.S. *Habitat Modifications and Freshwater Fishes*. Proc. Symp. Europ. Inland Fish. Butterworths, London. 62-82.

- Edmunds G.F. jr. Jensen S.L., Berner L. 1976. The mayflies of north and central America. Univ. Minnesota Press. Minneapolis.
- Elbersen-van der Straten, J.W.H. & Higler, L.W.G. 2002. Dispersie en migratie van aquatische insecten in stilstaande en stromende wateren. Alterra-rapport 572, Alterra, Wageningen.
- Elliott J.M. & Humpesch U.H. 1980. Eggs of Ephemeroptera. Ann. Rep. Freshwat. Biol. Assoc. 48: 41-52.
- Elliott J.M. 1967a. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. J. Anim. Ecol. 36: 343-362.
- Elliott J.M. 1967b. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. Arch. Hydrobiol. 63: 202-237.
- Elliott J.M. 1968. The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). J. Zool., London 155: 201-221.
- Elliott J.M. 1969. Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). Oikos 20: 110-118.
- Elliott J.M. 1971. Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream. J. Anim. Ecol. 40: 235-252.
- Engblom E., Lingdell P.E. & Müller K. 1981b. Occurrence of flight movements of mayflies (Ins. Ephemeroptera) in the mouth of a coastal stream in the northern Bothnian Sea. Fauna Norrlandica 5: 1-14.
- Engblom E., Lingdell P.E., Mendl H. & Müller K. 1981a. Flying behaviour of some mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) in two rapids of the river Dalälven. Fauna Norrlandica 7: 1-10.
- Fernando C.H. & Galbraith D. 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. Verh. Int. Ver. Limnol. 18: 1564-1575.
- Fernando C.H., Galbraith D. 1970. A heavy infestation of gerrids (Hemiptera: Heteroptera) by water mites (Acarina: Limnocharidae). Can. J. Zool. 48: 592-594.
- Figuerola, J. & Green, A.J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. Freshwater biology 47 (3): 483-494.
- Flannagan J.F. 1978. The winter stoneflies *Allocapnia granulata* (Taeniopterygidae), *Taeniopteryx nivalis* and *T. parvula* (Capniidae) in southern Manitoba. Can. Ent. 110: 111-112.
- Fonseca Dina, M. & Hart David, D. 2001. Colonization history masks habitat preferences in local distributions of stream insects. Ecology 82 (10): 2897-2910.
- Franklin J.R. 1980. Evolutionary change in small populations. In: Soulé, M.E. & Wilcox B.A. Conservation biology. Sunderland, Massachusetts.
- Freeland, J.R., Noble L.R. & Okamura, B. 2000a. Genetic consequences of the metapopulation biology of a facultatively sexual freshwater invertebrate. J. Evol. Biol. 13: 383-395.
- Freeland, J.R., Noble L.R. & Okamura, B. 2000b. Genetic diversity of North American populations of *Cristatella mucedo*, inferred from microsatellite and mitochondrial DNA. Mol. Ecol. 9: 1375-1389.
- Freeland, J.R., Rimmer, V.K. & Okamura, B. 2001. Genetic changes within freshwater bryozoan populations suggest temporal gene flow from statoblast banks. Limnol. Oceanogr. 46: 1121-1129.

- Freeman J.A. 1945. Studies on the distribution of insects by aerial currents. *J. Anim. Ecol.* 14: 128-154.
- Fryer G. 1974. Attachment of bivalve molluscs to corixid bugs. *Naturalist, Hull* 928: 18.
- Frisch, D. 2001. Life cycles of the two freshwater copepods *Cyclops strenuus* Fischer and *Cyclops insignis* Claus (Cyclopoida, Copepoda) in an amphibious floodplain habitat. *Hydrobiologia* 453: 285-293.
- Frost, S.W. 1957. The Pennsylvania insect light trap. *Journal of Economic Entomology* 50: 287-292.
- Gauley J.A., Weaver C.R., Thompson C.S. 1966. Research on fishery problems, May 1960-April 1965. U.S. Fish and Wildlife Service, Report to Army Corps of Engineers, North Pacific Division.
- Gislen T. 1948. Aerial plankton and its conditions of life, *Camb. Phil. Soc. Biol. Rev.* 23: 109-126.
- Göthberg A. 1972. Gerichtete Flugbewegungen von Insecten an Fliessenden Gewässern. *Aquilo Ser. Zool.* 13: 5-7.
- Göthberg A. 1973. Dispersal of lotic Trichoptera from a north Swedish stream. *Aquilo Ser. Zool.* 14: 99-104.
- Graham, R.L., Turner, M.G. & Dale, V.H. 1990. How increasing CO<sub>2</sub> and climate change affect forests. *Bioscience* 40: 575-587.
- Gray L.J. & Fisher S.G. 1981. Postflood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland sonoran desert stream. *The American Naturalist* 106: 249-257.
- Griffith, M.B., Barrows, E.M., Perry, S.A. 1998. Lateral dispersal of adult insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 195-201.
- Hagler, J.R. & Jackson, C.G. 2001. Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* 46: 511-543.
- Hairston, N.G.J., Van Brunt, R.A., Kearns, C.M. & Engstrom, D.M. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76: 1706-1711.
- Hardisty M.W. 1944. The life history and growth of the brook lamprey (*Lampetra planeri*). *J. Anim. Ecol.* 13: 110-122.
- Harker J.E. 1953. An investigation of the distribution of the mayfly fauna of a Lancashire stream. *J. Anim. Ecol.* 22: 1-13.
- Harris D.A., Harrison A.D. 1974. Life cycles and larval behaviour of two species of *Hydrachna* (Acari: Hydrachnidae), parasitic upon Corixidae (Hemiptera: Heteroptera). *Can. J. Zool.* 52: 115-1165.
- Harrison A.D. 1966. Recolonisation of a Rhodanesian stream after drought. *Archiv für Hydrobiologie* 62: 405-21.
- Hayden W. & Clifford H.F. 1974. Seasonal movements of the mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) in a Brown-water Stream of Alberta, Canada. *The American Midland Naturalist* 91: 90-102.
- Hershey, A.E., Pastor, J., Peterson, B.J. & Kling, G.J. 1993. Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis* mayflies in an arctic river. *Ecology* 74: 2415-2425.
- Hoffsten, P.-O. 2003. Effects of an extraordinarily harsh winter on macroinvertebrates and fish in boreal streams. *Archiv für Hydrobiologie* 157: 505-523.



- Hoffsten, P.-O. 2004. Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology* 49: 810-817.
- Hollingsworth, P.M., Gornall, R.J. & Preston, C.D. 1996. Genetic variability in two hydrophilous species of *Potamogeton*, *P. pectinatus* and *P. filiformis* (Potamogetonaceae). *Plant Syst. Evol.* 202: 233-254.
- Holt C.S. & Waters T.F. 1967. Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. *Ecology* 48: 225-234.
- Holt, M.L. 1999. The role of ducks as dispersers of wetland seeds. MSc Thesis Iowa State University, Iowa.
- Howard, D.J. & Berlocher, S. 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hughes D.A. 1969. Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. *Ecology* 51: 301-305.
- Hughes, J.M., Bunn, S.E., Hurwood, D.A. & Cleary, C. 1998. Dispersal and recruitment of *Tasiagma ciliata* (Trichoptera: Tasiimiidae) in rainforest streams, south-eastern Australia. *Freshwater biology* 39: 117-127.
- Hughes, J.M., Mather, P.B., Sheldon, A.L. & Allendorf, F.W. 1999. Genetic structure of the stonefly, *Yoraperla brevis*, populations: the extent of gene flow among adjacent montane streams. *Freshwater Biology* 41: 63-72.
- Hultin L. 1968. A method of trapping freshwater Amphipoda migrating upstream. *Oikos* 19: 400-402.
- Hultin L. 1971. Upstream movements of *Gammarus pulex pulex* (Amphipoda) in a south Swedish stream. *Oikos* 22: 329-47.
- Hultin L., Svensson B. & Ulfstrand S. 1969. Upstream movements of insects in a South Swedish 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. 1976. The biology of Plecoptera. *Ann. Rev. Ent.* 21: 135-153.
- Jackson D.J. 1956. The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the Western Scottish Isles. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 167: 76-96.
- Jackson, J.K. & Resh, V.H. 1989. Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern Californian stream. *Environ. Entomol.* 18: 278-283.
- Jackson, J.K., McElravy, E.P. & Resh, V.H. 1999. Long-term movements of self-marked caddisfly larvae (Trichoptera: Sericostomatidae) in a California coastal mountain stream. *Freshwater Biology* 42: 525-536.
- Jenkins, D.G. & Buikema, A.L. Jr. 1998. Do similar communities develop in similar sites? A test with zoöplankton structure and function. *Ecol. Monogr.* 68: 421-443.
- Jenkins, D.G. & Underwood, M.O. 1998. Zoöplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiology* 387 & 388: 15-21.
- Kane D.L., Behlke C.E., Basketfield D.L., Gleck R.E., Travis M.D. 1989. Hydrology, hydraulics and fish passage performance of Artic grayling (*Thymallus arcticus*) at Fish Creek, Denali Highway near Cantwell Alaska. *Alaska Univ. Fairbanks (USA)*. 302.

- Karlson, R.H. 1992. Divergent dispersal strategies in the freshwater bryozoan *Plumatella repens* – ramet size effects on statoblast numbers. *Oecologia* 89: 407-411.
- Kay A.R., Lewis R.B. 1970. Passage of anadromous fish through highway drainage structures. In: Highway research report. State of California Sacramento, CA (Verenigde Staten): California Div. of Highways: 15.
- Kelly, L.C., Bilton, D.T. & Rundle, S.D. 2001. Genetic differentiation and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera: Limnephilidae). *Heredity* 86: 370-377.
- Kerney, M.P. 1999. Atlas of the land and freshwater molluscs of Britain and Ireland. Colchester: Harley. 264 pp.
- Kovats, Z.E., Ciborowski, J.J.H. & Corkum, L.D. 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater biology* 36 (2): 265-276.
- Lansbury I. 1955. Some notes on invertebrates other than insects found attached to water bugs (Hemiptera: Heteroptera). *Entomologist* 88: 139-140.
- Larimore R.W. 1972. Daily and seasonal drift of organisms in a warm-water stream. *Illinois Nat. Hist. Surv. (Wat. Res. Centra) Res. Rep.* 55: 1-105.
- Lavandier P. 1982. Evidence of upstream migration by female adults of *Baetis alpinus* Pict. (Ephemeroptera) at high altitude in the Pyrenees. *Annls. Limnol.* 18: 55-59.
- Lehmann U. 1967. Drift und populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* Koch. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 60: 227-274.
- Lehmann U. 1970. Stromaufwärts gerichteter Flug von *Philopotamus montanus* (Trichoptera). *Oecologia* 4: 163-175.
- Lehmkuhl D.M. 1972. *Baetisca* (Ephemeroptera: Baetiscidae) from the western interior of Canada with notes on the life cycle. *Can. J. Zool.* 50: 1015-1017.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Am.* 15: 237-240.
- Lincoln, R, Boxshall, G. & Clark, P. 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 350 pp.
- Lucas M.C., Baras E. 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science Ltd: Oxford, UK.
- Macan T.T. 1939. Notes on the migration of some aquatic insects. *J. Soc. Brit. Ent.* 2: 1-16.
- Macan T.T. 1974. Freshwater ecology. Longman Group Ltd., London. 343 pp.
- MacDonald, G.H. 1980. The use of *Artemia* cysts as food by the flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*) and the shelduck (*Tadorna tadorna*). In: The Brine Shrimp *Artemia*, Vol. 3 Ecology, Culturing, Use in aquaculture (Eds. Persoone, G., Sorgeloos, P., Roels, O. & Jaspers, E.), Universa Press, België: 97-104.
- Macneale, K.H., Peckarsky, B.L. & Likens, G.E. 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater biology* 50 (7): 1117-1130.
- Mader, E., Van Vierssen, W. & Schwenk, K. 1998. Clonal diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation. *Aquatic Botany* 62: 147-160.
- Madsen B.L. 1977. Studies of populations movements of adult *Brachyptera risi* (Plecoptera). *Oikos* 27: 273-80.

- Madsen B.L., Bengtson J. & Butz I. 1973. Observations on upstream migration by imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 678-681.
- Maguire B. 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonisation of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.* 33:161-85.
- Malicky, H. 1987. Anflugdistanz und Fallenfangbarkeit von Köcherfliegen (Trichoptera) bei Lichtfallen. *Jahresbericht der Biologischen Station Lunz* 10: 140-157.
- Malmqvist, B. 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* (Bloch), in a South Swedish stream. *J. Fish. Biol.* 16: 105-114.
- Malmqvist, B. 2000. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation* 93: 271-276.
- Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 679-694.
- Malone, C.R. 1965a. Dispersal of aquatic gastropods via the intestinal tract of waterbirds. *Nautilus* 78: 135-139.
- Malone, C.R. 1965b. Dispersal of plankton: rate of food passage in mallard ducks. *Journal of Wildlife Management* 29: 529-533.
- McArthur J.V. & Barnes J.R. 1985. Patterns of macroinvertebrate colonization in an intermittent Rocky Mountain stream. *Great Basin Naturalist* 45: 117-123.
- McCarthy D.T. 1985. The adverse effects of channalization and their amelioration. In: Alabaster J.S. *Habitat Modifications and Freshwater Fishes. Proc. Symp. Europ. Inland Fish.* Butterworths, London. 83-97.
- McFadden J.T., Cooper E.L. 1962. An ecological comparison of six populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Trans. Am. Fish. Soc.* 91: 53-62
- McGrath C.J. 1985. The role of the fisheries engineer in the design and execution of arterial drainage schemes. In: Alabaster J.S. *Habitat Modifications and Freshwater Fishes. Proc. Symp. Europ. Inland Fish.* Butterworths, London. 98-103.
- McPeck, M.A. 1989. Differential dispersal tendencies among *Enallagma* damselflies (Odonata) inhabiting different habitats. *Oikos* 56: 187-195.
- Meijering M.P.D. 1972. Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. *Arch. Hydrobiol.* 70: 133-205.
- Merwald I.E. 1987. Untersuchung und Beurteilung von Bauweisen der Wildbachverbauung in ihrer Auswirkung auf die Fischpopulation. *Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, Wein.* 158 I: 1-196, 158 II: 197-396.
- Milbrink, G. & Timm, T. 2001. Distribution and dispersal capacity of the Ponto-Caspian tubificid oligochaete *Potamothrix moldaviensis* Vejdovský et Mrázek, 1903 in the Baltic Sea Region. *Hydrobiologia* 463: 93-102.
- Miller, M.P., Blinn, D.W. & Keim, P. 2002. Correlations between observed dispersal capabilities and patterns of genetic differentiation in populations of four aquatic insect species from the Arizona White Mountains, U.S.A. *Freshwater Biology* 47 (9): 1660-1673.
- Milliger L.E., Schlichting H.E. Jr. 1968. The passive dispersal of viable algae and Protozoan by an aquatic beetle. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 87: 443-448.

- 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.
- Milner, A. 1994. Colonisation and succession of invertebrate communities in a new stream in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology* 32: 387-400.
- Minckley W.L. 1964. Upstream movements of *Gammarus* (Amphipoda) in Doe Run, Meade County, Kentucky. *Ecol.* 45: 195-197.
- Minshall G.W. & Petersen R.C. Jr. 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* 104: 49-76.
- Minshall G.W. & Winger P.V. 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology* 49: 580-582.
- Momot W.T. 1966. Upstream movement of crayfish in an intermittent Oklahoma stream. *Am. Midl. Nat.* 75: 150-159.
- Müller K. 1954. Investigations on the organic drift in north Swedish streams. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 35: 133-148.
- Müller K. 1963. Diurnal rhythm in "organic drift" of *Gammarus pulex*. *Nature* 198: 806-807.
- Müller K. 1966. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 56: 93-142.
- Müller K. 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 309-323.
- Müller K. 1982. The Colonization Cycle of Freshwater Insects. *Oecologia (Berl)* 52: 202-207.
- Müller-Motzfeld G., Duty J. & Strunk P. 1986. "Krebs-Sterben" im Herta-See (Rügen). *Naturschutzarb. in Mecklenburg* 29: 93-97.
- Neave N. 1930. Migratory habits of the mayfly, *Blasturus cupidus* Say. *Ecology* 49: 75-81.
- Neves R.M. 1979. Movements of larval and adult *Pycnopsyche guttifer* (Walker) (Trichoptera: Limnephilidae) along Factory Brook, Massachusetts. *Am. Midl. Nat.* 102: 192-204.
- Nijboer, R.C. 2004. Een expertsysteem voor de keuze van hydrologische maatregelen. I. Literatuurstudie naar hydrologische maatregelen en de effecten op sloot- en beekecosystemen. Alterra-rapport 1066, Alterra, 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.
- Noel M.S. 1954. Animal ecology of a New Mexico springbrook. *Hydrobiologia* 6: 120-35.
- Northcote T.G. 1998. Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds) *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books. Blackwell Science Publications, pp. 3-18.
- Nürnbergger, B. & Harrison, R.G. 1995. Spatial population structure in the whirling beetle *Dineutus assimilis*: evolutionary influences based on mitochondrial DNA and field data. *Evolution* 49: 266-275.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology* (3rd edition). W.B. Saunders Company. Philadelphia.

- Okamura, B. & Freeland, J.R. 2002. Gene flow and the evolutionary ecology of passively dispersing aquatic invertebrates. In: Dispersal Ecology (Eds. Bullock, J.M., Kenward, R.E. & Hails, R.S.), Blackwell Science, Malden, MA: 194-216.
- Okamura, B. & Hatton-Ellis, T. 1995. Population biology of bryozoans – correlates of sessile, colonial life-histories in fresh-water habitats. *Experientia* 51: 510-525.
- Otto C., Svensson B.W. 1976. Consequences of removal of pupae for a population of *Potamophylax cimbularius* (trichoptera) in a South Swedish stream. *Oikos* 27: 40-43.
- Pearson W.D., D.R. Franklin 1968. Some factors affecting drift rates of *Baetis* and Simuliidae in a large river. *Ecology* 49: 75-81.
- 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 über verschiedenartige Fishpässe am Beispiel der Mosel. Courier Forschungsinstitut. Senckenberg 76, Frankfurt a.M.
- Petersen, I., Masters, Z., Hildrew, A.G. & Ormerod, S.J. 2004. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology* 41 (5): 934-950.
- Petersen, I., Winterbottom, J., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A., Spiers, D. & Gurney W. 1999. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone stream, U.K. *Freshwater Biology* 42: 401-416.
- Pinkster S., Platvoet D. 1986. De vlokreeften van het Nederlandse oppervlaktewater. K.N.N.V. 172.
- Pollux, B.J.A., Santamaria, L. & Ouborg, N.J. 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater biology* 50 (2): 232-242.
- Proctor V.W. 1964. Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology* 45: 656-658.
- Proctor V.W., Malone C.R., De Vlaming V.L. 1967. Dispersal of aquatic organisms: viability of disseminules recovered from the intestinal tracts of captive killdeer. *Ecology* 48: 672-676.
- Provost N.W. 1952. The dispersal of *Aedes taeniorhynchus* I. Preliminary studies. *Mosquito News* 12: 174-190.
- Quak J. 1994. Klassificatie en typering van de visstand in het stromend water. In: Vismigratie, visgeleiding en vispassages in Nederland. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij. OVB-Rapport. Nieuwegein. 1-279.
- Rees W.J. 1952. The role of Amphibia in the dispersal of bivalve molluscs. *Brit. J. Herpet.* 1: 7.
- Rees, W.J. 1965. The aerial dispersal of mollusca. *Proc. Malac. Soc. London* 36: 269-282.
- Revell D.L., Stewark K.W., Schlichting, H.E. Jr. 1967. Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain craneflies and midges. *Ecology* 48: 1023-1027.
- Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve.
- Riemersma P. & Quak J. 1991. Vismigratie en de aanleg van visoptrek-voorzieningen. Deelrapport 2 van de Literatuurstudie Vispassages. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB 1991/1: 1-103.

- Riemersma P. 1994. Biologische aspecten bij het ontwerp van vispassages. Vismigratie, visgeleiding en vispassages in Nederland. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij. Nieuwegein. 1-279.
- Riis, T., Biggs, B.J.F. & Flanagan, M. 2004. Colonisation and temporal dynamics of macrophytes in artificial stream channels with contrasting flow regimes. *Archiv fuer Hydrobiologie* 159 (1): 77-95.
- Riley, J.R., Smith, A.D., Reynolds, D.R., Edwards, A.S., Osborne, J.L., et al. 1996. Tracking bees with harmonic radar. *Nature* 379: 29-30.
- Roff, D.A. 1977. Dispersal in dipterans: its costs and consequences. *J. Anim. Ecol.* 46: 443-456.
- Roff, D.A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecol. Monogr.* 60: 389-421.
- Roff, D.A. 1994. The evolution of flightlessness: Is history important? *Evol. Ecol.* 8: 639-657.
- Rogers A., Cane A. 1979. Upstream passage of adult salmon through an unlit tunnel. *Fish. Mgmt* 10-2: 87-92.
- Roos T. 1957. Studies on the upstream migration of adult stream-dwelling insects. I. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 35: 133-148.
- 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.
- Ross H.H. 1956. Evolution and classification of the mountain caddisflies. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145: 1219-1228.
- Russev B. 1972. Über die Migration der Rheobionten in Fließgewässern. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 18: 730-734.
- Sanderson, R.A., Eyre, M.D. & Rushton, S.P. 2005. The influence of stream invertebrate composition at neighbouring sites on local assemblage composition. *Freshwater Biology* 50: 221-231.
- Santamaría, L. & Klaassen, M. 2002. Waterbird-mediated dispersal of aquatic organisms: An introduction. *Acta Oecologica* 23 (3): 115-119.
- Santamaría, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23 (3): 137-154.
- Schönborn W. 1992. Fließgewässerbiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Schuhmacher H. 1986. 'Kunstliche Bachalterung' - eine konzeptuelle Charakterisierung anthropogener Veränderungen von Mittelgebirgsbacjen. *Verh. Dt. Zool. Ges.*
- Schwarz P. 1970. Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia* Arten (Plecoptera). *Archiv für Hydrobiologie* 67: 103-72.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London.
- Segerstråle, S.G. 1954. The freshwater amphipods *Gammarus pulex* (L.) and *Gammarus lacustris* (Sars) in Denmark and Fennoscandia – a contribution to the late and post-glacial immigration history of the aquatic fauna of northern Europe. *Societas Scientiarum Fennica Commentationes Biologicae* 15.

- Semmekrot S. 1994. De visstand in het beekstelsel Enschede-Zuid. Deel 2, habitat evaluatie procedure voor vier prioritaire vissoorten: bierpje, riviergrondel, beekprik en rivierdonderpad en analyse van vismigratieknelpunten. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij. OVB-Onderzoeksrapport 1993-10: 1-61.
- Service, M.W. 1993. Mosquito ecology field sampling methods. Elsevier, London, 988 pp.
- Service, M.W. 1997. Mosquito (Diptera: Culicidae) dispersal: the long and short of it. J. Med. Entomol. 34: 579-588.
- Schuhmacher H. 1969. Kompensation der Abdrift von Köcherfliegen-Larven (Insecta, Trichoptera). Naturwiss. 56: 378.
- Shurin, J.B. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. Ecology 81 (11): 3074-3086.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and nonequilibrium populations. Evolution 47: 264-279.
- Smits, A.J.M., Van Ruremonde, R. & Van der Velde, G. 1989. Seed dispersal of three Nymphaeid macrophytes. Aquatic Botany 35: 167-180.
- Smyly W.J.P. 1955. On the biology of the stone-loach *Noemacheilus barbatula* (L.). Freshwater Biological Association. Ambleside: 167-186.
- Smyly W.J.P. 1957. The life history of the bull-head or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). Proc. Zool. Soc. Lond. 128: 431-453.
- Sode, A. & Wiberg-Larsen, P. 1993. Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. Freshwater Biology 30: 439-446.
- Söderström O. 1987. Upstream movements of invertebrates in running waters - a review. Arch. Hydrobiol. 111: 197-208.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P.A. 2000. Ecological Methods. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Southwood, T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. Oikos 52: 3-18.
- Stadler F. 1915. In: Ulmer 1929. Eintagsfliegen (Ephemeroptera) (Agnatha). Die Tierwelt Mitteleuropas 4: 1-43.
- Statzner B. 1979. Der obere und Untere Schierenseebach (Schleswig-Holstein). Strukturen und Funktionen in zwei norddeutschen See-Ausfluß-systemen, unter besonderer Berücksichtigung der Makroinvertebraten. Diss. Univ. Kiel.
- Steinmann P. 1913. Über Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers. Verh. naturforsch. Ges. Basel 24: 1-23.
- Steinmann P., Koch W., Scheuring L. 1937. Die Wanderungen unserer Süßwasserfische dargestellt auf Grund von Mareirungsversuchen. Z. Fisch. Hilfswiss. 35: 369-467.
- Stewart K.W., Milliger L.E., Solon B.M. 1970. Dispersal of algae, protozoans and fungi by aquatic Hemiptera, Trichoptera and other aquatic insects. Ann. Ent. Soc. Amer. 63: 139-144.
- Stott B. 1967. The movements and population densities of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) in the river Mole. J. Anim. Ecol. 36: 407-423.
- Svensson B.W. 1972. Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. Oikos 27: 370-383.

- Svensson B.W. 1974. Population movements of adult Trichoptera at a south Swedish stream. *Oikos* 25: 326-36.
- Svensson, B.W. 1998. Local dispersal and its life-history consequences in a rock-pool population of a gyrenid beetle. *Oikos* 82: 111-122.
- Swanson, G.A. & Bartonek, J.C. 1970. Bias associated with food analysis in gizzards of blue-winged teal. *Journal of Wildlife Management* 34: 739-746.
- Tanner B.J., Wilde G.A. 1981. Comparison of fish populations above and below a culvert. *Blue Jay*, vol. 39(2): 79-81.
- Taylor, D.J., Finston, T.L. & Hebert, P.D.N. 1998. Biogeography of a widespread freshwater crustacean: pseudocongruence and cryptic endemism in the north american *Daphnia laevis* complex. *Evolution* 52: 1648-1670.
- Thienemann, A. 1950. The transport of aquatic animals by birds. *Die Binnengewässer*, Stuttgart 18: 809.
- Thomas E. 1966. Orientierung der Imagines von *Capnia atra* Morton (Plecoptera). *Oikos* 17: 278-80.
- Thomas E. 1969. Die drift von *Asellus coxalis septentrionalis* Herbst. *Oikos* 20: 231-247.
- Thomas, E.P., Blinn, D.W. & Keim, P. 1998. Do xeric landscapes increase genetic divergence in aquatic landscapes? *Freshwater Biology* 40: 587-593.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.* 45: 759-772.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151-190.
- Ulfstrand S. 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. *Oikos Suppl.* 10: 1-120.
- Ulfstrand S., Nilson L.M., Stergar A. 1974. Composition and diversity of benthic species collectives colonizing implanted substrates in a south Swedish stream. *Entomologica Scandinavica* 5:115-22.
- Unestam T., Nestell C. & Abrahamsson S. 1972. An electrical barrier for preventing migration of freshwater crayfish in running water. A method to stop the spread of the crayfish plague. Institute of Freshwater Research, Drottningholm. Rep. no 52: 199-203.
- Van der Valk, A.G. 1981. Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 37: 130-177.
- Vasnetsov V.V. 1995. The origin of Spawning Migrations of migratory Fishes. *Essays on general Problems in Ichthyology*, U.S.S.R. Academy of Sciences Press.
- Velasco, J., Suarez, M.S. & Vidal-Abarca, M.R. 1998. Factores que determinan la colonizacion de insectos acuaticos en pequenos estanques. *Oecol. Aquat.* 11: 87-99.
- Vepsäläinen, K. 1974. Determination of wing length and diapause in water striders (*Gerris* Fabr., Heteroptera). *Hereditas* 77: 163-176.
- Vepsäläinen, K. 1978. Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance. In: *Evolution of insect migration and diapause* (Ed. Dingle, H.), Springer-Verlag, New York: 218-253.



- Verdonschot, P.F.M., Schmidt, G., Van Leeuwen, P.H.J. & Schot, J.A., 1988. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvennen. RIN-rapport 88/31. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Verdonschot, P.F.M. (red.) 1995. Beken stromen, leidraad voor ecologisch beekherstel. Handleiding opgesteld door de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer in opdracht van STOWA. STOWA rapport 95-03, WEW-06, 236 p.
- Videler J.J. & Wardle C.S. 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance. Rev. in Fish Biol. and Fisheries 1, 23-40.
- Vivian-Smith, G. & Stiles, E.W. 1994. Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. Wetlands 14: 316-319.
- Vogel, S. 1981. Life in moving fluids: The physical biology of flow. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Voorn, P.J.J.J. 1996. Uitwerking beleid vismigratie. Waterschap De Dommel, Afdeling Waterkwaliteit. 37 p. (+ bijlagen).
- Vriese F.T. 1994. Stroomafwaartse visgeleiding bij waterkrachtcentrales. In: Vismigratie, visgeleiding en vispassages in Nederland. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij. Nieuwegein. 1-279.
- Ward J.V., Stanford J.A. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: T.D. Fontaine u. S.M. Bartell (eds) - Dynamics of lotic ecosystems, 29-41 Ann. Arbor. Science Publishers Inc. Ann. Arbor, MI.
- Waringer, J.A. 1991. Phenology and the influence of meteorological parameters on the catching success of light-trapping for Trichoptera. Freshwater Biology 25: 307-319.
- 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.
- Waters T.F. 1972. The drift of stream insects. Ann. Rev. Ent. 17: 253-272.
- Waters T.F. 1981. Seasonal patterns in production and drift of *Gammarus pseudolimnaeus* in Walley Creek, Minnesota. Ecology 62: 1458-1466.
- Watts F.E. 1974. Design of culvert fishways. Idaho Water Resources Research Institute Report, Project A-027-IDA, Moscow, Idaho. 62.
- Webster, J.R. & Ehrman, T.P. 1996. Solute dynamics. In: Methods in stream Ecology (Eds. Hauer, F.R., Lamberti, G.A.), Academic Press, London: 145-160.
- Welham, C.V.J. 1994. Flight speeds of migrating birds: a test of maximum range speed predictions from the aerodynamic equations. Behavioural Ecology 5: 1-8.
- Wellen P.M., Kane D.L. 1985. Hydraulic evaluation of fish passage through roadway culverts in Alaska: Data report. Appendix. Alaska Univ. Fairbanks (USA). 244.
- Wesselingh, F.P., Cadee, G.C. & Renema, W. 1999. Flying high: On the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. Geologie en Mijnbouw 78 (2): 165-174.
- Whitlock, M.C. & McCauley, D.E. 1999. Indirect measures of gene flow and migration:  $F_{st} \neq 1/(4N_m + 1)$ . Heredity 82: 117-125.
- Wilcock, H.R., Hildrew, A.G. & Nichols R.A. 2001. Genetic differentiation of a European caddisfly: past and present gene flow among fragmented larval habitats. Molecular Ecology 10: 1821-1834.

- Wilcock, H.R., Nichols R.A. & Hildrew, A.G. 2003. Genetic population structure and neighbourhood population size estimates of the caddisfly *Plectrocnemia conspersa*. *Freshwater Biology* 48: 1813-1824.
- Wilke H. 1970. Absturzbauwerke und Fishaufstieg. *Wasser und Boden* 22: 352-354.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N. 1976. The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos* 27: 265-272.
- Williams D.D. 1977. Movements of benthos during recolonization of temporary streams. *Oikos* 29: 306-312.
- Williams N.E. & Hynes H.B.N. 1977. Benthic community development in a new stream. *Can. J. Zool.* 55: 1071-1077.
- Williams N.E. 1981. Emergence pathways of adult insects in the upper reaches of a stream. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*
- Williams, D.D. 1987. *The ecology of temporary waters*. Croom Helm., London, 205pp.
- Wiltzbach M., Cummins K.W. & Knapp R.A. 1988. Toward a functional classification of stream invertebrate drift. *Verh. Internat. verein. Limnol.* 23: 1244-1254.
- Winter, H.V. & W.L.T. van Densen, 2001. Assessing the opportunities for upstream migration by non-salmonid fishes in the weir-regulated River Vecht. *Fisheries Manag. and Ecol.* 8: 513-532.
- Winter H.V. & F. Fredrich, 2003. Migratory behaviour of ide, *Leuciscus idus*: a comparison between the lowland rivers Elbe, Germany, and Vecht, The Netherlands. *J. of Fish Biol.* 63:871-880.
- Winter, H.V., R.W. Klop, W. Klop, K. Klop & B. Baks 2005. Vismigratie via de vistrappen bij Hagestein en maurik tijdens het voorjaar van 2005. RIVO-Rapport C055/05.
- Winter & Visser, 2004. Sprintfish: een internet applicatie om passeerbaarheid van barrières voor zoetwatervis te bepalen. <http://www.rivo.dlo.nl/sites/sprintfish/>
- Wright, S.A. 1931. *Evolution and the genetics of populations*, Vol. 4: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Yallop, M.L. & O'Connell, M. 2000. Wetland creation: early stages in colonization of phytoplankton and submerged macrophytes in hypereutrophic freshwater lagoons. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 10 (4): 305-309.
- Young, J.O. & Reynoldson, T.B. 1999. Continuing dispersal of freshwater triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in Britain with particular reference to lakes. *Freshwater Biology* 42 (2): 247-262.
- Zera, A.J., Innes, D.T. & Saks, M.E. 1983. Genetic and environmental determinants of wing polymorphism in the water strider *Limnoporus canaliculatus*. *Evolution* 37: 513-522.
- Zucchi H. & Goll A. 1981. Untersuchungen zum Einfluss wasserbaulicher Massnahmen auf Süßwasserfische an Abschnitten der oberen Hase (krs. Osnabrück). *Natur und Landschaft* 56: 430-436.
- Zuiveringsschap Drenthe 1993. Technisch Jaarverslag 1993.
- Zwick, P. 1996. Variable egg development of *Dinocras* spp. (Plecoptera, Perlidae) and the stonefly seed bank theory. *Freshwater Biology* 35: 81-100.