

Drift van Makro-evertebraten

Een Literatuuronderzoek

Alexander Klink

Inhoudsopgave

Samenvatting	2
1. Wat is drift	3
2. Welke groepen organismen doen mee aan drift	3
3. Wanneer vindt drift plaats	4
3.1 Klimaat	4
3.2 Levenscyclus	4
3.3 Licht (dag/nacht ritmiek)	5
3.4 Lichtintensiteit	6
4. Andere natuurlijke factoren die drift initiëren	7
4.1 Afvoergolven	7
4.2 Dichtheden op het substraat	8
4.3 Verstoring van het substraat	8
4.4 Temperatuur	8
5. Wat is de omvang van drift en hoe worden de verliezen gecompenseerd?	9
5.1 Omvang van de drift	9
5.2 Compensatie van de verliezen door drift	9
5.3 Aandeel van drift in rekolonisatie	10
6. Dichtheden in de drift in relatie met de maaswijdte van het driftnet	11
7. Drift en menselijke beïnvloedingen	12
7.1 Debietmanipulatie	12
7.2 Drift en pesticiden	12
7.3 Drift en verzuring	13
7.4 Drift en elektriciteit	13
8. Konklusies	14
9. Toepassing van driftonderzoek	15
10. Literatuur	16
Figuur 1. Relatie tussen maaswijdte van het driftnet en aantal organismen/m ³	11

Samenvatting

Drift is het verschijnsel dat organismen in stromend water in het de waterkolom aanwezig zijn, terwijl ze normaal op en tussen het substraat leven. Een aantal natuurlijke verschijnselen, zoals licht, lichtintensiteit, levenscyclus en veranderingen in de afvoer hebben invloed op de drift. Ook menselijke ingrepen als debietmanipulatie, verzuring en toepassing van pesticiden veroorzaken soms een dramatische drifttoename.

In stromend water is drift een zeer belangrijk, zo niet het belangrijkste mechanisme voor rekolonisatie.

Driftonderzoek kan worden toegepast om effecten van voorgenomen ingrepen vast te stellen. De rekolonisatie potentie kan worden onderzocht door middel van drift en bovendien zijn er aanwijzingen dat kwalitatief en kwantitatief driftonderzoek kan worden toegepast bij lange termijn biomonitoring.

1. Wat is drift

Drift is het verschijnsel dat organismen in stromend water in de waterkolom aanwezig zijn, terwijl ze normaal op en tussen het substraat leven.

Drift kan plaatsvinden via een aantal verschillende mechanismen, die door Brittain en Eikeland (1988); Müller (1974) en Waters (1972) zijn ingedeeld in de volgende categorieën

- Katastrofale drift

Deze treedt meestal op bij afvoerpieken, waardoor het substraat wordt geërodeerd en de daarop levende organismen met de stroom worden meegevoerd.

- Gedrags-afhankelijke drift

Dit type drift wordt door de organismen zelf geïnitieerd en kan onder andere afhangen van een direkt contact met de predator, waardoor een vlucht reactie ontstaat.

- Verspreidings drift

Dit type drift zorgt voor de verspreiding van jonge organismen in de beek of rivier. Hierbij wordt vooral gedacht aan de verspreiding van larven die net uit het ei gekropen zijn.

- Achtergrond drift

Bij deze drift, met vaak lage aantallen, komen de organismen per ongeluk los van het substraat om vervolgens met de stroom te worden meegevoerd.

In deze studie zullen enige aspecten belicht worden die invloed hebben op de natuurlijke drift. Hieruit kan de invloed van het verschijnsel drift op de levensgemeenschap in stromende wateren worden afgeleid. Vervolgens wordt ingegaan op drift onder invloed van menselijke ingrepen.

2. Welke groepen organismen doen mee aan drift

In hoeverre drift ook van toepassing is op eencellige planten is momenteel nog onduidelijk, zodat ik me hier zal beperken tot dierlijke organismen.

De voornaamste diergroepen waaraan driftonderzoek is uitgevoerd zijn insecten (referenties in Brittain en Eikeland, 1988; Statzner et al., 1984).

Overige groepen die vermeld worden in de drift:

Nematoda (o.a. Kolton et al., 1986; MacMahon et al., 1987; Williams, 1980)

Turbellaria (o.a. Bisson 1976; Elliot, 1973; Kolton et al., 1986; MacMahon et al., 1987)

Oligochaeta (o.a. Bisson, 1976; Chutter, 1985; Eckblad et al., 1984; Elliot, 1973;

Grzybkowska et al., 1987; Kolton et al., 1986; MacMahon et al., 1987; Waters, 1981)

Arachnoidea (o.a. Bisson 1976; Eckblad et al., 1984; MacMahon et al., 1987; Walton, 1980a; Williams, 1980)

Copepoda (o.a. Benke et al., 1986; Bisson, 1976; Angermeier en Carlson, 1985; Kolton et al., 1986; Williams, 1980)

Athecata (Hydra) (o.a. Eckblad et al., 1984)

Hirudinae (o.a. Dance en Hynes, 1979; Kolton et al., 1986)

Mollusca (o.a. Bisson, 1976; Chaston, 1968; Graesser en Lake, 1984; Grzybkowska et al., 1987; Kolton et al., 1986; Walton, 1980a; Waters, 1981)

Terrestrische organismen (o.a. Chaston, 1968; Elliot, 1973; Gerber en Benson, 1980)

Vislarven (o.a. Armstrong en Brown, 1983; Brown en Armstrong, 1985; Eckblad et al., 1984)

Amphipoda (o.a. Cellot en Bournaud, 1986; Graesser en Lake, 1984; Grzybkowska et al., 1987; Light en Adler, 1983; Malmqvist en Sjöström, 1987; Müller, 1974, Waters, 1964, 1965)

Isopoda (o.a. Cellot en Bournaud, 1986)

Ostracoda (o.a. Bisson, 1976; Kolton et al., 1986; Walton, 1980a)

Cladocera (o.a. Angermeier en Carlson, 1985; Gibson en Galbraith, 1975)

Uit deze lijst van organismen kan gekonkludeerd worden dat in principe alle in het water voorkomende groepen ook aan de drift deelnemen. Welke groepen worden verzameld hangt vermoedelijk af van de maaswijdte van het driftnet.

3. Wanneer vindt drift plaats

- Klimaat
- Levenscyclus
- Licht (dag/nacht ritme)
- Lichtintensiteit

3.1 Klimaat gebonden drift

In gematigde streken is de drift over het algemeen minimaal in de winter. In de (sub)tropen is dit seizoenseffect minder duidelijk of ontbreekt geheel (Brittain en Eikeland, 1988).

3.2 Levenscyclus

Ephemeroptera (eendagsvliegen)

Baetis en Ecdyonurus larven vertonen een toename in de drift vlak voor het uitvliegen (Ghetti en Ravenetti, 1984). Habrophlebia vibrans drift in grote aantallen vlak voor het uitvliegen in juni. Drie weken later zijn alle eieren uitgekomen en vindt eveneens een piek plaats in de drift. Een derde piek treedt op tijdens de voorjaarsvloed (Lauzon en Harper, 1986).

Plecoptera (steenvliegen)

De familie Perlodidae vertoont de grootste drift tegen het einde van de larvale periode (Krüger en Cook, 1981).

Trichoptera (kokerjuffers)

Micrasema, Brachycentrus en Lepidostoma driften vooral in het voorjaar voordat ze gaan verpoppen. Dit kan te maken hebben met het opzoeken van een geschikte plaats voor verpopping of met veranderende voedselseisen (Krüger en Cook, 1984). Fjellheim (1980) stelt in een laboratorium experiment vast dat de verschillende stadia van de kokerjuffer Rhyacophila dorsalis niet in gelijke mate driften. Het jongste en oudste stadium driften het minst in vergelijking met de middelste stadia.

Parapsyche grandis en Diplectrona modesta vertonen voornamelijk drift in het eerste stadium. Dit zou een verspreidingsmechanisme kunnen zijn (O'Hop en Wallace, 1983). Bij vier kokerjufferfamilies werd een piek in de drift gevonden net nadat ze uit het ei waren gekropen. De laatste stadia vertoonden gewoonlijk de laagste aantallen in de drift (Statzner et al., 1987).

Dixidae (meniscusmuggen)

Dixa vertoont een piek in de drift kort vóór en tijdens het uitvliegen. Elliot en Tullet (1977) vermoeden dat in deze periode de larven geschikte plaatsen moeten vinden voor de verpopping.

3.3 Licht (dag/nacht ritmiek)

Er is veel aandacht besteed aan de dag/nacht ritmiek in de drift. In het algemeen vindt 's nachts een grotere drift plaats dan overdag (Eckblad et al., 1984; Elliot, 1967, 1973; Gerber en Benson, 1980; Graesser en Lake, 1984; Hemsworth en Brooker, 1981; Light en Adler, 1983; Waters, 1981; Walton, 1980a). In een enkel geval wordt drift onderzoek zelfs bij nieuwe maan uitgevoerd om de driftremmende werking van maanlicht te vermijden (O'Hop en Wallace, 1983). Volgens Elliot (1967) wordt door licht de drift geremd en Walton (1980a) konstateert dat 's nachts veel meer soorten driften.

De afzonderlijke groepen die voornamelijk 's nachts driften zijn:

Ephemeroptera (Armitage, 1977; Bailey, 1981; Brown en Armstrong, 1985; Malmqvist, 1986; Pearson en Franklin, 1968; Steine, 1972; Stewart en Szczytko, 1983; Wefring en Hopwood, 1981; Williams, 1985). Ook van afzonderlijke geslachten en soorten zijn nachtelijke driftpieken vastgesteld. Voor *Baetis buceratus* (Statzner en Mogel, 1984), *Baetis vagans* (Waters, 1965), *Baetis tricaudatus* en *Ephemerella inermis* (Ciborowski en Clifford, 1983). Van deze laatste drift *Baetis tricaudatus* de gehele nacht met een piek bij zonsopgang, terwijl *Ephemerella inermis* een piek vertoont bij zonsondergang.

Trichoptera (Bailey, 1981; Pearson en Franklin, 1968; Statzner et al., 1987; Wefring en Hopwood, 1981). Cheumatopsyche fascigera (Statzner et al., 1986), *Micrasema longulum* (Statzner en Mogel, 1984), *Goerodes* spp. (Ito, 1984).

Simuliidae (kriebelmuggen) (Armitage, 1977; Brown en Armstrong, 1985; Pearson en Franklin, 1968; Steine, 1972).

Plecoptera (Brown en Armstrong, 1985; Pearson en Franklin, 1968; Stewart en Szczytko, 1983).

Dixidae (Elliot en Tullet, 1977).

Amphipoda (vlokreeften). *Gammarus limnaeus* (Waters, 1965).

Brown en Armstrong (1985) treffen 's nachts een piek aan in de drift van vislarven en brengen dit in verband met het verhoogde voedselaanbod door de nachtelijke drift. De maaginhoud van forel vertoont veel overeenkomst met de samenstelling in de drift, maar niet met de fauna op de bodem (Elliot, 1973).

In sommige onderzoeken wordt onderscheid aangebracht tussen het stadium in de levenscyclus waarin zich de afzonderlijke soorten bevinden. Zo vermeldt Fjellheim (1980) dat jongere stadia van de kokerjuffer *Rhyacophila dorsalis* overdag en 's nachts in gelijke maten driften. De middelste stadia driften overdag het meest. De laatste stadia, die van een omnivore levenswijze overstappen naar een meer carnivoor bestaan, driften voornamelijk 's nachts. Statzner en Mogel (1984) leiden uit de samenstelling van de drift af dat grotere larven van *Baetis bucertatus* relatief meer overdag driften dan de kleinere stadia. Al blijft de nachtelijke piek als geheel gehandhaaft, de verschillende stadia vertonen toch een gedifferentieerde dag/nacht ritmiek. Steine (1972) konkludeert daarentegen dat grote larven van eendagsvliegen meer 's nachts driften dan de kleinere larven. Malmqvist (1986) vergeleek de drift in een beek in Zuid Zweden met die in een beek in subarctisch Zweden. In de zuidzweedse beek vond alleen 's nachts drift plaats van eendagsvliegen. In de subarctische beek, met het gehele etmaal licht, bleek geen dag/nacht ritmiek in de drift op te treden. Chaston (1968) schrijft dit verschijnsel toe aan de afhankelijkheid van de organismen aan een exogene ritmiek.

Aangezien het meer regel dan uitzondering is dat kokerjuffers hoofdzakelijk 's nachts driften geeft Waters (1968) een voorbeeld van een kokerjuffer (*Oligophlebodes*) die uitsluitend overdag drift.

Groepen die voornamelijk overdag driften worden nauwelijks vermeld. Naast de konstatering van Gerber en Benson (1980) dat de aquatische fauna hoofdzakelijk 's nachts drift (26 van de 30 taxa), wordt vermeld dat terrestrische taxa voornamelijk overdag in het water terecht komen en als zodanig aan de drift deelnemen (35 van de 37 taxa).

Het dag en nacht ritme in de drift van de dansmuggen (*Chironomidae*) blijft vol onduidelijkheid. Zo wordt drift voornamelijke overdag vermeld (Bailey, 1981; Eckblad et al., 1984; Hemsworth en Brooker, 1981; Pearson en Franklin, 1968; Waters, 1981; Wefring en Hopwood, 1981). Een piek van *Chironomidae* poppen wordt net na zonsondergang vastgesteld door Dudgeon (1983) en Light en Adler (1983). Ferrington (1984) vermeldt dat kleine *Chironomidae* larven vooral 's nachts driften en grote larven hoofdzakelijk overdag. Light en Adler (1983) maken geen onderscheid tussen groot en klein, maar treffen zowel overdag als 's nachts een piek in de larven aan. Fischer en Ineigen (1988) onderzochten het uitvlieggedrag van *Chironomus nudatarsis* en kwamen tot de konklusie dat poppen van de wintergeneratie overdag uitvliegen (en dus in de drift terechtkomen), terwijl de zomergeratie bij zonsopgang en bij zonsondergang uitvliegt. Vilchez-Quero en Lavandier (1986) hebben de drift van exuviae (lege poppehuidjes) van *Chironomidae* onderzocht en kwamen tot de konklusie dat de meeste soorten in het donker een piek vertoonden. Uitzonderingen hierop vormden de geslachten *Eukiefferiella* en *Thiennemanniella*. In overeenstemming met een driftpiek van de poppen en een daaropvolgende piek in het uitvliegen van de volwassenen is de konstatering van Williams (1982) dat eipakketten net na zonsondergang in de drift worden aangetroffen.

3.4 Lichtintensiteit

Haney et al. (1983) onderzochten het gedrag van *Ephemerella* en *Leptophlebia* op de lichtintensiteit en de verandering hierin. Ze komen tot de konklusie dat deze eendagsvliegen gaan driften onder invloed van twee stimuli. De eerste is de Ringelberg stimulus (Ringelberg, 1964). Dit is de verandering van de relatieve lichtintensiteit met $1.7 \cdot 10^{-3}/\text{sec}$. De tweede stimulus is de intensiteit van het licht. De eendagsvliegen beginnen aan hun drift bij een intensiteit van 2-30 lux. Op grond van de stimulus en de driftwaarnemingen is een model gekonstrueerd waarin het moment van driften en de overschrijding van de Ringelberg stimulus in relatie zijn gebracht met de lichtintensiteit. Vervolgens is op grond van het model het mogelijke gedrag van eendagsvliegen beschreven. Eendagsvliegen zijn negatief fototactisch boven een lichtintensiteit van 2-30 lux. Dit is de periode die de organismen aan de onderkant van de stenen doorbrengen. Vindt overschrijding van deze lichtintensiteit plaats, dan wordt de negatieve fototaxis opgeheven en kunnen ze zich verplaatsen naar de bovenkant van de steen. Vervolgens wachten ze op de overschrijding van de Ringelberg stimulus om te gaan driften. Statzner en Mogel (1985) konstateren bij een andere eendagsvlieg een dergelijk gedrag. Bij zonsopgang zijn de eendagsvliegen nog bovenop de steen aan te treffen, maar gedurende de dag kruipen naar de onderkant. Bij een lichtintensiteit van minder dan 1 lux kruipen ze echter niet eerst naar boven, maar verschijnen meteen in de drift, waarna ze landen op de bovenzijde van de stenen. Hier is de fase van omhoogkruipen dus overgeslagen. De kokerjuffer *Micrasema longulum* reageert totaal anders op de lichtintensiteit. Bij dag kruipen ze naar de bovenkant van het substraat. Daalt de lichtintensiteit onder 1 lux, dan kruipen ze eerst naar de onderkant om daarna te gaan driften (Statzner en Mogel, 1984). In elk van de drie gevallen zet de lichtintensiteit een mechanisme in werking, waardoor de organismen zich gaan verplaatsen. Hetzij aanvankelijk kruipend en pas daarna driftend, of meteen driftend.

Samenvatting ad. 3:

Drift lijkt gebonden te zijn aan de levenscyclus. Verspreidingsdrift treedt bij veel groepen op in de jongste stadia. Een sterke toename in de drift vlak voor het uitvliegen is voor een aantal soorten geconstateerd, terwijl andere soorten een dergelijke toename niet vertonen. Blijkbaar reageren soorten ieder voor zich specifiek op bepaalde externe omstandigheden. De licht-donker periode in het etmaal heeft een zeer grote invloed op de drift. Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera en Simuliidae kunnen als groep gekarakteriseerd worden als nachtdrifters. Chironomidae als familie worden afwisselend als indifferent, dag- en nachtdrifters gekarakteriseerd. Hieruit blijkt dat de familie als geheel niet uniform reageert op licht. De invloed van lichtintensiteit en relatieve verandering daarvan op drift lijkt een goede ingang voor het toekomstige driftonderzoek.

4. Andere natuurlijke factoren die drift initiëren

Naast de licht en donker perioden die een belangrijke rol spelen bij het initiëren van drift zijn een aantal andere factoren van belang, te weten:

- Afvoergolven
- Dichtheden op het substraat
- Verstoring van het substraat
- Temperatuur
- Zwevende stof

4.1 Afvoergolven

Verhoogde drift komt voor bij stijging van de afvoer. Niet zozeer de stroomsnelheid lijkt de drift te beïnvloeden, alswel de wisseling in de stroomsnelheid (Bird en Hynes, 1981). Vergelijking tussen de drift in een permanente beek en een droogvallende beek wees uit dat er een positieve relatie bestond tussen de mate van drift en het optreden van hoog water in de permanente beek. In de droogvallende beek werd een dergelijke relatie in het geheel niet gevonden. Hieruit konkluderen Dance en Hynes (1979) dat sommige soorten drift niet benutten als verspreidingsmechanisme en dat een afweerreactie tegen drift wellicht voordelig is in een opdrogende beek. Ito (1984) vindt een positieve relatie tussen afvoer en mate van drift. Er is door O'Hop en Wallace (1983) een positieve relatie aangetroffen tussen de hoeveelheid organisch materiaal in suspensie en de drift. Bij verhoogde afvoer neemt ook de hoeveelheid zwevend organisch materiaal toe. De relatie tussen afvoer en drift heeft echter een lagere korrelatiecoëfficiënt dan de relatie organisch materiaal en drift. In maart is een uitzonderlijke drift waargenomen. Wellicht kan deze worden toegeschreven aan een afvoergolf (Turcotte en Harper, 1982). Crisp en Robson (1979) constateren het volgende gedurende een afvoergolf overdag:

1. De concentratie van de driftende makro-evertebraten neemt toe ondanks de hogere afvoer.
2. Het tijdens de afvoergolf zijn de driftende organismen gemiddeld groter dan tijdens de normale drift.
3. De piek in de drift treedt op voordat de piek in de afvoer is bereikt.
4. Terrestrische drift neemt sterk toe.

Verhoging van de stroomsnelheid veroorzaakt een stijging van de drift bij Cheumatopsyche fascigera (Statzner et al., 1986). Tijdens de jaarlijkse voorjaarsvloed treedt een driftpiek op bij de tweede jaars Habrophlebia vibrans (Lauzon en Harper, 1986). In een rivier met sterk wisselende afvoeren neemt de biomassa sterk af na een afvoergolf. In perioden van relatief konstante afvoer stijgt de biomassa sterk (Sagar, 1986).

4.2 Dichtheden op het substraat

Ephemeroptera en Plecoptera

Indien twee *Baetis* larven elkaar overdag tegenkomen lopen ze weg of driften hoogstens enige centimeters (Statzner en Mogel, 1985).

In het laboratorium werden *Taeniopteryx* (Plecoptera) en *Stenacron* (Ephemeroptera) ingebracht als prooi voor *Acroneuria abnormis* (Plecoptera). De drift van *Taeniopteryx* werd beïnvloed door enerzijds de eigen dichtheid, anderzijds door de dichtheid van *Acroneuria*. De drift van *Stenacron* werd hoofdzakelijk bepaald door de eigen dichtheid en niet door die van *Acroneuria* (Walton, 1980b).

Bij *Isogeniodes* en *Allocapnia* (Plecoptera) neemt de drift toe naarmate de dichtheden toenemen (Krüger en Cook, 1981).

Trichoptera

De drift van enige soorten bleek onafhankelijk te zijn van de dichtheden op het substraat (Krüger en Cook, 1984). Bij hoge dichtheden van *Cheumatopsyche fascigera* bleek de drift gerelateerd te zijn aan de dichtheid op het substraat (Statzner et al., 1986). De drift bleek beter gerelateerd te zijn aan dichtheden van andere soorten of eigen soorten in een ander stadium, dan aan de eigen soort in het eigen stadium (Statzner et al., 1987).

4.3 Verstoring van het substraat

Bij verstoring door omwoelen van het substraat bleken Ephemeroptera en Trichoptera te vluchten. Simuliidae bleven op het substraat (Larkin en McKone, 1985). Bij een gelijkmatige afvoer geeft een verstoring van het substraat door wasbeertjes eveneens aanleiding tot een sterk verhoogde drift (O'Hop en Wallace, 1983).

4.4 Temperatuur

Volgens Pearson en Franklin (1968) heeft temperatuur een significante invloed op drift, terwijl Williams (1980) een zwakke correlatie vindt tussen drift en temperatuur.

Ephemeroptera

Heptagenia sulphurea keert bij 14 °C veel sneller terug naar het substraat dan bij 4 °C (McLay, 1970). Bij deze soort lijkt de drift derhalve negatief gekorreleerd te zijn met de temperatuur.

Trichoptera

Bij drie soorten van het genus *Goerodes* is drift positief gekorreleerd met de temperatuur (Ito, 1984). Waters (1968) beschrijft het gedrag van *Oligophlebodes* die alleen overdag drift (zie boven). Verandering van de temperatuur heeft een sterke invloed op de drift. Bij naderend onweer overdag, daalde de watertemperatuur en onmiddelijk ook de drift. De temperatuur van het water is 's nachts 6 °C en in de driftperiode overdag 10 °C.

Chironomidae

Orthocladiinae vliegen in een Amerikaanse beek uit wanneer de temperatuur van het water stijgt. *Tanypodinae* en *Chironomini* vliegen uit als het water zijn maximale temperatuur heeft bereikt (Coffman, 1973). Voor de drift kan dit betekenen dat poppen en eieren van *Orthocladiinae* in de voorzomer worden aangetroffen, terwijl dit voor *Chironomini* in de nazomer het geval kan zijn. Het uitvliegen van *Chironomus nuditarsus* lijkt gerelateerd te zijn aan de temperatuur van 8 °C die de soort minimaal nodig heeft om te vliegen.

Samenvatting ad. 4:

Veranderingen in de afvoer beïnvloeden de drift. De relatie tussen drift en dichtheden op het substraat, verstoring, temperatuur en hoeveelheid zwevend materiaal is momenteel nog onduidelijk. Dit kan het gevolg zijn van een onderlinge samenhang tussen deze factoren. In een natuurlijk stroomgebied zal een zekere relatie bestaan tussen het jaargetijde en de afvoer. De sneeuw smelt op vaste tijden en vaak is een periode van veel neerslag te voorspellen. De dichtheden op het substraat zijn ook afhankelijk van de afvoer en het jaargetijde. Bij hoog water (vaak in winter en voorjaar) zijn de temperaturen laag en hebben de organismen meer substraat tot hun beschikking dan bij laag water (vaak in zomer en najaar). Bovendien is het jaargetijde gerelateerd aan het ontwikkelingsstadium van de organismen, waarmee drift eveneens een relatie heeft. Rosenberg en Wiens (1975) hebben de invloed van de zwevende stof onafhankelijk van de afvoer onderzocht door, bij gelijkblijvende afvoer zwevende stof toe te voegen aan een beek. Bij de eindconcentraties van 100 en 250 mg/l trad een zeer verhoogde drift op.

5. Wat is de omvang van drift en hoe worden de verliezen gekompenseerd

- Omvang van de drift
- Compensatie van de verliezen door drift
- Effect van de drift in rekolonisatie

5.1 Omvang van de drift

Williams (1980) heeft berekend dat op ieder moment 0.004% van alle makro-evertebraten in de waterkolom aanwezig is. Volgens Townsend en Hildrew (1976) verplaatst 3% van de fauna zich ieder etmaal door middel van drift.

Hemsworth en Brooker (1979) berekenden een jaarlijkse stroomafwaartse verplaatsing door drift van *Rhithrogena semicolorata* (Ephemeroptera) van 700 meter. *Baetis rhodani* verplaatst zich per 10 km per generatie. Waters (1965) komt voor *Baetis vagans* en *Gammarus limnaeus* op een minimale drift afstand van 38 m per etmaal. McLay (1970) berekende een gemiddelde driftafstand (per drift) van 10.7 m en een grootste afstand van 45.7 meter.

Townsend en Hildrew (1976) veronderstellen dat de meeste organismen niet meer dan 2 m (per drift) afleggen. Statzner en Mogel (1985) onderscheiden bij *Baetis* een korte en een lange drift. De korte drift (enige centimeters) treedt op als twee larven elkaar overdag tegenkomen. De lange drift treedt 's nachts op.

5.2 Compensatie van de verliezen door drift

Stroomopwaartse migratie van insectenlarven is te verwaarlozen (Light en Adler, 1983; Waters, 1965). Een aantal auteurs constateert in plaats hiervan een stroomopwaarts gerichte vlucht van volwassen insecten en met name vrouwtjes. Zo is de stroomopwaartse vlucht van vrouwtjes met eieren volgens Light en Adler (1983) significant gerelateerd aan de mate van drift die optreedt bij de larven. Madsen et al. (1983) treffen bij steenvliegen hetzelfde verschijnsel aan. *Brachyptera risi*, een steenvlieg waarvan de larve aan drift deelneemt, heeft volwassen vrouwtjes die stroomopwaarts vliegen. *Nemoura* larven daarentegen nemen geen deel aan de drift en ook de volwassen vrouwtjes vertonen geen stroomopwaarts gericht vlieggedrag. Gullefors (1987) constateert dat de meeste vrouwelijke kokerjuffers stroomopwaarts vliegen. Müller (1954) observeert hetzelfde gedrag bij de eendagsvliegen *Caenis macrura* en *Ephoron virgo*.

5.3 Aandeel van drift in de rekolonisatie

Rekolonisatie na droogvallen geschiedt voor 41.4% door drift, 28.2% door eiafzetting, 19.1% door stroomopwaartse migratie en 18.2% door migratie vanuit de diepe delen van de bodem (Williams en Hynes, 1976). Overig rekolonisatie onderzoek maakt geen onderscheid tussen de afzonderlijke rekolonisatie mechanismen. De rekolonisatie snelheid varieert van 1 dag (Ciborowski, 1983) tot meer dan twee jaar (Molles, 1985). Cellot en Bournaud (1986) treffen na 2.5 dag op het kunstmatig substraat reeds een zeer diverse fauna aan, die overeenkomt met de fauna op het natuurlijk substraat. Townsend en Hildrew (1976) vonden na 6 dagen een stabiele fauna op hun kunstmatig substraat. Müller (1954) treft 11 dagen nadat een beekbed met de bulldozer is uitgeruimd een zeer grote fauna dichtheid aan. Barton en Wallace (1979) zien na een afvoergolf een snelle rekolonisatie optreden. Fisher et al. (1982) moet 63 dagen wachten op herstel na een afvoergolf, terwijl Molles (1985) na twee jaar nog geen volledig herstel signaleert als gevolg van een katabatofale drift.

Samenvatting ad 5:

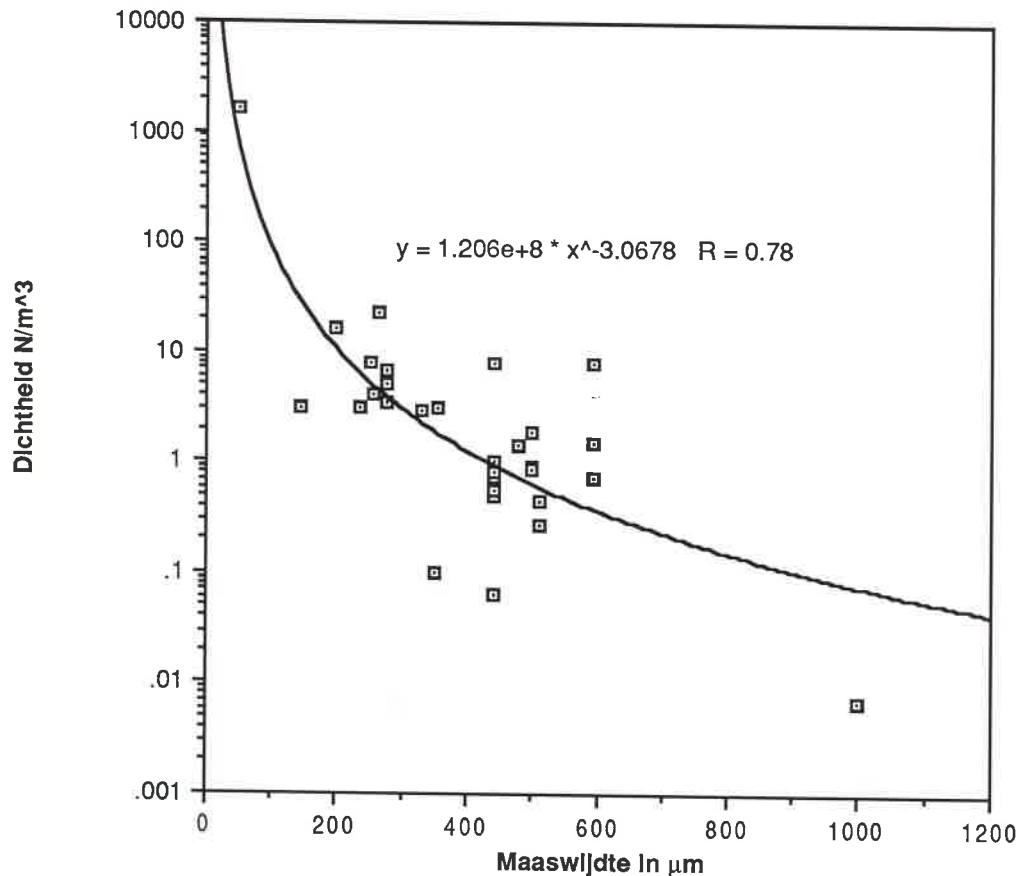
Drift speelt een zeer belangrijke rol bij de rekolonisatie van een rivier, anders is het zeer snelle herstel niet te verklaren. Ook is voor bepaalde groepen insecten duidelijk dat stroomopwaartse migratie van bevruchte vrouwtjes als een recycling van de soort in het stroomgebied kan worden opgevat. Momenteel is het minder duidelijk hoe dit proces bij niet vliegende organismen tot stand komt. Uit deze paragraaf komt niet naar voren of drift opgevat kan worden als een proces waarbij elk etmaal ieder organisme een andere plaats in het stroombed inneemt, of dat slechts bepaalde groepen zich actief verplaatsen.

Vermoedelijk is er sprake van het laatste proces. Op grond van de manier van voedsel verzamelen kan een indruk worden verkregen over de noodzaak zich te verplaatsen. Baetis is een geslacht dat het meeste opduikt in de literatuur over drift. De larven grazen het plantaardige materiaal van stenen af. Voor Baetis is het dus noodzakelijk op zoek te gaan naar grazige plekken. Dit heeft tot gevolg dat de soort vaak in de drift wordt aangetroffen. Waarom filteraars ook frequent in de drift worden aangetroffen is voorlopig niet eenduidig vastgesteld. Deze organismen zijn immers met vangnetten of morphologische aanpassingen toegerust om het passerende voedsel verzamelen.

6. Dichtheden in de drift en relatie met de maaswijdte van het driftnet

Maaswijdten variëren van 50 µm (Williams, 1985) tot 1000 µm (Klink, 1986).

Relatie tussen maaswijdte en dichtheid in drift



Figuur 1: Relatie tussen maaswijdte van het driftnet en aantal organismen/m³ (naar gegevens van Armitage, 1977 en referenties hierin; Back et al., 1983; Brooker en Hemsworth, 1978; Ghetti en Gorbi, 1985; Hemsworth en Brooker, 1981; Klink, 1986; Light en Adler, 1983; O'Hop en Wallace, 1983, Williams, 1985).

Omdat in figuur 1 geen onderscheid is gemaakt tussen de afzonderlijke groepen organismen en de bijbehorende maaswijdte kan niet worden gekonkludeert dat het net met de fijnste maaswijdte ook het beste tijd-kwaliteit resultaat garandeert. Uit het onderzoek van Williams (1985) komt bij vergelijking van netten met een maaswijdte van 50 µm en 200 µm duidelijk naar voren dat gebruik van het grove net een geheel andere (en onjuiste) interpretatie van de drift tot gevolg heeft dan toepassing van het fijne net. Of de punten die belangrijk afwijken van de lijn iets zeggen over de dichtheden van de makro-evertebraten in het betreffende water is momenteel niet bekend.

7. Drift en menselijke beïnvloedingen

- Debietmanipulatie
- Pesticiden
- Verzuring
- Elektriciteit

7.1 Debietmanipulatie

In het bovenstaande is vastgesteld dat natuurlijke afvoerpieken een toename in de drift tot gevolg hebben. In deze paragraaf wordt ingegaan op het effect van menselijke debiet manipulatie op de drift.

Ghetti en Ravenetti (1984) meten een drifttoename bij een plotselinge verhoging van de afvoer. Een snelle toename van de afvoer heeft volgens Irvine (1985) een 20-voudige drifttoename tot gevolg. Scullion en Sinton (1983) nemen bij een 3- tot 6-voudige toename in het debiet, een onmiddellijke stijging in de drift waar bij Chironomidae. Steenvliegen wachten tot het donker wordt alvorens te driften.

Brooker en Hemsworth (1978) constateren bij een toename in het debiet van 1.3 naar 4.3 m³/s in een periode van 3 uur een 20-voudige drifttoename van Rheotanytarsus (Chironomidae) en een 13-voudige toename bij Ephemerella (Ephemeroptera).

Ook bij een afname van het debiet treedt verhoogde drift op (Beckett en Miller, 1982; Canton et al., 1984). Wanneer het debiet wordt gehalveerd treedt een 4-voudige drift op. Als het debiet binnen 1 uur daalt van 0.28 naar 0.08 m³/s, heeft dit een 1000-voudige drift tot gevolg (Corrarino en Brusven, 1983). Trnkova (1985) meet een 16- tot 19-voudige drift als gevolg van onregelmatige fluktuaties in de afvoer. Benedenstrooms een onderlossende stuwdam ondergaat de fauna een drastische verarming (Trnkova, 1984). Dit is enerzijds te wijten aan het veranderende temperatuur regiem (zomer-koud en winter-warm), maar de verarming wordt vooral veroorzaakt door de onregelmatige fluktuaties in de afvoer. Dit heeft tot gevolg gehad dat de kokerjuffers uit de rivier zijn verdwenen. Ciborowski (1983) konstateert een significante toename in de drift bij eendagsvliegen als gevolg van veranderingen in de stroomsnelheid. Car (1983) neemt bij een waterstandsval van 10.5 cm een 6-voudige drift waar bij Simuliidae.

Howell et al. (1981) passen de kennis van verhoogde drift bij fluktuerende afvoer toe om Simuliidae te bestrijden (tussengastheer voor rivierblindheid). Hierbij werd een stuw 66 uur gesloten en daarna weer geopend. Deze behandeling werd 6 maal herhaald, met als resultaat een reductie van 98.8% van de Simuliidae.

7.2 Pesticiden

Bestrijding van steekmuggen (Culicidae) in een veenmoeras met de insecticide Temephos leidde tot een 6-voudige drift ten opzichte van de drift voor behandeling. Van de insekten waren alleen de kokerjuffers niet gevoelig (Back et al., 1983). Toedienen van een lampricide TFM (3-trifluoromethyl-4-nitrophenol, een middel tegen rivierprik, die op vis parasiteert) aan een beek resulteert in een spektakulaire toename van de drift. Enige groepen driften onmiddellijk na toediening, andere groepen wachten tot het donker wordt (MacMahon et al., 1987). Toediening van TFM geeft een sterke verhoging van de drift bij de meeste groepen makro-evertebraten. Na 12 uur is de drift weer op het normale niveau. Drift wordt beschouwd als een goede maat voor effecten van pesticiden op 'non-target' organismen (Kolton et al., 1986). Toxiciteitsproeven met Odonata, Trichoptera en Simuliidae wezen uit dat deze organismen een drempel hebben die ongeveer 10 maal zo laag is als de lethale concentratie, waardoor driftexperimenten de werkelijke gevoeligheid beter benaderen dan de lethale concentratie (Poirier en Surgeoner, 1987). Toediening van Bacillus thuringiensis v. israelensis heeft een geringe toename van drift in Simuliidae tot gevolg (de Moor en Car, 1986). Back et al. (1985) dienden een hoge dosering Bacillus thuringiensis v. israelensis aan een beek toe, waardoor de drift van Simuliidae tot 187 maal het niveau bereikte van voor de toediening. De meeste andere groepen makro-evertebraten reageerden niet op de applicatie, behalve Blepharoceridae (Diptera) waarvan de drift vervijftigvoudigde.

Applikatie van Temephos en Fenitrothion in een beek veroorzaakte een sterke verhoging in de drift (Hasegawa et al., 1982). Toediening vanuit de lucht met Carbaryl (840 g A.I./Ha) veroorzaakte spoedig een toename in de drift tot 170 maal de uitgangsdift (Courtemanch en Gibbs, 1980).

7.3 Verzuring

Hall et al. (1980, 1982) hebben een beek kunstmatig verzuurd van pH 6 naar pH 4. Dit resulteerde in een sterke toename van de drift voor alle diergroepen en over alle voedselgilden.

Pratt en Hall (1981) verzuurden een beek om het effect van het smelten van de sneeuw na te bootsen. Hierdoor trad in de eerste 2-3 dagen een 10-voudige drift op.

7.4 Elektriciteit

Elektrisch vissen veroorzaakte een 10-voudige toename in de drift van makro-evertebraten. Weinig groepen bleven ongevoelig. Chironomidae en Turbellaria bleken zeer gevoelig te zijn (Bisson, 1976). Mesick en Tash (1980) stellen vast dat elektrisch vissen het drift gedrag bij sommige beekinsekten kan veranderen.

Samenvatting ad. 7:

Drift neemt toe onder invloed van de afvoerfluctuaties, pesticiden, incidentele verzuring en elektriciteit.

8. Konklusies

Drift is een fenomeen waaraan de gehele fauna in een stromend water deelneemt. Iedere soort of iedere groep op een eigen manier en met eigen aanpassingen. De natuurlijke drift wordt gestuurd door het dag- en nachtritme, de fase in de levenscyclus en de (voorspelbare) hoge afvoeren in bepaalde seizoenen. Verder zijn er enige aanwijzingen dat hoge dichtheden op het substraat voor sommige groepen leidt tot een verhoogde drift.

Drift speelt een belangrijke, zometer de belangrijkste, rol in de verspreiding van organismen in stromende wateren. Verder bestaan er aanwijzingen dat drift een belangrijke bron van voedsel vormt voor vissen.

De drift neemt sterk toe onder invloed van menselijke handelingen. Als meest voorkomende ingreep wordt het reguleren van waterlopen gezien. Bij het plaatsen van stuwen in een stroomgebied worden onnatuurlijke afvoerpatronen gecreëerd, die leiden tot verhoogde drift. Uiteindelijk kan een volledige nivellering van een levensgemeenschap hiervan het gevolg zijn.

Het toedienen van pesticiden voor plaagbestrijding, zowel gericht op waterinsekten (kriebelmuggen en steekmuggen) als op landinsekten, heeft een zeer sterke stijging van de drift tot gevolg.

Verzuring is de derde belangrijke antropogene faktor die nivellerend werkt, zoals door de verhoogde drift wordt aangetoond.

De invloed van de waterkwaliteit op de drift is nauwelijks onderzocht. Alleen Pearson en Franklin (1968) vermelden dat *Baetis* vooral bij lage zuurstofgehalten massaal kan driften tijdens zonsondergang.

9. Toepassing van driftonderzoek

Makro-evertebraten reageren door middel van drift onmiddellijk op situaties die ze als ongewenst ervaren. Deze situaties zijn van zowel fysische- als chemische aard. Dit stelt ons in staat om effecten van bepaalde situaties of ingrepen te voorspellen. Na een éénmalig experiment treedt rekolonisatie op zodat de levensgemeenschap zich kan herstellen. Indien de situatie een permanent karakter krijgt zal de drift van de oorspronkelijke bewoners de rekolonisatie gaan overtreffen. Het gevolg hiervan is het veranderen van de oorspronkelijke levensgemeenschap in een andere, voor de mens al dan niet wenselijke levensgemeenschap. Bovendien geven de afzonderlijke soorten in de drift aan welke soorten gevoelig en welke soorten ongevoelig zijn voor de ingreep.

Een andere toepassing van driftonderzoek is het nagaan welke rekolonisatie potentie een bepaald stuk rivier heeft. Door in het stroomopwaartse gedeelte van het traject de drift te meten kan bepaald worden welke soorten tot de potentiële fauna behoren. Wanneer de soorten niet in het traject voorkomen, kan worden gekonkludeerd dat het traject niet geschikt is voor deze soorten. Op grond van de ecologie van de betreffende soorten kunnen de beperkende factoren worden achterhaald, waarna gericht maatregelen kunnen worden genomen om het traject voor deze soorten leefbaar te maken. Hierdoor wordt de levensgemeenschap gericht naar een hoger niveau gestuurd.

Een ander aspect van drift dat wellicht interessant is voor verder onderzoek, zijn de dichtheden in de drift. In figuur 1 blijkt dat een aantal punten belangrijk afwijkt van de regressielijn. Hierbij moet de aandacht vooral worden gericht op de punten die beneden de lijn liggen. Dit zijn de punten met een uitzonderlijk lage drift. Wordt deze lage drift veroorzaakt door een toevallige samenloop van omstandigheden, of is de lage drift te wijten aan uitzonderlijk lage dichtheden op het substraat?

Aangenomen wordt dat tenminste een gedeelte van de drift gerelateerd is aan de dichtheden op het substraat. Met andere woorden, bij het ecologisch herstel van een stromend water zullen steeds meer groepen deel gaan uitmaken van de levensgemeenschap. Ook deze groepen zullen daardoor hun bijdrage aan de drift leveren. In de grote Nederlandse rivieren is momenteel een situatie aanwezig waarbij op de bodem nauwelijks insecten aanwezig zijn, in tegenstelling tot de vorige eeuw. Bovendien zijn belangrijke groepen als eendagsvliegen en kriebelmuggen verdwenen (Klink, in press). Dit houdt in dat de samenstelling van de drift eenzijdiger is dan vroeger. Naar verwachting zullen ook de dichtheden in de drift zijn afgenomen. Op grond van deze redenatie zou drift eveneens te gebruiken zijn als maat voor het herstel van een ecosysteem en daardoor bruikbaar zijn bij lange termijn biomonitoring.

10. Literatuur

- Angermeier, P.L., Carlson, P.C., 1985. Effects of season and substrate on availability of drift for fish in a small warmwater stream. *Trans. Ill. Acad. Sci.* 78(3/4): 199-206
- Armitage, P.D., 1977. Invertebrate drift in the regulated River Tees, and an unregulated tributary Maize Beck, below Cow Green Dam. *Freshwat. Biol.* 7: 167-183
- Armstrong, M.L., Brown, A.V., 1983. Diel drift and feeding of channel catfish Alevins in the Illinois River, Arkansas. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 112: 302-307
- Back, C., Leblanc, A., Aubin, A., 1983. Effets sur la derive des insectes aquatiques d'un traitement au Temephos contre les larves de moustiques dans le Quebec subarctique. *Can. Ent.* 115(6): 703-712
- Bailey, P.C.E., 1981. Insect drift in Condor Creek, Australian Capital Territory. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 32(1): 111-120
- Barton, D.R., Wallace, R.R., 1979. Effects of eroding oil sand and periodic flooding on benthic macroinvertebrate communities in a brown-water stream in northeastern Alberta, Canada. *Can. J. Zool.* 57(3): 533-541
- Beckett, D.C., Miller, M.C., 1982. Macroinvertebrate colonization of multiplate samplers in the Ohio river: the effect of dams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(12): 1622-1627
- Benke, A.C., Hunter, R.J., Parrish, F.K., 1986. Invertebrate drift dynamics in a subtropical blackwater river. *J. North Am. Benthol. Soc.* 5(3): 173-190
- Bird, G.A., Hynes, H.B.N., 1981. Movement of immature aquatic insects in a lotic habitat. *Hydrobiologia* 77(2): 103-112
- Bisson, P.A., 1976. Increased invertebrate drift in an experimental stream caused by electrofishing. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33: 1806-1808
- Brittain, J.E., Eikeland, T.J., 1988. Invertebrate drift - a review. *Hydrobiologia* 166(10): 77-93
- Brooker, M.P., Hemsworth, J.J., 1978. The effect of the release of an artificial discharge of water on invertebrate drift in the R. Wye, Wales. *Hydrobiologia* 59: 155-163
- Brown, A.V., Armstrong, M.L., 1985. Propensity to drift downstream among various species of fish. *J. Freshw. Ecol.* 3(1): 3-17
- Canton, S.P., Cline, L.D., Short, R.A., Ward, J.V., 1984. The macroinvertebrates and fish of a Colorado stream during a period of fluctuating discharge. *Freshw. Biol.* 14(3): 311-316
- Car, M., 1983. The influence of water-level fluctuation on the drift of *Simulium chutteri* Lewis, 1965 (Diptera: Nematocera) in the Orange River, South Africa. *Onderstepoort J. vet. Res.* 50(3): 173-177
- Cellot, B., Bournaud, M., 1986. Modifications faunistiques engendrées par une faible variation de débit dans une grande rivière. *Hydrobiologia* 135(3): 223-232
- Chaston, I., 1968. Endogenous activity as a factor in invertebrate drift. *Arch. Hydrobiol.* 64(3): 324-334
- Chutter, F.M., 1985. Invertebrate drift in the biological monitoring of water quality In: *Freshwater biological monitoring* D.Pascoe & R.W.Edwards (eds.). *Adv. Water Pollut. Control* p. 35-44
- Ciborowski, J.J.H., 1983. Influence of current velocity, density and detritus on drift of mayfly species (Ephemeroptera). *Can. J. Zool.* 61(1): 119-125
- Ciborowski, J.J.H., Clifford, H.F., 1983. Life histories, microdistribution and drift of two mayfly (Ephemeroptera) species in the Pembina River, Alberta, Canada. *Holarct. Ecol.* 6(1): 3-10
- Coffman, W.P., 1973. Energy flow in a woodland stream ecosystem 2. The taxonomic composition and phenology of the Chironomidae as determined by the collection of pupal exuviae. *Arch. Hydrobiol.* 71(3): 281-322
- Corrarino, C.A., Brusven, M.A., 1983. The effects of reduced stream discharge on insect drift and stranding of near shore insects. *Freshw. Invertebr. Biol.* 2(2): 88-98
- Courtemanch, D.L., Gibbs, K.E., 1980. Short- and long-term effects of forest spraying of carbaryl (sevin-4-oil) on stream invertebrates. *Can. Entomol.* 112(3): 271-276
- Crisp, D.T., Robson, S., 1979. Some effects of discharge upon the transport of animals and peat in a north pennine headstream. *J. Appl. Ecol.* 16: 721-736

- Dance, K.W., Hynes, H.B.N., 1979. A continuous study of the drift in adjacent intermittent and permanent streams. *Arch. Hydrobiol.* 87(3): 253-261
- Dudgeon, D., 1983. An investigation of the drift of aquatic insects in Tai Po Kau Forest Stream, New Territories, Hong Kong. *Arch. Hydrobiol.* 96(4): 434-447
- Eckblad, J.W., Volden, C.S., Weilgart, L.S., 1984. Allochthonous drift from backwaters to the main channel of the Mississippi River. *Amer. Midl. Nat.* 111(1): 16-22
- Elliott, J.M., 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.* 63(2): 202-237
- Elliott, J.M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* 12: 329-347
- Elliott, J.M., Tullett, P.A., 1977. The downstream drifting of larvae of *Dixa* (Diptera: Dixidae) in two stony streams. *Freshwat. Biol.* 7: 403-407
- Ferrington, L.C. Jr., 1984. Drift dynamics of Chironomidae larvae 1. Preliminary results and discussion of importance of mesh size and level of taxonomic identification in resolving Chironomidae. *Hydrobiologia* 114(3): 215-228
- Fischer, J., Ineichen, H., 1988. The diurnal eclosion activity of *Chironomus nuditarsis* (Diptera) in the course of the seasons. *Zool. Jb. Syst.* 115: 93-115
- Fisher, S.G., Gray, L.J., Grimm, N.B., Busch, D.E., 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecol. Monogr.* 52(1): 93-110
- Fjellheim, A., 1980. Differences in drifting of larval stages of *Rhyacophila nubila* (Trichoptera). *Holarct. Ecol.* 3: 99-103
- Gerber, R.B., Benson, A., 1980. Autumnal terrestrial and aquatic invertebrate drift in a West Virginia cold water stream. *Proc. W-Virginia Acad. Sci.* 52(2): 47-57
- Ghetti, P.F., Gorbi, G., 1985. Effects of acute parathion pollution on macroinvertebrates in a stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22(4): 2426-2431
- Ghetti, P.F., Ravanetti, U., 1984. The drift over one year of Plecoptera and Ephemeroptera in a small stream in northern Italy. *Arch. Hydrobiol.* 99(4): 478-488
- Gibson, R.J., Galbraith, D., 1975. The relationships between invertebrate drift and salmonid populations in the Matamek river, Quebec, below a lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 104(3): 529-535
- Graesser, A., Lake, P.S., 1984. Diel changes in the benthos of stones and of drift in a southern Australian upland stream. *Hydrobiologia* 111: 153-160
- Grzybkowska, M., Pakulska, D., Jakubowski, H., 1987. Benthos and drift of invertebrates, particularly Chironomidae, in a selected cross-section profile of the River Widawka (Central Poland). *Acta Hydrobiol.* 29(1): 89-110
- Gullefors, B., 1987. Changes in flight direction of caddisflies when meeting changes in the environment. In: *Proc. 5th Int. Symp. Trichoptera*. M. Bournaud & H. Tachet (eds.), Junk Publ. Ned. p. 229-236
- Hall, R.J., Likens, G.E., Fiance, S.B. et al., 1980. Experimental acidification of a stream in the Hubbard brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology* 61(4): 976-989
- Hall, R.J., Pratt, J.M., Likens, G.E., 1982. Effects of experimental acidification on macroinvertebrate drift diversity in a mountain stream. *Water Air Soil Pollut.* 18(1/3): 273-288
- Haney, J.F., Beaulieu, T.R., Berry, R.P. et al., 1983. Light intensity and relative light change as factors regulating stream drift. *Arch. Hydrobiol.* 97(1): 73-88
- Hasegawa, J., Yasuno, M., Saito, K. et al., 1982. Impact of temephos and fenitrothion on aquatic invertebrates in a stream of Mt. Tsukuba. *Jap. J. Sanit. Zool.* 33(4): 363-368
- Hemsworth, R.J., Brooker, M.P., 1979. The rate of downstream displacement of macroinvertebrates in the upper Wye, Wales. *Holarct. Ecol.* 2(2): 130-136
- Hemsworth, R.J., Brooker, M.P., 1981. Macroinvertebrate drift in the upper Wye catchmen, Wales. *Hydrobiologia* 85(2): 145-155
- Howell, C.J., Begemann, G.J., Muir, R.W., Louw, P., 1981. The control of Simuliidae (Diptera: Nematocera) in South African rivers by modification of the water flow volume. *Onderst. J. Vet. Res.* 48(1): 47-49

- Irvine, J.R., 1985. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1922-1927
- Ito, T., 1984. [Drift of Lepidostomatid caddis larvae (Trichoptera), with special references to diurnal, seasonal and developmental changes of drift and silken thread floating method] [Japans]. *Jap. J. Limnol.* 45(3): 240-248
- Klink, A.G., 1986. Kalamiteit Basel. Samenvatting van een week biologische monitoring in de Nederrijn bij Wageningen. *Hydrobiol. Adviesburo Klink Rapp. Meded.* 28: 1-4
- Klink, A.G., in press. Palaeoecological research in the Lower Rhine. In: Historical changes of large alluvial rivers in western Europe. G.E. Petts (ed.). Wiley & Sons: Chichester
- Kolton, R.J., MacMahon, P.D., Jeffrey, K.A. et al., 1986. Effects of the lampricide, 3-trifluoromethyl-4-nitrophenol (TFM) on the macroinvertebrates of a hardwater river. *Hydrobiologia* 139(3): 251-268
- Krüger, C.C., Cook, E.F., 1981. Life cycles, drift, and standing stocks of some stoneflies (Insecta: Plecoptera) from streams in Minnesota, USA. *Hydrobiologia* 83: 85-92
- Krüger, C.C., Cook, E.F., 1984. Life cycles and drift of Trichoptera from a woodland stream in Minnesota. *Can. J. Zool.* 62(8): 1479-1484
- Larkin, P.A., McKone, D.W., 1985. An evaluation by field experiments of the McLay model of stream drift. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(5): 909-918
- Lauzon, M., Harper, P.P., 1986. Life history and production of the stream-dwelling mayfly *Habrophlebia vibrans* Needham (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Can. J. Zool.* 64(9): 2038-2045
- Light, R.W., Adler, P.H., 1983. Predicting the colonization cycle of aquatic invertebrates. *Freshwat. Invertebr. Biol.* 2(2): 74-87
- MacMahon, P.D., Jeffrey, K.A., Beamish, F.W.H. et al., 1987. Effects of the lampricide, 3-trifluoromethyl-4-nitrophenol (TFM) on the macroinvertebrates of Wilmot Cree. *Hydrobiologia* 148(1): 25-34
- Madson, B.L., Bengtson, J., Butz, I., 1973. Observations on upstream migration by imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 678-681
- Malmqvist, B., 1986. Drift of mayflies in response to disturbance to predacious stonefly nymphs. In: *Proceedings 3rd European Congress Entomology*. H.H.W. Velthuis (ed.), Amsterdam August 24-29 1986. VI. 1: 107-110
- Malmqvist, B., Sjöström, P., 1987. Stream drift as a consequence of disturbance by invertebrate predators. Field and laboratory experiments. *Oecologia (Berl.)* 74(3): 396-403
- McLay, C., 1970. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 27: 359-370
- Mesick, C.F., Tash, J.C., 1980. Effects of electricity on some benthic stream insects. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109(4): 417-422
- Molles, M.C. Jr., 1985. Recovery of a stream invertebrate community from a flash flood in Tesuque Creek, New Mexico. *Southw. Nat.* 30(2): 279-287
- Müller, K., 1954. Die Drift in fließenden Gewässern. *Arch. Hydrobiol.* 49(4): 539-545
- Müller, K., 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 309-323
- O'Hop, J., Wallace, J.B., 1983. Invertebrate drift, discharge, and sediment relations in a southern Appalachian headwater stream. *Hydrobiologia* 98(1): 71-84
- Pearson, W.D., Franklin, D.R., 1968. Some factors affecting drift rates of Beatis and Simuliidae in a large river. *Ecology* 49(1): 75-81
- Poirier, D.G., Surgeoner, G.A., 1987. Laboratory flow-through bioassays of four forestry insecticides against stream invertebrates. *Can. Entomol.* 119(9): 755-764
- Pratt, J.M., Hall, R.J., 1981. Acute effects of stream acidification on the diversity of macroinvertebrate drift. In: *Effects of acidic precipitation on benthos*. R. Singer (ed.). *Proc. Symp. Colg. Univ. N.Y.* p. 77-96
- Ringelberg, J., 1964. The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus. *Neth. J. Sea Res.* 2: 319-406

- Rosenberg, D.M., Wiens, A.P., 1975. Experimental sediment addition studies on the Harris River, N.W.T., Canada: the effect on macroinvertebrate drift. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19(2): 1568-1574
- Sagar, P.M., 1986. The effects of floods on the invertebrate fauna of a large, unstable braided river. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* 20(1): 37-46
- Scullion, J., Sinton, A., 1983. Effects of artificial freshets on substratum composition, benthic invertebrate fauna and invertebrate drift in two impounded rivers in mid-Wales. *Hydrobiologia* 107(3): 261-269
- Statzner, B., Dejoux, C., Elouard, J.M., 1984. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast) 1. Introduction. *Rev. Hydrobiol. trop.* 17(4): 319-334
- Statzner, B., Elouard, J.M., Dejoux, C., 1986. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast) 2. *Cheumatopsyche falcifera* (Trichoptera: Hydropsychidae). *J. Anim. Ecol.* 55(1): 93-110
- Statzner, B., Elouard, J.M., Dejoux, C., 1987. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast) 3. *Trichoptera. Freshwater Biol.* 17(3): 391-404
- Statzner, B., Mogel, R., 1984. No relationship between the substrate surface densities and drift of the stream caddisfly *Micrasema longulum* (Brachycentridae; Trichoptera). 4th Int. Symp. Trichoptera Ser. Entomol. J.C.Morse (ed.) 30: 383-389
- Statzner, B., Mogel, R., 1985. An example showing that drift net catches of stream mayflies (*Baetis* spp., Ephemeroptera, Insecta) do not increase during periods of higher substrate surface ... *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22(5): 3238-3243
- Steine, I., 1972. The number and size of drifting nymphs of Ephemeroptera, Chironomidae and Simuliidae by day and night in the river Stranda, western Norway *Norsk ent. Tidskr.* 19: 127-131
- Stewart, K.W., Szczytko, S.W., 1983. Drift of Ephemeroptera and Plecoptera in two Colorado rivers. *Freshwater Invertebr. Biol.* 2(3):117-131
- Townsend, C.R., Hildrew, A.P., 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.* 45(3): 759-772
- Trnkova, J., 1984. The influence of the water works at Dalesice on macrozoobenthos of the Jihlava river. *Vestn. cs. Spolec. zool.* 48(3): 223-240
- Trnkova, J., 1985. Drift of the Jihlava river as affected by the operation of the water works at Dalesice. *Vestn. cs. Spolec. zool.* 49(1): 53-66
- Turcotte, P., Harper, P.P., 1982. The macro-invertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwat. Biol.* 12(5): 411-419
- Vilchez-Quero, A., Lavandier, P., 1986. Composition et rythme journalier de la dérive des exuvies nymphales de Chironomidés dans le Guadalquivir (Sierra de Cazorla-Espagne). *Annls Limnol.* 22(3): 253-260
- Walton, O.E. Jr., 1980a. Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column. *Hydrobiologia* 74: 129-139
- Walton, O.E. Jr., 1980b. Invertebrate drift from predator-prey associations. *Ecology* 61(6): 1486-1497
- Waters, T.F., 1964. Recolonization of denuded stream bottom areas by drift. *Trans. Am. Fish. Soc.* 93: 311-315
- Waters, T.F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46: 327-334
- Waters, T.F., 1968. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. *Ecology* 49(1): 152-153
- Waters, T.F., 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Entomol.* 17: 253-272
- Waters, T.F., 1981. Drift of stream invertebrates below a cave source. *Hydrobiologia* 78(2): 169-175
- Wehring, D.R., Hopwood, A.J., 1981. Methods for collecting invertebrate drift from the surface and bottom in large rivers. *Progr. Fish.-Cult.* 43(2): 108-110
- Williams, C.J., 1982. The drift of some chironomid egg masses (Diptera: Chironomidae). *Freshwat. Biol.* 12(6): 573-578

- Williams, C.J., 1985. A comparison of net and pump sampling methods in the study of chironomid larval drift. *Hydrobiologia* 124(3): 243-250
- Williams, D.D., 1980. Invertebrate drift lost to the sea during low flow conditions in a small coastal stream in western Canada. *Hydrobiologia* 75(3): 251-254
- Williams, D.D., Hynes, H.B.N., 1976. The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos* 27: 265-272
- de Moor, F.C., Car, M., 1986. A field evaluation of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* as a biological control agent for *Simulium chutteri* (Diptera: Nematocera) in the Middle Orange River. *Onderstepoort J. vet. Res.* 53: 43-50