

stowa

STICHTING
TOEGEPAST ONDERZOEK WATERBEHEER

ORATIE

PIET VERDONSCHOT

Eenvoud in samenhang

*Het verbinden van waterbeheer en systeemecologie
voor duurzaam oppervlaktewaterherstel*



COLOFON

Amersfoort, juni 2014

De tekst in dit boek is de uitgebreide versie van de oratie, uitgesproken door dr. P.F.M. (Piet) Verdonschot (1955) op 28 februari 2014, bij de aanvaarding van het ambt als bijzonder hoogleraar Wetland Restoration Ecology aan de Faculteit der Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica van de Universiteit van Amsterdam (UvA). De leerstoel is ingesteld met ondersteuning van de Stichting Toegepast Onderzoek Waterbeheer (STOWA) als vertegenwoordiger van de 24 Nederlandse waterschappen en de Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek.

Uitgave:

Stichting Toegepast Onderzoek Waterbeheer STOWA
Postbus 2180
3800 CD Amersfoort

Illustraties:

Marinus Adrianus Koekkoek | 17
Jeroen Verdonschot | 37
Judith Westveer | 2 | 4 | 10 | 16 | 26 | 36 | 46 | 52

Fotografie:

Jeroen Oerlemans | omslag
P. Verdonschot, R. Verdonschot, S. Jähnig, R. Nijboer

Druk:

Drukkerij Uleman, Zoetermeer

STOWA-nummer 2014-24
ISBN 978.90.5773.641.4



COLOFON

*‘Nature is ever shaping new forms:
what is, has never yet been;
what has been, comes not again’*

*Johann Wolfgang von Goethe,
1789, On Nature (1)*

ORATIE

PIET VERDONSCHOT

Eenvoud in samenhang

*Het verbinden van waterbeheer en systeemecologie voor
duurzaam oppervlaktewaterherstel*



*Uitgebreide tekst naar aanleiding van de oratie uitgesproken bij de
aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar Wetland Restoration
Ecology van de Universiteit van Amsterdam op vrijdag 28 februari 2014
door P.F.M. Verdonschot*



INHOUD

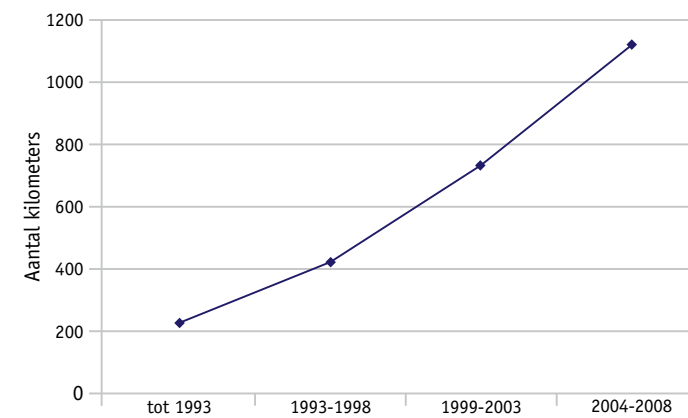
1. INLEIDING	4
1.1 Aanleiding	5
1.2 Inleiding tot hersteleecologie	7
1.3 Leeswijzer	9
2. SYSTEEMANALYSE	10
2.1 Schaal en hiërarchie	11
2.2 Filters	14
3. KEUZE VAN DOELEN	16
3.1 Ontwikkelingsprocessen en evenwichten	17
3.2 Naar flexibele doelen	22
4. BOUWSTENEN VOOR INRICHTING	26
4.1 Heterogeniteit	27
4.2 Herstellen is initiëren	30
4.3 Weerstand en veerkracht	32
5. KENNISCONCEPT	36
5.1 Grenswaarden	37
5.2 Functionele eigenschappen	40
6. EENVOUD IN SAMENHANG	46
7. IMPLEMENTATIE; EEN TRANSDISCIPLINAIRE OPGAVE	52
DANKWOORD	57
REFERENTIES	58



1.1 AANLEIDING

De waterkwaliteitskaart van Nederland met ecologische kwaliteitscores per waterlichaam volgens de Kaderrichtlijn Water (KRW; European Commission, 2000) laat vooral de kleuren geel, oranje en rood zien. Dit betekent dat de waterkwaliteit in Nederland 'matig', 'ontoereikend' danwel 'slecht' is. Er komt nauwelijks groen en helemaal geen blauw voor. Ofwel: weinig 'goed' en geen 'zeer goed'. De vergelijking van de kwaliteit van beken en rivieren tussen de Europese landen positioneert Nederland op de op één na laatste positie (EEA, 2012). Ook wat betreft kanalen en meren neemt Nederland de op één na laatste plaats in (EEA, 2012). Kortom, de waterkwaliteit in Nederland laat te wensen over.

Toch is er al veel veranderd. Vroeger werd afvalwater ongezuiverd geloosd op oppervlaktewater. Er zijn de nodige maatregelen genomen om hier wat aan te doen. Nadat de waterzuiveringsinstallaties gereed waren, zijn we in de sloten, kanalen en meren de voedselverrijking of eutrofiëring gaan bestrijden en zijn we beken en rivieren gaan hermeanderen om de kwaliteit te verbeteren. Figuur 1 laat in de tijd een duidelijke toename zien van het aantal uitgevoerde herstelprojecten en kilometers



Figuur 1. Aantal kilometers uitgevoerde beekherstelprojecten (over perioden van 4-5 jaar) in Nederland tot 2008 (naar Didderen & Verdonschot, 2009).



ONGEZUIVERDE LOZINGEN



EUTROFIËRINGSBESTRIJDING

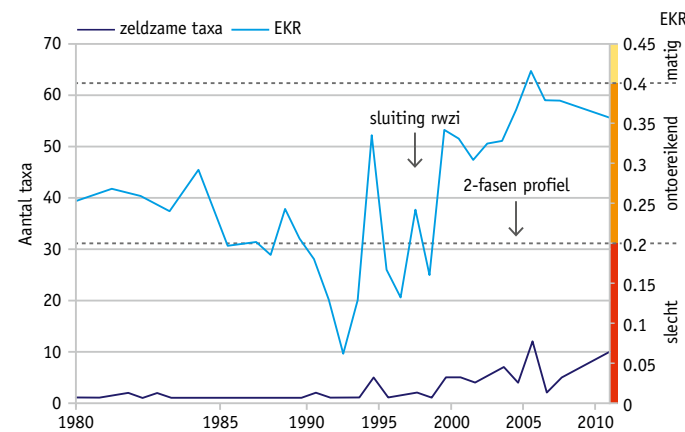


HERMEANDEREN

Uitdagingen voor het waterbeheer.

beekherstel (Didderen & Verdonschot, 2009). De kosten bedragen inmiddels in totaal zo'n 140 miljoen euro, exclusief interne personele kosten. Er worden veel beekherstelmaatregelen genomen, maar terugkijkend naar de waterkwaliteitskaart leveren al die maatregelen nog relatief weinig op.

Beekherstel startte in de jaren zestig, bijna gelijktijdig met het rechte trekken van de laatste nog kronkelende beken. De KRW uit 2000 bracht beekherstel in een stroomversnelling. Maar zoals de kwaliteitskaart laat zien, blijven ondanks alle herstelinspanningen de ecologische resultaten achter. Een enigszins positieve uitzondering vormt het herstel van de Rode beek. Na sluiting van de RWZI Schinveld in 1997, verbeterde de waterkwaliteit en nam het aantal taxa en zeldzame taxa toe (Figuur 2). Bij de herinrichting in 2004 werd een tweefasenprofiel aangelegd, met een zeer smal meanderend zomerprofiel en een breed afgegraven winterbed. Het effect van de maatregelen op de ecologische toestand begint langzaam duidelijk te worden, maar wat betreft ecologische kwaliteit scoort de beek nog steeds slechts matig.



Figuur 2. Aantal zeldzame taxa en de Ecologische Kwaliteitsratio (EKR) in de Rode beek (Mindergangelt) tussen 1980 en 2010.

Los van de maatlaten en de wijze waarop wordt beoordeeld, zijn er drie belangrijke redenen waarom ecologische successen uitblijven (o.a. Feld et al., 2010).

Ten eerste is Nederland een land waar het water meervoudig onder druk staat als gevolg van conflicterende belangen. De hydrologie, morfologie en chemie zijn sterk gewijzigd en oefenen samen grote druk uit op de waterecologie. Deze meervoudige druk of multiple stressoren vraagt om een integrale systeemaanpak. De aanpak van de nutriëntenbelasting, de morfologie of de hydrologie alleen is onvoldoende.

Ten tweede treedt er pas verbetering op wanneer de beek zo wordt hersteld, dat aan de eisen die organismen aan hun milieu stellen, wordt voldaan. Neem als voorbeeld de tolerantiecurve van een soort. Te weinig of te veel of veel te veel van een milieufactor is schadelijk. Milieufactoren moeten binnen de tolerantierange van een soort vallen, anders verdwijnt de soort.

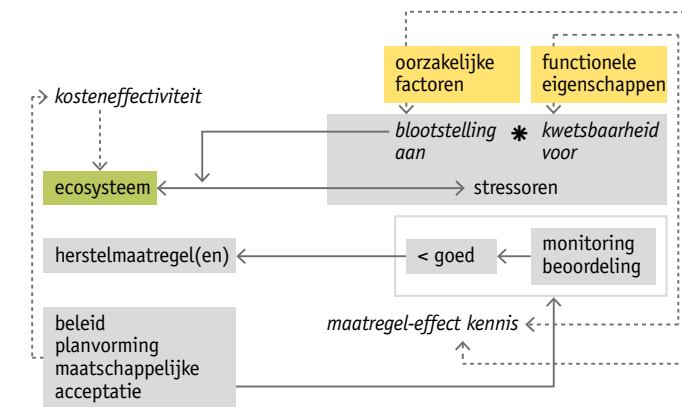
Ten derde heeft ecologisch herstel tijd nodig. Er wordt wel veel hersteld, maar het geduld ontbreekt om te wachten tot de soorten terugkomen. In het herstelde milieu ontwikkelt zich geleidelijk, meestal in een periode van 20 tot 40 jaar, een nieuw ecosysteem.

Conform de KRW, maar ook vanuit historisch menselijk perspectief, wordt de kwaliteit van een oppervlaktewater beschreven aan de hand van levende organismen en hun milieu: het ecosysteem. De kwaliteit van een ecosysteem 'onder druk' is het gevolg van het effect van stressoren. Dit effect wordt bepaald door de 'blootstelling' aan de stressoren maal de 'kwetsbaarheid' van de organismen (Figuur 3). Door monitoring en beoordeling wordt bepaald of een ecosysteem 'goed' scoort. Is dat niet het geval, dan is herstel gewenst. De stressoren wijzigen de oorzakelijke factoren die verantwoordelijk zijn voor het goed functioneren van een ecosysteem, iets

wat mede bepaald wordt door de functionele eigenschappen van de aanwezige organismen. Oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen vormen de kern van dit verhaal.

1.2 INLEIDING TOT HERSTEECOLOGIE

Hoewel in de praktijk al lang wordt gewerkt aan ecologisch herstel van beken, zijn de successen tot op heden beperkt. Het uitblijvend herstel is precies de reden voor het instellen van een leerstoel 'Wetland Restoration Ecology' aan de Universiteit van Amsterdam. 'Wetland Restoration Ecology' vertaal ik als 'hersteleecologie van wetlands' of gewoon 'hersteleecologie'. De term hersteleecologie ontstond aan het einde van de tachtiger jaren van de vorige eeuw (Jordan et al., 1987a), hoewel het eerste herstelexperiment al in 1935 door Leopold werd uitgevoerd (Jordan et al. 1987b). Hersteleecologie houdt zich bezig met het herstellen van verstoorde en beschadigde ecosystemen. Hersteleecologie is door de Society for Ecological Restoration in 2004 gedefinieerd als 'een bewuste activiteit die het herstel van de gezondheid, integriteit en duurzaamheid van ecosystemen initieert of versnelt'. De leerstoel volgt deze definitie, vooral wat betreft het initiëren.



Figuur 3. Het verband tussen een ecosysteem, stressoren en één of meerdere herstelmaatregelen.



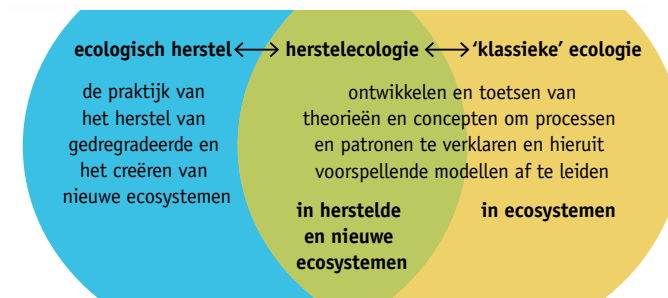
Herstel in uitvoering.

Wat zijn Wetlands? Wetlands zijn gebieden waar waterverzadiging de dominante factor is (Wolff, 1993). Voor buitenlanders is Nederland één groot wetland. Terugkijkend in de tijd, rond het jaar 1300, was ongeveer tachtig procent van Nederland wetland (Figuur 4). Nog steeds heeft Nederland veel oppervlaktewater, in sloten, moerassen, beken, meren en plassen. Alle Nederlandse oppervlaktewateren en alle natte gebieden, zoals venen en moerassen, kunnen als wetland worden betiteld.



Figuur 4. Oppervlaktewateren in Nederland rondom de Middeleeuwen, met 80 procent wetlands bestaande uit laagveenmoerassen, rivierdalen, beekdalen en hoogveenmoerassen (Delahaye, 1997).

De hersteleologie neemt een positie in tussen de ‘klassieke’ ecologie en de praktijk van het ecologische herstel (Figuur 5). De klassieke ecologie wordt gedefinieerd als ‘het ontwikkelen en toetsen van theorieën en concepten om processen en patronen in ecosystemen te verklaren en hieruit voorspellende modellen af te leiden’. De hersteleologie heeft hetzelfde doel, maar dan specifiek voor herstelde en nieuwe ecosystemen. Ecologisch herstel is tenslotte de praktijk van het herstellen van gedegradeerde ecosystemen. In mijn visie is dit ook het creëren van nieuwe ecosystemen, waarbij maximaal gebruik wordt gemaakt van het natuurlijk laten verlopen van passende ecosystemeprocessen (Wheeler et al., 1995; Hobbs & Harris, 2001). De leerstoel gaat de wetenschappelijke doelen van de hersteleologie realiseren door het ontwikkelen en toetsen van ecologische theorieën in het veld, ondersteund met laboratoriumonderzoek (Hobbs & Norton, 1996; Palmer et al., 1997; Temperton et al., 2004; Young et al., 2005).



Figuur 5. Het verband tussen ‘klassieke’ ecologie, hersteleologie en ecologisch herstel (Palmer et al., 1997).



Voorbeelden van Nederlandse wetlands.

Eén van de grootste uitdagingen voor de hersteleologie is het kunnen voorspellen van de richting van het ecologisch herstel. Uit de sinds 1998 uitgevoerde vijfjaarlijkse beekherstelencquêtes blijkt dat slechts een klein aantal herstelprojecten goed is gemonitord (o.a. Diddersen & Verdonshot, 2009). Een doelgericht meetprogramma ontbreekt vaak als integraal onderdeel van de planvorming bij beekherstel. Dat is jammer. Want de kans op succes van herstel en de voorspelkracht in de hersteleologie zou inmiddels veel groter zijn geweest wanneer geeneraliseerde concepten uit goed gemonitorde herstelprojecten konden worden afgeleid. Er is dan ook grote behoefte aan meetprogramma’s om maatregel-effect relaties in het veld beter te leren begrijpen. Het uitvoeren van ecologisch herstel in de praktijk kan niet succesvol noch kosteneffectief worden zonder stevige wetenschappelijke basis.

De hersteleologie ontleent haar kernconcepten aan de ‘klassieke’ ecologie met een sterke nadruk op ontwikkelingsprocessen en daaruit volgende patronen (Hobbs & Norton, 1996; Palmer et al., 1997; Temperton et al., 2004; Young et al., 2005). Omgekeerd bieden de vele herstelprojecten grootschalige veldexperimenten waaruit hypothesen en concepten kunnen volgen (Feld et al., 2010). Hersteleologie moet tegelijkertijd methoden bieden waarmee uit de concepten praktische en locatiespecifieke toepassingen afgeleid kunnen worden (Hobbs & Harris, 2001).

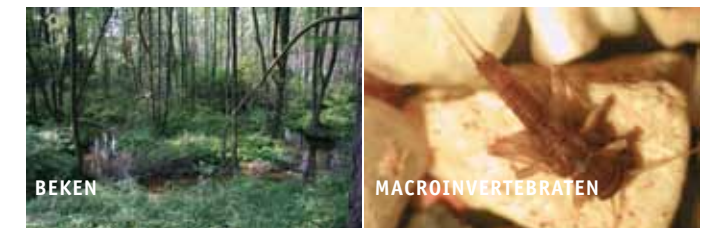
De voordelen van de samenhang tussen ecologie, hersteleologie en ecologisch herstel zijn:

- Voor de ecologie: het kunnen bestuderen van gemanipuleerde ecosystemen om ecologische theorieën en concepten te ontwikkelen en te toetsen.
- Voor de hersteleologie: het toepassen van de ecologische kennis over herstel, het aanscherpen van deze kennis en het vertalen ervan naar de praktijk en omgekeerd herstelprocessen in de praktijk verklaren.

- Voor het ecologisch herstel: het verbeteren van de kwaliteit en kosteneffectiviteit.

1.3 LEESWIJZER

De rest van dit verhaal is opgebouwd alsof het een herstelplan is, waarbij de wetenschappelijke aspecten bij iedere stap naar voren worden gehaald. De drie hoofdstukken - Systemanalyse, Keuze van doelen en Bouwstenen voor inrichting - zijn de meest typische onderdelen van een herstelplan. Daarna wordt het nieuwe kennisconcept geïntroduceerd. Met dit concept wordt de basis gelegd voor succesvol herstel in de toekomst. Ten slotte wordt de wijze waarop herstel kan worden geïmplementeerd in de maatschappij, aangestipt. De meeste voorbeelden zijn afkomstig uit eigen onderzoek in beken naar de organismegroep ‘macroinvertebraten’, de met het blote oog zichtbare ongewervelde dieren.





SYSTEEMANALYSE

Systeemanalyse is een must bij ieder herstelproject. Het is inmiddels bekend dat bekecosystemen op stroomgebiedsschaal moeten worden benaderd. De vraag is: 'Hoe past het herstelproject in het stroomgebied?' Ieder herstelproject zou met deze vraag en dus met een systeemanalyse moeten beginnen.

2.1 SCHAAL EN HIËRARCHIE

In 1998 werd het handboek 'Beken stromen' gepresenteerd, met daarin het zogenoemde 5-S-Model voor beken (o.a. Verdonschot et al., 1998). Later zijn er ook 5-S-modellen voor sloten, kanalen en meren uitgewerkt. Het 5-S-model betreft een conceptueel model met een hiërarchische ordening van relevante milieufactoren (Figuur 6). Het 5-S-model onderscheidt vijf groepen factoren: 'Systeemvoorwaarden', 'Stroming', 'Structuren', 'Stoffen' en 'Soorten'. Het samenspel tussen, de werking van, de dominantie van en de terugkoppeling door deze vijf factorgroepen bepalen het functioneren van het ecosysteem en daarmee de biodiversiteit.

Het 5-S-model schiep hiërarchische orde in de veelheid van factoren en de complexiteit van ecosystemen. Het model heeft veel waterbeheerders geïnspireerd. Veel ervan is terug te vinden in de huidige beschrijving van waterdoelen. In de toepassing werden vaak lange lijsten met factoren omgezet in GIS-kaarten met waterstromen, bodems, voedingsstoffengehalten, soortverspreidingen, enz. Maar noch de hiërarchisch geordende samenhang noch het gewicht van factoren en processen werd verder uitgewerkt. Het belang van hiërarchieën en proces-denken blijft hierdoor nog steeds onderbelicht.

De systeemanalyse kijkt van stroomgebied naar beek, naar habitat. Op stroomgebiedniveau spelen de systeemvoorwaarden een rol, zoals geologie, geomorfologie en klimaat. Dit zijn de randvoorwaarden waarbinnen het systeem functioneert. Op habitatniveau wordt gekeken naar zaken als stroming en zuurstof, factoren die er plaatselijk toe doen. De geologie bepaalt in sterke mate waar de beken in Nederland liggen.



'Hoe past het herstelproject in het stroomgebied?' Het 5-S-Model in beeld.

Door terugkoppeling, bijvoorbeeld door de begroeiing langs de beek, wordt de structuur van de beek veranderd, zoals oevervorm, substraatpatronen en stroming.

Naast de ruimtelijke schaal speelt tijd een grote rol. Op lange termijn vindt bijvoorbeeld landschapontwikkeling plaats, terwijl het op korte termijn gaat om het gedrag van een individu. Tussen de schalen in ruimte en tijd bestaan hiërarchieën met top-down dominantieverhoudingen en bottom-up terugkoppelingen.

Schaal is van groot belang voor de hersteleecologie. Want hoe hoger de schaal waarop een maatregel wordt uitgevoerd, hoe groter het effect! Wordt de hydrologie op landschapsschaal hersteld, dan gaan alle beken in het stroomgebied beter functioneren.

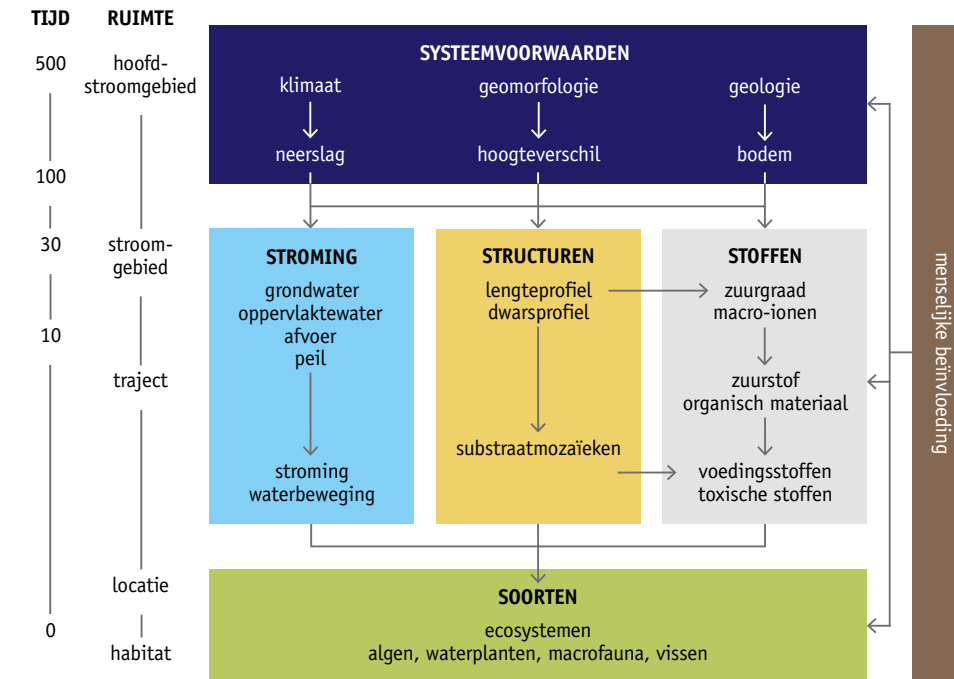
Maar hoe belangrijk is hiërarchie voor soorten? Aan het begin van de negentiger jaren is in het Europese onderzoeksproject AQEM een analyse uitgevoerd om te kijken naar het belang van een groot aantal factoren voor het voorkomen van soorten op het schaalniveau van Europa tot aan beektype, dus van grote naar kleinere schaal (Figuur 7. Verdonschot, 2009). Als we naar het belang van de groepen factoren kijken, dan blijkt dat de verklarende waarde weliswaar per schaalniveau verschilt, met een toenemend belang van chemie, maar dat alle factoren op alle schalen een rol spelen.

Ook werden, in het kader van een nationaal onderzoek naar klimaatverandering, Nederlandse beken op een kleinere schaal, namelijk beektraject en habitat (Figuur 8; Verdonschot et al., 2002), geanalyseerd. Hieruit bleek dat groepen factoren op het niveau van beektraject belangrijker zijn dan die op het niveau van de habitat. Let wel dat met de habitat hier het substraat voor de beekfauna bedoeld wordt.

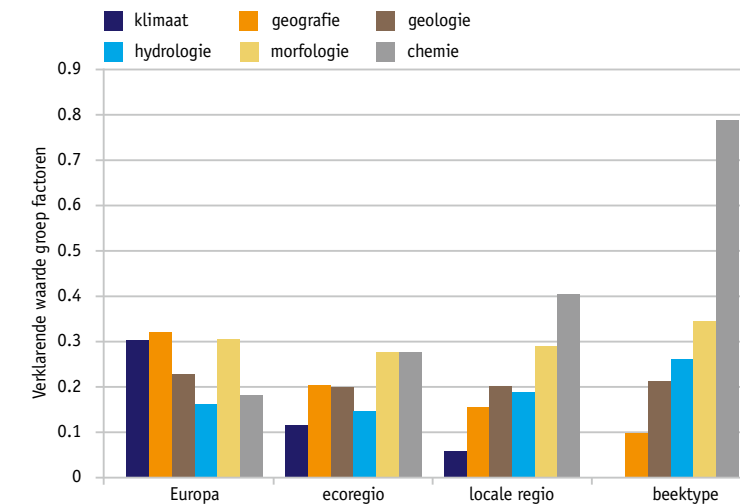
Uit beide onderzoeken blijkt dat er slechts een zwakke hiërarchie bestaat tussen factoren onderling en dat veel factoren op meerdere schalen van belang zijn en elkaar sterk overlappen. Ook blijkt dat beektraject veel meer verklaart dan habitat. Het traject omvat dan ook veel meer factoren, zoals afvoer, breedte en diepte. Soorten ervaren deze factoren niet, maar ervaren de daarvan afhankelijke factoren, zoals stroming en zuurstof. Dit duidt erop dat de veelheid aan factoren over de verschillende schalen terug te herleiden is naar een beperkt aantal oorzakelijke factoren oftewel sleutelfactoren voor organismen.

Ten slotte bleek uit het Europese onderzoek Eurolimpacs dat tijd een belangrijke rol speelt en dat vooral extremen, die zo nu en dan in de tijd optreden, bepalen welke organismen er voorkomen (Nijboer et al., 2005). Extremen bepalen de grenswaarden voor organismen. Vaak wordt de factor tijd nog zwaar onderschat in het onderzoek. Op dit laatste kom ik verderop nog terug.

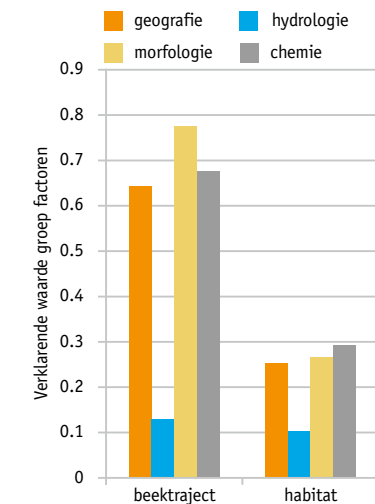
Schaal speelt dus een belangrijke rol. Hogere schaalniveaus bepalen de langzame systeemvariabelen. Hiervan kan in het in het ecologisch herstel effectief gebruik worden gemaakt. Hoe hoger de schaal waarop een maatregel wordt uitgevoerd, hoe groter het effect. Daarom zou een herstelproject altijd moeten beginnen met een systeemanalyse, gevolgd door een opsomming van de maatregelen die genomen moeten worden op een hoog schaalniveau. Wanneer er sprake is van een voedingstofprobleem veroorzaakt door inspoeling in het bovenstroomse gedeelte van een beekstelsel, dan moet dit eerst aangepakt worden, bijvoorbeeld in de perceelstroken als filters voor nutriënten, voordat andere maatregelen benedenstrooms genomen worden.



Figuur 6. Het 5-S-model voor stromende wateren (Verdonschot et al., 1998).



Figuur 7. De verklarende waarde van zes groepen van factoren op Europese, ecoregionale, lokaal-regionale en beektype schaal (Verdonschot, 2009).

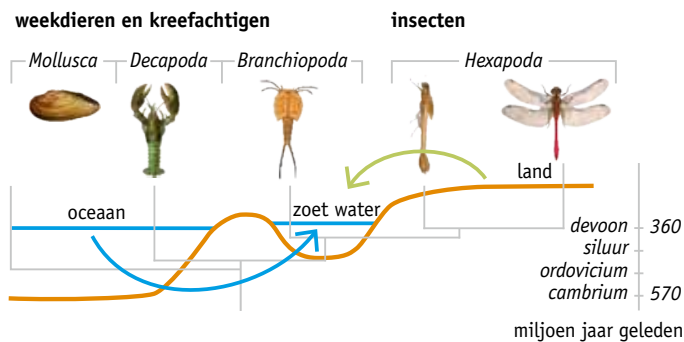


Figuur 8. De verklarende waarde van vier groepen van factoren op beektraject en fysisch habitat schaal (Verdonschot et al., 2002).

2.2 FILTERS

De macroinvertebraten in het zoete water stammen oorspronkelijk af van aquatische organismen uit de oceanen (bijvoorbeeld weekdieren en kreeftachtigen), of van terrestrische organismen van het land (insecten) (Figuur 9). Zo'n 570 miljoen jaar geleden begonnen deze organismen de zoete wateren te koloniseren en ze evolueerden tot de diverse fauna die we nu aantreffen. Deze tweezijdige afkomst heeft belangrijke gevolgen gehad voor allerlei aanpassingen van soorten die we later tegenkomen (Pennak, 1953).

De oorspronkelijke leefomgeving van de Nederlandse macroinvertebraten is terug te vinden op de kaart van het jaar 1300, toen Nederland nog voor 80 procent uit wetlands bestond, met laagveenmoerassen, rivierdalen, beekdalen en hoogveenmoerassen (Figuur 4). Alle soorten die nu worden aangetroffen in de vaak door de mens gegraven of vergraven beken, sloten of petgaten, zijn afkomstig uit deze habitats. Ook dat moet in het achterhoofd worden gehouden, als je wilt verklaren waarom soorten ergens voorkomen, hoe ze ergens terug kunnen worden verkregen en wat voor omstandigheden ze daarvoor nodig hebben.



Figuur 9. Kolonisatie van het zoete water vanuit zee en land (naar Pennak, 1953).

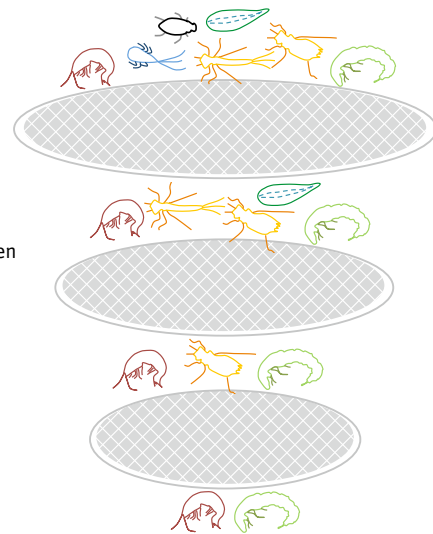
Belangrijk is te beseffen dat er in Nederland enkele duizenden soorten macroinvertebraten voorkomen. Historische (Richter, 1995) en heersende milieuomstandigheden op verschillende schaalniveaus van ecoregio tot habitat kunnen gezien worden als een hiërarchische serie van 'filters' (Cornell & Lawton, 1992; Poff, 1997). Deze filters filteren als het ware een regionale soortenpool uit. Soorten met een verspreiding binnen een groot geografisch gebied worden, op basis van het ontbreken van eigenschappen die noodzakelijk zijn om succesvol te overleven, onder bepaalde milieuomstandigheden 'uitgefilterd' (Figuur 10).

Nederland kan als een filter gezien worden, waarbij milieufactoren op stroomgebiedniveau bepalen welke soorten in een bepaald stroomgebied al dan niet voorkomen. Is het stroomgebied gelegen in het vlakke Drenthe, dan zullen daar minder snelstromende wateren voorkomen dan in het heuvelachtige Zuid-Limburg, waardoor er voor stromingsminnende soorten

- Regionale processen
- geografie
 - soortenpool
 - verspreidingsbarrières
 - kolonisatievolgorde

- Milieufactoren
- abiotische omstandigheden
 - verstoringen
 - habitat stabiliteit
 - habitat heterogeniteit

- Biotische interacties
- competitie
 - concurrentie
 - voedselweb interacties
 - mutualisme



Figuur 10. De soortensamenstelling is een functie van de biotische en abiotische factoren die werken op verschillende schalen in ruimte en tijd en die de regionale soortenpool als het ware 'uitfilteren' (o.a. Tonn et al., 1990).

in Drenthe weinig geschikte habitats zijn. De grote groep soorten wordt dus uitgefilterd. Daarbij is iedere beek ook nog verschillend: de ene beek stroomt wat sneller dan de andere beek, de ene beek is wat meer begroeid dan de andere beek, enzovoort. Ook dergelijke factoren werken als filter, waardoor er in iedere beek weer net een andere selectie van de totale verzameling van soorten voorkomt.

Op habitatniveau worden soorten gefilterd door het aanwezige substraat, zoals planten, grindbedden of zandbodems. In ieder habitat wordt daardoor een klein aandeel van de soorten in de beek gevonden.

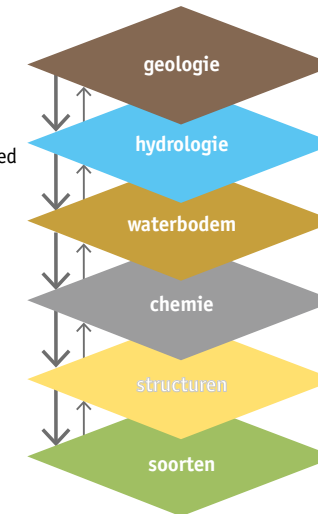
Het kennen van deze filterwerking is belangrijk om te kunnen voorspellen waar welke soorten voor kunnen komen. Daarnaast kunnen biotische factoren, zoals predatie, parasitisme, symbiose en concurrentie als filter werken. Wordt een sloot bewoond door vis, die predeert op de aanwezige macrofauna, dan zal daar een andere soortensamenstelling worden aangetroffen dan wanneer de sloot geen vis bevat.

Per stroomgebied

- Milieuomstandigheden in het stroomgebied
- stroming, structuren, stoffen
 - dominantie en terugkoppeling



- Soorten in het stroomgebied
- aanwezige soorten
 - relaties tussen eisen van soorten en omstandigheden in het water (filters)



Figuur 11. De hiërarchische samenhang in processen per stroomgebied tussen milieuomstandigheden en soorten.

Niet alleen de hiërarchische lagen van milieuomstandigheden uit het 5-S-model werken als filterlagen (Figuur 11). Dat doen ook biotische omstandigheden, zoals de aanwezigheid van predatoren en concurrenten. Milieuomstandigheden die spelen op het niveau van de ecozone, zoals geomorfologie van de ondergrond en het temperatuurverloop in het water, kunnen beperkend zijn voor bepaalde soorten, terwijl dit voor andere soorten juist hun overleving versterkt.

De verschillen tussen soorten zijn het gevolg van *trade-offs*: eigenschappen die elkaar uitsluiten of altijd in bepaalde combinaties voorkomen in soorten. Een investering van een soort in een bepaalde eigenschap gaat altijd ten koste van de mogelijkheid tot investering in een andere eigenschap. Wanneer de werking van 'filters' bekend is, kan worden voorspeld onder welke omstandigheden soorten op basis van hun functionele eigenschappen kunnen voorkomen. Met deze informatie is het ook mogelijk de eisen die specifieke soorten aan hun omgeving stellen, af te leiden. Dit is zeer bruikbaar bij het uitvoeren van herstel.

Concluderend is het voor een goede systeemanalyse van belang dat de milieuomstandigheden in een stroomgebied bekend zijn, met andere woorden: dat bekend is welke stromings-, structuur- en stoffenfactoren van belang zijn en dat ook de interacties die spelen in beeld zijn. Daarnaast moet bekend zijn welke soorten in het stroomgebied kunnen voorkomen en moet kennis aanwezig zijn van de eisen die deze soorten stellen aan de relevante milieufactoren en biotische factoren. Dan kan voorspeld worden welke soorten in een bepaald traject verwacht kunnen worden. Het 5-S-model is daarbij een hulpmiddel, alleen ontbreekt hierin de vertaling van milieufactoren naar oorzakelijke factoren.

3

KEUZE VAN DOELEN



Het tweede element bij elk herstelproject is de keuze van de doelen. De vraag is: Hoe stel je doelen op en waar moet je rekening mee houden? Er kan gekeken worden naar plaatjes van vroeger (referentiebeelden), naar de historie van Nederland. Deze beelden kunnen worden gekopieerd, zodat terugkeert wat er vroeger was. Maar het terugkijken naar vroeger is een vorm van kijken naar statische natuur alsof de omgeving niet is veranderd (o.a. Pickett & Parker, 1994). Het is ook kijken naar het agrarisch landgebruik of naar veenwinning uit het verleden.

Dergelijke statische eindbeelden zijn onlosmakelijk verbonden met ééndimensionale opvattingen over successie. Stabiele natuur in topconditie mits de mens niet ingreep, zoals in natuurlijke beken, maar ook omdat de mens juist een beetje bleef ingrijpen, zoals in sloten, petgaten en rietvelden.

Het zijn allemaal zaken die in de toekomst niet meer, of in een andere vorm zullen optreden. De omgeving is vaak irreversibel veranderd. Dat betekent dat we bij het invullen van doelen moeten leren vooruit te kijken.

3.1 ONTWIKKELINGSPROCESSEN EN EVENWICHTEN

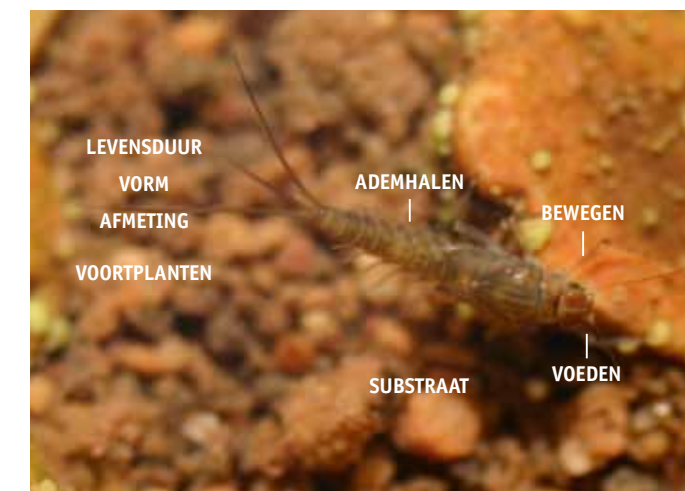
Om toekomstige doelen in termen van soortencombinaties te kunnen voorspellen, bieden de tijdens de evolutie ontwikkelde eigenschappen van soorten de oplossing (Figuur 12). Het is belangrijk te weten hoe deze eigenschappen de rollen van soorten bepalen. Daarmee wordt bedoeld dat bijvoorbeeld bekend moet zijn hoe dieren ademhalen, hoe ze bewegen, hoe groot ze zijn, wat ze eten, op welk substraat ze leven, welke vorm ze



Beelden uit het verleden.

hebben, hoe ze zich voortplanten, hoe hun levenscyclus eruit ziet (naar Southwood, 1977).

Dit is een belangrijke pijler onder de hersteleologie. Met kennis van de eigenschappen van soorten kan voorspeld worden en kunnen doelen worden gekozen voor nieuwe wateren die als gevolg van ander landgebruik ontstaan, met nieuwe combinaties van soorten (Higgs, 1997). Daarnaast is kennis van ontwikkelingsprocessen onontbeerlijk.



Figuur 12. Eigenschappen van soorten en hun rol in het ecosysteem.

Tabel 1. Algemene theorieën over de structuur en het functioneren van systemen in de tijd, al dan niet na verstoring (naar Suding & Gross, 2006).

	Evenwichten	Multiple evenwichten	Niet-evenwichten
Aanname	climax, één richting van ontwikkeling, continue	evenwicht, meerdere richtingen, discontinu	blijvend niet-evenwicht, zonder richtingen, discontinu
Permanente toestand(en)	één	meerdere	geen
Ontwikkeling	convergent	abrupte veranderingen, instortingen	divergent, 'random', cyclisch
Voorspelbaarheid	hoog (gebaseerd op soorteigenschappen)	intermediair (mogelijk maar moeilijk)	laag (kans en historie van belang)
Belangrijke factoren	soortinteracties ecosysteemontwikkeling	begintoestand positieve terugkoppelingen, positie in het landschap	toevallige verspreiding soorten, stochasticiteit
Referentie	Clements, 1916; Odum, 1969	Gleason, 1917; Sutherland, 1974	Pickett et al., 1987;

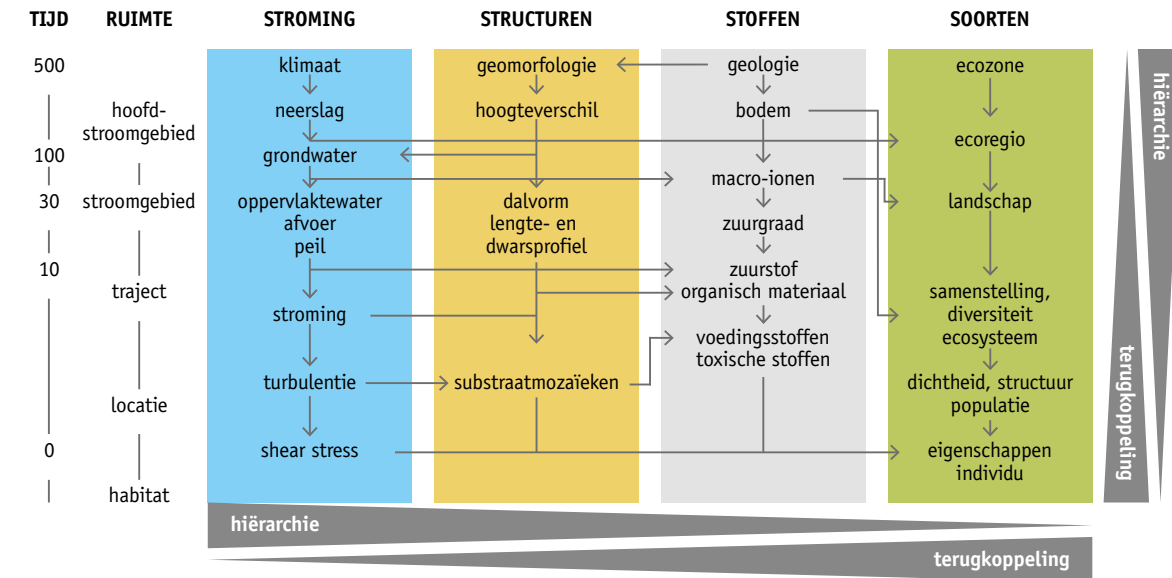
Er zijn drie hoofdtheorieën over toestanden waarin ecosystemen kunnen verkeren (Tabel 1): evenwichten, multiple evenwichten en niet-evenwichten. Het verschil tussen deze theorieën is dat de discontinuïteit, de onvoorspelbaarheid en stochasticiteit in soortensamenstelling en functioneren van links naar rechts toenemen.

In de evenwichtstheorie spelen soortinteracties, levensstrategieën en de voorspelbaarheid van het milieu de hoofdrol. De voorspelbaarheid neemt vooral af naarmate verstoringen en stochastische processen vaker en minder voorspelbaar optreden (Cornell & Lawton, 1992). Parallel aan de afname van de voorspelbaarheid verminderen het aantal en de intensiteit van soortinteracties en worden ontwikkelingsprocessen veranderlijker (Fisher, 1983; Hobbs & Harris, 2001).

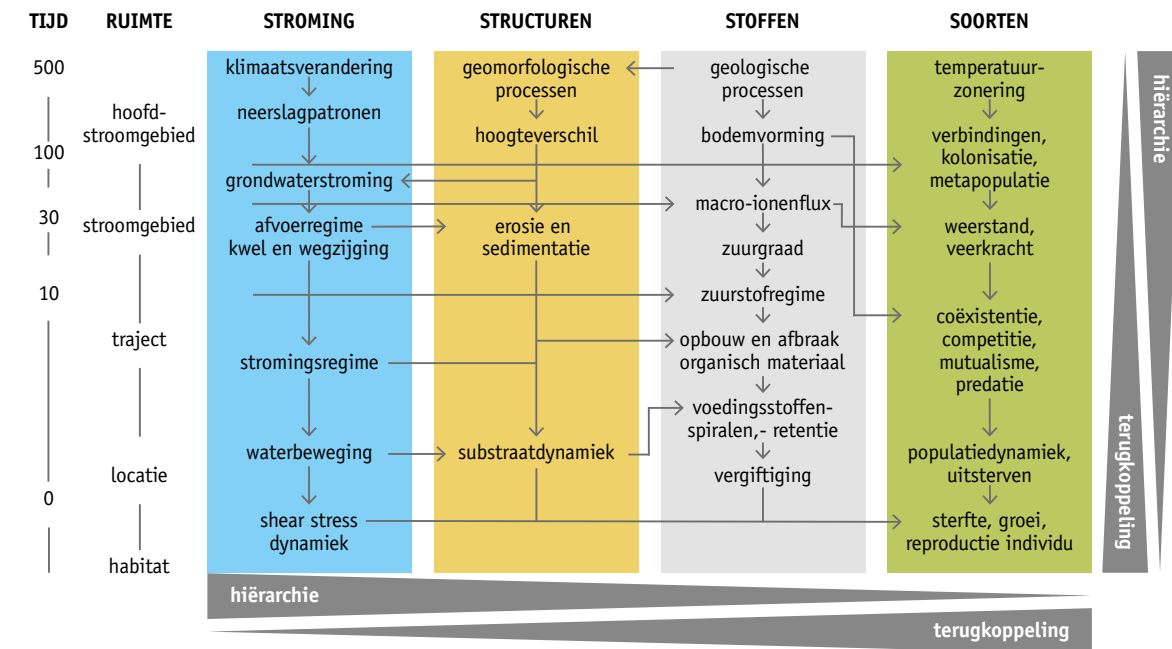
Het voorspellen van de ontwikkelingsrichting van een te herstellen ecosysteem is moeilijk, omdat het afhankelijk is van de dynamiek in milieu en ecologische interacties, die optreedt op verschillende schalen in ruimte en tijd. Pickett en co-auteurs (1989) maakten daarom onderscheid tussen een snelle en langzame ecosysteemrespons in relatie tot het schaalniveau. Snelle respons treedt op het niveau van het individu op, terwijl lang-

zame respons op de schaal van de ecoregio verloopt. Deze inzichten leiden tot een vernieuwd inzicht in de structuren en processen uit het 5-S-model (Figuur 13 en 14). Hierbij zijn de 'Systeemvoorwaarden' opgenomen in de andere 'S-en' en zijn de 'Soorten' gelijkwaardig aan de milieufactoren gemaakt (Figuur 13). Daarnaast zijn de hiërarchische relaties en terugkoppelingen zichtbaar gemaakt. Een zelfde ordening is voor de processen uitgewerkt (Figuur 14).

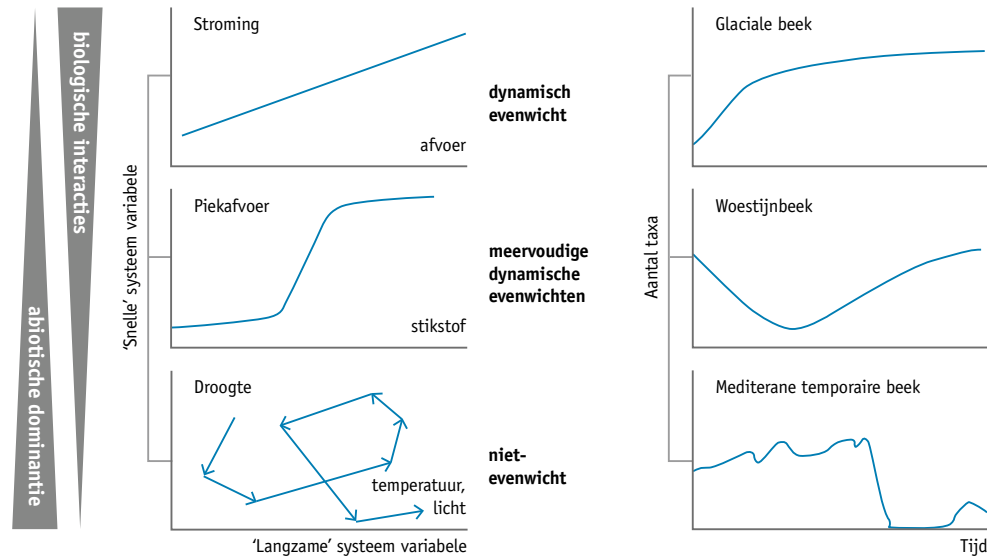
Het verband tussen snelle en langzame respons en tussen evenwichten, multi-pele evenwichten en niet-evenwichten is voor stromende wateren in beeld gebracht (Figuur 15). In de figuur is bovenin rechts de lineaire ontwikkeling in een glaciële beek te zien na het terugtrekken van de gletsjer. De veranderingen in snelle en langzame variabelen is lineair en gericht, zoals we linksboven zien. In het midden staat een woestijnbeek waar door piekafvoeren de algensuccessie teruggezet wordt en die zich vervolgens weer opnieuw ontwikkelt. Onderin rechts staat de soortenontwikkeling in een onregelmatig droogvallende mediterrane beek. De relatie tussen snelle en langzame variabelen volgt een afwisselend patroon en de resulterende soortensamenstelling is al even wisselend.



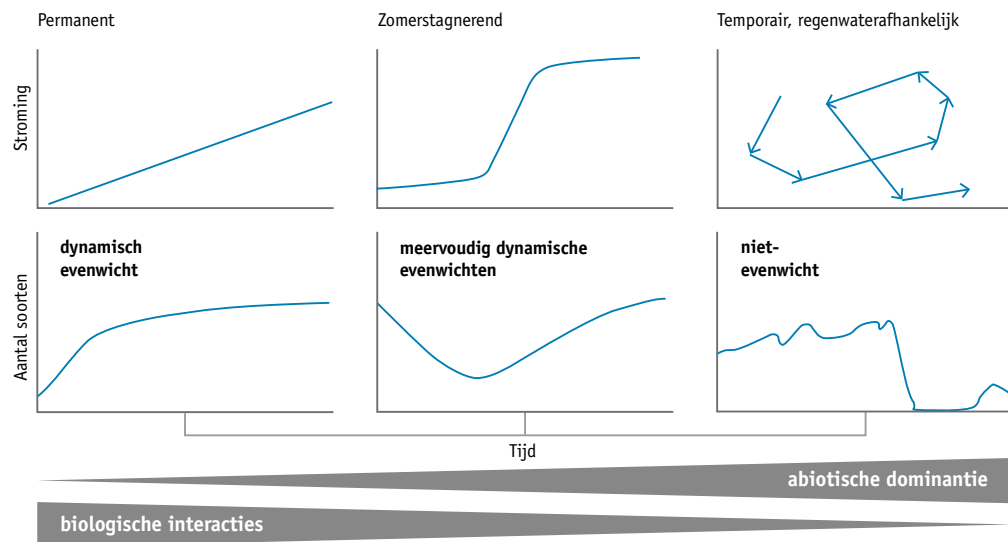
Figuur 13. De hiërarchische interacties tussen milieu en soorten in ruimte en tijd voor patronen.



Figuur 14. De hiërarchische interacties tussen milieu en soorten in ruimte en tijd voor processen.



Figuur 15. A. Glaciale beek (Milner et al., 2008), B. Woestijnbeek (Grimm & Fisher, 1989), C. Droogvallende mediterrane beek (Acuna et al., 2005).



Figuur 16. Potentiële ontwikkelingsrichtingen en evenwichten van het nieuw gegraven Springendalse bronbeekstelsel.

Met de bovenstaande inzichten kunnen herstelmaatregelen beter afgestemd worden op de te verwachten milieumomstandigheden over verschillende schalen in ruimte en tijd. Bron- en veenbeken vallen bijvoorbeeld onder de evenwichtssystemen met bekende stabiele milieumomstandigheden en voorspelbare verzamelingen van soorten. Regenbeken vallen onder de multiple evenwichtssystemen met wisselende, niet altijd voorspelbare milieumomstandigheden, terwijl droogvallende beken of sterk piekende beken vaak onvoorspelbare milieumomstandigheden hebben en nooit een evenwicht bereiken.

Bij de keuze van doelen gaat het niet om het eindplaatje maar om de ontwikkelingsrichting. Het herstel van een bronbeekstelsel van de Springendalse beek in noordoost Twente is hiervan een voorbeeld (Nijboer et al., 2003). Eind 1998 werd hier een maïsakker afgegraven en omgezet in een brongebied. Na het afgraven van de voedselrijke bovenlaag gingen in een maagdelijke vlakte spontaan bronbeekjes stromen. Een potentieel bronsysteem begon aan haar ontwikkeling.

De hypothese was dat verschillende doelen mogelijk waren. De beekjes zouden permanente bronbeekjes kunnen worden, met een hele stabiele afvoer. Het zouden geleidelijk afstromende beekjes kunnen worden die in de zomer stagneren, of het zou-

den tempore, regenwater-afhankelijke systemen kunnen worden, die afhankelijk van de hoeveelheid regen droogvallen of weer nat worden en hele onregelmatig wisselende omstandigheden kennen. Ieder met een eigen soortencombinatie in ruimte en tijd (Figuur 16).

Kijkend naar dit systeem, zou het voor de permanente beken betekenen dat daar de afvoer constant is en de stroming regelmatig. Dat zou weer betekenen dat er een evenwichtige ontwikkeling van het ecosysteem op gaat treden. Het aantal taxa neemt steeds langzamer toe in de tijd, er ontwikkelt zich een echt dynamisch evenwicht (Figuur 16).



Het herstelde brongebied in het Springendal.



Drie potentiële toestanden van het bronbeekstelsel na herstel.

Als het een in de zomer stagnerend beekje wordt, dan zijn er twee toestanden: stroming in de winter en stagnatie in de zomer. Er ontwikkelt zich wel een natuurlijke morfologie door de stroming in de winter. Biologisch betekent het dat er meerdere dynamische evenwichtstoestanden in de tijd op zullen treden, wisselend tussen zomer en winter.

Als het een temporair regenwater-afhankelijk systeem wordt, is het systeem afhankelijk van de temperatuur, de regen en de droogte. De morfologie zal gelijk zijn door de afvoer in natte perioden, maar de soortensamenstelling zal onregelmatig wisselen. Er treedt nooit een evenwicht op maar steeds andere toestanden, afhankelijk van de mate van verstoring door droogval, een hoge of lage temperatuur of juist door regen. Kijkend naar deze drie toestanden, dan nemen van links naar rechts de abiotiek (de milieuomstandigheden) en van rechts naar links de biologische interacties tussen de soorten in belang toe.

Het kennen van het type systeem maakt het voorspellen van de toekomstige ontwikkelingen gemakkelijker. Er moet steeds rekening worden gehouden met het feit dat systemen meestal niet in evenwicht zijn, maar steeds veranderen. Als naar de soortensamenstelling in het brongebied wordt gekeken, met het aantal soorten op de verticale as en tijd op de horizontale as, dan blijkt dat in zowel de bron als de beek een geleidelijke toename in soorten optrad (Figuur 17). Wat ook te zien is, is dat er grote wisselingen optraden tussen maanden en dat het patroon zeker niet stabiel is.

Dit wordt nog duidelijker als gekeken wordt naar de soortensamenstelling zelf (Figuur 18). In het eerste jaar werd het gebied door een aantal soorten gekoloniseerd. In het tweede jaar kwamen er nieuwe soorten bij maar verdwenen er ook soorten, de negatieve balk. Dit geldt ook voor het derde en vierde jaar: er traden allerlei wisselingen in soortensamenstelling op. Er is

hier sprake van een temporair, regenwater-afhankelijk systeem. Door droogval, regen, door vegetatieontwikkelingen en door verschillen in zomer en winter traden er allerlei verzamelingen van soorten op, die elkaar onvoorspelbaar afwisselden.

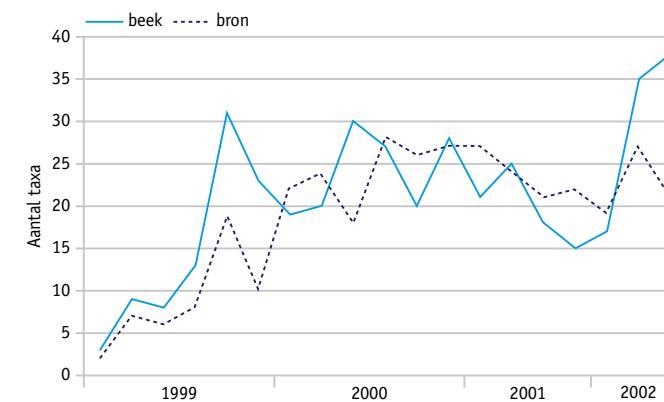
De Griekse filosoof Heraclitus zei eens: 'Niemand kan twee maal in dezelfde beek stappen, omdat de beek niet hetzelfde is'. Met andere woorden, beken zijn niet in een constant evenwicht maar veranderen continu, ze zijn dynamisch zoals het meeste om ons heen veranderlijk is. Een kenmerk van veel ecosystemen is dat ze steeds veranderen en dynamisch zijn.

3.2 NAAR FLEXIBELE DOELEN

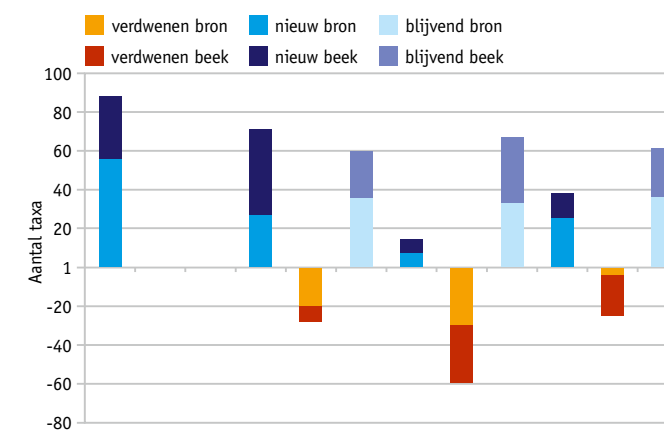
De Kaderrichtlijn Water vraagt statische doelen en referenties, die omschreven zijn in termen van lijsten met soortnamen van algen, macrofyten of waterplanten, macroinvertebraten (met het blote oog zichtbare ongewervelde dieren) en vissen. Dit is een klassieke deterministische benadering. Veelal zijn de referenties afgeleid van een bekende toestand uit het verleden.

Het herstellen van historische toestanden is een vorm van achterom kijken en de irreversibele verandering van sommige milieuomstandigheden maakt het behalen van dergelijke doelen onmogelijk (o.a. Pickett & Parker, 1994). Daarom zijn in het begin van de negentiger jaren al een aantal alternatieven beschreven, zoals het gebruik van de best beschikbare wateren, vergelijkbare wateren in het buitenland, palaeolimnologische gegevens, modellen en gebruik van biogeografische en autecologische gegevens (Higler & Verdonschot, 1992; Nijboer et al. 2004).

Deze laatste optie is extra interessant omdat die losstaat van het denken in vastomlijnde gemeenschappen. Hierbij gaat het om de eigenschappen van soorten en hun rol in het ecosysteem in plaats van om de exacte soortensamenstelling. Het introduceerde een belangrijke pijler voor de hersteleecologie. Doelen



Figuur 17. Toename van het aantal taxa in bron en beek na bronherstel in het Springendal van 1999-2002.



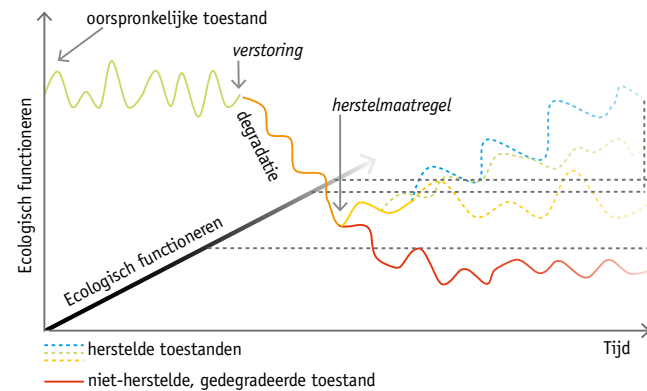
Figuur 18. Wisselingen in taxa in bron en beek na bronherstel in het Springendal van 1999-2002.



worden hierbij uitgedrukt als ontwikkelingsrichtingen in processen waarbij verschillende patronen kunnen ontstaan en waarbij ook nieuwe combinaties van soorten onder veranderde of nieuwe milieuomstandigheden mogelijk zijn. Dit sluit weer aan bij het creëren van nieuwe ecosystemen waarbij maximaal gebruik wordt gemaakt van ecosysteemprocessen.

Het bovenstaande brengt het verhaal terug bij het voorspellen van herstelontwikkelingen. Voor de hersteleologie is het inzicht in hiërarchisch geordende interacties en 'filters', heterogeniteit en mogelijke typen evenwichten die ecosystemen kunnen bereiken, van groot belang. Kennis hierover biedt het ecologisch herstellpotentieel. Juist ecosystemen met multiple of niet-evenwichten kunnen veel biodiversiteit dragen, zoals onder andere de 'intermediate disturbance hypothesis' (Connell, 1978) heeft laten zien.

Dit inzicht is belangrijk bij de keuze van doelen. Na een herstelingsreep kunnen ecosystemen zich in meerdere richtingen ontwikkelen (Figuur 19). De richting hangt af van de voorspelbaarheid en dynamiek in milieuomstandigheden. Het doorvertalen van deze milieuomstandigheden naar een lijst van soorten is moeilijk, vooral wanneer ook de dynamiek in



Figuur 19. De degradatie van een ecosysteem door verstoring en de mogelijke richtingen van herstel (Johnson et al., 2010).

milieuomstandigheden minder voorspelbaar is. Meestal zijn systemen wisselend en dynamisch in milieuomstandigheden en daarmee kunnen zich meerdere toestanden ontwikkelen. Het voorspellen van herstel in termen van soorten is dus moeilijk. Daarnaast is de vraag 'Hoeveel dynamiek is teveel?' van groot belang.

Meerdere mogelijke richtingen van herstel betekent niet alleen dat de complete set aan historische omstandigheden en soorten waarschijnlijk niet meer terug keert, maar geeft vooral aan dat de hersteleologie zich moet richten op kennis van het ecologisch functioneren. Juist met die kennis kunnen nieuwe ecosystemen worden ontwikkeld uit andere combinaties van processen en met nieuwe verzamelingen van soorten (Wheeler et al., 1995; Hobbs & Harris, 2001).

Om nieuwe ecosystemen te laten ontwikkelen, is kennis nodig over hoe soorten zich gaan vestigen in systemen en hoe soorten daar weer uit verdwijnen. Het komen en gaan van soorten is bekend van alle ecosystemen (Putnam, 1994). Het komen hangt samen met de dispersiecapaciteit van soorten: kunnen de soorten het nieuwe systeem bereiken? Vervolgens is dan de vraag: kunnen soorten zich er vestigen?

Wanneer er meer soorten langer aanwezig zijn, gaan soorten interacties met elkaar aan en wordt de vestiging voor nieuwe soorten steeds moeilijker (o.a. MacArthur & Wilson, 1967).

Dat heeft te maken met:

- prioriteitseffecten: wie er het eerste is, kan de beste plekken bezetten;
- interacties: als twee soorten een sterke interactie met elkaar hebben, kan een derde daar niet meer bij (Sale, 1977);
- de functionele rol van de soorten in het systeem zelf, zoals ecosysteem engineers en nexus-soorten (Paine, 1969; Jones et al., 1994; Boyer & Zedler, 1996).

Dergelijke processen maken de resultaten van herstel nog moeilijker voorspelbaar.

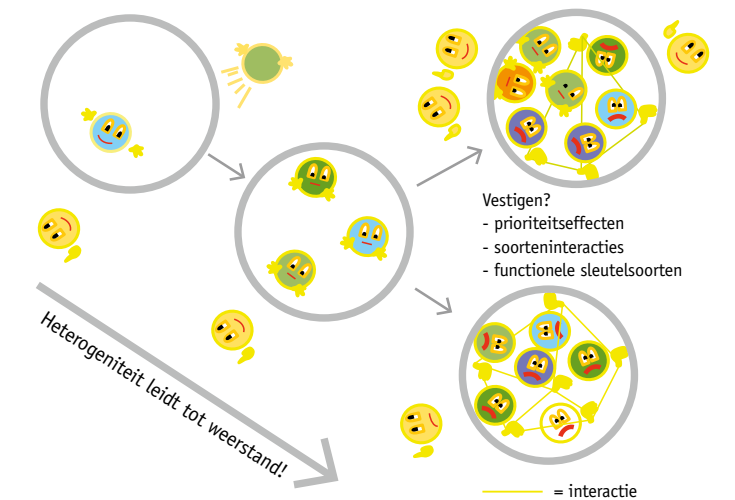
Iedere ontwikkelingstoestand bouwt meer heterogeniteit en zo weerstand op tegen veranderingen en vergroot weer zijn eigen stabiliteit en voorspelbaarheid. In systemen met veel interacties - vaak systemen die een grote constantie vertonen en waarin biologische interacties erg belangrijk zijn - is het erg moeilijk voor nieuwe soorten om binnen te komen. Deze stabiele systemen zullen maar heel langzaam veranderen en komen maar weinig voor. In systemen waar door lichte verstoringen soms soorten verdwijnen, komt ruimte voor nieuwe soorten. In dergelijke herhaaldelijk licht verstoorte systemen zullen meer veranderingen in soortensamenstelling plaatsvinden. In nog dynamischere systemen zullen veel meer veranderingen optreden. Deze kennis is nodig om te begrijpen en te kunnen voorspellen hoe verzamelingen van soorten zich ontwikkelen na herstel. Ook is kennis nodig van aanpassingen van soorten aan al dan niet dynamische milieuomstandigheden, soortinteracties en levensstrategieën om te kunnen voorspellen welke soorten verwacht kunnen worden bij welke milieuomstandigheden (Fisher, 1983; Hobbs & Harris, 2001).

De vraag was hoe een hersteldoel kan worden gekozen. Het is hoogst onwaarschijnlijk dat een precieze soortenlijst kan worden voorspeld, maar wel kunnen de grenswaarden en dynamiek in milieuomstandigheden, de gewenste ecosysteemprocessen en de mogelijke ontwikkelingsrichtingen in het doel worden aangeven.

Om flexibel voor ontwikkelingsrichtingen te kunnen kiezen en deze te beschrijven, is een iteratief proces nodig waarin het ecologisch herstellpotentieel, de processen van nu, inclusief de verstoringprocessen, en de mogelijke processen in de toekomst worden geplaatst in de maatschappelijke context en haalbaarheden (Higgs, 1997). Het menselijk handelen is onderdeel van de herstelstrategie. In een wereld waar de menselijke populatie steeds groeit, waar het landgebruik steeds sneller

verandert en waar zelfs het klimaat versneld wijzigt, is herstel alleen mogelijk wanneer op deze wijzigingen wordt geanticipeerd en het menselijk handelen wordt geïncorporeerd.

Concrete en haalbare doelen moeten kortom vooral gebaseerd worden op toekomstige potenties en op wat de potentiële processen en kenmerken van het toekomstig watersysteem zijn. Hiervoor moet voorspeld kunnen worden welke typen evenwichten, dus potentiële doelrichtingen, in een gebied mogelijk zijn (Pfadenhauer & Grootjans, 1999). Er moet geleerd worden om vooruit te kijken, af te stappen van statische referenties en te gaan denken in ontwikkelingsrichtingen met flexibele, adaptieve doelen! Bij de keuze van een doel hoort concreet een type evenwicht passend bij de combinatie van constante of wisselende milieuomstandigheden, waarbij bepaalde combinaties van soorten met vergelijkbare aanpassingen kunnen optreden. Hierbij teken ik aan dat richtingen nog steeds gekwantificeerd moeten worden. Kwantificering is nodig omdat de mate waarin de ontwikkeling geslaagd is, achteraf meetbaar moet zijn.



Wanneer er meer soorten langer aanwezig zijn, gaan soorten interacties met elkaar aan en wordt de vestiging voor nieuwe soorten steeds moeilijker.

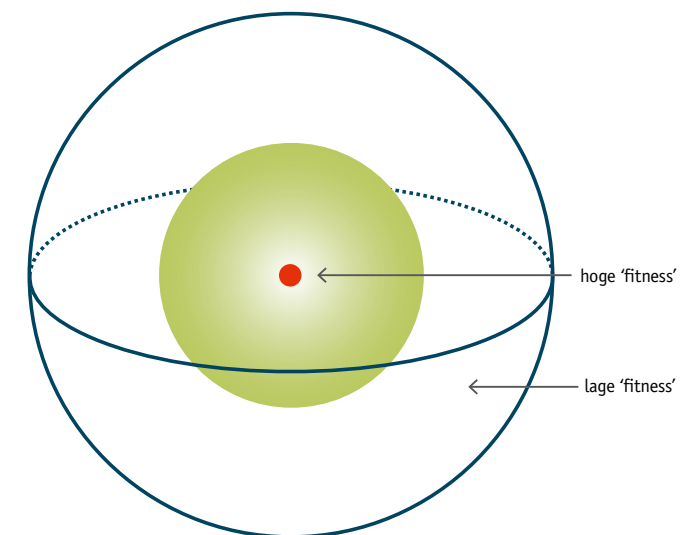
4

BOUWSTENEN VOOR INRICHTING



Het derde belangrijke thema in een herstelplan - na systeem-analyse en keuze van doelen - betreft de bouwstenen voor de inrichting. De vraag is: kan de ecologie aanwijzingen geven hoe het herstel moet worden uitgevoerd? Iedere soort heeft aanpassingen aan allerlei milieu- en biotische omstandigheden. Hoe goed een soort functioneert in een ecosysteem, wordt uitgedrukt in de fitness van de soort. De gehele ruimte waarbinnen de soort kan voorkomen, wordt de niche genoemd (Hutchinson, 1957); in figuur 20 weergegeven in de vorm van een bolletje. In de kern van het bolletje is de fitness van de soort het hoogst.

Het ecosysteem is te beschouwen als een natuurlijke verzameling aan soorten. Verandering in het milieu, bijvoorbeeld door verstoring of degradatie, leidt tot het verdwijnen van een aantal soorten omdat de milieuwaarden de grenswaarden van de soorten overschrijden. De overgebleven soorten zijn toleranter en gaan samen met een paar nieuwe tolerante soorten de gehele ruimte innemen.



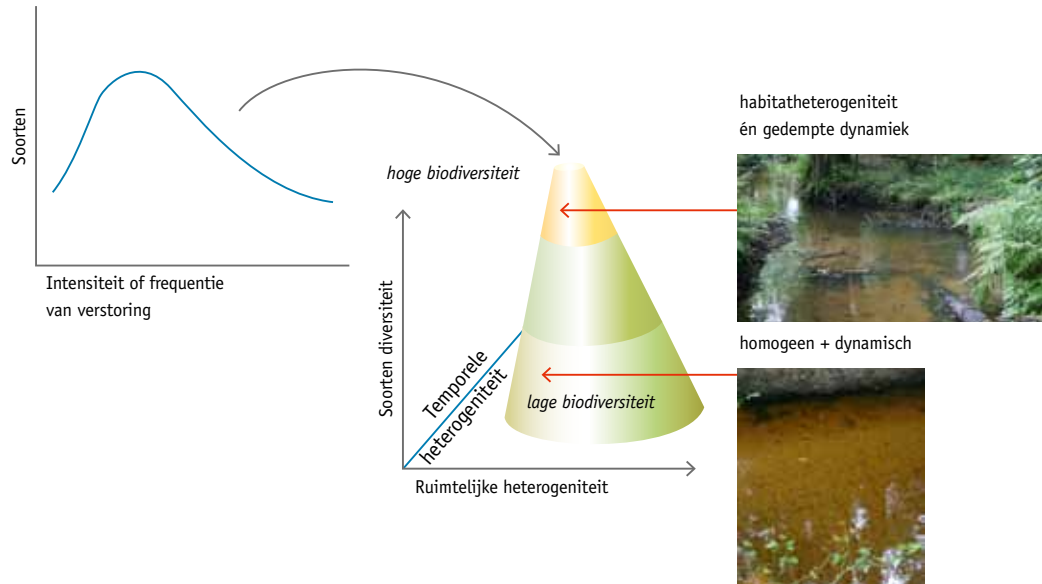
Figuur 20. De niche ruimte van een soort uitgedrukt in een bol met een lage fitness voor de soort aan de buitenkant en een hoge fitness middenin (Hutchinson, 1957).

Op het moment dat een herstelmaatregel wordt uitgevoerd, worden de omstandigheden weer geschikt voor meer soorten. Nieuwe soorten gaan zich vestigen. Een verder herstel in de tijd treedt op als voldoende geduld wordt opgebracht. Dit betekent dat er een nieuwe soortenverzameling ontstaat op diezelfde plek. Het resultaat is dat na het uitvoeren van de herstelmaatregel een nieuw functionerend ecosysteem ontstaat, dat ongelijk is aan het vroegere ecosysteem. Dit komt doordat de milieufactoren veranderd zijn, maar ook doordat interacties tussen de soorten veranderd zijn.

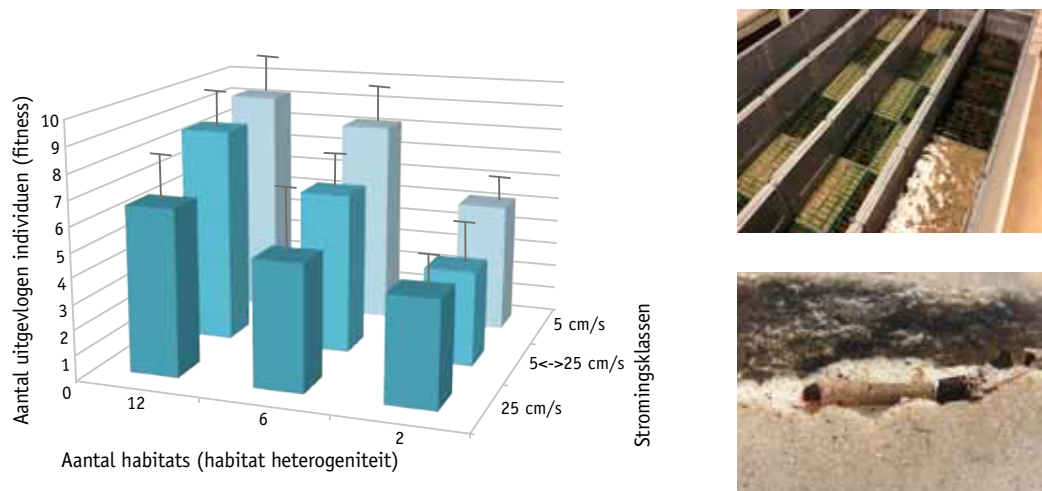
4.1 HETEROGENITEIT

Een belangrijke, nog ontbrekende component in dit verhaal is heterogeniteit. Heterogeniteit biedt een groter ruimtelijk oppervlak of verschillende toestanden in de tijd, dus een grotere fractale dimensie of meer variatie aan milieuumstandigheden. Heterogeniteit vergroot de N-dimensionale niche conform Hutchinson (1957), waarin veel meer habitats en rollen van verschillende soorten passen (Levin, 1976; Jeltsch et al., 1998). Heterogeniteit leidt tot een toename in soortenrijkdom, verhoogt de co-existentie van soorten en verlaagt tegelijk de kans dat bepaalde soorten gaan domineren. Maar er is wel een optimum in mate van heterogeniteit (o.a. Pollock et al., 1998), waarbij de mate van heterogeniteit moet aansluiten bij de schaal relevant voor de soorten. Ook een te hoge heterogeniteit werkt averechts en leidt tot een verlaagde biodiversiteit, wat verwoord is in de 'Intermediate Disturbance Hypothesis' (Connell, 1978. Figuur 21 links).

Dit betekent voor beken dat de biodiversiteit het hoogst is bij een matige ruimtelijke en temporele heterogeniteit (Figuur 21 rechts). Bij hogere heterogeniteit of bij lagere heterogeniteit neemt de biodiversiteit af. Neem als voorbeeld een beek. Tegenwoordig worden de beken regelmatig geschoond, wat leidt tot een eentonige, homogene zandbodem. De huidige beken hebben ook een hoge afvoerdynamiek. Dit betekent een lage ruimtelijke en een te hoge temporele heterogeniteit, wat leidt tot



Figuur 21. De relatie tussen biodiversiteit en intensiteit of frequentie van verstoring. De biodiversiteit is iets lager bij een zeer lage frequentie van verstoring in een zeer stabiel milieu, neemt toe onder lichte verstoring en neemt weer af bij nog sterker wordende verstoring: 'Intermediate Disturbance Hypothesis' (Connell, 1978).



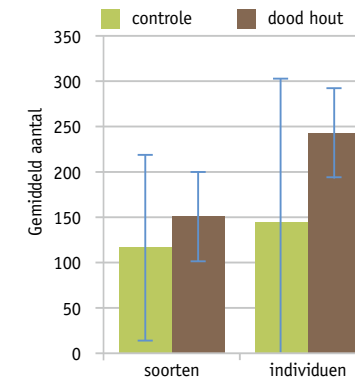
Figuur 22. De fitness van *Sericostoma personatum* onder een combinatie van milieuomstandigheden van stromings- en habitatklassen.

een lage biodiversiteit. Een natuurlijke beek daarentegen met takken, bladeren en planten omdat er geen onderhoud plaatsvindt, laat zien dat daar een grote ruimtelijke heterogeniteit aanwezig is. Samen met de gedempte afvoerdynamiek, een gemiddelde temporele heterogeniteit, leidt dit tot een hoge biodiversiteit. De oorzaak zit in het aantal mogelijke niches of de mate van niche-heterogeniteit.

Heterogeniteit is tot nu toe al enkele keren genoemd. Bij heterogeniteit gaat het niet alleen om substraten waarin soorten leven, maar ook om bijvoorbeeld stroming en concurrenten. Dat wordt in samenhang de 'niche-heterogeniteit' genoemd: alle factoren die voor een soort van belang zijn, bepalen de niche van de soort. Figuur 21 liet al zien dat heterogeniteit meer niches voor soorten biedt (Levin, 1976; Jeltsch et al., 1998), maar wat is het effect op de fitness van één soort?

In een experiment werd de kokerjuffer *Sericostoma personatum* tijdens de groei en het uitvliegen blootgesteld aan een combinatie van drie stromingsklassen - langzaam, afwisselend langzaam en snel, en snel stromend - en drie habitattypen met een toenemende substraatheterogeniteit: laag, matig en hoog. Op deze wijze ontstonden drie x drie = negen combinaties van mogelijkheden. Het aantal uitgevlogen individuen werd gebruikt als maat voor de fitness van de soort. Figuur 22 laat de respons van de kokerjuffer *Sericostoma personatum* zien, waarbij de fitness significant ($P < 0.001$) gerelateerd is aan de mate van substraatheterogeniteit onder de verschillende stromingsregimes. Het blijkt dat bij hoge habitat heterogeniteit en een langzame stroming de hoogste fitness wordt bereikt. En dat fitness afneemt naarmate de heterogeniteit afneemt. Dus bij lagere, constante stroming en een hoger aantal habitats ontstaat de meest optimale situatie voor deze soort. Dit resultaat illustreert het belang van lage maar constante stroming in combinatie met een hoge habitat heterogeniteit.

De uitkomst van dit redelijk eenvoudige laboratoriumexperiment is gegeneraliseerd en toegepast bij beekherstel. Door het inbrengen van dood hout werden de habitat- en stromingsheterogeniteit sterk verhoogd. De eerste resultaten van houtinbrengprojecten in een beek met gedempte afvoerdynamiek laten een toename van het aantal soorten en het aantal individuen zien (Figuur 23). Een succesvolle maatregel, gebaseerd op eenvoudige kennis van de habitat heterogeniteit-respons van soorten. Bijkomend voordeel is dat houtinbreng maar circa één procent kost van een normaal hermeanderingsproject. Dit levert een win-win situatie op voor zowel de natuur als de beheerder. Heterogeniteit biedt dus grote kansen voor kosten-effectief herstel.



Figuur 23. Het gemiddeld aantal soorten (x10) en individuen in het controletraject en in het traject met ingebracht dood hout in de Tongelreep. Onder: inbreng van dood hout in de Tongelroyse beek en in de Tongelreep.



4.2 HERSTELLEN IS INITIËREN

Herstellen is meer dan het verhogen van de habitat- of niche-heterogeniteit. Herstel gaat veel meer om het bereiken van gewenste processen. Herstelingsrepen zijn ingrepen die processen of structuren initiëren. De te herstellen ecosystemen moeten zichzelf na de maatregel verder vormen door zelforganisatie en zichzelf vervolgens duurzaam in stand kunnen houden. De samenstelling van de eindtoestand is hierbij veel minder van belang. Herstel creëert de randvoorwaarden voor natuurlijke processen en geeft een aanzet voor het gewenste ecosysteem.

Een beek wordt niet gemaakt zoals die er uit moet gaan zien, maar alleen de gewenste processen worden op gang gebracht om de beek vervolgens zichzelf verder te laten herstellen (Halle & Fattorini, 2004). Er wordt een aanzet gegeven voor de gewenste ontwikkelingsrichting. Voorbeelden hiervan zijn de bestaande watergang afkoppelen en haar een vrije loop in het veld geven. Door zelforganisatie, met andere woorden: interacties tussen individuen onderling en tussen individuen en de omgeving, ontstaan patronen op een laag niveau die vervolgens ontwikkelen tot patronen op hogere niveaus. Herstel betekent dus ook het minimaliseren van de beheerinspanning. Of door belemmerende structuren weg te nemen, zoals in de Duitse beek de Lahn (zie foto pagina 31). Door het weghalen van een oeverversteving kon de rivier haar heterogeniteit zelf herstellen. Met andere woorden, herstelmaatregelen moeten niet tegen het natuurlijke karakter van het systeem ingaan, maar moeten er juist gebruik van maken (Winkley, 1972).

Het initiëren van zelfinstandhouding via herstel gaat voornamelijk op voor natuurlijke systemen, zoals beken. Cultuurhistorische watertypen zijn een ander verhaal. Behoud van deze wateren in de huidige vorm is alleen mogelijk met terugkerend beheer, zoals het geval is bij petgaten, die regelmatig uitgebaggerd moeten worden. Het aantal of oppervlak van dit

type ecosystemen - toestanden in een ontwikkeling - is afhankelijk van de maatschappelijke wil in de beheerkosten te voorzien. Er kan gezocht worden naar alternatieven, naar combinaties met andere gebruiksfuncties, zodat deze functies het type laten blijven bestaan. Het is zeker dat veel ecologische waarden die nu met hoge onderhoudskosten in stand worden gehouden, beter onderdeel kunnen zijn van zichzelf vormende en handhavende nieuw te ontwikkelen systemen.

Verder moet steeds de vraag gesteld worden of voor herstel een actieve ingreep wel écht nodig is. Je moet je iedere keer opnieuw afvragen of (1) het ecosysteem een grenswaarde heeft overschreden, of (2) er een irreversibele verandering is opgetreden, of dat (3) het herstellend vermogen te laag is en het herstel daardoor te lang gaat duren (Hobbs, 1999). Alleen bij de laatste twee mogelijkheden is actief herstel te overwegen. Het alternatief voor actief ingrijpen, het passief herstel waarbij de externe randvoorwaarden in orde worden gebracht en het systeem zichzelf kan repareren, is een nog te weinig toegepaste en kosteneffectieve optie.

Als voorbeeld noem ik het huidige, actieve hermeanderen van beken. Er wordt de laatste jaren wat (af)gegraven. Er worden nieuwe, kleine profielen gegraven. De beekbegeleidende zones worden vaak afgegraven tot aan het mineralenarmere, schone zand en het water mag dan haar werk gaan doen. Het uitgangspunt is een volledig levenloos beekstelsel waar processen van kolonisatie en extinctie gaan werken. Het Europees WISER project kwam tot de conclusie dat volledig herstel meer dan veertig jaar gaat duren. Maar hoe lang zou het duren totdat het beekstelsel zichzelf zou hebben gerepareerd, wanneer de systeemprocessen zelf hun werk konden doen?

Soms is het stoppen met onderhoud, zoals het verwijderen van hout uit een beek, al voldoende om herstel te initiëren. Een andere optie is om het systeem zichzelf te laten omvormen, bijvoorbeeld door geen onderhoud te plegen, waardoor de beek dichtgroeit en zijn eigen weg zal zoeken. Dat is veel goedkoper

WEGHALEN OEVERVERSTEVIGING



Herstel van de Duitse beek de Lahn.



Opnieuw beginnen of geleidelijk zichzelf laten omvormen?

en vermoedelijk duurt het ook veel korter dan veertig jaar om zo beekherstel te realiseren. Een uitdaging voor de waterschappen?

Herstel betekent soms ook het minimaliseren van de beheerspanning. Niet alle oppervlaktewateren, vooral in Nederland, zijn natuurlijk. Daarom kunnen natuurlijke processen niet altijd in volle omvang vrij verlopen. Dan zou Nederland op veel plaatsen vermoerassen en zouden wateren verlanden. Om dergelijke oppervlaktewateren in stand te houden, zal zo nu en dan moeten worden ingegrepen. Een goed alternatief is de wateren van type te laten veranderen, bijvoorbeeld van beek naar beekmoeras. Dat betekent ook een grote financiële winst, omdat onderhoud vervalt. Een ander alternatief is het zoeken naar andere gebruiksfuncties, waarbij ingrijpen bij de gebruiksfunctie hoort. Sloten kunnen als nutriëntenfilters in het landschap gebruikt worden door ze jaren te laten verlanden en dan weer uit te graven en het weinig materiaal als mest te gebruiken. Dergelijke wateren krijgen in feite gewoon een nieuwe functie waarbij ze kunnen blijven bestaan. Ook dat is een zeer kosten-effectieve oplossing.

4.3 WEERSTAND EN VEERKRACHT

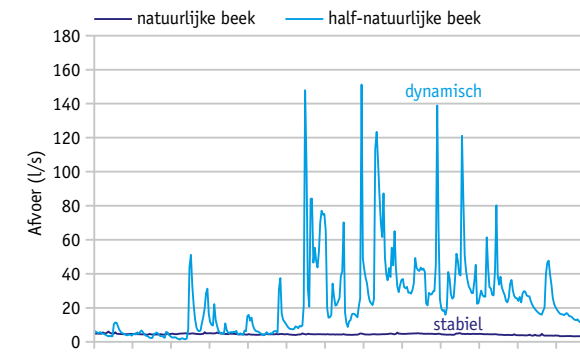
Heterogeniteit draagt bij aan weerstand en veerkracht. In 2005 en 2006 is veldexperimenteel onderzoek gedaan naar de effecten van piekafvoeren op macroinvertebraten in een natuurlijke en een half-natuurlijke beek (Verdonschot et al., 2010a,b). De natuurlijke beek had een stabiele afvoer. De half-natuurlijke beek had een dynamische afvoer (Figuur 24).

In beide beken werd een lengtedam gebouwd en werd het water gedurende zeven uur door een kwart van de beekdoorsnede geleid. Hierdoor ontstond een kunstmatige piekafvoer. Beide beken kregen eenmaal één en later binnen een periode van acht dagen vijf piekafvoeren te verduren. De enkelvoudige piek had in geen van beide beken effect op de macroinvertebraten (Figuur 25).

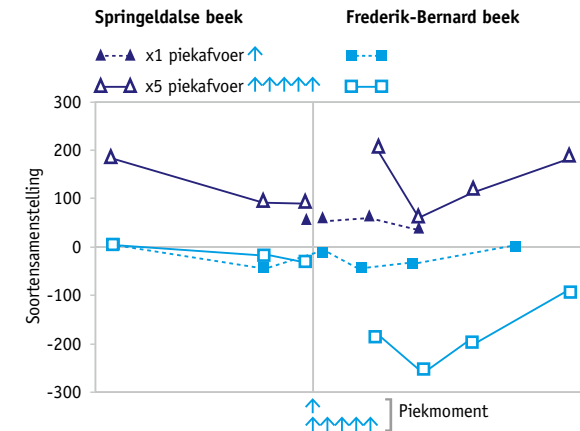
De natuurlijke beek was begroeid met watereppe en lag bezaaid met blad en takjes: een hoge habitatheterogeniteit. De vijfvoudige piekafvoer had weinig effect op de macroinvertebraten. Het systeem kon pieken weerstaan en de soorten vertoonden veerkracht. De minder natuurlijke beek had een kale zandbodem. Hier had de vijfvoudige piekafvoer een veel groter effect, doordat soorten uit het traject verdwenen (Figuur 25).



Lengtedam in de Springendalse beek (boven) en de Frederik-Bernhardbeek (onder).



Figuur 24. Afvoerpatroon van een natuurlijke en een half-natuurlijke beek.



Figuur 25. Piekafvoer-experimenten (1 en 5 piekafvoeren) in de Springendalse beek (meer natuurlijk) en de Frederik-Bernard beek (minder natuurlijk). De experimenteel geïnduceerde piekafvoeren zijn met blauwe pijlen aangegeven. Het effect op de macroinvertebraten is berekend met een Principale Response Curve analyse en uitgedrukt in de Cdt (= tau*(regressiecoëfficiënt/sd)) score.



Habitatheterogeniteit, zoals mozaïeken of gradiënten in niches, biedt schuilplaatsen en bescherming en draagt daarmee bij aan weerstand, herstelveeomogen en veerkracht van het beeeecosysteem (Holling, 1973; Folke et al., 2002). Een meer heteroegen ecosysteem is dus veerkrachtiger en kan verstorin-gen beter weerstaan. Kennis van heterogeniteit-weerstand rela-tie en het herstelveeomogen (veerkracht) in beken is daarom cruciaal in de hersteleecologie.

Weerstand staat voor de bandbreedte waarbinnen toestanden, ook ontwikkelingstoestanden, van ecosystemen kunnen fluc-tueren zonder aan structuren of functioneren in te leveren. Het gaat met andere woorden om stabiliteit. Veerkracht staat voor de snelheid van zelfherstel na verstoring. Een veerkrach-tig systeem hoeft niet stabiel te zijn. Dat een systeem zich moet kunnen herstellen na verstoring, geeft aan dat veerkrachtige systemen kunnen fluctueren, dynamisch zijn. Maar dat is ook weer een kwestie van de schaal waarop wordt gekeken. Een hogere schaal is stabielier omdat alleen delen verstoord worden.

Wanneer de range van een oorzakelijke factor waarbinnen een soort duurzaam bestaat en reproduceert, wordt onder- of over-schreden, dan verdwijnt de soort en daarmee zijn functionele eigenschappen. Wanneer kritische grenswaarden van functio-neel dominante of functioneel essentiële eigenschappen wor-den gepasseerd, dan veranderen ecosystemen in hun functio-neren en is de veerkracht overschreden. Het verloop van dergelijke veranderingen kan allerlei vormen aannemen, hoewel de vorm van het verloop veelal door de schaal waarop de waarnemer kijkt wordt bepaald (o.a. May, 1977).

Ecosystemen veranderen bijna nooit abrupt van de ene in de andere toestand, maar deze veranderingen worden voorafge-gaan door wijzigingen op lagere schaal in tijd of ruimte, of door wijzigingen in redundante functionele eigenschappen. De soorten in het ecosysteem hebben allemaal een rol. Functio-neel dominante soorten bepalen in belangrijke mate het func-

tioneren. Soorten met vergelijkbare functionele eigenschap-pen kunnen verschillende toleranties hebben. Valt een dominante of functioneel essentiële sleutelsoort weg, dan kan grotere verandering in het ecosysteem optreden. Meestal echter vallen functioneel vergelijkbare minder dominante soorten al eerder weg. Die treden op als vroege indicatoren van verandering.

Ook soorten die in lage aantallen voorkomen (bijvoorbeeld nexus-soorten), kunnen van doorslaggevende betekenis zijn. Onder veranderende omstandigheden kunnen minder domi-nante soorten belangrijk worden of de rol van een functioneel belangrijke soort overnemen. Dit is het verzekeringseffect. Het verlies aan weerstand/veerkracht leidt tot een graduele ver-slechtering van functioneren; het ecosysteem wordt kwets-baarder (verminderde weerstand). Er treedt met andere woor-den verlies op van redundantie en facilitatie, wat uiteindelijk tot destabilisatie leidt.

Omgekeerd houdt het herstel van het functioneren van ontwikkelingstoestanden van ecosystemen in dat tijdens het herstel processen, zoals de voedingsstoffenhuishouding of de overdracht van energie, worden geoptimaliseerd. Een goed functionerende ontwikkelingstoestand krijgt steeds meer weerstand tegen verstoringen of schommelingen in de milieu-omstandigheden.

Een belangrijke, maar nog niet beantwoorde vraag hierbij is hoeveel soorten nodig zijn om welk niveau van weerstand en veerkracht te bereiken (Gitay et al., 1996). Functionele sleutel-soorten, zoals ecosysteem engineers en nexus-soorten, dus laag abundante soorten met een belangrijke rol in of bij het ecosysteemfunctioneren, zijn hierin uiterst belangrijk (Paine, 1969; Jones et al., 1994; Boyer & Zedler, 1996). Hun aan- of afwezigheid kan sterke veranderingen in het ecosysteemfunc-tioneren betekenen. Hieruit volgt ook dat in complexe, in ruimte of tijd heterogene milieus, mozaïeken of gradiënten in

niches voorkomen, die beide de weerstand en veerkracht van ecosystemen verhogen. Systemen met een hogere biodiversiteit hebben weer een grotere veerkracht bij verstoringen zonder dat het systeemfunctioneren verandert; soorten kunnen elkaars rollen overnemen en het functioneren zekerstellen (Holling, 1973; Folke et al., 2002). Kennis van de rollen van soorten is daarom cruciaal in de hersteleecologie.

De centrale vraag over de bouwstenen voor inrichting was: kan de ecologie aanwijzingen geven? In ieder geval moet de inrich-ting van beken zich richten op een gedempte afvoerdynamiek en een hoge habitatheterogeniteit. Daarnaast is meer kennis nodig over de vraag hoe heterogeniteit kan worden gestuurd om de weerstand en het herstelveeomogen, de veerkracht, van ecosystemen te verhogen. Er is kennis nodig over maatregelen om processen te initiëren en over maatregel-effect relaties, dus over ontwikkelingen na een ingreep.



5

KENNISCONCEPT



Op dit punt van mijn betoog is de vraag ‘Waarom lukt het herstel nu niet en straks wel?’ terecht. Het antwoord is: omdat het herstel zich straks gaat richten op milieufactoren en functionele eigenschappen van soorten die ertoe doen! Ik licht dit hieronder kort toe.

5.1 GRENSSWAARDEN

Een van de belangrijkste onderdelen van succesvol herstel is gekwantificeerde kennis van soorten en hun biotische en abiotische milieu. Wanneer de grenswaarden waarbinnen soorten

succesvol overleven bekend zijn, kan veel beter voorspeld worden hoe herstel zal gaan verlopen. Grenswaarden in het milieu bakenen de capaciteit van de functionele eigenschappen van soorten af en bepalen daarmee het al dan niet voorkomen. Op het niveau van het ecosysteem wordt een grenswaarde gezien als het punt waarop regulerende terugkoppelingsmechanismen in het ecosysteem overgenomen worden door deregulerende terugkoppelingen (Briske et al., 2006). Op dit punt wordt de maximale veerkracht overschreden en treedt degradatie op.



Vraag het aan de dieren zelf?

Niet alle factoren zijn voor alle soorten van belang, integendeel! Factoren die er toe doen en grenswaarden daarvan kunnen tussen soorten sterk verschillen en geven informatie over de kwetsbaarheid van de soort. Extremen in omstandigheden van deze bepalende factoren zijn meestal de oorzaak van het verdwijnen van soorten.

Dit licht ik toe aan de hand van enkele voorbeelden. Het eerste voorbeeld komt uit een studie naar de populatiedynamiek van de kokerjuffer *Agapetus fuscipes*. Deze soort is een jaar lang in twee beken in Zuid-Limburg gevolgd (Nijboer et al., 2005). In de natuurlijke beek trad tijdens het onderzoek slechts één piekafvoer op (Figuur 26). In de half-natuurlijke beek traden verschillende piekafvoeren op.

Na de enige piekafvoer in de natuurlijke beek blijken de poppen te zijn verdwenen (Figuur 27). Poppen zitten vastgehecht op de waterlijn en kunnen niet bewegen. Het hoge water bedekte de poppen met een laag zand en dat liet te weinig zuurstof toe in de pophuisjes, ze stikten. Zuurstof was de oorzakelijke factor.

In de half-natuurlijke beek kwam de eerste piekafvoer precies op het moment dat een nieuwe generatie jonge larven uit het ei was. Deze erg jonge larven werden door de sterke stroming

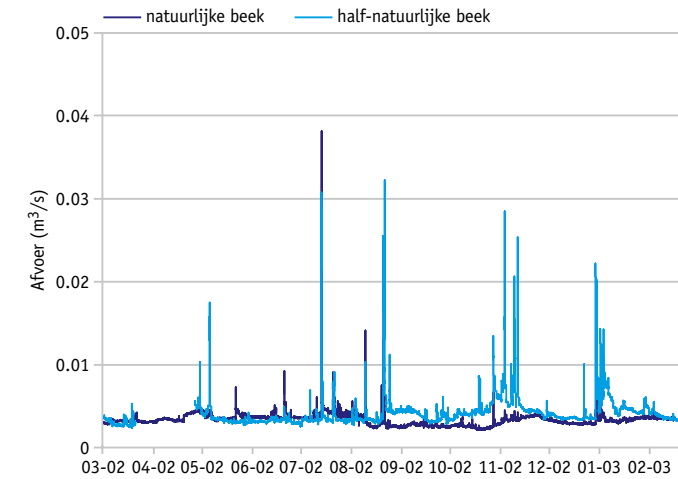
weggespoeld. Stroming (fysieke verstoring) was hier de oorzakelijke factor. In beide beken lieten extremen in de afvoer de oorzakelijke factoren en kwetsbare momenten in de levenscyclus van deze kokerjuffer - en dus in de tijd - zien.

Ondanks de complexiteit van de populatiedynamiek van deze soort komen twee oorzakelijke factoren en daaraan gerelateerde processen naar voren die er echt toe doen in dit beekmilieu: zuurstof en stroming. Dit zijn oorzakelijke factoren die direct voorwaardenscheppend zijn voor organismen om voor te kunnen komen. Een oorzakelijke factor, zoals zuurstof, kan een stressfactor worden als er te weinig van aanwezig is; er worden dan grenswaarden overschreden. Wanneer onder invloed van oorzakelijke milieufactoren en -processen de tolerantiegrenzen van de soort of het stadium worden overschreden, dan neemt de fitness van de soort af en uiteindelijk verdwijnt deze soort. Is dit niet het geval dan overleeft de soort.

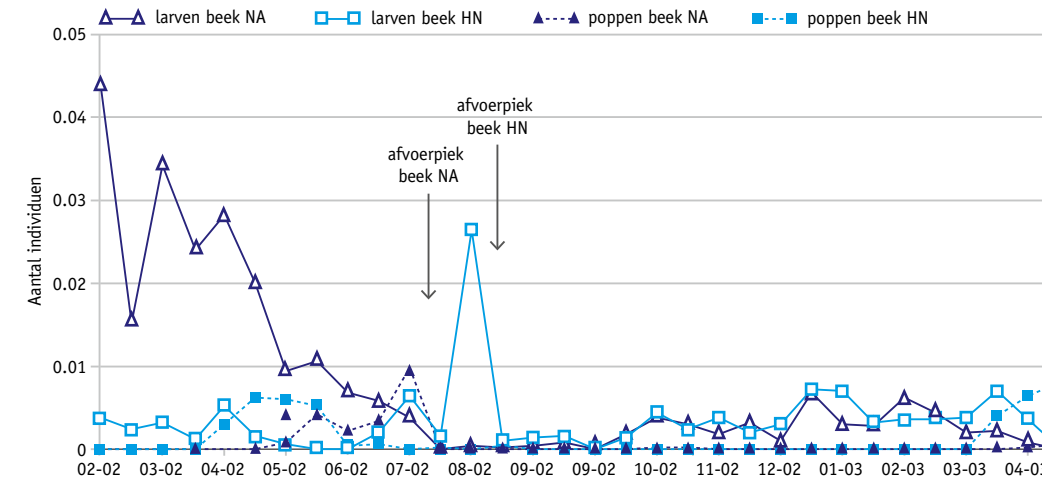
Het onderscheid tussen oorzakelijke en niet-oorzakelijke factoren, de factoren die indirect van belang zijn en mogelijk de voorwaarden (de directe factoren) voor organismen om voor te kunnen komen aansturen, is van groot belang. Er zijn namelijk veel niet-oorzakelijke en maar weinig oorzakelijke factoren. Voor waterdieren, bijvoorbeeld, zijn planten in de rol



Verspreiding van *Agapetus fuscipes* in Nederland met twee onderzochte voorbeeldbeken.



Figuur 26. Het verloop in de afvoer in twee beken in Limburg, met piekafvoeren in de eerste week van juli en de derde week van augustus.



Figuur 27. Het verloop in de populatie opbouw van de kokerjuffer *Agapetus fuscipes* in een natuurlijke en half-natuurlijke beek. De pijl 'afvoerpiek beek NA' duidt de afvoerpiek in de eerste week van juli aan in de natuurlijke beek, terwijl de pijl 'afvoerpiek beek HN' de piek in de derde week van augustus aangeeft in de half-natuurlijke beek.



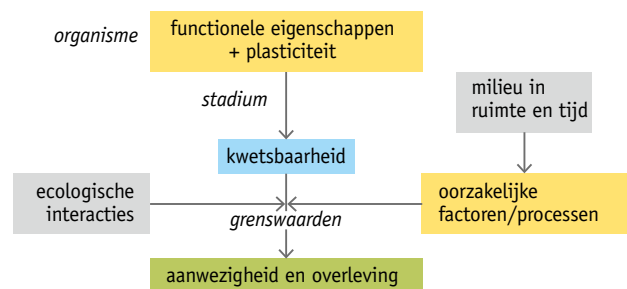
van producenten van zuurstof een niet-oorzakelijke (indirecte) factor, maar in de rol van substraat een oorzakelijke factor. Focussen op oorzakelijke factoren kan de hersteleecologie sterk vereenvoudigen en versterken.

5.2 FUNCTIONELE EIGENSCHAPPEN

Uit het in de vorige paragraaf besproken *Agapetus* onderzoek kwam nog een tweede aspect naar voren. De kwetsbare momenten in de levenscyclus van deze kokerjuffer zijn direct gerelateerd aan functionele eigenschappen van de soort. Nader onderzoek liet zien dat *Agapetus fuscipes* verschillende functionele eigenschappen bezit met verschillende doelen en mogelijke alternatieve toepassingen (plasticiteit), maar dat er ook *trade-offs* zijn die andere functies weer onmogelijk maken (Tabel 2). Zo dient het huisje van deze kokerjuffer ter bescherming en kan het dier onder bepaalde omstandigheden het huisje verlaten, maar ze kan niet met het huisje zwemmen. Bij een bedekking met een dikkere laag zand na een afvoerpiek sterven de oudere larven omdat ze het huisje niet verlaten.

Uit de in tabel 2 genoemde verbanden blijkt dat het voor het al dan niet aanwezig zijn van soorten gaat om de oorzakelijke milieu- en ecologische factoren enerzijds en de functionele eigenschappen van de soort aan de andere kant (Figuur 28). De oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen samen bepalen de blootstelling en kwetsbaarheid van de soort.

Nog steeds besteden aquatisch ecologen veel meer tijd aan het verzamelen van gegevens over de verspreiding van soorten, het ‘wat’ en ‘waar’, dan aan het verkrijgen van begrip van de mechanismen daarachter, het ‘hoe’ en ‘waarom’. Soorten bezitten een beperkt aantal functionele eigenschappen (o.a. Siepel, 1994; Verberk, 2008). Functionele eigenschappen van soorten kunnen morfologische, fysiologische, biologische en gedrags-eigenschappen betreffen. Bij het groeperen van functionele eigenschappen worden vaak twee hoofdgroepen onderscheiden; de ecologische preferenties en de biologische eigenschappen. Biologische eigenschappen hebben we in het voorbeeld van *Agapetus* gezien. Ecologische preferenties zijn de gekwantificeerde vertaling van tolerantiecurves voor milieufactoren, vaak uitgedrukt in fuzzy-coderingen.



Figuur 28. De relatie tussen oorzakelijke milieu- en ecologische factoren enerzijds en functionele eigenschappen van de soort anderzijds.

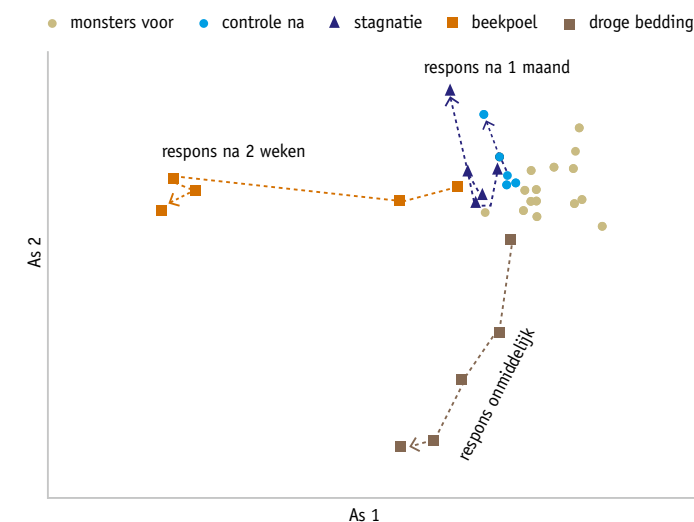
Tabel 2. Voorbeeld van functionele eigenschappen van *Agapetus fuscipes* gerelateerd aan enkele processen in beken.

Functionele eigenschap	Doel	Alternatief (<i>plasticiteit</i>)	Onmogelijkheid (<i>kwetsbaarheid</i>)	Probleem	effect op populatie
<i>huisje</i>	bescherming	verlaten huisje	zwemmen	zandbedekking	oude larven sterven
<i>voedingswijze</i>	grazer alg	detritus eten	niet eten	verslibbing	sterfte door voedselgebrek
<i>bewegen</i>	langzaam	loslaten	pop gefixeerd	peilfluctuatie, O ₂ -verlaging	veel sterfte: verdrinken, opdrogen
<i>vliegen</i>	dwarrelen	passief wind	overbruggen afstanden	rekolonisatie beperkt	lokaal verdwijnen
<i>eitjes</i>	talrijk	>kleine	ontbreken grind	piekafvoer	grindverplaatsing, losslaan pakketjes

Het tweede voorbeeld betreft opnieuw de oorzakelijke factor zuurstof in beken. Typische beeksoorten hebben vaak weinig geïnvesteerd in aanpassingen om zuurstof op te nemen omdat er altijd voldoende zuurstof in stromende wateren aanwezig was. Dit leidt tegenwoordig tot problemen, omdat door verstoringen het zuurstofgehalte in veel beken lager is dan in het verleden. Dit bleek bijvoorbeeld bij een droogval-experiment dat in het kader van het Europese project REFRESH is uitgevoerd. Door middel van een dam werd de beek afgeleid, waardoor een traject stagneerde en een ander traject droog kon vallen. In het droogvallende traject werden emmers geplaatst waarmee kunstmatige poelen werden aangelegd.

Na het afdammen van de beek veranderde de macroinvertebraten samenstelling in de drie experimentele beekdelen in verschillende richtingen (Figuur 29). Stroming was de belangrijkste oorzakelijke factor in het stagnatietraject, waar stromingsminnende soorten binnen een week verdwenen, terwijl na een maand stilstaand-water taxa verschenen. In de poelen kwam hier zuurstofgebrek als oorzakelijke factor bij. De meeste beeksoorten verdwenen snel nadat zuurstofloosheid optrad. Tegelijkertijd kwam kolonisatie door stilstaand-watersoorten op gang, die na twee weken in de poelen domineerden. Droogval van de beekbedding leidde tot het geleidelijk afnemen van de soortenrijkdom, samenhangend met de droogte-tolerantie van de soorten.

Zowel uit het *Agapetus*- als uit het droogval-experiment blijkt dat soorten eigenschappen hebben om milieuomstandigheden te overleven of juist niet. Soorten hebben allerlei functionele aanpassingen, bijvoorbeeld aan ademhaling onder water, zoals kieuwen, een ademhalingsbuis, luchtbel of poreuze huid. Zo hebben ze ook allerlei aanpassingen aan stroming, zoals een zuignap, verlenging, haakjes of een afgeplat lichaam. Soorten hebben veel meer eigenschappen, eigenschappen om met hulp-



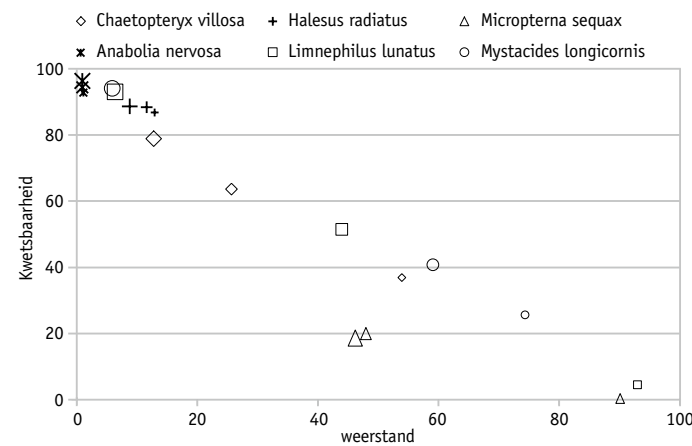
Figuur 29. NMDS ordinatiediagram met de ontwikkelingsrichtingen van de macroinvertebraten-samenstelling voorafgaand aan het experiment, in het controletraject tijdens de droogval, in het stagnatietraject, in de droge beekbodembodem en in de kunstmatige beekpoelen.



Het controle-traject bovenstrooms, het stagnatietraject, het droogvaltraject en de afzonderlijke poelen in het REFRESH-droogvalproject.

bronnen om te gaan, om te overleven (K/r-strategie), van de levenscyclus en van de manier van voortplanten. Ze kunnen zichzelf op verschillende manieren voeden, zoals met filtreren, roven, zuigen en verzamelen. Ze kunnen zich ook op allerlei wijzen verspreiden, zoals kruipen, liften, dwarrelen en vliegen. Het zijn steeds oplossingen voor hetzelfde probleem.

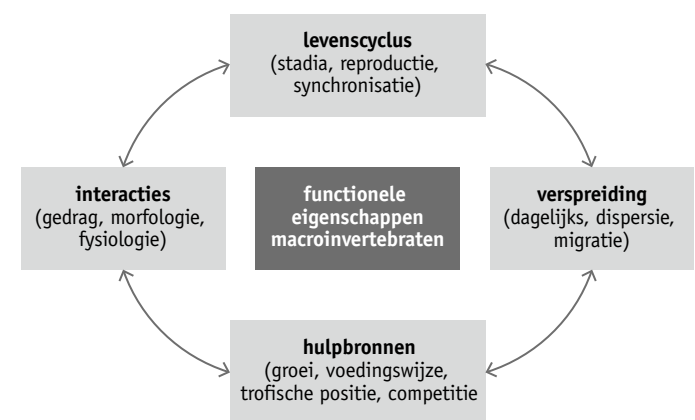
In een derde experiment werden zes kokerjuffers onderworpen aan de invloed van drie verschillende stroomsnelheden en werd hun weerstand of kwetsbaarheid gemeten en gekoppeld aan morfologische en gedragseigenschappen (Figuur 30). De kokerjuffer *Micropterna sequax* vertoonde een grote weerstand tegen veranderingen in stroomsnelheid dankzij een zwaar, mineraal huisje en een semi-sessiele levenswijze. *Mystacides longicornis* had een intermediaire weerstand dankzij de kleine afmetingen, het minerale huisje en het gedrag van een bodembewonende verzamelaar. *Chaetopteryx villosa* vertoonde minder weerstand maar handhaafde zich redelijk bij hogere stroomsnelheden dankzij een intermediaire grootte en een grotendeels mineraal huisje. *Anabolia nervosa* en *Halesus*



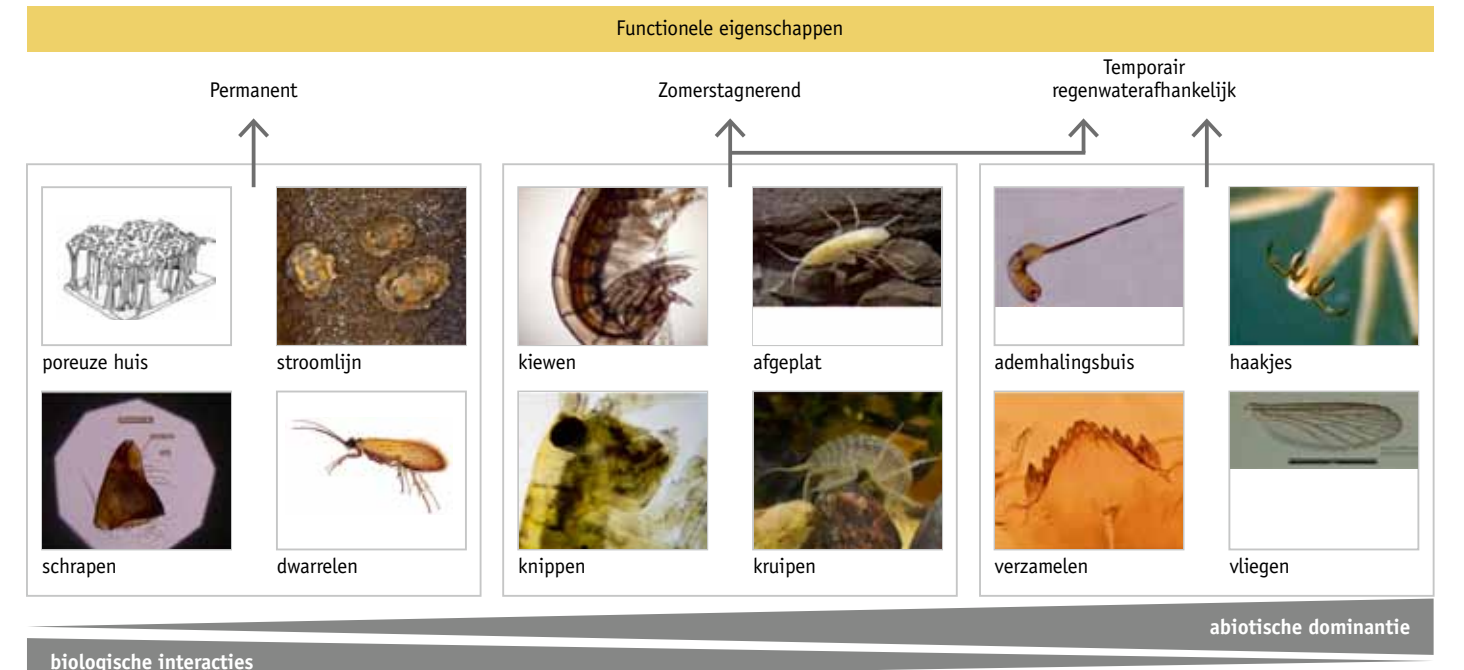
Figuur 30. De relatie tussen weerstand en kwetsbaarheid van zes soorten kokerjuffers op basis van experimenten waarbij de dieren onderworpen waren aan stroomsnelheden van 10, 30 en 50 cm/s.

radiatus zijn grote dieren met organische huisjes, wat ze kwetsbaar maakt voor stroming. De laatste soort is wel een typische beeksoort maar die gebruikt mobiliteit om aan stroming te ontsnappen. *Limnephilus lunatus* ten slotte vertoonde een nog onverklaarde respons.

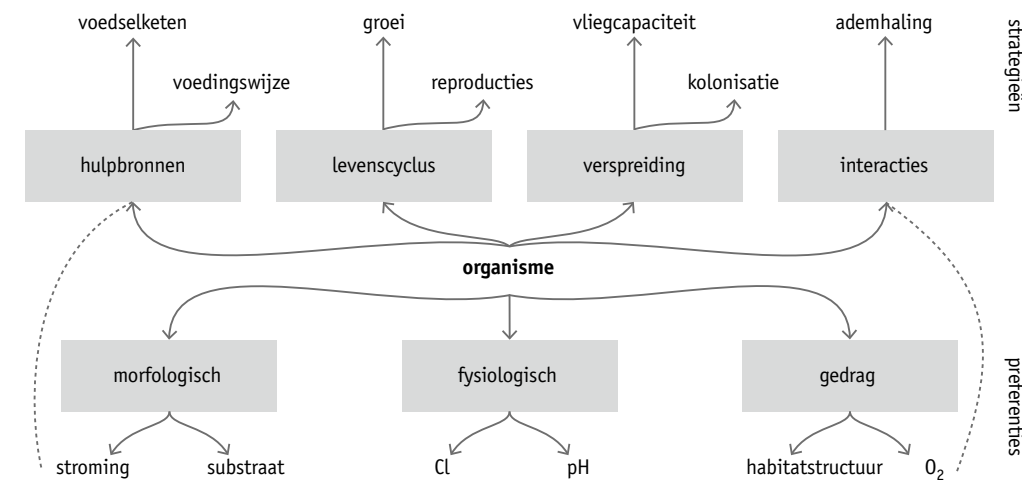
Ondanks de grote verschillen in aanpassingen dienen alle functionele eigenschappen toch maar een beperkt aantal doelen. Dit betreft de basisfuncties zoals het omgaan met zuurstof en stroming. Maar er zijn ook *trade-offs*, eigenschappen die elkaar uitsluiten. Een investering van een soort in een bepaalde eigenschap kan ten koste gaan van de mogelijkheid tot investering in een andere eigenschap. Functionele eigenschappen staan ook niet los van elkaar; bepaalde combinaties van eigenschappen komen vaak samen voor bij soorten uit hetzelfde milieu (o.a. Verberk, 2008). Dit komt doordat verschillende soorten zich gedurende de evolutie door middel van de ontwikkeling van verschillende biologische eigenschappen aan hetzelfde milieu hebben aangepast (o.a. Reiss et al., 2009).



Figuur 31. Groepering van functionele eigenschappen van macroinvertebraten.



Groepering van functionele eigenschappen.



Figuur 32. Voorbeeld van functionele eigenschappen van een soort met biologische eigenschappen (strategieën) en ecologische preferenties.

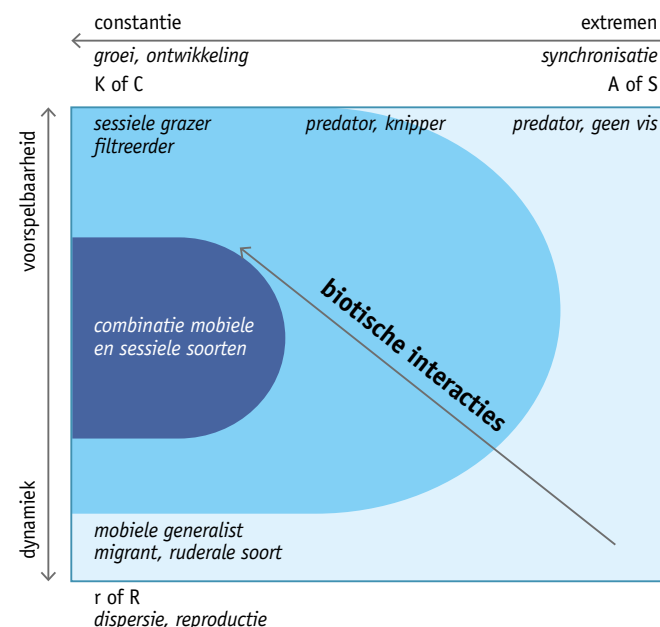
Biologische eigenschappen kennen is dus uiterst belangrijk voor het begrijpen van het functioneren van ecosystemen. De biologische eigenschappen houden verband met vier mechanismen voor soorten om duurzaam te overleven, namelijk het gebruik van hulpbronnen, de interacties met andere organismen, het voltooiën van de levenscyclus en het verspreiden (Figuur 31).

Het is van belang om de biologische eigenschappen, soms als levensstrategieën aangeduid, te ordenen naar functie in het ecosysteem en hun samenhang te classificeren. Een juiste classificatie heeft grote praktische waarde en is essentieel voor de hersteleecologie en de ecologische beoordeling. Uiteraard staan hierbij ecologische preferenties en biologische interacties niet los van elkaar. Beide behoren tot de functionele eigenschappen van een soort en komen in de soort samen, zoals in figuur 32 is te zien.

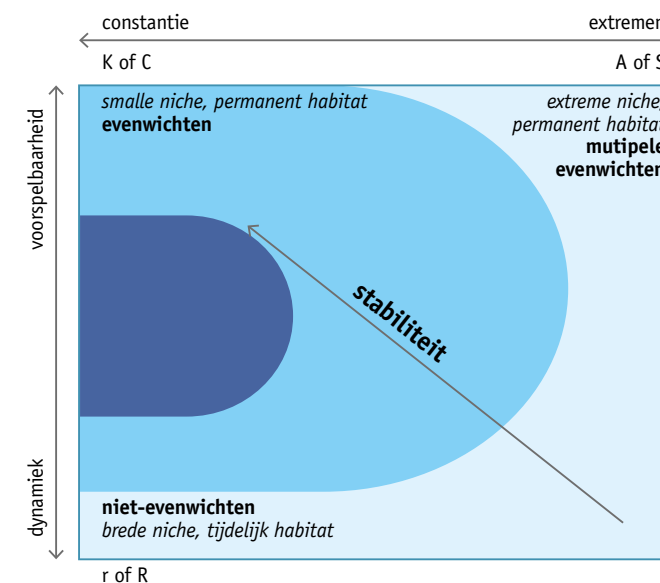
De functionele eigenschappen van soorten hebben, vaak per levensstadium, in ruimte en tijd een relatie met bepaalde abiotische en biotische milieuomstandigheden. De milieuomstandigheden en de veranderingen in deze omstandigheden in de tijd vormen 'habitat templates' voor soorten. In het oppervlaktewatermilieu treden regelmatig veranderingen op, zoals wisselingen in stroomsnelheid, peil, substraatsamenstelling en fysisch-chemische omstandigheden. Evenzo belangrijk zijn de biologische omstandigheden, zoals de aanwezigheid van predatoren, concurrenten of structuurvormers voor macroinvertebraten, zoals waterplanten. De frequentie, omvang en voorspelbaarheid van wisselingen in abiotische en biotische milieuomstandigheden vormen een belangrijk filter in het 'habitat template' concept (naar Southwood, 1977; 1988; Townsend & Hildrew, 1994). Omdat de biotische interacties eveneens van belang zijn wordt hier van 'niche templates' gesproken. In 'niche templates' worden ook de temporele en functionele aspecten van woonplaats en rol van soorten gedurende hun gehele levenscyclus meegenomen. 'Niche templates'

bieden inzicht in de relatie tussen ruimtelijke en temporele stabiliteit dan wel variabiliteit en overlevingsstrategieën van soorten (Townsend & Hildrew, 1994).

De samenhang tussen functionele eigenschappen en biodiversiteit is weergegeven in figuur 33 en 34, met horizontaal de mate van constantie in milieuomstandigheden en verticaal de mate van voorspelbaarheid. Figuur 33 toont de samenhang tussen de functionele eigenschappen en biodiversiteit. Figuur 34 toont de positie van evenwichten, multiple evenwichten en niet-evenwichten en bijhorende habitattypen. Zo kan bijvoorbeeld de eigenschap van het bezit van een meerjarige levenscyclus bij macroinvertebraten in de figuur worden gepositioneerd. Soorten met een meerjarige levenscyclus zullen zich beter ontwikkelen in door de tijd stabiele niches, linksboven in beide figuren. Wisselingen in omstandigheden, instabiliteit linksonder, leiden tot het uitfilteren van soorten met een lange levensduur, doordat een mismatch optreedt tussen de eigenschappen van soorten en de omstandigheden in de beschikbare niche.



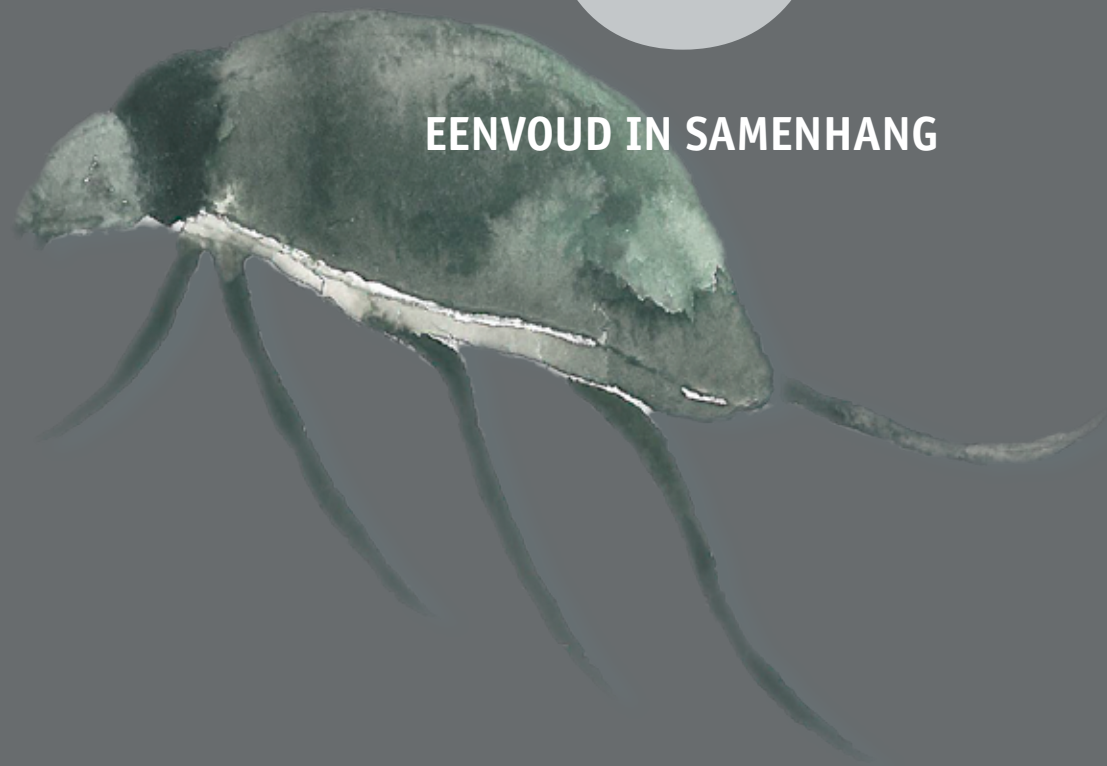
Figuur 33. 'Niche template'; de samenhang tussen functionele eigenschappen en biodiversiteit (lichtblauw = hoog, blauw = intermediair, donkerblauw = laag) (bewerkt naar Townsend, 1989).



Figuur 34. 'Niche template'; de samenhang tussen biodiversiteit (lichtblauw = hoog, blauw = intermediair, donkerblauw = laag) en dynamische, stabiele en extreme milieuomstandigheden (bewerkt naar Townsend, 1989).

6

EENVOUD IN SAMENHANG



In de voorgaande paragrafen heb ik een aantal bouwstenen besproken waarmee de leerstoel hersteleecologie aan de slag gaat. Er is geschreven over schaal en hiërarchie, filters, oorzakelijke factoren en processen en functionele eigenschappen. Deze bouwstenen vormen de basis van een nieuw concept waarin interacties binnen en tussen oorzakelijke milieufactoren en het functioneren van ecosystemen centraal staan.

Er bestaat een netwerk van interacties, voedselrelaties, dominantieverhoudingen, terugkoppelingen, en dergelijke in ecosystemen van hydro-ecologische eenheid tot aan processen en structuren op locatie. Deze complexiteit van geschaalde processen leidt tot de structuren die in het veld worden waargenomen. Door deze complexiteit van interacties wordt niet meer gezien waar het precies over gaat. We zien door de bomen het bos niet meer!

Het begrijpen van de hiërarchisch geordende interacties over verschillende schalen in ruimte en tijd tussen milieumomstandigheden en soorten en al hun onderlinge relaties roept een fundamentele vraag op: hoeveel milieufactoren oefenen direct invloed uit op de organismen in een ecosysteem? Een hypothese is dat met circa tien sleutelfactoren het voorkomen van alle soorten wel zou kunnen worden verklaard. In 2013 werd

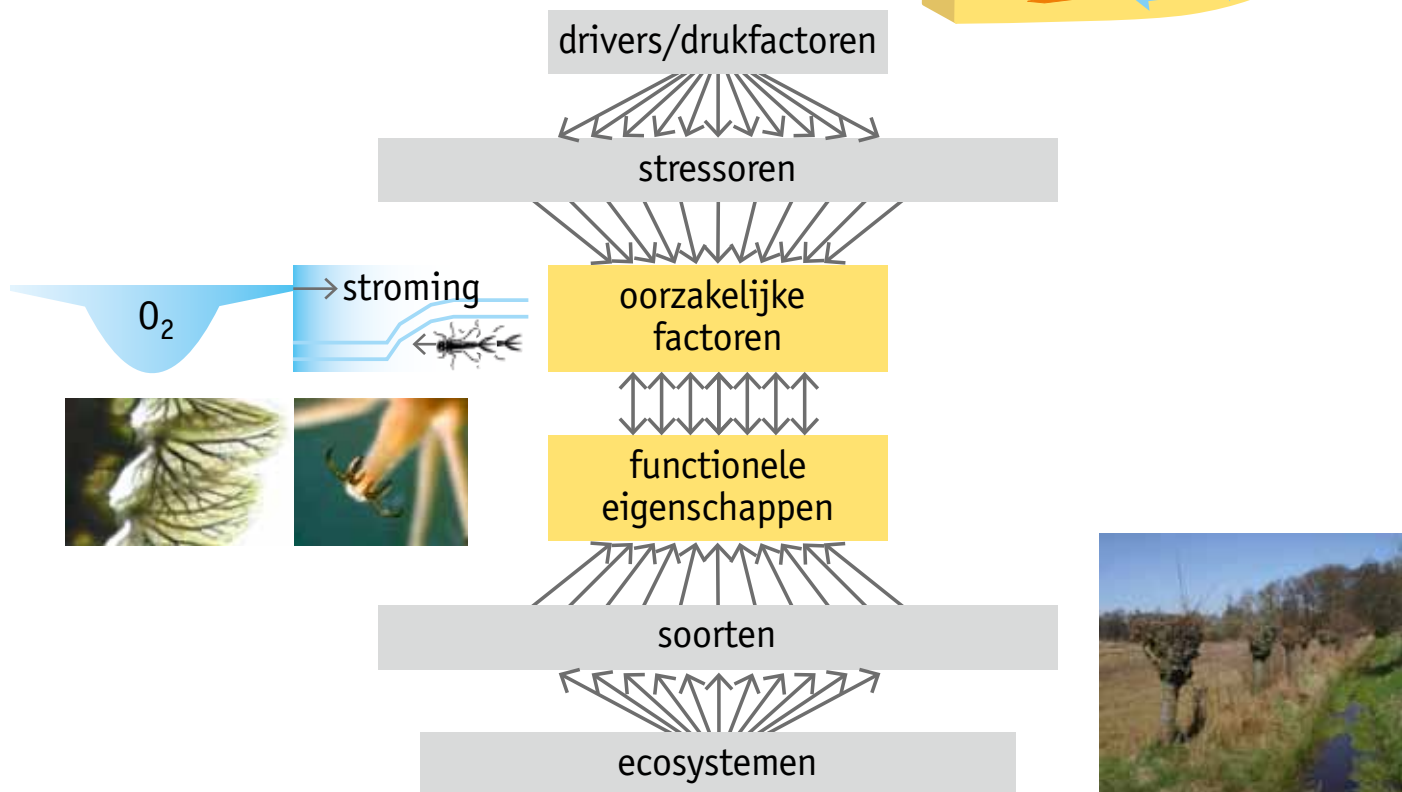
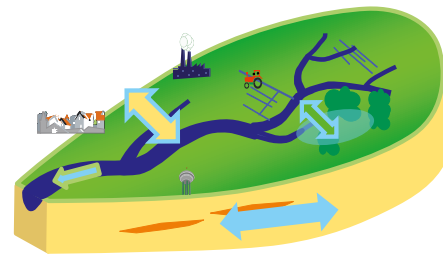
een workshop georganiseerd met veertig experts die deze vraag kregen voorgelegd. Het resultaat staat in tabel 3. Gemiddeld blijkt dat voor algen, waterplanten, macroinvertebraten en vissen slechts vijf tot twaalf sleutelfactoren er daadwerkelijk toe doen!

De eerste hypothese is dat de invloed van het milieu op soorten en ecosystemen terug te brengen is tot een zeer beperkt aantal oorzakelijke milieufactoren, in het Engels 'key determinants', zoals temperatuur, zuurstof, fosfaat, stroming en substraat. Deze oorzakelijke factoren vormen de directe oorzakelijke koppeling tussen een veelheid aan milieu-actoren en -factoren en individuele soorten, het bovenste deel in figuur 35. Deze observatie vereenvoudigt het milieu aanzienlijk.

Wordt naar het ecosysteem gekeken, dan bevat dat vaak een groot aantal soorten. Soorten worden aangestuurd door een beperkt aantal oorzakelijke factoren. Dit roept een tweede belangrijke vraag op: welke parameters vertegenwoordigen het ecosysteemfunctioneren en de biodiversiteit? De hierop aansluitende, tweede hypothese is dat verzamelingen of combinaties van functionele eigenschappen van soorten uitstekende proxy's zijn voor het ecosysteemfunctioneren en de lange taxonomische lijsten met soorten. Iedere soort heeft een verschil-

Tabel 3. Aantal oorzakelijke factoren per watertype per organismegroep.

	Diatomeeën	Fytoplankton	Macrofauna	Macrofyten	Vissen
(zwak) brak		9		5	
snelstromende beken	12		7	6	7
langzaam stromende beken			9	8	9
sloten			11	9	11
kanalen	11	10	8		10
ondiepe meren			9	7	11
diepe meren			6	6	10
zwak brak			7		7
brak			7		7



Figuur 35. De ogenschijnlijk complexe werkelijkheid van onze omgeving kan worden vereenvoudigd tot de relaties tussen oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen van soorten.

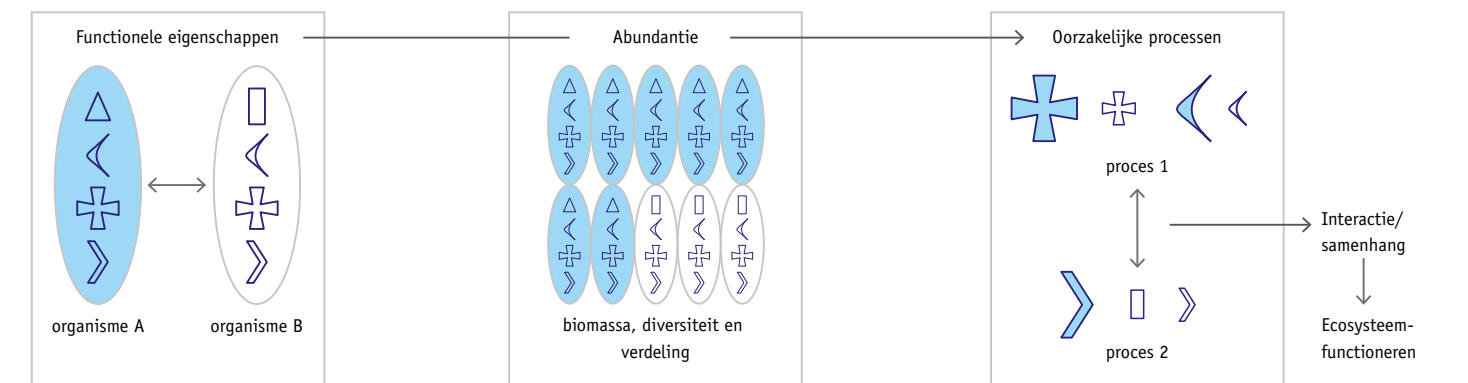
lende oplossing ontwikkeld voor hetzelfde probleem, bijvoorbeeld in aanpassingen aan lage zuurstofgehalten of aan verschillende stromingscondities. In essentie kunnen de aanpassingen teruggebracht worden tot aanpassingen aan een beperkt aantal oorzakelijke factoren en uiteraard aanpassingen van soorten aan elkaar. De lijst van soorten kan dus sterk vereenvoudigd worden door ze te groeperen naar combinaties van functionele eigenschappen.

Dit concept vereenvoudigt de complexe biologische werkelijkheid tot de eenvoud van de functionele niche. Zie het onderste deel in figuur 35. Hierbij kan aangetekend worden dat ook het aantal functionele eigenschappen beperkt is. Tijdens de evolutie pasten soorten zich aan milieuomstandigheden aan. De vele fylogenetische lijnen, neem de ongeveer 25 ordes in de macrofauna, ontwikkelden vele oplossingen voor vaak dezelfde milieuomstandigheden, bijvoorbeeld aanpassingen aan lage zuurstofgehalten. In essentie kunnen deze aanpassingen echter weer teruggebracht worden tot de aanpassingen aan een beperkt aantal oorzakelijke factoren. Hoe de aanpassing is doet er niet toe, wel waarvoor de aanpassing is. Soorten gaan ieder op hun eigen wijze om met hun niche die bepaald wordt

door de oorzakelijke factoren en, niet te vergeten, de biologische omgeving. Maar de niche kan sterk vereenvoudigd worden wanneer hierin orde wordt geschapen op basis van gegroepeerde functionele eigenschappen.

Dit nieuwe concept vereenvoudigt de keten van milieu-actoren en factoren tot oorzakelijke factoren enerzijds en vereenvoudigt ecosystemen en lange soortenlijsten tot gegroepeerde functionele eigenschappen anderzijds. De complexe werkelijkheid om ons heen wordt hiermee teruggebracht tot de eenvoud van de laag-dimensionele ruimte van de functionele niche.

Factoren en eigenschappen zijn uitingen van abiotische en biotische processen. Het functioneren van een ecosysteem hangt direct samen met de aanwezige soorten en hun functionele eigenschappen. In de linker box in figuur 36 zijn twee soorten met ieder vier eigenschappen weergegeven. Het betreft drie gemeenschappelijke eigenschappen en één unieke eigenschap, respectievelijk de driehoek en de rechthoek. In de middelste box is te zien dat één van de soorten veel talrijker is dan de ander en samen bepalen de soorten de biomassa, diversiteit en verdeling



Figuur 36. Het ecosystemefunctioneren is een gevolg van de samenhang tussen de aanwezige functionele eigenschappen en de oorzakelijke processen (bewerkt naar Reiss et al., 2009).

In het ecosysteem hangen de oorzakelijke processen, meetbaar aan oorzakelijke factoren, direct samen met het functioneren, meetbaar aan de abundantie van de functionele eigenschappen van de aanwezige soorten. In de rechter figuur is te zien dat proces 1 wordt gedomineerd door soort A, omdat deze talrijk is en beide functionele eigenschappen bevat die nodig zijn voor het proces. Soorten A en B zijn wel uitwisselbaar voor dit proces, omdat soort B deze eigenschappen ook bezit. Proces 2 echter wordt niet gedomineerd door soort A omdat het proces mede afhankelijk is van een eigenschap die soort A niet bezit, maar soort B wel.

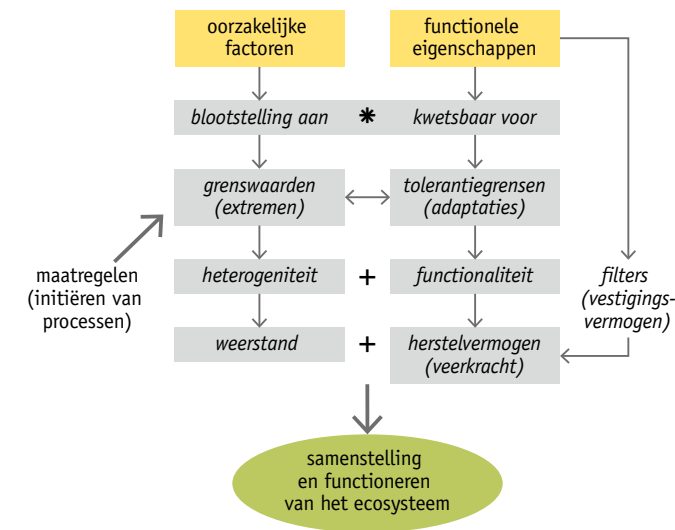
Het nieuwe concept vereenvoudigt de multifactoriële ruimte in oppervlaktewatersystemen tot een laag dimensionale ruimte, het vereenvoudigt de veelheid aan soorten tot verzamelingen van functionele eigenschappen. Hiermee wordt de complexiteit van de stressoren en van de ecosystemen in onze oppervlaktewateren teruggebracht naar een eenvoudig stelsel van circa tien factoren en een beperkt aantal functionele eigenschappen en wordt het belang van grenswaarden aangegeven waarbinnen ze functioneren. Deze factoren met hun functioneel passende eigenschappen vormen samen een multidimensionale ruimte binnen ecosystemen en landschappen die ecologen moeten bestuderen en leren begrijpen. Met deze kennis worden ecosystemen beter begrepen en kunnen meer betrouwbare uitspraken worden gedaan over de effecten van herstelmaatregelen.

Hieraan kan nog worden toegevoegd het belang van alle interacties in deze ruimte. Ecologen zijn vaak gewend steeds weer te kijken naar de onderdelen van systemen, simpelweg omdat dat relatief eenvoudig is. Ze zijn veel minder gewend om tegelijk naar de effecten van interacties te kijken. In dit concept zijn twee belangrijke niveaus van interacties of samenhang aanwezig. Ten eerste de oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen. Deze zijn niet onafhankelijk van elkaar, maar vormen een netwerk van interacties binnen en tussen beide.

Tussen oorzakelijke factoren bestaan ook onderlinge interacties. Neem de relaties tussen stromingsdynamiek en zuurstofgehalte in beken. Bij een hogere stroomsnelheid zullen macroinvertebraten met minder zuurstof toekunnen, omdat het water sneller ververst.

Van de functionele interacties zijn de bekendste de voedselwebrelaties, de prioriteitseffecten en niet-voedselwebrelaties, zoals facilitatie of niche modificaties. Een bekend voorbeeld van het laatste is de bever als ecosysteem engineer.

Het tweede niveau van interacties is dat van ketens van indirecte factoren en posities van soorten in ecosystemen en landschappen. Voor de indirecte relaties over de verschillende schalen, bijvoorbeeld tussen hydrologie-afvoer en stromingsdynamiek in beken, zouden ecologen veel meer en beter gebruik kunnen maken van hydrologen. Dit pleit voor veel meer samenwerking tussen disciplines; niet alleen aan de fysische kant, ook aan de sociaal-economische. Kortom: een transdisciplinaire aanpak.



Figuur 37. Kennisconcept 'Eenvoud in samenhang': de ontwikkeling van succesvolle herstelmaatregelen.

In dit verhaal is uitgebreid geschreven over oorzakelijke factoren en processen en over groepen van functionele eigenschappen (Figuur 35 en 37). Dit vormt de basis van het nieuwe kennisconcept 'Eenvoud in samenhang' van de leerstoel Herstel-ecologie. Eenvoud, omdat oorzakelijke factoren en groepen van functionele eigenschappen de complexiteit van water-ecosystemen terugbrengen tot een laag-dimensionaal, oorzakelijk mechanisme.

Soorten worden in tijd en ruimte blootgesteld aan waarden en extremen in milieufactoren. Hun tolerantiegrenzen worden bepaald door de functionele aanpassingen die ze bezitten en daarmee door hun kwetsbaarheid. Deze kennis is nodig voor het nemen van de juiste herstelmaatregelen. Daarnaast is niche-heterogeniteit bepalend voor de weerstand. De functionele eigenschappen van soorten bepalen de functionaliteit van het beoogde ecosysteem. Maar soorten komen alleen voor als ze de filters in het stroomgebied kunnen passeren en in staat zijn zich te vestigen. Vestigen betekent herstelvermogen en dus veerkracht. Hierbij is kennis nodig van potenties in een stroomgebied, de potentiële ontwikkelingsrichtingen en type evenwichten van ecosystemen. Maatregelen initiëren processen die inwerken op de grenswaarden in oorzakelijke factoren en op de heterogeniteit.

De leerstoel Herstel-ecologie gaat deze kennis, dit schema, verder ontwikkelen en implementeren in een samenhangend, transdisciplinair raamwerk.



IMPLEMENTATIE, EEN TRANSDISCIPLINAIRE OPGAVE

Ten slotte komen we bij het onderdeel implementatie. Ecologen staan niet alleen, ze zijn slechts een puzzelstukje in het geheel. Om de ketens van indirecte factoren in stroomgebieden en in wateren te leren kennen, is samenwerking nodig met hydrologen, morfologen en fysisch-chemici. Dit vraagt een multidisciplinaire aanpak. De rol voor herstelecolozen is hierin vooral bewaken dat de output van andere disciplines in oorzakelijke ecologische factoren wordt uitgedrukt. Maar daarmee zijn we er nog niet. Om kosteneffectieve 'juich'-maatregelen te implementeren is ook kennis nodig van sociaal-economische aspecten en van institutionele processen. Alleen deze vier puzzelstukken samen kunnen in een transdisciplinair verband successen opleveren (Figuur 38).

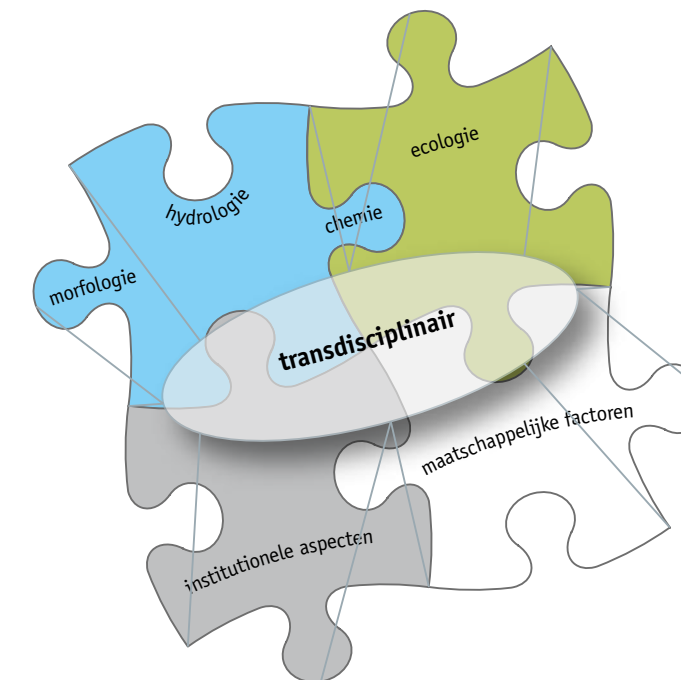
Om het concept 'eenvoud in samenhang' in de praktijk te operationaliseren moet het onderzoek zich gaan richten op:

- 1) het identificeren en kwantificeren van de oorzakelijke factoren;
- 2) het in kaart brengen van de functionele eigenschappen van soorten, vooral van indicatieve of gewenste soorten;
- 3) het kwantificeren van grenswaarden in oorzakelijke factoren;
- 4) het identificeren van de interacties tussen oorzakelijke factoren onderling, tussen verzamelingen van soorten met vergelijkbare functionele eigenschappen onderling en tussen deze soorten en factoren.

Deze kennis maakt het mogelijk de effecten van geplande maatregelen te kunnen voorspellen en maakt het beoordelen en evalueren van kwaliteitstoestanden en herstelontwikkelingen diagnostisch en doelgericht. De praktijk van het waterbeheer heeft grote behoefte aan gekwantificeerde resultaten uit dergelijke voorspellingen. Hierbij gaat de voorkeur uit naar een conceptueel model waarin gekwantificeerde relaties en kennisregels samen deel van uit maken (Figuur 39).

Dit alles betekent niet dat de interacties tussen stressoren en oorzakelijke factoren ook niet voldoende moeten worden uitgedrukt, zeker voor de multiple stress situaties in onze oppervlaktewateren. Het verder kwantificeren van deze relaties is een uitdaging voor hydrologen, morfologen, fysisch-chemici en modelleers. Voorbeelden zijn het kwantificeren van de afspoeling van nutriënten en de gehalten of vrachten in het oppervlaktewater. Hierbij is de rol voor herstelecolozen in dit interdisciplinair proces wederom vooral het bewaken dat de output van andere disciplines in oorzakelijke ecologische factoren wordt uitgedrukt.

De bijzondere leerstoel Hersteleecologie heeft niet alleen tot taak een wetenschappelijke basis aan te reiken voor hersteleecologie. Zij heeft ook tot taak een brug te slaan tussen bestaande en nieuw ontwikkelde kennis en de praktijk van het waterbeheer: de dagelijkse beleids- en beheersrol van het waterschap.



Figuur 38. Het transdisciplinaire karakter van de leerstoel 'Wetland Restoration Ecology'.

Het credo hierbij is: kosteneffectieve ‘juich’-maatregelen. Hier-voor is voldoende maatregel-effect kennis nodig. Ten slotte heeft de leerstoel ook een verantwoordelijkheid bij het proces van maatschappelijke acceptatie van doelen en maatregelen en bij het creëren van draagvlak. Om de verbindende rol tussen wetenschap en waterschap te kunnen spelen moeten wetenschappers leren oplossingsgericht na te denken over de problemen van waterschappers. Aan de andere kant moeten waterschappers leren wetenschappelijk onderbouwde kennis te vragen en te gebruiken. De leerstoel gaat een verbindende rol spelen tussen wetenschap en waterschap door het aandragen van kennis en door oplossingsgericht en kosteneffectief denken. Het denken in potentiële ontwikkelingsrichtingen is hierbij een uitgangspunt.

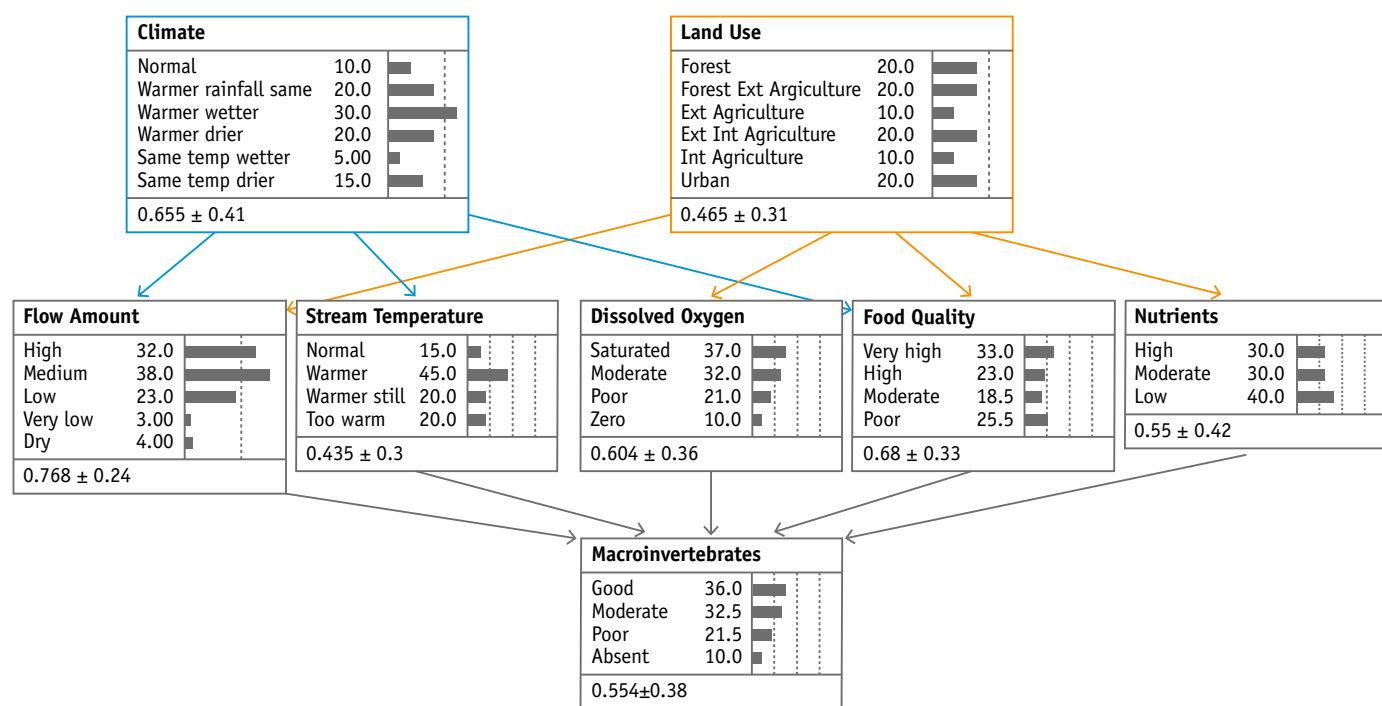
Al met al is dit nog steeds een kwalitatief verhaal. Mooi, maar ‘hoeveel minder voedingsstoffen moeten er in het water, hoeveel profiel moeten we dempen, hoeveel structuurheterogeniteit moeten we aanbrengen, vraagt u zich waarschijnlijk af? Wat mij betreft zijn deze vragen terecht. De hersteleecologie moet haar kaarten op tafel leggen en aangegeven ‘hoeveel van het één’ en ‘hoeveel van het ander’ nodig is om gestelde doelen te halen. Mogen er wat meer nutriënten zijn als het wat harder stroomt en komen de gewenste soorten dan toch? Compenseert dood hout de te trage stroming en verschijnen er stromingsminners? De hersteleecologie moet met harde getallen komen, met kritische grenswaarden die de kwetsbaarheid van soorten en verzamelingen daarvan aangeven. Dit geeft duidelijkheid aan alle deelnemers in het herstelproces.

Het verbindt technische en technologische kennis, het stimuleert interdisciplinair werken en het versterkt institutionele, communicatieve en maatschappelijke processen; het transdisciplinaire in figuur 38. Juist in een dergelijke samenhangende context van belangen biedt het denken in ontwikkelingsrichtingen met flexibele, adaptieve doelen kansen.

of beoordelingen kunnen echter alleen worden uitgevoerd als de doelen helder en concreet zijn. Uit de kennis over oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen kunnen tevens diagnostische instrumenten en proxies voor slimme monitoring worden afgeleid. Deze kennis maakt ook het voorspellen van de effecten van geplande maatregelen mogelijk.

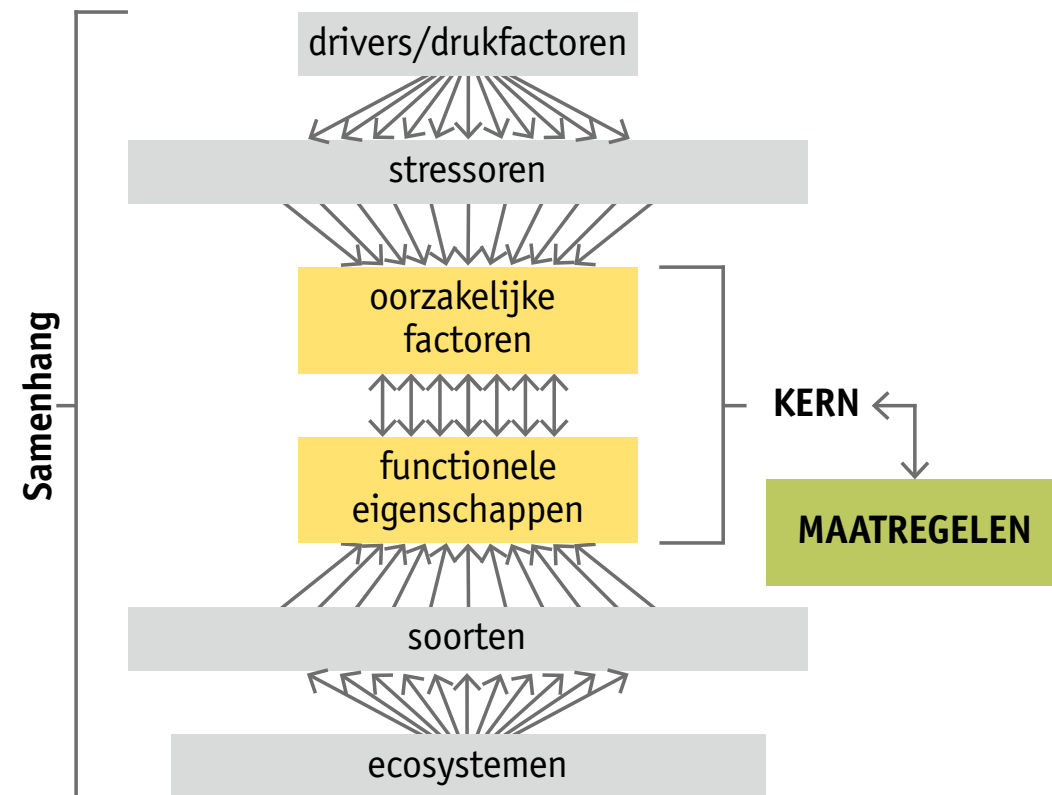
Voor alle duidelijkheid: onderzoeken is ongelijk aan monitoren. Maatregel-effect relaties worden pas duidelijk als er meetprogramma’s worden ontwikkeld om te leren voor en in de praktijk. Daar kunnen waterschappen de handen ineen slaan: niet ieder het wiel uitvinden maar gezamenlijk met de leerstoel, kennisinstellingen en adviseurs werken aan een efficiënte, wetenschappelijke onderbouwing van ‘juich’-maatregelen. Om betrouwbare en generaliseerbare kennis op te bouwen, is onderzoek noodzakelijk dat aan de criteria voor wetenschappelijk onderzoek en wetenschappelijke methoden voldoet. Deze criteria omvatten onder andere dat het onderzoek gebruik maakt van wetenschappelijke methoden die valide, herhaalbaar, van voldoende omvang, representatief, controleer- of toetsbaar, weerlegbaar, relevant (nieuwe inzichten), generaliseerbaar en onafhankelijk zijn. Maar bovenal moet het onderzoek onderworpen zijn aan collegiale toetsing (wetenschappelijk gerefereerde artikelen).

Hier is een nieuw kennisconcept neergezet waarin oorzakelijke factoren en functionele eigenschappen en hun samenhang de eenvoudige basis geven aan de kern van herstel, gebaseerd op het verkrijgen van niche-heterogeniteit en het omgaan met de vestiging van soorten. Beide worden door herstelmaatregelen geïnitieerd. Hiervoor is kennis nodig van de potenties en interacties in een stroomgebied en moet de wil aanwezig zijn om te durven implementeren.



Figuur 39. Conceptueel model met sleutelfactoren die het voorkomen van macroinvertebraten in laaglandbeken voorspellen.

Met wetenschappelijk onderzoek wordt nieuwe kennis ontwikkeld. Praktijkprojecten scheppen hier een schil van toepassing en uitvoering omheen waarin maatschappelijke haalbaarheid en inpasbaarheid centraal staan. Meetprogramma’s worden uitgevoerd om individuele situaties te leren kennen. Wetenschappelijk herstelonderzoek wordt gedaan om nieuwe, kosteneffectieve, generaliseerbare kennis over maatregelen te ontwikkelen. De oorzakelijke factoren en kennis van de functionele eigenschappen van ecosystemen geven richting, omdat beide indicatoren kunnen zijn voor herstel en veerkracht over meerdere schalen. Ze informeren over belangrijke grenswaarden en ecosysteemkwaliteit. Dergelijke evaluaties



EENVOUD IN SAMENHANG

DANKWOORD

Allereerst bedank ik Bas van der Wal van de Stichting Toegespast Onderzoek Waterbeheer, voorvechter van de brug tussen wetenschap en waterschap, voor zijn vertrouwen in mij en de leerstoel. Ik bedank Wim Admiraal en Peter van Tienderen die me namens het Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica (IBED) en de Universiteit van Amsterdam met open armen ontvingen. Ik bedank ook Kees Slingerland die als directeur van Alterra deze positie steeds van harte heeft ondersteund. En Karsten Kalbitz die namens IBED samen met Kees en Bas mijn curatorium zijn dat mij heeft voorgedragen bij de decaan Kareljan Schoutens.

Het college van Bestuur van de Universiteit van Amsterdam dank ik voor het in mij gestelde vertrouwen.

Verder dank ik mijn nieuwe en oude collega's. Michiel, Harm, Arie, Jasper en Judith die me ieder moment dat ik in Amsterdam verschijn het gevoel geven alsof ik er al jaren rond loop. Mijn oud-collega's, teveel om op te noemen. Maar met name Rebi en Martin. Mijn huidige collega's: Anna, die mij het werken aan inhoud mogelijk maakt, en Hanneke, Ralf, Mariëlle, Dorine van het team zoetwatersystemen van Alterra, zonder jullie inbreng had ik hier nooit gestaan. Jullie inzet en passie om wetenschap te bedrijven is ongekend. Al die uren die jullie hebben besteed aan het verzamelen en analyseren van gegevens en aan het eindeloos discussiëren over ecologie en de rest van de wereld hebben deze rede gevuld.

Natuurlijk spelen mijn promovendi een belangrijke rol bij het uitvoeren van ideeën en het schrijven van artikelen. In het bijzonder hebben Hanneke, Agata en Jan de laatste jaren het waterbeheer en het bekenwerk van een nieuwe dimensie voorzien.

Door mijn vele buitenlandse projecten zou ik vooral de Europese Unie willen bedanken voor het mogelijk maken van internationale samenwerking. Maar zeker ook mijn collega's over de wereld die mijn denken vormen.

Familie en vrienden, jullie vragen je altijd af wat ik doe of waar ik nu weer uithang. Dank voor jullie luisterend oor, genoeg stof voor gesprekken de komende tijd. Mijn ouders leven beiden niet meer, maar hoe trots zouden zij zijn geweest. Ik bedank ze beiden voor wat ze mij hebben gegeven.

Mats en Isa die mij vooral als opa kennen die altijd tijd heeft. Carlijn, Ralf en Jeroen, jullie kennen me vooral als schoonvader, vader en verhuizer, klusser, adviseur of in een andere hoedanigheid. Juist daardoor kreeg ik ook de ruimte te doen wat ik het liefst doe. En dat laatste was en is alleen mogelijk omdat jij Yolande altijd voor meer dan 100 procent achter al mijn kuren stond. Yolande, jouw steun en liefde is onvoorwaardelijk. Bedankt!

Dames en heren ik dank u voor uw aandacht.

Ik heb gezegd.



REFERENTIES

Acuna, V., Munoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F. & Sabater, S., 2005. Drought and post drought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 919-933.

Boyer, K.E. & Zedler, J.B., 1996. Damage to cordgrass by scale insects in a constructed salt marsh: effects of nitrogen additions. *Estuaries* 19: 1-12.

Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E., 2006. A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecology and Management* 59: 225-236.

Clements, F.E., 1916. 'Plant Succession.' Carnegie Institute Washington Publications 242.

Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Cornell, H.V. & Lawton, J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.

Didderen, K. & Verdonschot, P., 2009. De actuele toestand van beekherstel in Nederland. *H2O* 8: 4-5.

Feld, C.K., Birk, S., Bradley, D.C., Hering, D., Kail, J., Marzin, A., Melcher, A., Nemitz, D., Pedersen, M.L., Pletterbauer, F., Pont, D., Verdonschot, P.F.M. & Friberg, N., 2011. From Natural to Degraded Rivers and Back Again: A Test of Restoration Ecology Theory and Practice. *Advances in Ecological Research* 44: 120-209.

Fisher, S.G., 1983. Succession in streams. In: Barnes JR, Minshall GW (eds) *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*. Plenum Press, NY pp 7-27

Folke, C., Carpenter S.R., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. & Walker, B., 2002. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations. *Ambio* 31:437-40

Gitay, H., Wilson, J.B. & Lee, W.G., 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology* 84: 121-124.

Gleason, H.A., 1917. The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 44: 463-481.

Grimm, N.B. & Fisher, S.G., 1989. Stability of Periphyton and Macroinvertebrates to Disturbance by Flash Floods in a Desert Stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 293-307.

Halle, S. & Fattorini, M., 2004. Advances in restoration ecology: insights from aquatic and terrestrial ecosystems. In: V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle and S. Halle, eds., *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington DC, 10-33.

Higgs, E.S., 1997. What is good ecological restoration? *Conservation Biology* 11: 338-348.

Hobbs, R.J. & Harris, J.A., 2001. Restoration ecology: repairing the earth's damaged ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9:239-246.

Hobbs, R.J. & Norton, D.A., 1996. Toward a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4:93-110.

Hobbs, R.J., 1999. Restoration of disturbed ecosystems. In *Ecosystems of Disturbed Ground*, ed. LR Walker, 673-687.

Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.

Hutchinson, G.E., 1957. *A Treatise on Limnology*. Vol 1: Georgraphy, Physics and Chemistry. John Wiley & Sons. 671 pp.

Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J. & van Rooyen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *J. Ecol.* 84: 583-595.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

Jordan, III W.R., Gilpin, M.E. & Aber, J.D., 1987a. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University.

Jordan, III, W.R., Gilpin, M.E. & Aber, J.D., 1987b. Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research. In: W.R. Jordan III, M.E. Gilpin & J.D. Aber, *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press: 3-22.

European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC. Establishing a framework for community action in the field of water policy. European Commission PE-CONS 3639/1/100 Rev 1, Luxemburg.

Levin, S.A., 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 287-310.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology, Princeton Univ.

May, R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.

Milner, A.M., Robertson, A.L., Monaghan, K.A., Veal, A.J. & Flory, E.A., 2008. Colonization and Development of an Alaskan Stream Community over 28 Years. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 413-419.

Nijboer, R. C., R. K. Johnson, M. Sommerhäuser, A. Buffagni & P. F. M. Verdonschot, 2004. Establishing reference conditions for European streams. *Hydrobiologia* 516: 91-105.

Nijboer, R.C., Van den Hoorn, M.W., Van den Hoek, Tj.H., Wiggers, R., & Verdonschot, P.F.M., 2005. Keylinks: Ecologische processen in sloten en beken. II. De relatie tussen afvoerdynamiek, temperatuur en de populatiegroei van *Agapetus fuscipes*. Alterra-rapport 1069, Alterra, Wageningen.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.

Paine, R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 1103: 91-93.

Palmer, M.A., Ambrose, R. & Poff, N.L., 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Journal of Restoration Ecology* 5: 291-300.

Pfadenhauer, J. & Grootjans, A., 1999. Wetland restoration in Central Europe: aims and methods. *Applied Vegetation Science* 2: 95-106.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J., 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.

Pickett, S.T.A. & Parker, V.T., 1994. Avoiding the old pitfalls: opportunities in a new discipline. *Restoration Ecology* 2: 75-79.

Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L., 1989. The Ecological Concept of Disturbance and its Expression at Various Hierarchical Levels. *Oikos* 54: 129-136.

Poff, N.L.R., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391-409.

Pollock, M.M., Naiman, R.J. & Hanley, T.A., 1998. Predicting plant species richness in forested and emergent wetlands - a test of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94-105.

Putnam, R.J., 1994. *Community ecology*. Chapman and Hall, London.

Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G., 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 505-514.

Richter, B.C., 1995. Integrating science in applied aquatic ecosystem management. *Bulletin of the North American Benthological Society* 12: 82.

Sale, P., 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist* 111: 337-359.

Siepel, H., 1994. Structure and function of soil microarthropod communities. Thesis Wageningen. 136 pp.

Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? Presidential address to British Ecological Society, 5 January 1977. *Journal of Animal Ecology* 46 (2): 337-365.

Suding, K.N. & Gross, K.L., 2006. The dynamic nature of ecological systems: multiple states and restoration trajectories. In: D.A. Falk, M.A. Palmer & J.B. Zedler, *Foundations of restoration ecology*, 9: 190-209.

Sutherland, J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist* 108:859-873.

Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T. & Halle, S., 2004. *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington DC, 10-33. 439 pp.

Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M. & Toivonen, J., 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages - The balance between local and regional processes. *American Naturalist* 136: 345-375.

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265- 275.

Townsend, C.R., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36-50.

Verberk, W.C.E.P., 2008. Matching species to a changing landscape: aquatic macroinvertebrates in a heterogeneous landscape. Thesis Radboud University Nijmegen. 150 pp.

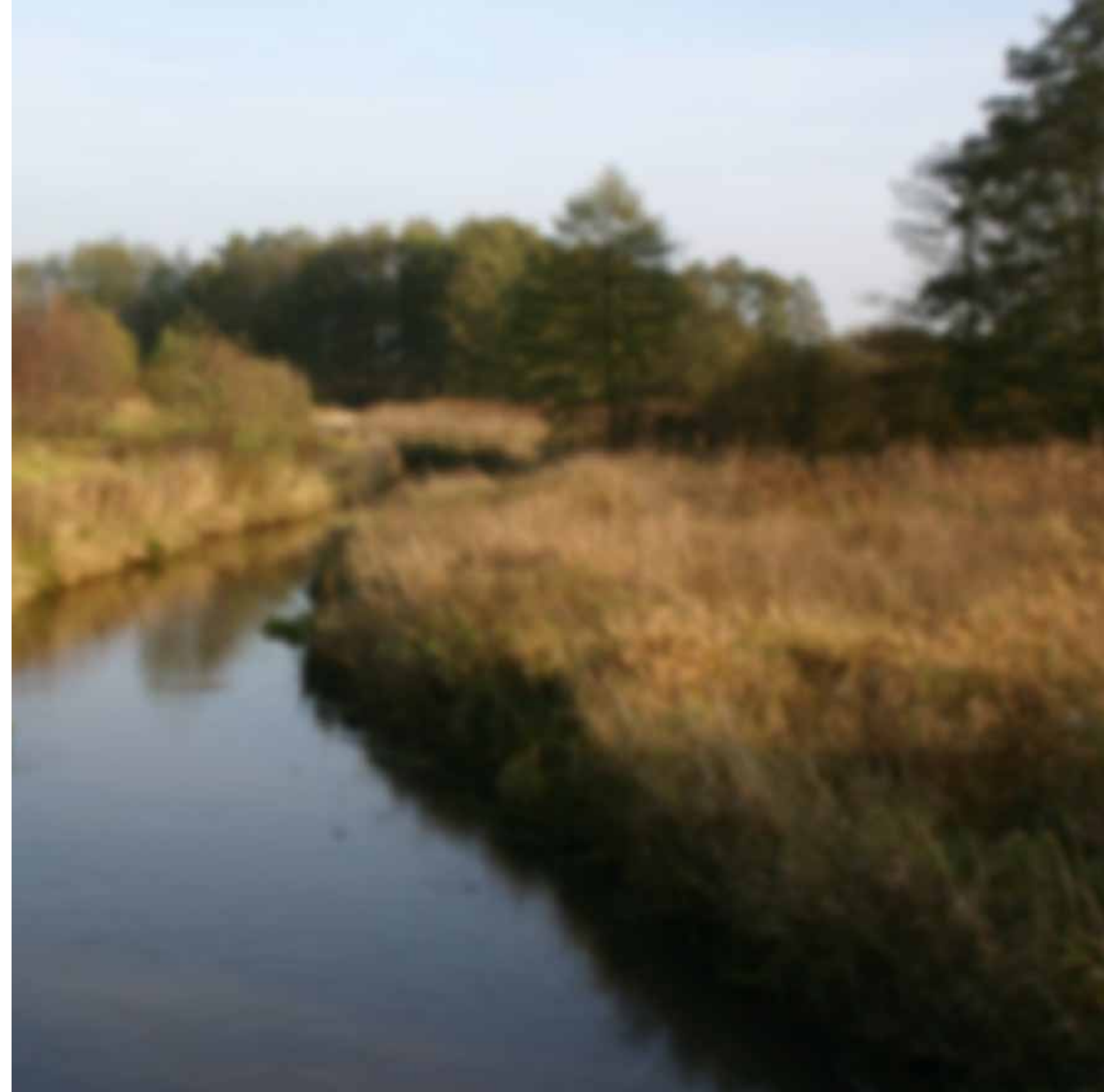
Verdonschot, P.F.M., Driessen, J.M.C., Mosterdijk, H.G. & Schot, J.A., 1998. The 5-S-Model, an integrated approach for stream rehabilitation. In: H.O. Hansen & B.L. Madsen, *River Restoration '96, Session lectures proceedings*. International Conference arranged by the European Centre for River Restoration: 36-44. National Environmental Research Institute, Denmark.

Verdonschot P.F.M. 2009. Impact of Hydromorphology and Spatial Scale on Macroinvertebrate Assemblage Composition in Streams. *Integrated Environmental Assessment and Management* 5 (1): 97-109.

Verdonschot, P.F.M.; Hoorn, M.W. van den; Hoek, T.J. van den; 2002. Aquatic ecology of lowland streams. In: P.E.V. van Walsum, P.F.M. Verdonschot & J. Runhaar (eds), *Effects of climate and land-use change on lowland stream ecosystems*. Wageningen, Alterra, 2002. Alterra rapport 523, pp. 101-118

Wheeler, B.D., 1995. Introduction: restoration and wetlands. In: B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson (eds), *Restoration of Temperate Wetlands*. Wiley, Chichester. pp. 1-18 UK.

Young, T.P., Petersen, D.A. & Clary, J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662-673.



stowa

STICHTING
TOEGEPAST ONDERZOEK WATERBEHEER

stowa@stowa.nl www.stowa.nl
TEL 033 460 32 00
Stationsplein 89
POSTBUS 2180 3800 CD AMERSFOORT

