

Van begrip naar voorspelling?

Over de relatie
tussen fundamentele
en toegepaste ecologie

Prof. dr. Wolf M. Mooij

Inaugurele rede bij de aanvaarding van het ambt van
buitengewoon hoogleraar Aquatische Voedselweb Ecologie
aan Wageningen University op 7 februari 2013



WAGENINGEN UNIVERSITY
WAGENINGEN UR

Van begrip naar voorspelling?

Over de relatie tussen fundamentele
en toegepaste ecologie

Prof. dr. Wolf M. Mooij

Inaugurele rede bij de aanvaarding van het ambt van
buitengewoon hoogleraar Aquatische Voedselweb Ecologie
aan Wageningen University op 7 februari 2013



WAGENINGEN UNIVERSITY
WAGENINGEN UR

ISBN 978-94-6173-601-7

Van begrip naar voorspelling?

Over de relatie tussen fundamentele en toegepaste ecologie

Meneer de Rector Magnificus, waarde collega's en studenten, lieve familie en vrienden,

Wat fijn om u hier allen bijeen te zien!

Leidt beter begrip tot betere voorspellingen in de ecologie? Baant fundamenteel ecologisch onderzoek de weg voor toegepast ecologisch onderzoek? Dit zijn cruciale vragen nu menselijke invloed ecosystemen steeds verder onder druk zet. Dit zijn ook vragen die mij al heel lang bezig houden.

Het traditionele beeld is dat de fundamentele wetenschap door middel van diepgravend onderzoek de bouwstenen levert waarmee de toegepaste wetenschap adviezen kan formuleren voor het beheer en zelfs ontwerp van ecosystemen. Maar klopt dit beeld wel?

In de komende vijfenveertig minuten wil ik u aan de hand van onderzoek aan aquatische ecosystemen laten zien wat mijns inziens de mogelijkheden en beperkingen van een dergelijke kennisketen zijn.

Ik zal laten zien hoe met behulp van dynamische modellen begrip in voorspelling omgezet kan worden. Maar voorspelling zonder begrip is ook mogelijk en er bestaat begrip dat niet tot voorspelling leidt!

De grootste uitdaging is om het adaptieve vermogen van ecosystemen in een veranderende wereld te begrijpen en voorspellen.

Plotselinge omslagen in ecosystemen

Ecosystemen ondergaan soms dramatische veranderingen. Dit is wat de treurige geschiedenis van het Aralmeer in Centraal-Azië ons laat zien. In oppervlak gerekend ooit het derde meer ter wereld – maar net kleiner dan het Victoriameer in Afrika – is het nu nog maar een schim van wat het eens was. In de jaren '60 werden de toevoerende rivieren omgeleid om katoenvelden te bevoeien en werd het meer aan zijn lot overgelaten. Dergelijke hydrologische processen zijn goed begrepen en het uitdrogen van het meer was destijds al voorspeld¹. Met het water verdwenen de organismen die het meer bevolkten en verdween een bloeiende visserij. Het overgebleven water in het zuidelijk deel werd zodanig zout en bevat nu zoveel giftige stoffen dat er nauwelijks leven mogelijk is. Voor het noordelijk deel is inmiddels een herstelprogramma uitgevoerd met als resultaat dat water en vis weer langzaam terugkomen.

Niet overal zijn de veranderingen zo drastisch als in het Aralmeer. Maar ook in het Victoriameer, in oppervlak gerekend het tweede meer ter wereld, hebben zich grote veranderingen voltrokken. In dezelfde tijd dat het Aralmeer van zijn water bestolen werd, werden in het Victoriameer nijlbaarsen uitgezet, ten einde een commerciële visserij op deze grote roofvissen op gang te brengen. Lange tijd leek dit initiatief niet het voorspelde effect te hebben. Totdat in de jaren tachtig plotseling de nijlbaars overal in het meer opdook en de dominante vissoort werd. Deze explosie van nijlbaars ging ten koste van de inheemse vissoorten. Deze cichliden hadden een ongekende biodiversiteit, tot wel vijfhonderd soorten. Dankzij langlopend fundamenteel onderzoek aan de Universiteit van Leiden en de literaire gave van Tijs Goldschmidt is deze oorspronkelijke soortenrijkdom en de ondergang ervan goed gedocumenteerd en onder een breed publiek bekend geworden².

Onder andere ons eigen onderzoek aan het Victoriameer laat zien dat de cichliden nu weer langzaam terug komen³. Echter, niet in de oorspronkelijke soortenrijkdom en ook op een andere positie in het voedselweb van het meer. Het meer is dus blijvend veranderd, tot verdriet van de evolutiebiologen, maar tot tevredenheid van de circa vier miljoen mensen wier levensonderhoud inmiddels afhankelijk is van de nijlbaarsvisserij. De natuurwaarde van het meer is ingeruild voor de ecosystemedienst visserij. Die visserij heeft tot een sterke economische ontwikkeling van het gebied rond het meer geleid, met een verslechtering van de waterkwaliteit en toenemende zuurstofloosheid van het water als gevolg. En dat bedreigt nu weer de nijlbaarspopulatie en daarmee de visserij. Dergelijke terugkoppelingsmechanismen nemen een centrale plek in mijn onderzoek in.

Het Tai-meer, of zoals ze in China zeggen, Taihu, is een groot meer in de delta van de Jangtsekiang ten westen van Shanghai. Het meer is wat betreft oppervlak vergelijk-

baar met het IJsselmeer en Markermeer samen, maar is met een gemiddelde diepte van 2 meter zelfs nog ondieper. Tot voor kort was het water van het meer helder en werd het gedomineerd door ondergedoken waterplanten. In het voorjaar van 2007 vond er echter een plotselinge omslag plaats en werd het meer geteisterd door een enorme plaag van drijvende blauwalgen⁴. Deze algen veroorzaken zuurstofloosheid in het water en geven giftige stoffen af. Er moest dan ook met de inname van drinkwater voor de dertig miljoen mensen die afhankelijk van zijn van Taihu gestopt worden. Sindsdien zijn er verschillende initiatieven genomen ter verbetering van de waterkwaliteit. Echter, het effect daarvan is tot op heden gering.

De centrale vraag bij ons onderzoek aan Taihu is hoeveel voedingsstoffen er op het meer geloosd mogen worden zonder dat de waterkwaliteit in gevaar komt. Een tweede belangrijke vraag is hoe een goede ecologische toestand bereikt kan worden, gegeven het feit dat het meer nu gedomineerd wordt door blauwalgen. Onderzoek aan Nederlandse meren heeft duidelijk laten zien dat niet alleen de heldere, door waterplanten gedomineerde toestand veerkracht bezit die een omslag tegengaat, maar dat dit ook geldt voor de door blauwalgen gedomineerde toestand⁵. Vermindering van de belasting van het meer met voedingsstoffen leidt dus niet automatisch tot een gewenste biologische kwaliteit.

Anders dan het Victoriameer, dat in een ver geologisch verleden gevormd werd, zijn het IJsselmeer en het Markermeer van heel jonge datum. De voltooiing van de Afsluitdijk in 1932 en de Houtribdijk in 1976 zijn welbekend. Wat echter minder bekend is, is dat in pre-Romeinse tijd op ongeveer dezelfde plek ook al twee zoetwatermeren lagen, waarvan het zuidelijke via het Oer-IJ met de Noordzee verbonden was en het noordelijke op de Waddenzee uitwaterde⁶. Daarna brak de zee verder in en was het gebied gedurende vijftiwintighonderd jaar een estuarium. Een dergelijke reeks van omslagen maakt het onmogelijk te spreken van één natuurlijke referentietoestand waarnaar in het beheer gestreefd zou moeten worden. Hetzelfde geldt voor de organismen in het meer. De driehoeksmossel deed aan het einde van de 19e eeuw als een ongewenste invasieve soort zijn intrede in Nederland maar wordt nu gezien als een essentiële soort voor het in stand houden van een goede waterkwaliteit.

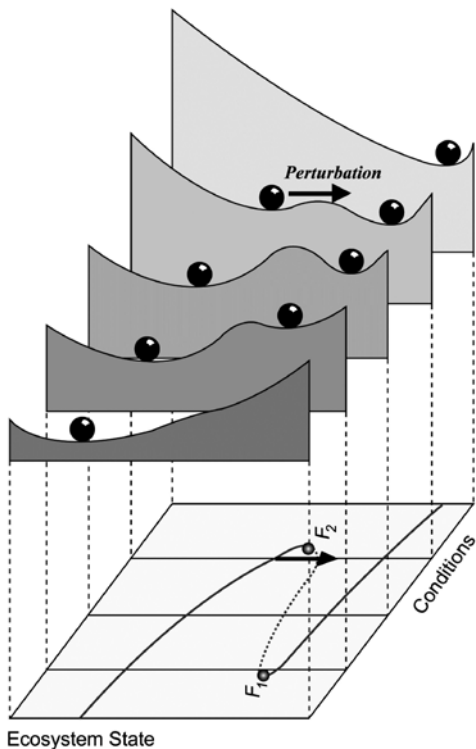
Ons onderzoek in het IJsselmeer is gericht de instandhouding van het gebied als habitat voor vis- en mosseletende vogelsoorten die onder Europese richtlijnen beschermd zijn. De beschikbaarheid van voedsel voor deze vogels is de afgelopen jaren plotseling afgenomen. Eén van de hypothesen is dat de belasting van het meer met voedingsstoffen zodanig is afgenomen dat dit beperkend werkt op de productie in het meer. Maar de visserijdruk is waarschijnlijk ook te hoog, en zelfs klimaats-

verandering zou een rol kunnen spelen. Net als in het Victoriameer zien we in het IJsselmeer en het Markermeer een potentiële belangentegenstelling tussen natuur en visserij.

In ieder van de besproken systemen hebben zich grote veranderingen voltrokken. Vaak is er sprake van een plotselinge omslag van het systeem, ofwel een 'regime shift'⁷. De reden voor deze schoksgewijze ontwikkeling kan gevonden worden in de aanwezige terugkoppelingsmechanismen. Deze geven het systeem een bepaalde mate van veerkracht, in het Engels 'resilience', en maken dat het systeem in eerste instantie niet of nauwelijks op de veranderde omstandigheden lijkt te reageren. Lijkt, want we weten nu dat onzichtbaar de veerkracht aantast wordt totdat deze niet meer in staat is de druk te weerstaan en de omslag plaatsvindt.

Dergelijke plotselinge omslagen laten zich conceptueel samenvatten in de volgende, reeds vaak vertoonde overzicht (figuur 1)⁸. De positie van de bal in het voorste diagram representeert de toestand van het systeem in de uitgangssituatie. De bal heeft ruimte om naar links of rechts te bewegen maar zal de neiging hebben naar de oorspronkelijke toestand terug te keren. Deze neiging representeert de veerkracht van het systeem tegen verstoring. Wanneer echter de condities veranderen, verandert ook het stabiliteitslandschap. We zien dit gerepresenteerd in de opeenvolgende diagrammen. Vanaf het tweede diagram zien we een nieuwe stabiele toestand verschijnen, in het diagram gerepresenteerd door een tweede bal. Echter, en dit is de kern van de zaak, deze verandering in het stabiliteitslandschap blijft onzichtbaar, want de bal blijft voorlopig liggen waar die ligt. Slechts wanneer de omstandigheden dusdanig gewijzigd zijn dat het oorspronkelijke evenwicht zijn stabiliteit verliest rolt de bal naar het nieuw ontstane evenwicht, hierbij eventueel geholpen door een kleine verstoring. Deze plotselinge omslag van het systeem is in de laatste twee diagrammen verbeeld.

Natuurlijk geeft de hier besproken figuur slechts een karikaturaal beeld van de dynamiek van alternatieve evenwichten en omslagen. Maar juist door zijn eenvoud is deze figuur een uitstekend communicatiemiddel gebleken om het inzicht over te brengen dat ecosystemen en vele andere complexe dynamische systemen sterk niet-lineair op veranderende omstandigheden reageren. De belangrijkste boodschap is dat uit het feit dat het systeem NIET lijkt te reageren op de veranderde omstandigheden NIET afgeleid moet worden dat er niets aan de hand is. In tegendeel, onzichtbaar wordt de veerkracht aangetast, totdat het systeem opeens omslaat. Een statistische trendanalyse zal een dergelijke omslag niet kunnen voorspellen. Voor het begrijpen en voorspellen van dergelijke omslagen moeten we ons op de dynamische aspecten van het systeem concentreren⁹.



Figuur 1 Schematisch overzicht van veranderingen in het stabiliteitslandschap van de ecosysteemtoestand onder veranderende milieucondities in het geval van alternatieve stabiele toestanden⁸

Veranderende condities

Maar voordat ik die stap wil maken, wil ik eerst stilstaan bij de veranderende condities waaraan aquatische ecosystemen blootgesteld zijn. Een van de belangrijkste daarvan is de belasting met voedingsstoffen oftewel nutriënten¹⁰. De belangrijkste daarvan zijn fosfaat en stikstof en deze komen via kunstmest in grote hoeveelheden in het milieu terecht. Via allerlei wegen vindt een deel van deze voedingsstoffen uiteindelijk zijn weg naar onze zoetwater-ecosystemen. We noemen dit proces eutrofiëring. Vanaf het midden van de vorige eeuw heeft deze eutrofiëring in toenemende mate gezorgd voor waterkwaliteitsproblemen. Die bestaan uit het omslaan van door waterplant gedomineerde heldere systemen in troebele door algen gedomineerde systemen, uit het ontstaan van drijfslagen met giftige blauwalgen en in het meeste extreme geval uit dood zuurstofloos water dat de geur van rotte eieren verspreidt. Toen ik in het aan begin van de zeventiger jaren naar de middelbare school fietste, liet ik 's zomers de route afhangen van waar het water het minste stonk. Ook uit die tijd stammen de eerste maatregelen voor het bestrijden van

eutrofiëring. Dat begon met het aanleggen van rioolwaterzuiveringsinstallaties en het afschaffen van fosfaat in wasmiddelen en in later jaren uit nieuwe technieken om mest op het land te brengen. Al met al heeft deze enorme maatschappelijke inspanning tot sterke verbeteringen van de waterkwaliteit geleid.

Een andere belangrijke kracht die op aquatische ecosystemen inwerkt is de visserij. Hierbij wordt de productiviteit van het systeem benut door het voedselweb aan de top af te romen. Het is reeds lang bekend dat een dergelijke afroming consequenties heeft voor de toestand waarin het ecosysteem zich als geheel bevindt. Visserij wordt daarom ook regelmatig ingezet als een beheersmaatregel¹¹. Bij dit zogenaamde actief biologisch beheer wordt de zoöplankton-etende vis specifiek weg gevestigd. Dit leidt tot een opleving van het zoöplankton. Dit onderdrukt op zijn beurt weer de groei van algen, en geeft daarmee ruimte voor de ontwikkeling van waterplanten. Met deze beheersvisserij kan dus een 'regime shift' in werking gezet worden.

Een derde belangrijke kracht die op aquatische ecosystemen inwerkt is het weer. Denk hierbij aan temperatuur, neerslag maar ook wind. In de gematigde zone danst het ecosysteem op de golven van de seizoenen. Afwijkingen van het standaardpatroon kunnen grote gevolgen hebben. Zo is het reeds lang bekend dat goede wijnjaren ook vaak goede jaren zijn voor de aanwas van visbestanden. Beide houden van warm weer. Wie ook van warm weer houden zijn blauwalgen¹². Op warme windstille dagen kunnen ze zich massaal naar het wateroppervlak begeven en daar giftige drijflagen vormen, met alle overlast van dien.

Er vindt veel onderzoek plaats naar de effecten van klimaatsverandering op aquatische ecosystemen. Dit spitst zich vooral toe op het effect van de verhoging van de gemiddelde temperatuur, maar ook op verschuivingen in de fenologie. Hierbij wordt in detail gekeken naar het moment waarop organismen in het voorjaar verschijnen. Klimaatsverandering kan tot een verstoring leiden van het moment waarop soorten die afhankelijk van elkaar zijn zich ontwikkelen.

Het debat over begrip en voorspelling dat ik met deze lezing binnen de ecologie wil stimuleren leeft ook binnen de klimatologie. Hebben we voldoende kennis om de huidige veranderingen in het klimaat te kunnen duiden? En zo ja, stelt ons dit in staat voorspellingen te doen over de klimaatsveranderingen die ons nog te wachten staan¹³. Gezien de enorme maatschappelijke consequenties van klimaatsverandering zijn dit zeer belangrijke vragen.

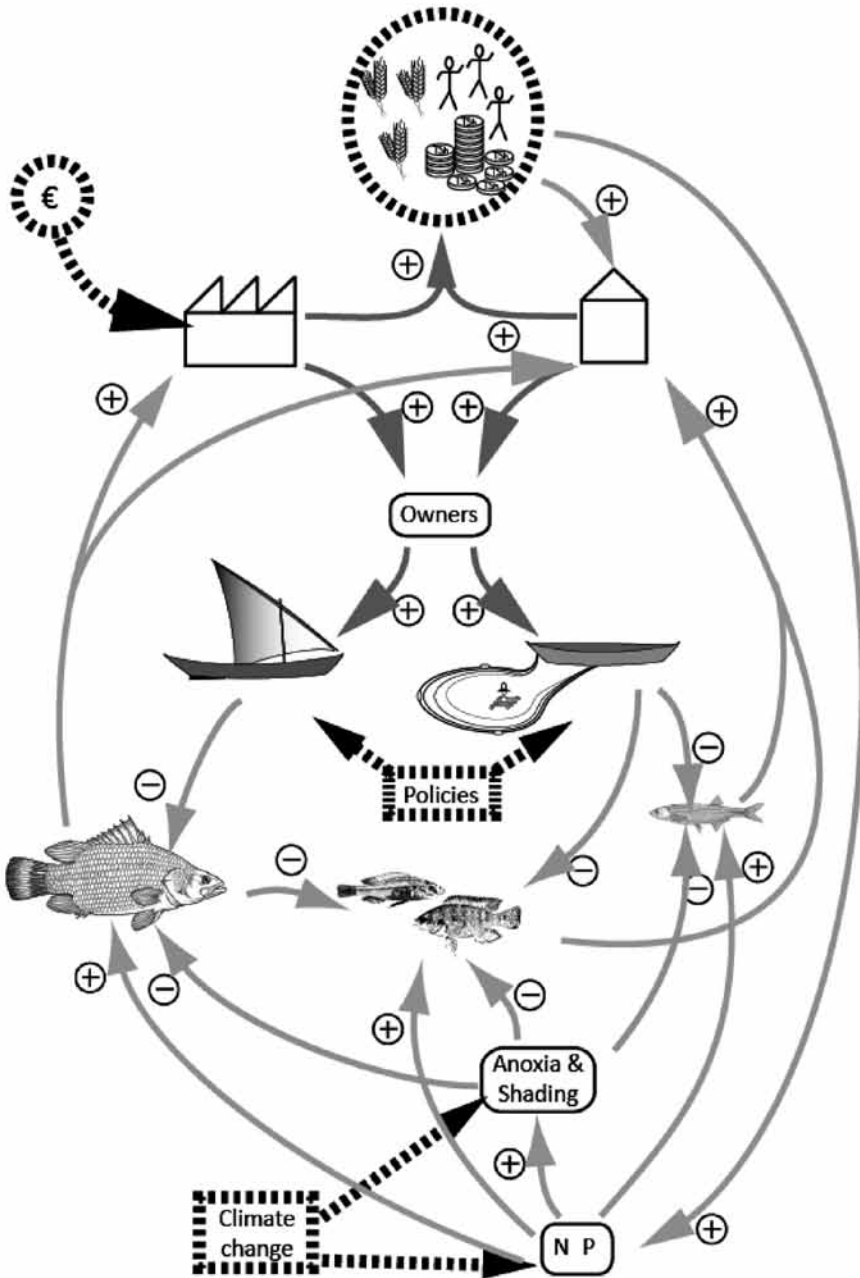
De drie krachten die ik hier genoemd heb hebben één ding gemeen. Ze worden veroorzaakt of sterk beïnvloed door de mens. Welkom in het Antropoceen¹⁴. Voor

diegenen die niet met die term vertrouwd zijn, hiermee wordt het huidige tijdperk van sterke menselijke invloed geplaatst in de geologische tijdschalen van het pleistoceen, waarin de ijstijden plaatsvonden, en het holoceen waarin het landschap en klimaat zoals we dat nu kennen gevormd werd. Een consequentie van de erkenning dat we in het Antropoceen leven is dat menselijke invloed een integraal onderdeel geworden is van ons denken over ecosystemen. Omgekeerd is er ook steeds meer erkenning voor de gedachte dat ecosystemen, los van hun intrinsieke waarde, onmisbare diensten leveren aan de mens. Zo ontstaat er een ecologische wetenschap waarin we naast de natuurlijke processen ook kijken naar door de mens veroorzaakte verstoring en naar ecosysteemdiensten.

Van begrip naar voorspelling

Vanuit dat sociaal-ecologische perspectief hebben we in het promotieproject van Andrea Downing de afgelopen jaren onderzoek gedaan aan het ecosysteem van het Victoriameer in Oost-Afrika¹⁵. Doel van dat onderzoek was om de veranderingen in het ecosysteem als gevolg van de nijlbaarsexplosie te begrijpen en te voorspellen wat het effect van mogelijke beheersmaatregelen zal zijn. De toename van nijlbaars heeft het systeem op twee manieren beïnvloed, namelijk via de toegenomen druk op het voedselweb en via de toegenomen economische activiteit. Maar, zoals we eerder zagen, leidt toegenomen economische activiteit tot eutrofiëring en via veranderd landgebruik potentieel zelfs tot verandering van het lokale klimaat. Kortom, alle genoemde krachten spelen en interacteren zoals ze dit bij de meeste ecosystemen doen.

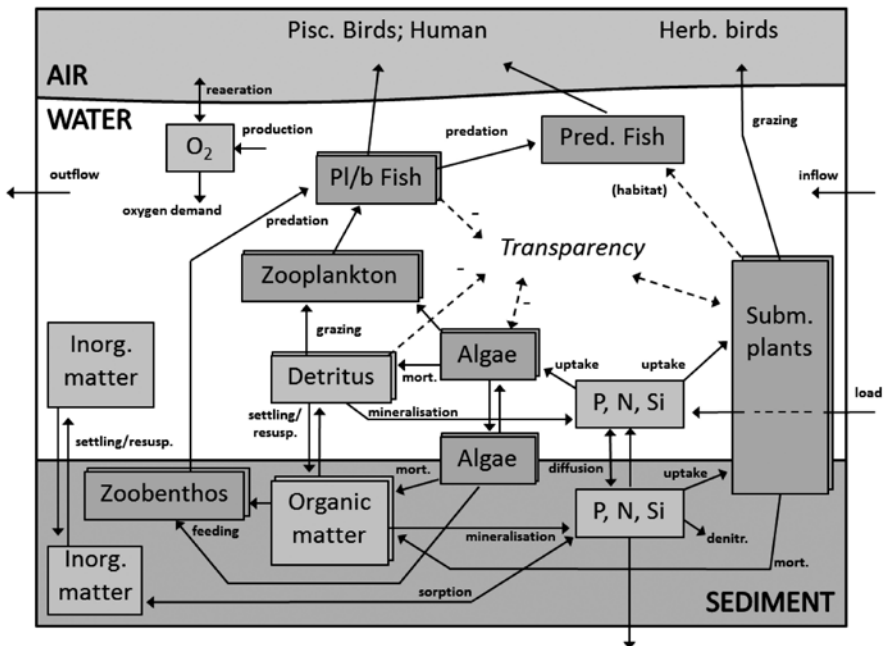
Op ieder van de deelgebieden vind diepgravend onderzoek plaats. De vraag is nu hoe we het aldus gegenereerde begrip kunnen integreren tot een voorspelling van de richting waarin het systeem zich zal gaan ontwikkelen. Een heel belangrijke eerste benadering hierbij is die van een analyse van de terugkoppelingen ofwel 'feedbacks' in het systeem. Hierbij worden de hoofdcomponenten van het systeem geïdentificeerd en vervolgens gekeken hoe deze elkaar in positieve of negatieve zin beïnvloeden. Zonder er in detail op in te willen gaan ziet u in de hier getoonde figuur aan de bovenkant componenten van het sociaal-economische systeem, aan de onderkant componenten van het voedselweb en in het midden worden deze verbonden door de visserij (figuur 2)¹⁶. De externe factoren die op het systeem inwerken zijn zwart omlijnd. Het aldus verkregen 'feedbackdiagram' wordt vervolgens geanalyseerd op 'feedbackloops' die de verschillende hoofdcomponenten van het systeem met elkaar verbinden¹⁶. Met deze 'feedbackloops' kunnen de 'regime shifts' in het systeem begrepen worden en een eerste indruk verkregen worden van de richting waarin het systeem zich kan gaan ontwikkelen.



Figuur 2 De belangrijkste componenten en terugkoppelingen van het sociaal-ecologische systeem van het Victoriameer¹⁶

Deze kwalitatieve analyse heeft als voordeel dat verschillende subsystemen met elkaar verbonden kunnen worden waardoor er een globaal beeld ontstaat. Een ander voordeel is dat expertkennis erin verwerkt kan worden. Maar er dreigt ook het gevaar van een te sterke simplificatie. De beïnvloeding van de ene op de andere component is niet altijd eenduidig. Een positieve interactie kan omslaan in een negatieve interactie. We zien dit bij de eutrofiëring. Bij lage niveaus van voedingsstoffen heeft verrijking een positief effect op de visproductie, maar bij hoge niveaus van voedingsstoffen een negatief effect. Om dergelijke niet-lineaire interacties te kunnen representeren is een kwantitatief model nodig. Hierin worden de onderlinge relaties tussen de belangrijkste componenten met behulp van wiskundige formules beschreven¹⁷.

Voor aquatische ecosystemen is er de afgelopen decennia veel ervaring opgedaan met dit type modellen. Dankzij de creativiteit en volharding van Jan Janse, en vele anderen, hebben we nu een voedselwebmodel voor ondiepe meren waarin veel van het bestaande begrip samengeballd is. Het model is bekend onder de naam PCLake (figuur 3)¹⁸. Naast het voedselweb met daarin algen, zoöplankton, zoöbenthos, vis en waterplanten omvat het model de kringloop van de elementen koolstof, stikstof,



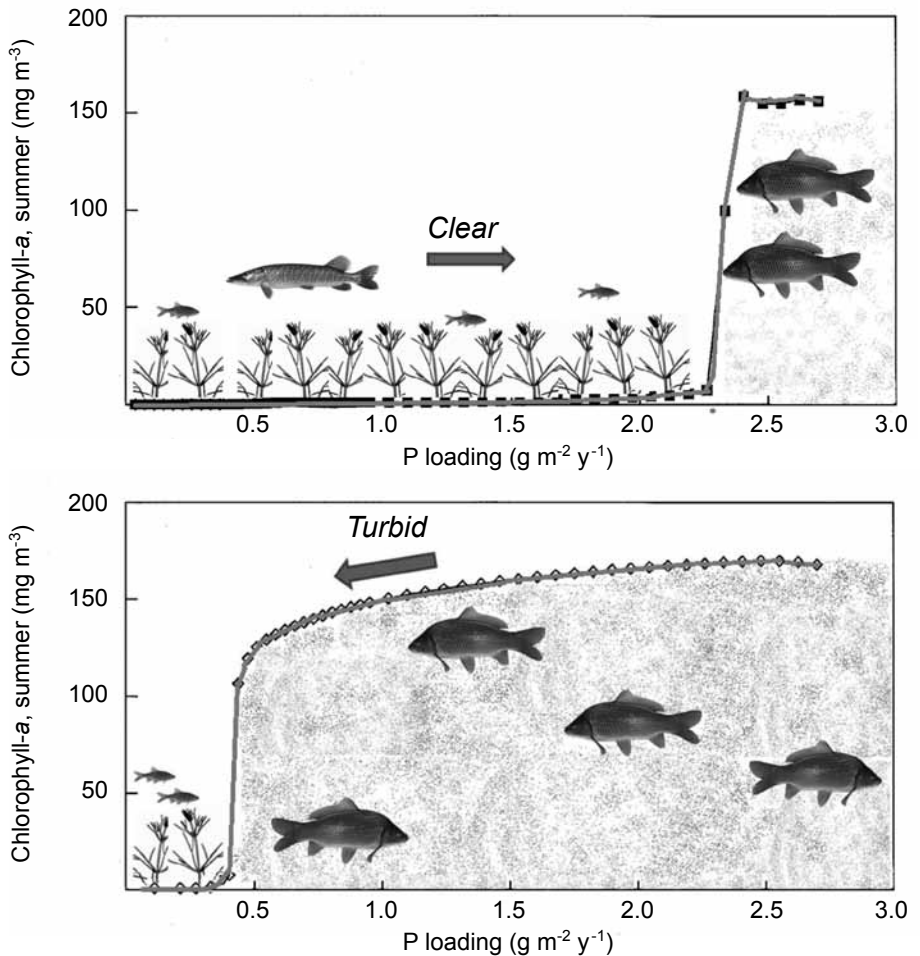
Figuur 3 De belangrijkste componenten en processen waaruit het ecosysteem model voor ondiepe meren PCLake opgebouwd is¹⁸

fosfor en silicium. Ook de fysische eigenschappen van ondiepe meren zijn op een geschematiseerde wijze meegenomen. Ten slotte bevat het model een watercompartiment en een bodemcompartiment. Juist de koppeling tussen bodem en water is essentieel voor een goed begrip van het functioneren van ondiepe meren.

Met een dergelijk model kunnen we nu de stap maken van begrip naar voorspelling. De belangrijkste vraag die hierbij voor ligt is bij welke belasting van het meer met voedselstoffen er een omslag plaats vindt van waterplanten naar algen (figuur 4a) en vice versa (figuur 4b). Dit hangt van een veelheid van factoren af zoals diepte en omvang van het meer, het bodemtype, de verversingssnelheid van het water, en de visserijdruk. Voor een brede set van meren is de correctheid van de berekende kritische grenzen aangetoond¹⁹. Wel is zo dat diezelfde veelheid aan factoren en modelcomponenten maakt dat het niet direct duidelijk is welke van de in het model ingebouwde 'feedbackloops' verantwoordelijk is voor een bepaalde uitkomst. Eén van de doelstellingen van het promotieonderzoek van Jan Kuiper is om hiervoor diagnostische methodieken te ontwikkelen en zo het begrip van het modelgedrag te vergroten.

De voorspellende kracht van PCLake maakt het model aantrekkelijk voor waterschappen om er beleidsscenario's mee door te rekenen. We zien hier een naadloze aansluiting van fundamenteel en toegepast onderzoek met wederzijdse voordelen. De praktijk van de waterbeheerder heeft baat bij de fundamentele modelontwikkeling en omgekeerd heeft het fundamentele onderzoek baat bij een goede monitoring van de toegepaste beheersmaatregelen. Door de grootschaligheid van de ingrepen komen er gegevens beschikbaar die niet makkelijk binnen een wetenschappelijke experimentele context gegeneerd kunnen worden. Zo hebben de grootschalige biomanipulatie-experimenten van de jaren negentig veel inzicht gegeven in het functioneren van aquatische ecosystemen²⁰. Ik ben STOWA dankbaar dat zij vanuit deze visie twee promotieplaatsen binnen mijn leerstoel hebben willen financieren.

Nu we zo ver gekomen zijn met het begrijpen en voorspellen van de dynamiek van aquatische voedselwebben is de tijd gekomen om aandacht te besteden aan een ander belangrijk aspect van ecosystemen, namelijk de ruimtelijke dimensie. Het is natuurlijk niet zo dat een meer als geheel zich in een éénvormige toestand bevindt. Zowel op kleine als op grote schaal is er sprake van ruimtelijke heterogeniteit waarin bijvoorbeeld een door waterplanten gedomineerde toestand naast een door algen gedomineerde toestand voor kan komen²¹. De ruimtelijke component van aquatische ecosystemen krijgt op dit moment aandacht in twee projecten. In het promotieonderzoek van Luuk van Gerven kijken we naar netwerken van sloten en kanalen. Nog meer dan meren worden deze systemen door de mens beïnvloed om hun hydrologische functie goed te kunnen vervullen.



Figuur 4 De voorspelde relatie tussen belasting van het meer met fosfaat en het gemiddelde chlorofylgehalte in de zomer. De omslag van helder naar troebel (a) vind plaats bij een veel hogere belasting dan de omslag van troebel naar helder (b). Deze hysteresis bemoeilijkt herstel van het meer

In het promotieonderzoek van Annette Janssen kijken we naar de ruimtelijke variatie binnen het Tai-meer. Het lijkt onzinnig dit meer met al zijn inhammen en baaien als één homogeen gemengde bak met water te beschouwen.

Ruimtelijke patronen in de ecologische componenten van aquatische ecosystemen zijn niet los te zien van de onderliggende patronen in de hydrologie. Op dit vlak is er heel veel kennis in Nederland aanwezig, met name bij Deltares. Als medewerker destijds van de voorganger van Deltares, het Waterloopkundig laboratorium, heb ik

hier kennis mee kunnen maken en op dit moment worden nieuwe mogelijkheden tot samenwerking verkend en benut.

Een andere uitdaging voor een beter begrip van de dynamiek van aquatische ecosystemen ligt bij de vis. Ik noemde het belang van vis voor visserij en natuurwaarde en het effect van vis op de waterkwaliteit. Deze aspecten, en mijn eigen band met vis vanuit mijn promotieonderzoek, bieden uitstekende mogelijkheden voor samenwerking met de leerstoelgroep Aquacultuur en Visserij van Wageningen Universiteit en met IMARES. Deze samenwerking heeft nu al vorm gekregen in verschillende projecten.

Waar echter nog een belangrijke stap gezet moet worden is in het representeren van de lengte structuur van vispopulaties in ecosysteem modellen. Theoretisch en empirisch onderzoek – onder andere van Prof. De Roos – heeft laten zien dat een goed begrip van de dynamiek van deze populaties niet mogelijk is zonder de lengte van individuele vissen in ogenschouw te nemen. Dit onderzoek laat zien dat lengte-structuur zelfs tot alternatieve stabiele toestanden kan leiden²².

Voorspelling zonder begrip

In het voorgaande heb ik duidelijk proberen te maken hoe we het gedetailleerde begrip dat we hebben van het functioneren van aquatische ecosystemen kunnen integreren door middel van kwalitatieve en kwantitatieve modellen en hoe we met die modellen voorspellingen kunnen doen over hoe deze systemen zich zullen gaan ontwikkelen onder verschillende scenario's. Voor ik verder ga met het bespreken van wat ik zie als de grootste uitdaging in deze lijn van onderzoek, wil ik eerst twee uitstapjes maken rond het thema begrip en voorspelling. Is begrip namelijk wel een voorwaarde voor voorspelling²³? Kunnen we ook voorspellen zonder gedetailleerd begrip van de onderliggende dynamiek? Dit zijn relevante vragen omdat we van veel ecosystemen op aarde veel minder kennis hebben dan van meren, terwijl de behoefte aan voorspellingen voor deze systemen niet minder is. En zelfs van onze meren is er natuurlijk nog heel veel dat we niet weten of niet meenemen in onze modellen.

Het is daarom verheugend dat zich op dit moment – mede onder aanvoering van Prof. Scheffer – een nieuw onderzoeksveld aan het ontwikkelen is dat het mogelijk maakt 'regime shifts' in dynamische systemen te voorspellen zonder gedetailleerde kennis van het onderliggende systeem. In plaats daarvan wordt er met statistische technieken gekeken naar generieke waarschuwingssignalen voor een op handen zijnde omslag. Zulke waarschuwingssignalen kunnen bestaan uit een vertraging in het tempo waarin een systeem zich herstelt van een verstoring²⁴, of uit korte excursies van het systeem naar de andere toestand.

Begrip zonder voorspelling

Interessant genoeg bestaat ook het omgekeerde: begrip zonder voorspelling. Theoretisch en empirisch onderzoek – onder andere van Prof. Huisman en Prof. Weissing – laat zien dat deterministische chaos één van de mechanismen is die biodiversiteit in stand houdt²⁵. Volgens deze theorie houden soorten elkaar in stand door met hun eigen aanwezigheid de weg te bereiden voor een nieuwe soort maar leidt dit proces uiteindelijk weer tot de bloei van de eerste soort. Dit soort kringlopen wordt wel vergeleken met het kinderspelletje waarbij de schaar het van het papier wint, de steen het van de schaar wint en het papier het van de steen wint. Van dit proces zijn wiskundige modellen te maken die hoewel ze volkomen deterministisch zijn als eigenaardigheid hebben dat de voorspellingen extreem gevoelig zijn voor de initiële condities, het zogenaamde ‘butterfly effect’. Omdat we deze condities niet tot in absolute nauwkeurigheid kennen is ook ons voorspellend vermogen van deze systemen beperkt. Dit vermogen heeft slechts een beperkte tijdshorizon. We kennen dit van de weersvoorspelling en inderdaad speelt deterministische chaos een belangrijke rol in weersystemen. Een heel bijzondere eigenschap van deterministische chaos is dat juist door zijn eeuwige onrust het systeem zijn onderliggende dynamiek blootgeeft²⁶. We kunnen bij dit soort systemen dus als het ware van voorspelling naar begrip komen.

Een heel belangrijke ecologische vraag is in hoeverre de chaotische opeenvolging van soorten binnen een functionele groep consequenties heeft voor het functioneren van deze groep binnen het ecosysteem. Wanneer dit slechts in beperkte mate het geval is, kunnen we op ecosysteemniveau toch zinvolle voorspellingen doen zonder dat we de exacte soortensamenstelling kennen. Überhaupt zijn er nog heel veel interessante vragen over de wederzijdse afhankelijkheid en beïnvloeding van gemeenschapsdynamiek en ecosysteem functioneren²⁷.

De adaptieve capaciteit van het leven

We hebben gezien hoe begrip naar voorspelling leidt, hoe we ook kunnen voorspellen zonder te begrijpen en hoe begrip soms niet tot voorspelling leidt. De modellen die ik daarbij noemde hebben één ding gemeen en dat is dat ze deterministisch zijn. Dat wil zeggen, de eigenschappen en onderlinge relaties van de daarin beschreven componenten zijn onveranderlijk. En daarmee doen we het leven op aarde natuurlijk schromelijk tekort. We negeren dan namelijk de adaptieve capaciteit van organismen, populaties, gemeenschappen en ecosystemen als geheel. Daarmee bedoelen we het vermogen om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden en vaak ook het vermogen om deze omstandigheden ten eigen voordele aan te passen, het zogenaamde ‘ecosystem engineering’. Een belangrijk adaptief mechanisme op het niveau van een organisme betreft fenotypische plasticiteit, dat wil zeggen aanpassingen in de ontwikkeling in reactie op de heersende omstandigheden. In het zoete

water zijn hier veel voorbeelden van beschreven, zoals bij de hier afgebeelde water-
vlo die een kopstekel vormt zodra het dier roofdieren bespeurt. In het promotie-
project van Irene van der Stap hebben we aangetoond dat dergelijke aanpassingen
effect kunnen hebben op de hele voedselketen²⁸.

De adaptieve capaciteit van organismen heeft belangrijk consequenties voor de wijze
waarop we ecosystemen zouden moeten modelleren. Het betekent namelijk dat de
procesconstanten die we in onze modellen invoeren in werkelijkheid niet constant
zijn maar grootheden die zich aanpassen aan veranderende omstandigheden. Het is
nog een onontgonnen terrein hoe we deze adaptieve capaciteit op een goede manier
in ecosystemmodellen moeten weergeven. Adaptieve variatie kan relatief gemakke-
lijk meegenomen worden in zogenaamde individu-gebaseerde modellen²⁹, maar deze
modellen laten zich nog niet eenvoudig koppelen met voedselwebmodellen zoals
PCLake. Hier ligt dus nog een grote uitdaging voor toekomstig onderzoek.

Een ander belangrijk adaptief mechanisme is migratie. In ons onderzoek aan de
slakkenwouw hebben we met een individu-gebaseerd model aangetoond dat deze
soort kan overleven in de Everglades in het zuiden van Florida doordat hij in staat is
om in geval van lokale droogte uit te wijken naar andere moerasgebieden waar nog
wel water is. Pas wanneer er sprake is van een wijdverspreide droogte komt de soort
in problemen en moet deze uitwijken naar marginaal habitat met een hogere sterfte
als gevolg. Onze analyses laten echter ook zien dat het een verkeerde conclusie
zou zijn om er naar te streven alle moerasgebieden permanent van water te blijven
voorzien, als dit al haalbaar zou zijn³⁰. Moeras kan namelijk alleen als een open
habitat blijven bestaan als het periodiek uitdroogt. Gebeurt dit niet, dan veruigt het
moeras en verliest het zijn geschiktheid voor de slakkenwouw. Het model voorspelt
dus dat het beheer gericht moet zijn op ruimtelijke variatie in de hydrologische
condities om het adaptieve migratiegedrag van de slakkenwouw te faciliteren.

Op een grotere ruimtelijke en temporele schaal is migratie hét adaptieve antwoord
van de natuur op klimaatsverandering. De meeste soorten die we nu in Nederland
aantreffen zijn daar via migratie ergens in de afgelopen 10.000 jaar aangekomen en
velen zijn ook al weer vertrokken. Ook migratie van soorten is een proces dat nog
onvoldoende meegenomen wordt in onze huidige ecosystemmodellen, terwijl
onderzoek aan invasieve soorten laat zien dat deze grote consequenties voor het
ecosysteem als geheel kunnen hebben³¹.

Een derde adaptief proces dat ik wil noemen is natuurlijke selectie. De reden waarom
de uitbarsting van de nijlbaars in het Victoriameer als een groot drama gezien wordt,
is omdat in dit meer zich een uitzonderlijke rijkdom aan nauw verwante vissoorten

bevond. Deze unieke soorten zijn in het meer zelf ontstaan in een verrassend snel evolutieproces. Het meer is daarom door Tijs Goldschmidt ook wel Darwin's hofvijver genoemd. De nijlbaars heeft in enkele jaren een einde gemaakt aan deze soortenrijkdom³² en daarbij zelf een enorme biomassa bereikt. Het interessante is, dat nu de nijlbaars door verschillende oorzaken weer enigszins op zijn retour is, de cichliden weer in aantal toenemen. Het zijn echter andere soorten die domineren, met een andere plek in het voedselweb. In welke mate dit het gevolg is van een nieuwe snelle evolutie en in welke mate van een relatieve verandering in de soortensamenstelling zal toekomstig onderzoek uit moeten wijzen. Het lijkt me in dit verband van het grootste belang dat er middelen gevonden worden waarmee het langlopende Leidse onderzoek van Frans Witte en vele anderen aan de cichliden van het Victoriameer voortgezet kan worden. In algemene zin houdt het Victoriameer ons een spiegel voor dat sterk veranderende omstandigheden tot een adaptieve respons en versnelde natuurlijke selectie leiden.

Ik ben er daarom van overtuigd dat in een veranderende wereld onderzoek aan de adaptieve capaciteit van organismen, populaties, gemeenschappen en ecosystemen steeds meer in belang zal toenemen. Ik ondersteun daarom van harte het onderzoeksinitiatief rond dit thema van een breed consortium van Nederlandse ecologen en evolutiebiologen onder leiding van Prof. Olf. Een focus op de adaptieve capaciteit van het leven legt ook een uitdaging neer bij hen die modellen maken. De kunst is dan niet meer om de drempelwaarde in bijvoorbeeld nutriëntenbelasting of visserijdruk te voorspellen, maar om de maximale snelheid te voorspellen waarmee het systeem zich aan veranderende condities kan aanpassen³³. Bijvoorbeeld, welk tempo van klimaatsverandering kunnen organismen en ecosystemen nog bijbenen? Ik verwacht dat dit thema ook aan de orde komt in de inaugurele rede van Prof. Visser op 7 maart. En misschien kunnen we nog een stap verder gaan door landschappen en beheersmaatregelen ontwerpen die de adaptieve capaciteit van het leven versterken en zo de natuur een betere kans geven om zich in het Antropoceen te handhaven. Met de slakkenwouw zagen we hier al een voorbeeld van.

Wetenschap, technologische ontwikkeling en ecosysteemdiensten

Wetenschappelijke ontwikkeling kan niet los gezien worden van technologische ontwikkeling. Binnen mijn eigen werkveld speelt natuurlijk de toegenomen rekenkracht van computers een grote rol. Nog steeds volgt deze ontwikkeling de wet van Moore die stelt het aantal transistors in geïntegreerde schakelingen door technologische vooruitgang elke twee jaar verdubbelt³⁴. Dit heeft er toe geleid dat een hedendaagse laptop computer miljoen keer meer rekenkracht heeft dan de boordcomputer die de Apolloastronauten veertig jaar geleden naar de maan bracht en weer veilig terug naar de aarde.

In de oudheid streefde de bibliotheek van Alexandrië er naar een kopie van elk relevant document van die tijd voorhanden te hebben, nu hebben we diezelfde droom gerealiseerd via elektronische bibliotheken die via internet toegankelijk zijn³⁵. Het verleden leert dat grote technologische veranderingen en de invloed die ze op ons leven hebben moeilijk te voorspellen zijn en ik zal me daar niet aan wagen. Maar het is zeker dat ze ook in de toekomst weer hun weerslag zullen hebben op de manier waarop wetenschap bedreven wordt.

Ik wil het inhoudelijk deel van deze lezing afsluiten met enige overwegingen over de relatie tussen ecosystemen en de diensten die ze leveren, de wetenschap en de technologische innovatie. Ik stelde al dat wetenschap en technologische innovatie hand in hand gaan. De één versterkt de ander. Samen hebben ze de mensheid een ongekende macht gegeven om de natuur te beïnvloeden en te exploiteren. Ecosystemen staan hierdoor sterk onder druk, tot verdriet van diegenen die de natuur om haar intrinsieke schoonheid bewonderen. Maar de natuur heeft niet alleen een esthetische en culturele waarde voor de mens maar, zoals ik al eerder aangaf, levert zij ook ecosysteemdiensten³⁶. Denk hierbij aan rivieren als bron voor schoon drinkwater, meren als invangers van overtollig CO₂ en vis als eiwitbron.

Eén van de belangrijkste vragen die de ecologische wetenschap te beantwoorden heeft, is hoeveel ruimte er op aarde aan natuurlijke processen geboden moet worden om deze ecosysteemdiensten in stand te houden. Ik hoor deze vraag ook vaak gesteld worden door Prof. Berendse. Deze vraag heeft vele facetten: hoeveel fysieke ruimte is er nodig voor natuur, hoe biodivers moet die natuur zijn, hoeveel genetische variatie moet er instand blijven, etcetera, etcetera. En, om het nog moeilijker te maken, dat alles binnen de context van een veranderende wereld wat betreft klimaat en landgebruik.

Veel van deze processen spelen zich op een grote ruimtelijke schaal af. Deze schaal staat vaak ver af van de schaal waarop fundamenteel wetenschappelijk onderzoek plaatsvindt. We moeten dus niet alleen van begrip naar voorspelling maar ook van een kleine schaal naar een grote schaal. Een mooi voorbeeld van een project dat zich aan voorspellingen op een mondiaal niveau waagt is het IMAGE-project van het Planbureau voor de Leefomgeving met daarbinnen het GLOBIO-project voor terrestrische en aquatische ecosystemen³⁸. Nu rusten de gedane uitspraken nog op statistische relaties. Ik vind het een grote uitdaging om samen met Jan Janse en anderen te onderzoeken in hoeverre we dit soort mondiale voorspellende modellen kunnen koppelen aan de hier besproken dynamische modellen van ecosystemen.

Ik hoop u er in de afgelopen veertig minuten van overtuigd te hebben dat daar waar systemen plotselinge omslagen vertonen een simpele trendanalyse schromelijk tekort schiet. In plaats daarvan moeten we de onderliggende dynamiek leren begrijpen om te kunnen voorspellen. Daar waar begrip tekort schiet kunnen we met statistische technieken de resterende veerkracht van het systeem meten. Deterministische chaos beperkt ons voorspellend vermogen, maar door naar grotere eenheden te kijken, kunnen er toch zinvolle voorspellingen gedaan worden. De grootste uitdaging is om het adaptieve vermogen van ecosystemen in een veranderende wereld te begrijpen en voorspellen. Vanuit dit nieuwe perspectief proberen we alsnog de oude droom uit de jaren zeventig van de vorige eeuw een stapje dichterbij te brengen, namelijk om de belangrijkste processen in het leven op aarde te begrijpen en voorspellen met behulp van mathematische modellen³⁹. Ik sta hierin niet alleen want nog geen maand geleden verscheen er een artikel in Nature met als titel 'Tijd om al het leven op aarde te modelleren'. Ik verheug me er nu al op.

Dankwoord

En dan de menselijke kant. Naast het doen van onderzoek is het overdragen van wetenschappelijke kennis en inzicht op een nieuwe generatie een kerntaak van de universiteit. Het onderzoek dat ik voorsta biedt daarvoor uitstekende mogelijkheden. Vanwege hun integratieve karakter bieden dynamische modellen een interessant middel om de samenhang van processen binnen een ecosysteem inzichtelijk te maken. Ook laten ze zien hoe processen op lagere en hogere integratieniveaus met elkaar interacteren. Ik heb afgelopen maand dan ook weer met veel plezier meege- werkt aan de master-cursus 'Models for Ecological Systems'. In deze cursus wordt studenten geleerd zich een oordeel te vormen over de betrouwbaarheid en toepas- baarheid van onder andere PCLake.

Maar het aanbieden van kennis over de basale mechanismen die er in een voedsel- web spelen vind ik zeker zo belangrijk als het aanbieden van de complexere modellen. Ik ga daarom ook graag door met het organiseren van de internationale AIO-cursus 'Consumer-Resource Interactions'. In deze cursus worden, door een vooraanstaand gezelschap van docenten, waar onder mijn goede vriend Don DeAngelis, de elemen- taire beginselen van de wijze waarop organismen met hun hulpbronnen omgaan⁴⁰ doorgrond. Een voorbeeld daarvan is het bekende Rosenzweig-MacArthur model voor prooi-predator interacties en de vele variaties daarop. Dergelijke basiskennis is een absolute voorwaarde om de meer complexere modellen, die uit een veelvoud van zulke interacties opgebouwd zijn, te doorgronden. Het is daarom van belang dat dit thema ook in het masteronderwijs voldoende aandacht krijgt.

Ten slotte wil ik diegenen bedanken met wie ik in al die jaren zo plezierig en stimulerend samengewerkt heb. Ik denk daarbij in eerste instantie aan de afdeling Aquatische Ecologie van het NIOO. Ik heb mijn promotieonderzoek bij deze groep gedaan in het veldlab aan het Tjeukemeer en ben er, na mijn periode bij het Waterloopkundig Laboratorium, weer terug gekeerd, eerst in Nieuwersluis en nu in Wageningen. Ik heb het altijd een voorrecht gevonden aan deze afdeling verbonden te zijn en dank al diegenen met wie ik in de loop van de jaren samengewerkt heb voor hun collegialiteit. Specifiek wil ik noemen Eddy Lammens die de wereld van de vis voor mij geopenbaard heeft, Koos Vijverberg die mij voor mijn baan bij het NIOO gerekruteerd heeft en Ellen van Donk voor de vrijheid die ze me geboden heeft me in die baan te ontplooiën. Wageningen Universiteit, hier vertegenwoordigd door de rector, wil ik uitdrukkelijk bedanken voor het instellen van mijn leerstoel. Ik vind het een voorrecht om via het hoogleraarschap Aquatische Voedselweb Ecologie nu verbonden te zijn aan de afdeling Aquatische Ecologie en Waterkwaliteitsbeheer van deze universiteit. Het hoofd van deze afdeling, Marten Scheffer, wil ik graag bedanken voor zijn hulp bij het realiseren van mijn leerstoel en de overige medewerkers voor de hartelijke en stimulerende wijze waarop ze me in de groep opgenomen hebben.

De basis voor mijn wetenschappelijke loopbaan werd gelegd gedurende mijn studie. Ik wil mijn belangrijkste begeleiders gedurende die periode op dit moment graag expliciet bedanken voor de inspirerende wijze waarop ze hun kennis en inzichten met me gedeeld hebben en me gestimuleerd hebben mijn eigen weg te gaan. Ik denk hierbij specifiek aan mijn studiebegeleiders Wim Wolff, Jaap de Vlas, Joop Ringelberg, Siebrecht van der Spoel en Jacqueline Cramer en mijn promotoren Jenne Zijlstra en Niels Daan. Jenne is helaas destijds al overleden, een aantal van de anderen bevindt zich tot mijn vreugde in de zaal.

Omgekeerd gaat natuurlijk speciale dank uit naar de promovendi die nu onder mijn begeleiding onderzoek doen, vaak in samenwerking met anderen. Daan Gerla, net gepromoveerd op mooi werk aan prioriteitseffecten; Andrea Downing, ook net gepromoveerd, die een aantal van de raadselen van het Victoriameer ontrafeld heeft; Jochem 't Hoen en Marieke Keller, druk bezig met het onderzoek aan het voedselweb van het IJsselmeer en Markermeer; Jan Kuiper, Luuk van Gerven en Annette Janssen, allen vol aan de gang met het verder ontwikkelen van ecosysteemmodellen van ondiepe wateren. En aan de zoutwaterkant, Mariska Weijerman die op Hawaï aan een ecosysteemmodel voor het koraalrif van Guam – een klein eiland in de Stille Oceaan – werkt en Edison Macusi en Wydhya Nugroho Satrioajie die werken aan het duurzame beheer van de tonijnpopulaties in de zeeën rond Indonesië en de Filippijnen. Allen dank voor jullie inzet, jullie feedback en de lol die we samen hebben.

En dan het thuisfront. Mijn familie, die wetenschap altijd hoog in het vaandel gehad heeft, wil ik bedanken dat ze er altijd voor me zijn. Helaas leven mijn ouders niet meer, maar ik weet zeker dat ze van deze gelegenheid genoten zouden hebben. Wie ook niet meer leeft, is mijn toenmalige vriendin Kaisa Kuitert. Had ze dit wel gedaan, dan ben ik er zeker van, dat ze ruim voor mij hoogleraar geworden was. Ik ben daarom ook heel blij dat haar zus Lisa onderdeel van het cortège is. Wat is een mens zonder vrienden, allen dank voor de lol in goede tijden en de steun in minder goede tijden. Ten slotte wil ik Georgette bedanken dat ze haar leven met mij wil delen.

Ik dank u voor uw aandacht.

Ik heb gezegd.

Referenties

1. Micklin, P., 2007. The Aral Sea disaster. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35: 47-72
2. Goldschmidt, T., 1994. *Darwins hofvijver: een drama in het Victoriameer*. Bert Bakker, Amsterdam
3. Downing, A.S., Van Nes, E.H., Janse, J.H., Witte, F., Cornelissen, I.J.M., Scheffer, M., Mooij, W.M. 2012. Collapse and reorganization of a food web of Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Ecological Applications* 22: 229-239
4. Qin, B.Q., Zhu, G.W., Gao, G., Zhang, Y.L., Li, W., Paerl, H.W., Carmichael, W.W., 2010. A drinking water crisis in Lake Taihu, China: Linkage to climatic variability and lake management. *Environmental Management* 45: 105-112
5. Jaarsma, N.G., M. Klinge, en L. Lamers, 2008. *Van helder naar troebel... en weer terug. Een ecologische systeemanalyse en diagnose van ondiepe meren en plassen voor de Kaderrichtlijn Water*. STOWA, Utrecht
6. Bazelmans, J., Van der Meulen, M., Vos, P., Weerts, H., 2011. *Atlas van Nederland in het Holoceen*. Uitgeverij Prometheus
7. Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 557-581
8. Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596
9. Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., Van Nes, E.H., Rietkerk, M., Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461: 53-59
10. Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N., Smith, V.H. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8: 559-568
11. Lammens, E.H.R.R., 1999. The central role of fish in lake restoration and management. *Hydrobiologia* 395: 191-198
12. Paerl, H.W., Huisman, J., 2008. Climate - Blooms like it hot. *Science* 320: 57-58
13. Oreskes, N., 2004. Beyond the ivory tower. The scientific consensus on climate change. *Science* 306: 1686
14. Steffen, W., Crutzen, P.J., McNeill, J.R., 2007. The Anthropocene: Are humans now overwhelming the great forces of nature. *Ambio* 36: 614-621
15. Downing, A.S., 2012. *Seeing the water for the fish: building on perspectives of Lake Victoria*. Ph.D. Thesis, Wageningen University
16. Downing, A.S., van Nes, E.H., Abila, R., Balirwa, J., Beuving, J., Bwathondi, P.O.J., Chapman, L., Cornelissen, I., Cowx, I., Dismas, M., Glaser, S., Goldschmidt, T., Goudswaard, K., Hecky, B., Janse, J.H., Kaufman, L., Kische-Machumu, M., Kolding, J., Medard, M., Mkumbo, O., Mlaponi, E.,

- Munyaho Taabu, A., Mrosso, H., Nagelkerke, L., Ngatunga, B., Ogutu-Ohwayo, R., Peter, H.K., Sharpe, D., Schindler, D., Scheffer, M., Seehausen, O., Silsbe, G., Tumwebaze, R., Tweddle, D., van de Wolfshaar, K., van Dijk, H., van Rijssel, J., van Zwieten, P., Witte, F., Wanink, J., Mooij, W.M., 2013. Chain reactions in the social-ecological system of Lake Victoria. Manuscript in preparation
17. Mooij, W. M., Trolle, D., Jeppesen, E., Arhonditsis, G., Belolipetsky, P.V., Chitamwebwa, D.B.R., Degermendzhy, A.G., De Angelis, D.L. De Senerpont Domis, L.N., Downing, A.S., Elliott, J.A., Fragoso Jr, C.R., Gaedke, U., Genova, S.N., Gulati, R.D., Håkanson, Hamilton, L.D.P., Hipsey, M.R., 't Hoen, J., Hülsmann, S. Los, F.H., Makler-Pick, V., Petzoldt, T., Prokopkin, I.G., Rinke, K., Schep, S.A., Tominaga, K., Van Dam, A.A., Van Nes, E.H, Wells, S.A., Janse, J.H., 2010. Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modelling approaches. *Aquatic Ecology* 44: 633-667
 18. Janse, J.H., Scheffer, M., Lijklema, L., Van Liere, L., Sloot, J.S., Mooij, W.M., 2010. Estimating the critical phosphorus loading of shallow lakes with the ecosystem model PCLake: Sensitivity, calibration and uncertainty. *Ecological Modelling* 221: 654-665
 19. Janse, J.H., De Senerpont Domis, L.N., Scheffer, M., Lijklema, L., Van Liere, L., Klinge, M., Mooij, W.M., 2008. Critical phosphorus loading of different types of shallow lakes and the consequences for management estimated with the ecosystem model PCLake. *Limnologica* 38: 203-219
 20. Hansson, L.A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.A., Sondergaard, M., Strand, J., 1998. Biomanipulation as an application of food-chain theory: Constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems* 1: 558-574
 21. Hilt, S., Kohler, J., Kozerski, H.P., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2011. Abrupt regime shifts in space and time along rivers and connected lake systems. *Oikos* 120: 766-775
 22. De Roos, A.M., Persson, L., 2012. *Population and Community Ecology of Ontogenetic Development*. Princeton University Press
 23. Mooij, W.M., De Senerpont Domis, L.N., Janse, J.H., 2007. Linking species- and ecosystem-level impacts of climate change in lakes with a complex and a minimal model. *Ecological Modelling* 220: 3011-3020
 24. Dakos, V., Scheffer, M., van Nes, E.H., Brovkin, V., Petoukhov, V., Held, H., 2008. Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*: 105: 14308-14312
 25. Huisman, J., Weissing, F.J., 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407-410
 26. Sugihara, G., May, R., Ye, H., Hsieh, C.H., Deyle, E., Fogarty, M., Munch, S., 2012. Detecting causality in complex ecosystems. *Science*: 338, 496-500.

27. Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35
28. Van der Stap, I., Vos, M., Verschoor, A.M., Helmsing, N.R., Mooij, W.M., 2007. Induced defenses in herbivores and plants differentially modulate a trophic cascade. *Ecology* 88: 2474-2481
29. DeAngelis, D.L.; Mooij, W.M., 2005. Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 147-168
30. Mooij, W.M., Bennetts, R.E., Kitchens, W.M., DeAngelis, D.L., 2002. Exploring the effect of drought extent and interval on the Florida snail kite: interplay between spatial and temporal scales. *Ecological Modelling* 149: 25-39
31. Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710
32. Witte, F., Goldschmidt, T., Wanink, J., Van Oijen, M., Goudszwaard, K., Witte-Maas, E., Bouton, N., 1992. The destruction of an endemic species flock - Quantitative data on the decline of the haplochromined cichlids of lake Victoria. *Environmental Biology of Fishes* 34: 1-28
33. Gienapp, P., Lof, M., Reed, T.E., McNamara, J., Verhulst, S., Visser, M.E., 2013. Predicting demographically sustainable rates of adaptation: can great tit breeding time keep pace with climate change? *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences* 368: 20120289
34. http://en.wikipedia.org/wiki/Moore's_law
35. http://en.wikipedia.org/wiki/Digital_library
36. <http://millenniumassessment.org/en/index.aspx>
37. Rockström, J., Steffen W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S. III, Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461: 472-475
38. <http://themasites.pbl.nl/tridion/en/themasites/image>
39. Purves, D., Scharlemann, J.P.W., Harfoot, M., Newbold, T., Tittensor, D.P., Hutton, J., Emmott, S., 2013. Ecosystems: Time to model all life on Earth. *Nature* 493: 295-297
40. Rosenzweig, M.L., MacArthur, R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist* 97: 209-223



Prof. dr. Wolf M. Mooij

'Leidt beter begrip tot betere voorspellingen in de ecologie? Baant fundamenteel ecologisch onderzoek de weg voor toegepast ecologisch onderzoek? Dit zijn cruciale vragen nu menselijke invloed ecosystemen steeds verder onder druk zet. Onderzoek aan aquatische ecosystemen laat de mogelijkheden en beperkingen van een mechanistische benadering zien. Waar detailkennis tekort schiet om plotselinge omslagen in ecosystemen te voorspellen, bieden generieke benaderingen een uitkomst. De grootste uitdaging is om het adaptieve vermogen van ecosystemen in een veranderende wereld te begrijpen en voorspellen.'