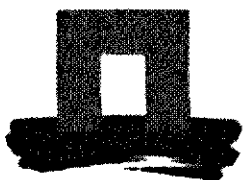


Het Meer als Microkosmos

door Marten Scheffer



WAGENINGEN UNIVERSITEIT

Inaugurele rede uitgesproken op 21 oktober 1999 bij het
aanvaarden van het ambt van hoogleraar in de Aquatische
Ecologie en het Waterkwaliteitsbeheer aan de Universiteit
van Wageningen

Het Meer als Microkosmos

Wetenschap bestaat net als muziek voor het overgrote deel uit variaties op een thema. Echt vernieuwende benaderingen zijn zeldzaam, maar als ze aanslaan kunnen ze wel langdurig grote gevolgen hebben. Zo schreef in 1887 de Amerikaan Stephen Forbes een artikel getiteld: '*The lake as a microcosm*'. Dat inspirerende verhaal wordt algemeen beschouwd als het begin van de ecologie als wetenschap. Inmiddels is de ecologie zo doorgedrongen in onze levensvisie dat je je haast niet kunt voorstellen is dat die tak van wetenschap nog zo jong is. De studie van de complexe samenhang tussen levende organismen en hun omgeving: een samenspel waar ons duurzame voortbestaan op aarde uiteindelijk van afhangt.

Een eerste fascinerende vraag is natuurlijk waarom nu juist de studie van meren de aanzet tot de ecologie leverde. Misschien hebt u wel eens zitten staren in een heldere vijver of sloot en bent net als ik in de ban geraakt van het drukke verkeer van allerlei beestjes in die wonderlijke wereld met waaiers van waterplanten en subtiele spelingen van het zonlicht. Als vanzelf komt de vraag op 'wat zit daar allemaal in', en bij de geboren onderzoekers onder ons ook meteen de volgende vraag: 'hoe werkt dat'. Als je zo in dat water kijkt dringt zich het centrale idee van de ecologie als het ware aan je op. We kijken hier naar een wereldje waar alles met elkaar samenhangt, waar een veelheid aan gespecialiseerde organismen een strijd om het bestaan voert via mechanismen als eten en gegeten worden en concurrentie om ruimte en licht.

Als je verschillende wateren bekijkt is ook snel duidelijk dat het onderwaterleven sterk bepaald wordt door het abiotische milieu: de fysisch-chemische omgevingsfactoren als stroming en watersamenstelling. Een kleiput, een ven, de Noordzee, een sloot, een beek en een rivier herbergen heel verschillende levensgemeenschappen. In de loop der tijd is gebleken dat de gevoeligheid van organismen voor het

milieu zelfs zo sterk is, dat uit de samenstelling van de levensgemeenschap vrij precies is af te lezen hoe de waterkwaliteit over de afgelopen periode is geweest (Peeters & Gardeniers 1998). Zo'n biologische waterbeoordeling is inmiddels gemeengoed onder waterbeheerders in Nederland.

Iets dat de laatste jaren steeds duidelijker wordt is dat veel van die dieren en planten onder water ook een enorme invloed op hun milieu uitoefenen. Het zijn wat soms wel wordt aangeduid als 'ecosystem engineers'. Onze algemeenste vis, de brasem, bijvoorbeeld, woelt per dag vaak wel vijf keer zijn eigen gewicht aan bodemmateriaal op tijdens zijn zoektochten naar voedsel (Breukelaar et al. 1994). In Nederlandse meren waar een dichtheid van een halve ton van die vis per hectare geen uitzondering is, betekent dat een opwerveling van twee-en-een-halve ton slib per hectare per dag. Het spreekt voor zich dat dat een niet gering effect op de helderheid van het water heeft. Bovendien zijn de bodems van veel van onze wateren niet bepaald schoon te noemen. Waterbodems vormen een bufferreservoir voor fosfaten, zware metalen, organocloorverbindingen en andere door de mens toegevoerde stoffen. U kunt zich dan ook voorstellen dat de bodemwoelende activiteit van die vis niet alleen grote gevolgen heeft voor de helderheid van water, maar ook voor de chemische samenstelling er van. Waterplanten hebben ook een niet geringe invloed op hun milieu (Scheffer 1998). Zo kunnen zij ervoor zorgen dat zelfs in zwaar belast water de concentratie aan nitraat en ammonium daalt tot voor onze apparatuur onmeetbaar lage waarden.

U mag de details vergeten, waar het om gaat is dat we hier te maken hebben met ecosystemen waarin abiotisch milieu en organismen elkaar wederzijds sterk beïnvloeden. Het milieu bepaalt hier de levensgemeenschap maar het omgekeerde is ook waar. Een kip en een ei, een stad en de

bewoners, onlosmakelijk verbonden en alleen te begrijpen in samenhang. Ik zal u vandaag een impressie geven van de manier waarop dit inzicht na de vroege voorzet van Forbes gegroeid is. Als voorbeeld schets ik kort de geschiedenis van het onderzoek aan waterkwaliteit in meren. Vervolgens sta ik stil bij de vraag wat we hierop terugkijkend kunnen leren over de manier waarop we ons onderzoek voor de toekomst zouden moeten inrichten om de wetenschappelijke basis te leggen die essentieel is om te komen tot een duurzaam en optimaal gebruik van water door de mens.

Lessen uit het verleden

Waterkwaliteitsproblemen

Op veel plaatsen in de wereld bedreigen ziekteverwekkende bacteriën in water de gezondheid van de bevolking. In Nederland speelt dat ook wel, maar zijn het vooral stoffen die door ons toedoen in het water terecht zijn gekomen die problemen veroorzaken. In het bijzonder de vervuiling van waterbodems met zware metalen en organochloor-verbindingen is op veel plaatsen schrijnend, en de recente ontdekking dat veel stoffen in ons oppervlaktewater het hormoonstelsel van mensen en dieren danig kunnen ontregelen maakt het beeld beslist niet rooskleuriger.

Als we naar de afgelopen eeuw in Nederland kijken is de overdosis meststoffen misschien wel het best onderzochte waterkwaliteitsprobleem. De overmatige toevoer van nutriënten uit landbouw, huishoudens en industrie heeft gezorgd voor een dramatische verandering van het aanzien van onze wateren. Het inspirerende heldere water waarin waterplanten en krioelende beestjes te zien zijn is in de tweede helft van de eeuw snel zeldzamer geworden. Slootjes werden bedekt door een eenvormig gesloten kroosdek en het water van meren en plassen veranderde in 'groene soep' door sterke groei van fytoplankton, micro-

scopisch kleine in het water zwevende plantjes die ik verder in mijn verhaal simpelweg 'algen' zal noemen.

De krooslagen en de groene soep zijn nog maar het topje van de ijsberg wat betreft de gevolgen voor het ecosysteem. Onder een gesloten kroosdek is het water donker en zuurstofloos. In tegenstelling tot de rijke levensgemeenschap in het inspirerende slootje dat ik eerder schetste leeft in het zwarte water onder kroos niet veel meer dan een paar soorten platwormen en een enkele bloedzuiger. In meren zijn de veranderingen in het ecosysteem die met de algenbloei samengaan inmiddels ook goed bekend. De troebelheid zorgt er voor dat er zelfs in ondiep water nog maar weinig licht doordringt tot op de bodem. In die duisternis sterven de rijke onderwatervegetaties af die zo karakteristiek zijn voor heldere meren. Met de waterplanten verdwijnen ook de talloze ongewervelde dieren die van de planten afhankelijk zijn. Veel vissoorten, op hun beurt, gebruiken die diertjes als voedsel of hebben de planten nodig om hun eieren op af te zetten of als schuilplaats. Met het verdwijnen van de waterplanten, verdwijnen dus ook deze vissen en de hele karakteristieke en soortenrijke evertebratenfauna, om plaats te maken voor een veel eenvormigere levensgemeenschap, gedomineerd door brasem die foerageert op de weinige soorten muggenlarven en wormpjes die leven in de onbegroeide meerbodem.

Voor een waarnemer op de kant zijn die veranderingen niet zo zichtbaar. De enige werkelijk opvallende verandering, afgezien van het troebel worden van het water in meren, is de dramatische afname van vogelaantallen. Van veel ondiepe meren is bekend dat ze vroeger jaarlijks bezocht werden door duizenden migrerende eenden, zwanen en meerkoeten. Als zo'n meer troebel wordt en zijn vegetatie verliest, nemen de aantallen van die vogels doorgaans af tot slechts enkele procenten van de oorspronkelijke. Ik zal u de details van de biodiversiteitsverliezen verder besparen. Waar het

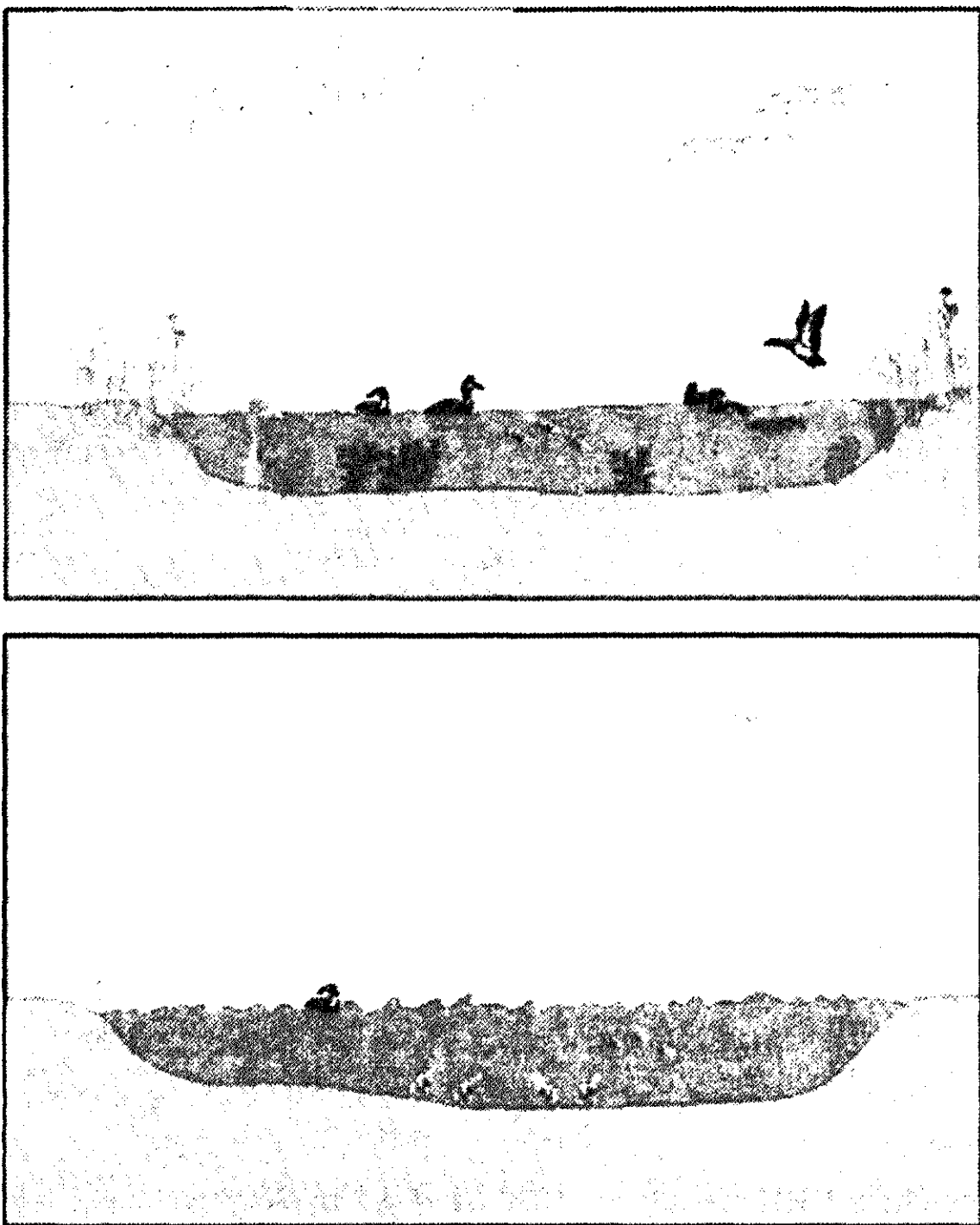
om gaat is, dat er naast de oppervlakkige symptomen zoals algenbloei, structurele verschuivingen optreden in de levensgemeenschap als gevolg van de overmaat aan nutriënten.

De aanpak van het eutrofiëringsprobleem is in Nederland redelijk voortvarend ter hand genomen. Om de nutriëntenbelasting van het water te verminderen werden waterzuiveringsinstallaties verbeterd, fosfaatvrije wasmiddelen ingevoerd en veranderingen in de landbouw bedongen. De investeringen in verbetering van de waterkwaliteit waren enorm. Des te verbazingwekkender was het dat het resultaat voor de meeste van onze wateren in eerste instantie nihil was. De groene soep bleef vrijwel onveranderd het beeld van onze meren en plassen bepalen. Het uitblijven van resultaat bleek voor een deel te verklaren uit het feit dat de waterbodems een enorme hoeveelheid fosfaten hadden opgeslagen gedurende de 'slechte tijden'. Die buffervoorraad zorgde nog lange tijd voor een nalevering waardoor de feitelijke concentraties in het water nauwelijks daalden (Lijklema, 1994). Toch was de bodembuffer niet het enige mechanisme dat herstel verhinderde. Het bleek namelijk dat, zelfs in meren waar de fosfaatconcentratie gereduceerd werd tot waarden waarbij vroeger het water helder was, het nu vaak gewoon troebel bleef.

De levensgemeenschap als waterbeheerder

Geleidelijk werd duidelijk dat de zo sterk veranderde levensgemeenschap zelf ook de terugkeer naar een toestand met helder water blokkeerde (Scheffer, 1998). Een aantal biologische terugkoppelingsmechanismen bleek de ongewenste ecosysteemtoestand enorm stabiel te maken (Fig. 1). De brasem bijvoorbeeld komt in plantenrijk helder water weinig voor, maar kan, zoals eerder gezegd, in een troebel meer zorgen voor opwerveling van tonnen bodemslib per hectare per dag. Golfwerking doet daar in grote wateren, waar de bodem niet door planten wordt beschermd, nog een flink schepje bovenop. In de duisternis van het troebele water

hebben waterplanten weinig kans, zeker als de bodem waarin de eerste plantjes moeten kiemen ook nog eens geregeld door vis en golven wordt omgewoeld. We hebben hier dus te maken met wat we zouden kunnen aanduiden als een zeer veerkrachtig systeem. Het kan tegen een stootje. Er moet heel wat gebeuren wil het helder en plantenrijk worden.



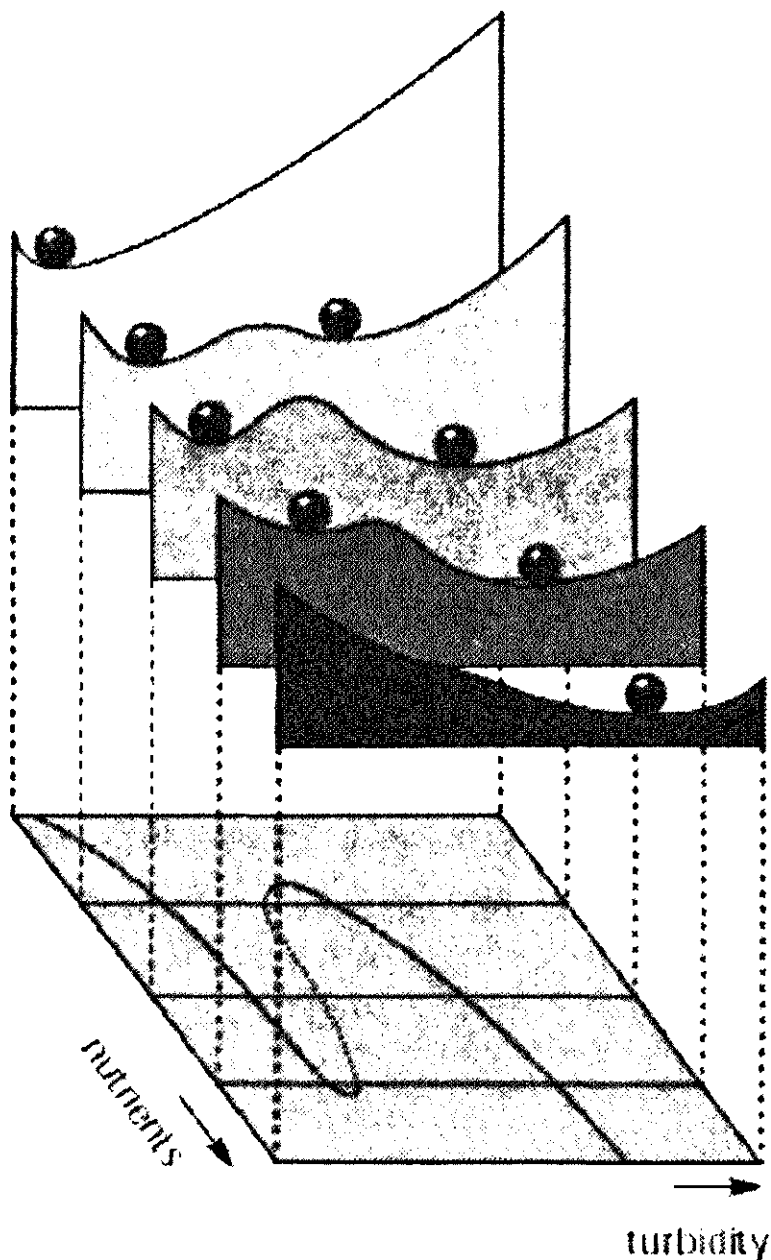
Figuur 1
Schematische weergave van belangrijke componenten van een ecosysteem van een ondiep meer in heldere (boven) en troebele toestand (onder).

Gelukkig zijn er aan de andere kant mechanismen die er voor zorgen dat ook een helder meer veerkrachtig kan zijn. Als er eenmaal waterplanten zijn, kunnen die namelijk zelf het water helderder maken, en daarmee een situatie in stand houden waarin ze zelf goed groeien. De mechanismen achter die heldermakende werking van waterplanten zijn vrij ingewikkeld, maar de belangrijkste factoren zijn inmiddels goed bekend. De planten beschermen de bodem bijvoorbeeld tegen opwerveling door wind en vissen, en zorgen ook dat algengroei wordt tegengegaan. Dat komt enerzijds doordat ze zorgen dat er minder nutriënten in het water komen, en anderzijds doordat ze een schuilplaats bieden aan watervlooien. Die kleine beestjes worden in afwezigheid van zo'n schuilplaats vrijwel allemaal opgegeten door vis, maar kunnen gebruik maken van waterplanten als schuilplaats voor de dag. In het beschermende donker van de nacht zwemmen ze dan naar onbegroeide plekken om daar algen uit het water te filteren.

Waterplanten en helder water, de kip en het ei. Een belangrijk gevolg van deze feedback tussen milieu en planten is dat het ecosysteem in verschillende evenwichtstoestanden kan zijn die 'zichzelf stabiliseren'. Eenmaal troebel blijft troebel en eenmaal helder blijft helder. Toch is dat natuurlijk niet helemaal waar. Talloze oorspronkelijk heldere meren zijn immers troebel geworden door toename van de nutriëntenbelasting, en sommige meren zoals het Naardermeer en het Veluwemeer zijn ook weer echt helder geworden na grondige reductie van de nutriënten concentratie. Kennelijk wordt dus de stabiliteit van die verschillende evenwichtstoestanden beïnvloed door de nutriëntenstatus.

Een manier om duidelijk te maken hoe de veerkracht van het ecosysteem afhangt van de nutriëntenbelasting is door middel van zogeheten stabiliteitlandschappen, of 'knikkerplaatjes' (Fig. 2). In die landschappen 'rolt' het ecosysteem als een knikker naar het laagste punt. Hoe verder dat punt

naar rechts ligt, hoe troebeler het water. Het achterste landschap geeft de situatie in een onvervuild meer weer. Het laagste punt ligt links, wat betekent dat het water in de evenwichtstoestand helder is. Het voorste landschap stelt een situatie met juist zeer nutriëntenrijk water voor. De enig mogelijke evenwichtstoestand daar is het dal aan de rechterkant, waarbij het water troebel is. Het bijzondere, is dat bij gematigde nutriëntenconcentraties twee dieptepunten in het landschap kunnen zitten die allebei een evenwichtstoestand vertegenwoordigen. Het meer kan dus bij zo'n nutriëntengehalte of troebel of helder zijn.



Figuur 2

Stabiliteitlandschappen voor het ecosysteem van een ondiep meer bij verschillende nutriëntengehaltes (zie tekst voor uitleg).

Ondergraving en herstel van veerkracht

Met deze plaatjes is te begrijpen wat er in essentie gebeurt, als een helder meer langzaam aan steeds hogere nutriëntenbelasting wordt blootgesteld. Beginnend bij een nutriëntenarme situatie, weergegeven in het achterste stabiliteitlandschap, is het water helder. Bij toenemende nutriëntentoevoer verandert het stabiliteitlandschap, maar het dal dat het heldere evenwicht vertegenwoordigt blijft wel in stand en de toestand van het meer blijft bedrieglijk onveranderd.

Bedrieglijk, want het dal wordt wel steeds kleiner, wat betekent dat het steeds waarschijnlijker wordt dat een kleine verstoring (dus een klein duwtje tegen de knikker) het meer over de rand van de stabiliteitvallei brengt, waarna het doorrolt naar het andere dal waarbij het meer in een troebele toestand raakt. We zien dus dat bij toenemende druk op het ecosysteem, in dit geval door nutriëntentoevoer, de toestand er op het eerste gezicht onverminderd goed uit kan zien, terwijl ondertussen wel de veerkracht gevaarlijk ver is afgebrokkeld. Herstel van een vertroebeld meer kan worden bewerkstelligd door de nutriëntengehaltes te verlagen, maar dan treedt een omgekeerde variant van hetzelfde verschijnsel op. Het stabiliteitlandschap verandert, maar het systeem heeft de neiging in de troebele toestand te blijven hangen totdat, bij heel lage nutriëntengehaltes, de vallei die de troebele toestand voorstelt niet meer bestaat. Wel neemt de veerkracht van de troebele toestand bij afnemende vervuilingsgraad geleidelijk af, zodat een verstoring het meer steeds gemakkelijker binnen het aantrekkingsgebied van het heldere evenwicht kan brengen.

Dat laatste is het idee achter 'actief biologisch beheer' (CUWVO, 1983). De (moedwillige) verstoring is in dat geval een tijdelijke drastische uitdunning van de visstand. Het gevolg is dat de bodem niet meer wordt omgewoeld, water-vlooiën niet meer worden onderdrukt, en het water helder wordt. Nu kan die visstand in principe weer heel snel aangroeien. Afvissen zou dus dweilen met de kraan open zijn,

als niet in de tussentijd een biologische stabilisatie van de heldere toestand zou plaatsvinden. Als in het tijdelijk heldere water de vegetatie zich snel genoeg ontwikkelt, zorgen planten vervolgens zelf dat het water helder blijft, en blijft het meer zodoende hangen in de nieuwe stabiele toestand. De visverwijdering heeft dan dus 'de knikker over de rand geduwd'. Het ecosysteem is binnen het aantrekkingsgebied van de alternatieve evenwichtstoestand gekomen.

Vanzelfsprekend werkt deze methode alleen als het nutriëntengehalte eerst voldoende is gereduceerd om een stabiele heldere toestand te kunnen hebben. In een zwaar verontreinigd meer waar alleen de troebele toestand stabiel is, keert het systeem vroeger of later altijd naar die enig mogelijke stabiele toestand terug. Overigens weten we inmiddels dat die terugkeer wel verrassend lang op zich kan laten wachten. Het zeer nutriëntenrijke plasje Zwemlust bijvoorbeeld dat na afvissing helder en plantenrijk geworden was, heeft er zo'n tien jaar over gedaan om weer volledig troebel te worden. Regelmatige ingrepen in de visstand kunnen dus ook een rendabele manier zijn om de waterkwaliteit te verbeteren op plaatsen waar de vervuiling nog niet tot lage niveaus is teruggebracht.

Een ecosysteemvisie op waterbeheer

Het is geen wonder dat de ontdekking van actief biologisch beheer enorm aansloeg bij waterbeheerders en tot de verbeelding sprak van het grote publiek. Maar het belangrijkste voor ons vakgebied is misschien wel dat met deze nieuwe benadering de rol van biologen in het waterbeheer een markante extra dimensie heeft gekregen. In het verleden was het vooral de waarschuwende vinger, de signalering van problemen, de beschrijving van de voor de leek onzichtbare gevolgen, die men van biologen kende. Voor de uiteindelijke oplossingen moest men bij anderen zijn. Nu opeens bleek inzicht in biologische mechanismen van vitaal praktisch belang voor de restauratie van meren. De rol van biologische mechanismen in het water wordt nog eens onder-

streept door de verrassende resultaten van een recente analyse van een groot aantal restauratie-pogingen van meren (Meijer, 1999). Afvissing leidt in het algemeen tot een sterkere daling van fosfaatgehalten dan gebiedsgerichte specifieke fosfaatreducerende maatregelen.

Inderdaad, de levensgemeenschap en haar milieu, de kip en het ei, de stad en haar bewoners, onlosmakelijk verbonden en alleen in samenhang met elkaar te begrijpen. Juist die wisselwerking tussen organismen en hun milieu verklaart de veerkracht en de meervoudige evenwichten die de reactie van ecosystemen op menselijke invloeden soms zo onverwacht en moeilijk omkeerbaar kan maken. Inzicht in die wederzijdse beïnvloeding van levensgemeenschap en milieu was de sleutel tot een vernieuwende en zeer effectieve aanpak van de problemen van onze meren. Ik verwacht dat zo'n ecosysteembenadering ook de sleutel zal zijn tot belangrijke nieuwe doorbraken op andere gebieden van waterbeheer, maar dan moeten we wel meer begrijpen van de werking van dat ecosysteem.

Hoe nu verder?

Veel van het huidige aquatisch ecologisch onderzoek is uiteindelijk gericht op het verbeteren van de inzichten die nodig zijn om te begrijpen hoe het ecosysteem reageert op menselijke invloeden, maar de onderzoekswegen die bewandeld worden verschillen sterk. Laten we eerst eens kijken wat voor benaderingen er zijn en wat van elk de voordelen en beperkingen zijn.

Empirische relaties

Een pragmatische manier om te voorspellen hoe een heel ecosysteem zal reageren op een verandering in omstandigheden is om uit te gaan van simpele empirische verbanden. Zulke verbanden zijn als we genoeg gegevens hebben vaak vrij overtuigend te leggen. Zo is bijvoorbeeld de algencon-

concentratie in Nederlandse meren duidelijk gecorreleerd met het fosfaatgehalte van het water. De voor de hand liggende conclusie is dat vermindering van de fosfaatconcentratie de manier is om een meer weer helder te krijgen. Toch zit er een addertje onder het gras. Het is riskant ecosysteembeheer te baseren op regressiemodellen als we niet goed begrijpen hoe het systeem in grote lijnen werkt.

Een karikaturaal voorbeeld om duidelijk te maken waarom het gaat, is het verband tussen wind en het bewegen van bomen. Een vriend van mij dacht als kind altijd dat de heen en weer zwaaiende bomen de wind veroorzaken. Inderdaad, als ze stoppen met bewegen stopt de wind ook. Dit gebrek aan inzicht in hoe de oorzakelijkheid in elkaar zit wordt pas een probleem als men de empirische relatie wil gaan gebruiken als basis om het systeem te gaan beïnvloeden, door bomen te kappen om van de wind af te zijn. In werkelijkheid zijn de oorzakelijkheidsproblemen bij het toepassen van empirische relaties in ecosysteembeheer natuurlijk veel ingewikkelder dan de simpele oorzaak-effect omkering in dit bomenvoorbeeld. Iedere geschoolde wetenschapper kent de oorzakelijkheidsvalkuil wel maar de werkelijkheid is toch bedrieglijk.

Neem nou het bekende fosfaat-algen verband. Nadere beschouwing leert dat de hoge algenconcentratie deels niet het gevolg maar de oorzaak is van de hoge fosfaatgehalten. Door beïnvloeding van de waterchemie stimuleren algen de afgifte van fosfaat door waterbodems (Scheffer, 1998). De invloed van algen wordt mooi geïllustreerd door de scherpe afname in fosfaatgehalte van het water die we soms zien wanneer de algen verdwijnen door graas van watervlooien. Het concrete probleem bij het gebruik van het fosfaat-algen verband als eenvoudige leidraad bij waterbeheer is dus dat we van de foutieve veronderstelling uitgaan dat het abiotisch milieu de levensgemeenschap bepaalt en omgekeerd niet. Inmiddels weten we door schade en schande dat het

sturen van de natuur met behulp van de nutriëntenkraan niet zo simpel is om een eenvoudige reden: *organismen draaien zelf ook aan de nutriëntenkraan.*

Empirische relaties zijn in veel gevallen een waardevol hulpmiddel voor ecosysteembeheer. Toch is duidelijk dat empirische verbanden alleen dan voor ecosysteembeheersdoel-einden gebruikt kunnen worden als we tegelijkertijd een werkelijk mechanistisch inzicht hebben in de werking van het ecosysteem. Die beperking van empirische verbanden geldt natuurlijk niet alleen voor simpele relaties, maar evenzeer voor meer geavanceerd ogende varianten zoals multi-pele logistische regressiemodellen en neurale netwerken.

Reageerbuisecologie

Veel belangrijke inzichten zijn verkregen uit talloze kleinschalige experimenten in ruimtes variërend van veld-enclosures en vijvers tot aquaria, flessen, potten en reageerbuizen. De resultaten van zulke experimenten zijn vaak duidelijk te interpreteren, vooral als slechts één of enkele soorten tegelijk worden beschouwd.

Neem bijvoorbeeld het recente onderzoek naar chemische communicatie onder water. Ik vertelde eerder dat vis watervlooien eet als die geen waterplanten als schuilplaats hebben. Hoe weet zo'n watervlo waar hij moet schuilen en wanneer? Het blijkt dat een watervlo, als er geen vis is, juist wegzwemt van waterplanten (wat geen 'slecht idee' is, want er zijn tussen die planten weinig algen te eten voor watervlooien). Daarbij is chemische informatie belangrijk. Dat valt simpel aan te tonen door water waarin planten hebben gegroeid te druppelen in één poot van een glazen u-buis met watervlooien (Pennak 1973). Onmiddellijk zwemmen de watervlooien naar de andere kant, weg van het waterplantenwater. In een grote bak met een pluk waterplanten in het midden, blijven watervlooien dan ook in het open water. Als vis wordt toevoegt concentreren ze zich echter juist tussen

de planten (wat weer niet 'onverstandig' is aangezien vis ze daar minder goed kan vangen). Dat doen ze op grond van chemische informatie, wat eenvoudig is aan te tonen door in plaats van echte vis, water waarin vis gezwommen heeft toe te voegen. Ook dan vluchten de watervlooien direct (Lauridsen & Lodge 1996). Inmiddels weten we ook dat kleine vissen naar veilige plekken dicht langs de oever vluchten als ze roofvissen bespeuren (Persson 1993). Misschien het meest verrassend in deze lijn van werk is het verschijnsel dat zelfs microscopische algen reageren op chemische signalen over de aanwezigheid van een predator. Als ze blootgesteld worden aan water, waarin watervlooien hebben gezwommen, vormen ze kolonies die zo groot zijn, dat het risico opgegeten te worden door een kleine watervlo afneemt (Van Donk et al. 1998; Lurling & Van Donk 1997).

Belangrijk voordeel van wat je 'reageerbuisecologie' zou kunnen noemen is ook dat het werk valt te overzien en wat belangrijk is: publicatie van de resultaten is relatief gemakkelijk. Een gunstige kosten-baten verhouding dus, zeker in de ogen van de publicatie-turvende bewakers van de efficiëntie van ons moderne wetenschapsstelsel. Zoals gezegd, nieuwe inzichten in bepaalde mechanismen zijn vaak uit slimme gecontroleerde experimenten voortgekomen, maar dit type werk nodigt anderzijds wel erg uit tot variaties op een thema. Het is dan ook niet verbazingwekkend dat er ongeloofelijk veel reageerbuisecologie wordt gedaan. Essentieel werk voor het ontrafelen van deelprocessen, maar op zich verreweg onvoldoende voor het ontwikkelen van een totaalbeeld dat het mogelijk maakt de reactie van ecosystemen op menselijke invloeden in te schatten (Quinn & Dunham 1983; Carpenter 1996).

Dat is direct duidelijk bij een beschouwing van de implicaties van het chemisch informatie-overdracht-werk dat ik schetste. Op het eerste gezicht wekken de resultaten de indruk dat het 'eten en gegeten worden' onder water behoorlijk

moet stagneren, gezien het feit dat vrijwel alle organismen 'slim' lijken te reageren op signalen over de aanwezigheid van hun predator. Niets is echter minder waar. Dat blijkt wel als alle vis uit een meer wordt verwijderd. Onmiddellijk worden watervlooien talrijk en grazen praktisch alle algen weg. Kennelijk, is top-down regulatie dus wel degelijk sterk sturend en zijn predatievermijdings strategieën verre van perfect. Om de werking van het voedselweb te begrijpen is natuurlijk veel meer nodig dan informatie over chemische informatie-overdracht. Zonder aanvullende informatie over andere deelaspecten hebben we weinig aan de overigens fascinerende inzichten als het ons gaat om het krijgen van een kwantitatief inzicht in de sturende krachten achter het reilen en zeilen van het ecosysteem. Zo is het belangrijk te weten wat de kosten van predatievermijding zijn. Het ontlopen van een predator brengt een organisme bijvoorbeeld van de regen in de drup als er in de schuilplaats niets te eten is.

Ecosysteemexperimenten

De ultieme manier om effecten van verontreinigingen, peilveranderingen, en ingrepen in de visstand te toetsen is het uitvoeren van experimenten met complete ecosystemen. Daarom ook is het voor onze tak van wetenschap zo'n geluk geweest dat we door de grote noodzaak van het verbeteren van de waterkwaliteit de afgelopen decennia in de gelegenheid zijn gesteld verschillende grootschalige experimenten met hele meren uit te voeren. Toch blijkt in de praktijk dat voor het verkrijgen van inzicht in het functioneren van het ecosysteem ook deze experimenten niet voldoende zijn.

Een belangrijk probleem is dat we deze experimenten nooit echt kunnen herhalen; we hebben geen mogelijkheid tot replicatie. Ieder meer is anders, en een simultaan experiment met vele meren is trouwens ook om praktische redenen nauwelijks een haalbare kaart. Omdat weersinvloeden groot zijn en jaren behoorlijk verschillen qua weer, is ook het vergelijken van niet gelijktijdig uitgevoerde experimenten

moeilijk en kan een verandering in een meer na een beheersingreep soms ook aan toevallig extreem weer worden toegeschreven. Voeg bij deze replicatieproblemen de enorme complexiteit van het systeem waarin talloze processen door elkaar heen spelen, en het is begrijpelijk dat het moeilijk is om in zulke experimenten oorzaak en gevolg goed te kunnen verbinden. Conclusies op grote lijnen zijn vaak wel mogelijk. Zo stond het genoemde verrassende effect van afvissing op fosfaatgehalten statistisch als een paal boven water. Ook is gebleken dat we als vuistregel kunnen stellen dat in meren waar meer dan 80% van de vis werd weggevangen het water helder wordt (Hosper & Meijer 1993). Toch blijft er een enorme onbegrepen variatie in de effecten van maatregelen, waarvan het niet te verwachten is dat ze door het analyseren van simpelweg meer ecosysteemexperimenten kan worden opgehelderd.

Samenvattend kunnen we concluderen dat laboratoriumexperimenten, analyse van veldpatronen, en ecosysteemexperimenten allemaal aanvullende stukjes van de legpuzzel aandragen, maar dat al deze benaderingen toch ook zulke beperkingen hebben dat zelfs als ze goed gecombineerd worden, het totaalbeeld van het functioneren van het ecosysteem verre van volledig blijft.

De spiegelwereld van modellen

Een deel van de witte plekken op de kaart van de werking van ecosystemen kan worden overbrugd met experimenten in een heel bijzonder soort microkosmos: de microprocessor. Op het gevaar af mensen voor het hoofd te stoten zou ik willen beweren dat we hierin wereldjes kunnen bouwen die heel wat natuurlijker zijn dan veel experimentele opstellingen; wereldjes waarin we oorzaak-gevolg knopen feilloos kunnen ontwarren; wereldjes waarin replicatie ongelimiteerd is en waarin het weer altijd onder controle blijft. Een beschouwing over hedendaags waterbeheer en ecologie zou onvolledig zijn zonder een reflectie op de fascinerende rol van de alom

gebruikte computermodellen die soms zo inzichtgevend, maar soms ook zo bedrieglijk kunnen zijn.

Complexe modellen

Zoals gezegd hebben talloze experimenten in flessen en andere 'microkosmosen' een goed inzicht gegeven in allerlei deelprocessen die in ecosystemen een rol spelen. Het ligt dan ook voor de hand te denken dat deze informatie over deelprocessen gecombineerd kan worden in één groot simulatiemodel dat de werking van het complete ecosysteem beschrijft. Zo'n model kan dan mooi getest worden aan de hand van de vele veldgegevens die we hebben. Helaas blijkt deze mechanistische benadering voor het voorspellen van het gedrag van ecosystemen niet goed te werken (Conley 1990).

Enkele decennia geleden was er nog een groot optimisme over de mogelijkheid om gedetailleerde simulatiemodellen te maken waarmee het gedrag van ecosystemen zou kunnen worden voorspeld. Samenwerking van teams van experts op gebied van alle relevante biologische en technische deelgebieden leidde tot complexe modellen waarin alle beschikbare kennis over deelprocessen zo goed mogelijk was geïntegreerd. Het idee was, dat in de loop van het modelleerproces duidelijk zou worden welke informatie nog ontbrak zodat die zou kunnen worden aangevuld door gericht onderzoek. Dat laatste bleek echter onhaalbaar. We weten simpelweg nog veel en veel te weinig. Iets wat je haast zou vergeten als je ziet hoeveel we van sommige deelprocessen juist wel weten.

Een gedeeltelijke oplossing voor dit probleem is om de ontbrekende parameterwaardes te schatten door middel van "tuning". Een aantal geavanceerde technieken is hiertoe voorhanden. Eenvoudig gezegd komt het er steeds op neer dat allerlei combinaties van parameterwaardes geprobeerd worden, totdat de uitkomst van het model voor een beken-

de ijsituatie goed is. Vaak wordt op die manier een indrukwekkend goede "fit" verkregen. De modeluitvoer lijkt verrassend veel op het in de natuur gemeten verloop van populatiedichtheden en andere systeemkenmerken. Dit succes is echter misleidend. Het probleem is dat een bepaald patroon vaak kan worden gegenereerd met meerdere verschillende parameterinstellingen, dus dat de gebruikte instelling niet juist hoeft te zijn ook al 'werkt het'. Om het probleem van de oncontroleerbaarheid van ingewikkelde modellen te beperken zijn er verschillende methoden van 'onzekerheidsanalyse' en 'betrouwbaarheidsanalyse', maar zulke namen suggereren meer dan er waar gemaakt kan worden (Oreskes et al. 1994). De kern van zulke analyses is dat berekend wordt hoe de onzekerheid in de schattingen van de parameterwaarden doorwerkt in de eindresultaten. Onaangeroerd blijft daarbij het probleem dat de modelformulering zelf op verkeerde veronderstellingen gebaseerd kan zijn.

De kern van het probleem is dat het "tunen" van modellen gemakkelijk leidt tot goede resultaten op foute gronden. Een goede overeenkomst tussen modelresultaten en veldwaarnemingen garandeert niet dat de parameterwaardes of modelstructuur juist zijn. Daarom hebben zulke modellen in feite dezelfde tekortkomingen als de eerdergenoemde empirische relaties. De veronderstelde causale relaties hoeven niet juist te zijn en daarom leidt extrapolatie van het model naar nieuwe situaties gemakkelijk tot foute voorspellingen.

Minimodellen

Aan het andere uiterste van het modellenspectrum treffen we de zogeheten minimale modellen, of 'minimodellen'. Deze modellen zijn bedoeld om met minimale complexiteit van aannames een potentiële verklaring voor een bepaald verschijnsel te vinden. Dit type modellen is het onderzoeksmiddel bij uitstek in de tak van wetenschap die wordt aangeduid met 'theoretische' biologie. Een 'echte' theoretisch

bioloog moet niets hebben van het gemodder met grote simulatiemodellen. Maar de relatie tussen theoretici en empirici die veldwerk verrichten of experimenten doen is vaak ook ongemakkelijk (Simberloff 1983). Voor een deel is de geringe voorkeur voor wiskunde bij biologen wellicht een oorzaak van de geïsoleerde positie van theoretici.

Een ander probleem is dat theoretisch biologen vaak weinig aandacht besteden aan het feit dat hun minimodellen slechts corresponderen met één van de vele mogelijke verklaringen van een bepaald verschijnsel. Voor 'praktijkbiologen' wekt dit al snel de indruk dat de theoreticus pretendeert de enige echte verklaring te geven voor het verschijnsel. Aangezien het altijd zonneklaar is dat veel belangrijke aspecten niet in het simpele model zitten, komt dat idee zo belachelijk over dat het zelfs niet waard is erop te reageren. De situatie wordt gemakkelijk gepolariseerd als theoretici al te sterk aan de ethiek van de eenvoud hechten, en hun verklaring beter vinden puur en alleen omdat hij minder biologische details vereist. Dit is waarschijnlijk precies de reden dat veel biologen er niets van moeten hebben. Hun ethiek is er namelijk eerder een van aandacht voor de rijkdom aan biologische details dan van het nastreven van eenvoud.

Opvallend genoeg zitten mini-modellen en gecontroleerde experimenten wat dit betreft in dezelfde hoek. Een karakteristiek door mij opgetekend commentaar op een mini-model is: "dit model bevat zo weinig biologie dat het onwaarschijnlijk is dat het ons iets leert over het werkelijke leven". Dit lijkt opvallend veel op het commentaar dat een Amerikaanse collega van me kreeg op zijn werk in mesokosmossen zonder bodemmateriaal: 'niet relevant voor het begrijpen van echte systemen omdat alle meren bodems hebben'. Het cruciale misverstand dat door deze commentaren wordt geïllustreerd, is dat de experimenten of modellen bedoeld zouden zijn om het gehele ecosysteem te bevatten, terwijl ze natuurlijk slechts bedoeld zijn om

bepaalde aspecten te belichten. Het belangrijkste nut van minimodellen is dat we er vaak verklaringen voor bepaalde verschijnselen mee kunnen suggereren die wellicht nooit in ons zijn opgekomen als we louter op gezond verstand zouden zijn afgegaan. Zo'n contra-intuïtieve verklaring mag dan wat minder overtuigend overkomen dan een meer voor de hand liggende 'gezond verstand' benadering, maar het is de vraag of het goed is al te zeer op dat gezond verstand te vertrouwen. Gezond verstand zegt ons per slot van rekening ook dat de aarde plat is en geen bol.

Het beste van vier werelden

De belangrijkste beperking van minimodellen blijft dat ze geen inzicht kunnen geven in het relatieve belang van het gemodelleerde mechanisme in de werkelijke wereld. Complexe simulatiemodellen zijn in principe wel geschikt om althans een globale indicatie te geven van het relatieve belang van verschillende mechanismen, maar hun probleem is weer de enorme ondoorzichtigheid en daardoor de oncontroleerbaarheid van het model. Een benadering om het beste van die benaderingen te combineren, is een aanpak waarbij eenzelfde probleem zowel met complexe als met minimale modellen wordt bestudeerd. Het eerste voordeel daarvan is dat wanneer verschillende type modellen onafhankelijk dezelfde uitkomst geven de conclusie flink aan geloofwaardigheid wint. Het idee daarachter is simpel gesteld: 'de waarheid is de deelverzameling van onafhankelijke leugens'. Alle modellen zijn leugens, in die zin dat ze de werkelijkheid maar gedeeltelijk weerspiegelen. Als we echter hetzelfde resultaat uit simpele en complexe modellen krijgen is het aannemelijk dat de uitkomst van het minimale model althans geen artefact is van het weglaten van details die in het grote model wel zitten.

Verder is het zo dat de ondoorzichtigheid van een complex model 'gekraakt' kan worden door het systematisch onderzoeken van reeksen versimpelde varianten. Zo kunnen we

bijvoorbeeld successievelijk het weer, de ruimtelijke variatie, en de seizoenen uitschakelen, en kunnen we het aantal soorten vissen of de mate van detail waarmee ze worden beschreven stapsgewijs reduceren. Voor zo'n procedure is geen standaardrecept. Zij vereist veel denkwerk en een speciale manier van programmeren maar is wel zeer informatief. Deze aanpak helpt bij het invullen van de hardnekkige witte plekken op de ecosysteemkaart, bij het overbruggen van de leemtes tussen kwalitatief en kwantitatief; tussen een fragmentarisch en een volledig beeld van de drijvende krachten achter ecosystemen.

Het beste van vier werelden dus. Een spiegelwereld van modellen die veldpatronen, reageerbuiswerk en ecosystemexperimenten verbindt tot een ruwe schets van de werking van de vreselijk complexe machine die een ecosysteem is. Een machine die we maar beter kunnen begrijpen, want we hebben hem nodig en hij begint soms vervaarlijk te haperen.

Nieuwe perspectieven voor het waterbeheer

Ondanks de nog te overwinnen problemen bij het in kaart brengen van de werking van aquatische ecosystemen, bieden de nu al verworven inzichten uitzicht op een aantal werkelijk vernieuwende benaderingen in het waterbeheer. Visstandsbeheer heeft zichzelf inmiddels bewezen als krachtig middel voor het opknappen van meren, maar er doemen meer perspectieven op.

Zuiverende sloten

Nederland heeft bijvoorbeeld zo'n 500.000 km sloten, kanalen en brede greppels (Zonderwijk, 1976); ruim tien maal de omtrek van de aarde. Aangezien de lotgevallen van nutriënten en andere stoffen uit de landbouw sterk afhangen van de levensgemeenschap onder water, kunnen we die sloten zien als een enorme zuiveringsinstallatie. Voorlopige resultaten geven bijvoorbeeld aan dat in kanalen met ondergedo-

ken waterplanten soms een uiterst intense stikstofverwijdering door denitrificatie kan optreden (Koerner, 1997). De algemene vraag die door gericht onderzoek beantwoord zou moeten worden is hoe we via eenvoudige ingrepen als verandering van maaibeheer en dimensionering van watergangen de levensgemeenschap zo kunnen bijsturen dat de zuiverende werking geoptimaliseerd wordt.

Peilbeheer als middel

Een ander voorbeeld van een veelbelovend spoor is het gebruik van peilbeheer ten behoeve van de restauratie van de ecosystemen van meren en plassen. Verschillende voorbeelden laten zien dat een tijdelijke waterpeilverandering van enkele decimeters voldoende kan zijn om in het ecosysteem een permanente omslag van troebel naar helder water of omgekeerd tot stand te brengen (Wallsten & Forsgren 1989; Engel & Nichols 1994). In een land vol sluizen en gemalen opent dat perspectieven. Daarnaast weten we dat rijk begroeide oeverzones het best gedijen bij natuurlijk variërend peil; dat wil zeggen wat hoger in de winter en wat lager in de zomer. Ook voor het herstel van de landschappelijk aantrekkelijke brede zones met riet, biezen, watervogels, paaiplaatsen voor snoek en een zuiverende werking is peilbeheer dus een sleutelbegrip. Meer in het algemeen zou het een gemiste kans zijn als we bij de urgente herziening van het waterkwantiteitsbeheer in Nederland niet meteen zouden streven naar watersystemen met een hoge natuurwaarde en een groot waterzuiverend vermogen.

Pandora's bodems

Bij dit alles is het belangrijk om ons te realiseren dat de lotgevallen van de voorraad zware metalen, PAK's en organochloor-verbindingen in de waterbodem drastisch kunnen wijzigen als de levensgemeenschap verandert (Koelmans et al., 1999). Ook blijken veel stoffen, zoals de nu in de belangstelling staande endocriene 'disruptors' onvermoed grote effecten op organismen te hebben. Bij alle

op handen zijnde veranderingen in onze wateren is het van het grootste belang snel meer te begrijpen van de wisselwerking tussen dit soort stoffen en de levensgemeenschap.

De mens als medespeler

Voor een werkelijke oplossing van problemen is het trouwens essentieel dat ik en mijn vakgenoten zo nu en dan uit de microkosmos stappen en de zaak eens van grotere afstand bekijken. Slechts een half procent van het aardoppervlak wordt bedekt met vloeibaar zoet water. Dat water wordt door de mens intensief gebruikt voor zaken als irrigatie, drinkwaterwinning, visserij en recreatie, maar wordt ook beïnvloed door talloze menselijke activiteiten zoals landbouw, veehouderij en industrie die vaak een heel direct economisch belang vertegenwoordigen. Water als focus van tegenstrijdige belangen. Dat lijkt het domein van politologie, sociologie, bestuurskunde, milieu-economie en milieurecht, maar voor een werkelijk effectieve benadering moeten we de schouders er samen onder zetten, en wel op twee fronten.

In de eerste plaats is het voor een goede milieu-economische afweging essentieel dat we heel goed kunnen aangeven hoe het ecosysteem, en daarmee de waarde voor verschillende gebruiksfuncties, beïnvloed wordt door alle mogelijke menselijke activiteiten. Een tweede bijdrage aan interdisciplinair onderzoek gaat nog een stapje verder. Effectieve strategieën om de wisselwerking tussen mens en milieu in duurzaam goede banen te leiden vereisen inzicht in het samenhangende geheel van maatschappij en natuur. Een geheel dat meer is dan de som der delen. Twee gekoppelde complexe systemen, elk voor zich soms ten prooi aan cycli, chaos en catastrofale omslagen. In de ecologie hebben we inmiddels heel wat ervaring opgedaan met het ontrafelen en modelleren van zulke verschijnselen en de tijd is rijp voor het bundelen van krachten met wetenschappers uit andere disciplines. Een gedeelde verantwoordelijkheid voor het

ontwikkelen van een begrip van de maatschappij-natuur interactie, van de respons van ecosystemen op samenleving en vice-versa.

Forbes zag in 1887 het meer als samenhangend wereldje dat de wetten van een veel grotere wereld weerspiegeld. Zijn vernieuwende thema heeft weerklank gevonden en blijkt een eeuw later van groter belang dan hij zelf wellicht ooit had vermoed. Het meer als microkosmos. Een pleidooi voor ecosysteemgericht onderzoek, nodig om deze wereld een betere plek te kunnen maken voor ons en vele andere soorten.

Dankwoord

Aan het slot van mijn rede wil ik in de eerste plaats het College van Bestuur bedanken dat het mij het roer van dit belangrijke schip in haar vloot heeft toevertrouwd. Dank ook aan de bemanning. Ik prijs me gelukkig zo'n positief en gedreven team getroffen te hebben. Voeg daarbij jullie breedte aan expertise en we zijn klaar om op te stomen naar de verre doelen die ik vandaag schetste.

Oud-collega's op het RIZA, waar was ik geweest zonder jullie? De ideeën die ik vandaag schetste hebben we voor een belangrijk deel samen ontwikkeld. Wat een heerlijke en inspirerende tijd hebben we gehad.

Familie, de kiem wordt vroeg gelegd. Ik heb genoten van mijn start. Grootvader, ooit gepromoveerd in deze zaal, het zal je goed doen dat de lange wetenschappelijke traditie wordt voortgezet.

Studenten, een geïnspireerde nieuwe generatie originele denkers zou mijn grootste beloning zijn.

Milena, bedankt voor een prachtige nieuwe wereld!

Pablo, bedankt voor de toekomst!

Geachte aanwezigen,
Ik dank u voor uw aandacht

Referenties

- Breukelaar, A.W., E.H.R.R. Lammens, & J.G. Breteler.
1994. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll-a. *Freshwater Biology* 32:113-121.
- Carpenter, S.R. 1996. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology* 77:677-680.
- Conley, W. 1990. An institute for theoretical ecology part i. what is theoretical ecology and why do we need it. *Coenoses* 5:177-179.
- CUWVO 1983. Aanbevelingen voor bestrijding van de eutrofiëring van de Nederlandse oppervlaktewateren. Coördinatiecommissie Uitvoering WVO/RIZA, Lelystad.
- Engel, S., & S.A. Nichols. 1994. Aquatic macrophyte growth in a turbid windswept lake. *Journal of Freshwater Ecology* 9:97-109.
- Hosper, S.H., & M.L. Meijer. 1993. Biomanipulation, will it work for your lake? A simple test for the assessment of chances for clear water, following drastic fish- stock reduction in shallow, eutrophic lakes. *Ecological Engineering* 2:63-72.
- Koelmans, A.A., A.M. Verschoor, A. van der Heijde, L.Knijff & R.H. Aalderink, 1999. Interactions of eutrophication and contaminants. Report LUW/RIZA.
- Koerner, S. 1997. Nutrient and oxygen balance of a highly polluted treated sewage channel with special regard to the role of submerged macrophytes. *Acta Hydrochimica et hydrobiologica* 25: 34-40.
- Lauridsen, T.L., & D.M. Lodge. 1996. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography* 41:794-798.

- Lurling, M., & E. Van Donk. 1997. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released in situ from zooplankton grazers. *Limnology and Oceanography* 42:783-788.
- Lijklema, L. 1994. Nutrient dynamics in shallow lakes: Effects of changes in loading and role of sediment-water interactions. *Hydrobiologia* 275-276: 335-348.
- Meijer, M.L., De Boois, M. Scheffer, R. Portielje & H. Hosper (1999) Biomanipulation in shallow lakes in the Netherlands: an evaluation of 18 case studies. *Hydrobiologia* in press.
- Oreskes, N., K. Shraderfrechette, & K. Belitz. 1994. Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science* 263:641-646.
- Pennak, R.W. 1973. Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia*. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 58:569-576.
- Peeters, E.T., & J.J.P. Gardeniers. 1998. Ecologically based standards for nutrients in streams and ditches in The Netherlands. *Water Science and Technology* 37:227-234.
- Persson, L. 1993. Predator-mediated competition in prey refuges - The importance of habitat dependent prey resources. *Oikos* 68:12-22.
- Quinn, J.F., & A.E. Dunham. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *American Naturalist* 122:602-617.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. 1: Chapman and Hall. London. 0-357.
- Simberloff, D. 1983. Competition theory hypothesis testing and other community ecological buzzwords. *American Naturalist* 122:626-635.
- Van Donk, E., M. Lurling, & W. Lampert. 1998. Consumer-induced changes in phytoplankton: Inducibility, costs, benefits, and the impact on grazers. *Ecology and Evolution of Inducible Defenses* 89-103.

- Wallsten, M., & P.O. Forsgren. 1989. The effects of increased water level on aquatic macrophytes. *Journal of Aquatic Plant Management* 27:32-37.
- Zonderwijk, P. 1976. Gezond water: een kwestie van beheer. *Natuur en Landschap* 30: 32-44.