

Habitatheterogeniteit

G.H. van der Lee, P.F.M. Verdonschot & R.C.M. Verdonschot (Wageningen Environmental Research)

1	Inleiding	2
2	Effecten van habitatheterogeniteit op het ecosysteem.....	3
2.1	Belangrijkste habitatstructuren per watertype.....	3
2.2	Effecten op andere sleutelfactoren in het waterecosysteem.....	5
2.3	Ecologische responsen.....	6
3	Maatregelen	7
3.1	Stromende wateren	7
3.2	Stilstaande wateren	10
3.3	Aanpassen van het beheer en onderhoud (stilstaand en stromend)	11
3.4	Eventueel relaties met andere maatregelen	12
4	Conclusies.....	12
5	Literatuur.....	13
6	Colofon	16

1 Inleiding

Door menselijke activiteiten is in een groot aantal waterlichamen de variatie in structuren afgenomen (Søndergaard & Jeppesen 2007). Hydromorfologische aanpassingen om de afvoercapaciteit te optimaliseren, zoals kanalisatie, normalisatie en regulatie hebben er mede toe geleid dat veel beek- en rivierbeddingen bijna geheel bestaan uit slib en zand (Bond & Lake 2003; Eekhout et al. 2015). In stilstaande wateren versmallen en verharden de land-water overgangen en verdwijnen oeverhabitats door peilfixatie (Coops & Hosper 2002). Ook het frequent schonen van waterlichamen door maaien, baggeren en het verwijderen van dood hout heeft de variatie van de bedding sterk verkleind (Schindler & Scheuerell 2002; Lepori et al. 2005; Søndergaard & Jeppesen 2007). Daarnaast kunnen veranderingen in het landgebruik resulteren in een afname van de structuurvariatie, doordat bijvoorbeeld bomen langs het waterlichaam worden verwijderd waardoor er geen boomstammen, afgebroken takken en grote hoeveelheden blad meer in het water terecht komen of doordat er bijvoorbeeld meer nutriënten naar het water afspoelen waardoor de complexiteit van de vegetatiestructuur afneemt (Lewis et al. 1996; Allan 2004; Feld et al. 2011; Phillips et al. 2016).

Habitatheterogeniteit kan worden gedefinieerd als de complexiteit van de individuele structuren (d.w.z. de vormrijkdom), de complexiteit van de rangschikking van structuren in de ruimte (d.w.z. positionering onderlinge plekken met vergelijkbare structuur of "patchiness") en ruimtelijke en temporele diversiteit in structuren (d.w.z. variatie in type structuren) (Palmer et al. 2010; de Brouwer et al. 2020). Onder structuren vallen parameters die te maken hebben met de morfologie van het waterlichaam, zoals tracé, dwarsprofiel en substraatmozaïeken. Om de ecologische effecten van de afname van de variatie in allerlei structuren te bepalen is het belangrijk te kijken naar de rol van structuur voor de aanwezige soorten. Soorten gebruiken om allerlei redenen structuren, bijvoorbeeld als schuil-, paai-, rust- of broedplaats, om eitjes op af te zetten of om zich te verplaatsen. Structuren spelen een belangrijke rol als leefomgeving of habitat voor soorten. Om de effecten van de habitatheterogeniteit op de biodiversiteit te bepalen is het belangrijk om onderscheid te maken in de ruimtelijke en temporele schaal (Frissell et al. 1986). Van grote naar kleine ruimtelijke schaal zou gesproken kunnen worden over landschaps-, biotoop- en habitatheterogeniteit. De schaal waarop habitatheterogeniteit een effect heeft op het voorkomen van organismen hangt sterk af van de levenscyclus van de soort (Lewis et al. 1996). Vissen hebben doorgaans een groot leefgebied met meerdere habitats, waarbij de beschikbaarheid van geschikt habitat op een schaal van meters tot kilometers moet worden bepaald (Minns 1995; Thomaz & Cunha 2010, Wolter et al. 2016). Daarentegen hangt het voorkomen van macrofauna af van de habitatheterogeniteit op een kleinere schaal, variërend van de textuur van enkele stenen tot de complexiteit en dynamiek in substraatmozaïeken (Lepori et al. 2005; De Brouwer 2020). Gedurende verschillende levensfasen hebben organismen ook vaak verschillende habitattypen nodig (Bond & Lake 2003). Voor de kokerjuffer soort *Agapetus fuscipes* zijn bijvoorbeeld bomen en struiken langs een beek van belang voor het uitvliegen, het paren en rusten, de boomwortels en ingevallen takken zorgen voor variatie in de stroming en het ontstaan van grindbedden die dienen als habitat tijdens

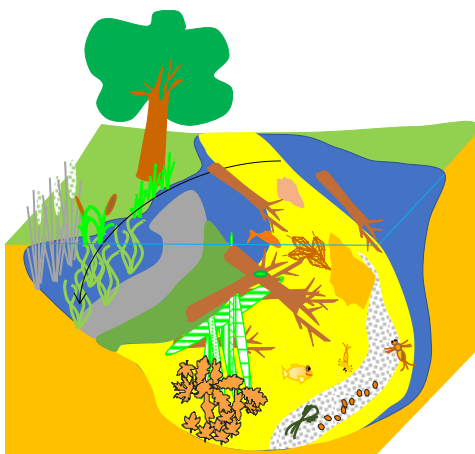
het larvale stadium, voor het afzetten van de eieren en voor de verpopping (Nijboer, 2004). Hetzelfde geldt ook voor vissoorten die verschillende overwinterings-, paai- en foerageerhabitat gebruiken tijdens hun levenscyclus (Schlosser 1991; Grift 2001).

2 Effecten van habitatheterogeniteit op het ecosysteem

2.1 Belangrijkste habitatstructuren per watertype

Beken en riviertjes. Onder natuurlijke omstandigheden wordt de loop (lengteprofiel), het dwarsprofiel en de overstromingszone van stromende wateren bepaald door de vorm van het beekdal, het verval, het bodemmateriaal en de toevoer van water en sediment (Montgomery & MacDonald 2002; Beechie et al. 2010). Bomen spelen een belangrijke rol omdat de wortels de oever beschermen tegen erosie en het invallend dood hout de hydromorfologie in de ruimte en tijd kan veranderen (Beechie et al. 2010, Gurnell

2014). Zo ontstaan er bijvoorbeeld luwtezones, spoelkommen en snelstromende gedeeltes. Daarnaast zorgen bomen voor een belangrijke toevoer van grof en fijn organisch materiaal (Feld et al. 2011). Op kleinere schaal wordt de natuurlijke bedding gekarakteriseerd door een grote complexiteit, diversiteit en dynamiek in substraatpatronen (Lewis et al. 1996; Palmer et al. 2010). Deze substraatpatronen bevatten bladpakketten, dood hout, takken en afzettingen van fijne en grove detritus en grindbedden (Eekhout et al. 2015). In een natuurlijke laaglandbeek (bovenmiddenloop) in het bos bestaat gemiddeld 25% van de beekbodem uit dood hout en nog eens 25% uit detritusafzettingen (Anderson & Sedell 1979). Waterplanten vormen een belangrijk habitat in de niet beschaduwde, langzaam stromende, meestal gekanaliseerde laaglandbeken (midden- benedenloop) (Clarke 2002). Waterplanten creëren variatie in stromingssnelheden en hebben daardoor ook een grote invloed op de omliggende substraten, zoals slibafzettingen tussen de planten, stroomversnellingen met grof zand en grind voor de planten en zandophopingen achter de plantenpakketten (Gurnell 2014; Pedersen et al. 2006; Wolters et al. 2018).

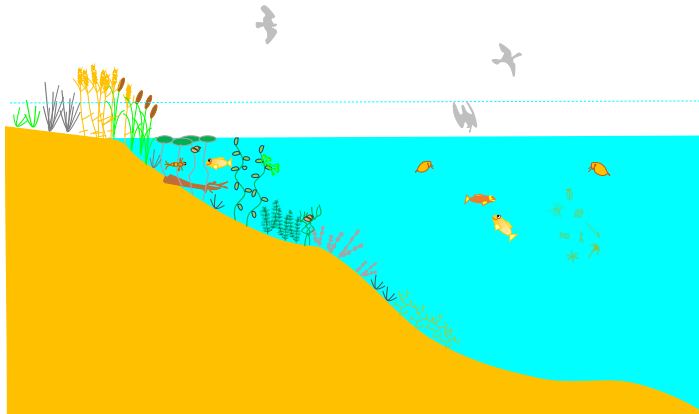


Figuur 1: Habitatheterogeniteit in een stromend water op lokale schaal. De substraatpatronen bevatten onder andere bladpakketten, dood hout, takken en afzettingen van fijne en grove detritus, grindbedden en waterplanten.

Meren en plassen. De habitat van meren en plassen kan op biotoopschaal onderverdeeld worden in de oeverzone, een pelagisch (waterkolom) en bentisch habitat(bodem). De oeverzone vormt de land-water overgang en zorgt voor een belangrijke input voor organisch materiaal en invallend hout. Het pelagisch habitat is relatief homogeen in vergelijking tot het bentisch habitat (Schindler & Scheuerell 2002). De heterogeniteit in het bentisch habitat kan worden gekarakteriseerd door een afwisseling van sediment, harde substraten zoals veenbrokken of oude schelpenbanken, waterplanten en ingevallen dood hout (Schindler & Scheuerell 2002). De waterplanten die in het litoraal (de ondiepe oeverzone) groeien, vormen de belangrijkste habitatstructuur in meren en plassen (Heck & Crowder 1991; Carpenter & Cottingham 1997). Door een gradiënt in het litoraal in toenemende waterdiepte van de oever naar diepere delen ontstaat een zonering in de plantensoorten wat bijdraagt aan de habitatheterogeniteit (Spence 1982). De natuurlijke dynamiek in het waterpeil speelt hierbij een belangrijke rol en is bepalend voor welke soorten er in en rond meren en plassen voorkomen (Leira & Cantonati 2008).

Sloten en kanalen. Een poldersysteem bestaat uit een netwerk van sloten en boezems. In deze ondiepe stilstaande wateren vormen waterplanten, die zowel in het litoraal als in de waterkolom groeien, de belangrijkste habitatstructuur (Higler & Verdonschot 1989; Verdonschot et al. 2012; Whatley et al. 2014). De vegetatiesamenstelling kan sterk verschillen tussen de jaren en soms zelfs tussen seizoenen waardoor de habitatheterogeniteit van sloten in de ruimte en tijd zeer heterogeen kan zijn (Verdonschot 2012). Natuurlijke oorzaken die zorgen voor een verschuiving in de soortensamenstelling zijn gerelateerd aan de sterke concurrentie tussen plantensoorten onderling en met algen of cyanobacteriën en het zeer snel verlopen van de verlanding (Verdonschot 2012). Door het maaien van de vegetatie en het uitbaggeren van het opgehoopte organische materiaal op de bodem wordt dit verlandingsproces tijdelijk teruggezet naar een jonger successiestadium (Verdonschot 2012).

Door hun grote breedte en diepte zijn kanalen over het algemeen arm aan habitats, vooral wanneer intensieve scheepvaart plaatsvindt. Dikwijls zijn de oevers steil en bestaan uit steen of damwanden, waardoor er van een litorale gradiënt geen of amper sprake is. Ondiepe kanalen zonder scheepvaart zijn qua habitats vergelijkbaar met brede sloten en weteringen.



Figuur 2: Habitatheterogeniteit in een stilstaand water op lokale schaal. De substraatpatronen worden gevormd door verschillende plantensoorten in het litoraal afgewisseld met sediment, harde substraten en ingevallen dood hout.

2.2 Effecten op andere sleutelfactoren in het waterecosysteem

Habitatheterogeniteit heeft direct en indirect invloed op verschillende ecologische sleutelfactoren:

1. Licht en temperatuur. Bomen langs de waterkant houden licht tegen, waardoor de temperatuur van het water overdag lager blijft t.o.v. de luchttemperatuur. Dit effect is het grootst in smalle bovenlopen waar het bladerdak de hele beek beschaduwde (Moore et al. 2005). In ondiepe, stilstaande wateren kunnen waterplanten zorgen voor een sterkere stratificatie van de watertemperatuur doordat ze zonlicht tegenhouden en verticale menging door de wind tegen gaan (Carpenter & Lodge 1986; Herb & Stefan 2005). De variatie in watertemperatuur is in het algemeen groter wanneer de habitatheterogeniteit in een waterlichaam groter is (Ebersole et al. 2003).
2. Stroming. De stroomsnelheid in beken en riviertjes wordt beïnvloed door het verval en het dwarsprofiel van het waterlichaam (Gordon et al. 2004). Stroming kan de habitat heterogeniteit beïnvloeden door substraten te transporteren. In laaglandbeken is een verlaagde stroomsnelheid vaak gerelateerd aan de depositie van fijn sediment (Pedersen et al. 2004). Omgekeerd hebben habitatstructuren in de bedding, zoals omgevallen bomen, houtpakketten en patches van waterplanten ook invloed op de stromingsprocessen. Het effect hangt af van het beektype en de dichtheid en positionering van de structuren. Habitatheterogeniteit zorgt vaak voor meer ruimtelijk variatie in de stroming en een grotere retentie van water, waardoor de hevigheid van piekafvoeren wordt afgezwakt (Clarke 2002; Gurnell et al. 2002; Franklin et al. 2008).
3. Zuurstof. Waterplanten en algen produceren zuurstof, terwijl alle dierlijke organismen zuurstof nodig hebben voor de ademhaling (Odum 1956). In stilstaande wateren is een dichte biomassa van ondergedoken waterplanten gerelateerd aan hoge fluctuaties in zuurstofconcentraties. De zuurstofconcentraties zijn laag wanneer een waterlichaam bedekt is met kroos, doordat minder licht de ondergedoken waterplanten en algen kan bereiken en de groei wordt afgeremd, en er minder zuurstofuitwisseling tussen het water en de atmosfeer optreedt (Carpenter & Lodge 1986; Van der Lee et al. 2018). In stromende wateren wordt de diffusie van zuurstof in de atmosfeer naar het

water vergroot door waterbeweging en stroming. Habitatstructuren in de bedding van beken en riviertjes kunnen lokaal leiden tot hogere zuurstofconcentraties bij stroomversnellingen en watervalletjes (meer diffusie) en lagere zuurstofconcentraties in de diepere spoelkommen waar de stroomsnelheid lager is (minder diffusie) en er meer organisch materiaal wordt opgehoopt en afgebroken (zuurstofverbruik) (Garvey et al. 2007; De Brouwer 2020).

4. Stoffen. Op grotere schaal heeft een beekbegeleidend bos of houtwal een bufferende werking, waardoor water, voedings- en toxische stoffen het stromende water moeilijker kunnen bereiken (Feld et al. 2011). In stilstaande wateren heeft een grazige bufferzone een vergelijkbaar effect. In het water kan meer habitatheterogeniteit resulteren in een hogere afbraak en snellere omzetting van stoffen, vooral nutriënten, omdat de hogere diversiteit aan producenten en consumenten leidt tot hogere biologische activiteit (Garvey et al. 2007). Habitatstructuren, zoals planten- en houtpakketten, bieden bacteriën en algen direct een groter groeioppervlak en indirect door het creëren van detritusafzettingen, waardoor ze meer nutriënten vast kunnen leggen (meer fotosynthese) en afbreken (meer respiratie) (Gurnell et al. 2002; Bukaveckas 2007). Waterplanten beïnvloeden de stoffenkringloop ook direct door nutriënten op te nemen tijdens de groei en deze weer af te geven wanneer planten(delen) afsterven (Clarke 2002).

2.3 Ecologische responsen

Voor veel waterecosystemen geldt dat de soortdiversiteit toeneemt wanneer de habitatheterogeniteit groter is (Palmer et al. 2010). Dit komt doordat er bij een grotere habitatheterogeniteit meer ecologische niches beschikbaar zijn, die door verschillende soorten kunnen worden gekoloniseerd (Warfe et al. 2008). Elke soort heeft zich gedurende de evolutie aangepast aan een specifiek palet van habitats, zoals aan bepaalde substraattypes, een stroomsnelheidsrange of een positie in de waterkolom (Giller & Malmqvist 1998). Habitatstructuren zijn ook belangrijk voor de variatie in de voedselvoorraad doordat ze detritus vastleggen en algen en andere micro-organismen oppervlak bieden (Taniguchi et al. 2003; Thomaz & Cunha 2008). Dit voedsel kan weer door macrofauna en kleinere vissen worden benut die op hun beurt weer andere predatoren aantrekken en wat dus leidt tot een hogere soortdiversiteit (Thomaz & Cunha 2008). Habitatstructuren beïnvloeden niet alleen directe voedselrelaties maar ook indirecte en niet-voedselrelaties. In een complexer habitat treedt bijvoorbeeld minder predatie van macrofauna door vis op omdat de macrofauna meer plekken heeft om te schuilen; dit is een voorbeeld van een indirecte voedselrelatie (Warfe & Bermuta 2006). Ook fungeren habitatstructuren als ei-afzet en hechtingsplaatsen (bijv. voor filtreerders of verpopping), bouw materiaal voor huisjes en een route om uit het water te kruipen of omgekeerd; al deze voorbeelden zijn niet-voedselrelaties (Hofman & Hering 2000). Een toename in habitatheterogeniteit leidt dus tot een groter scala aan voedselbronnen-, rust- en schuilplaatsen wat een positief effect heeft op de soortdiversiteit. Daarnaast is er bij een hogere habitatheterogeniteit meer kans om aan periodes van extreme omstandigheden in het milieu te ontsnappen (grotere veerkracht van het ecosysteem). Wanneer bijvoorbeeld de watertemperatuur tijdelijk

extreem hoog is, kunnen organismen zich in een heterogeen milieu verplaatsen naar plekken waar de temperatuur lager is, zoals bijvoorbeeld de spoelkommen (Ebersole et al. 2003).

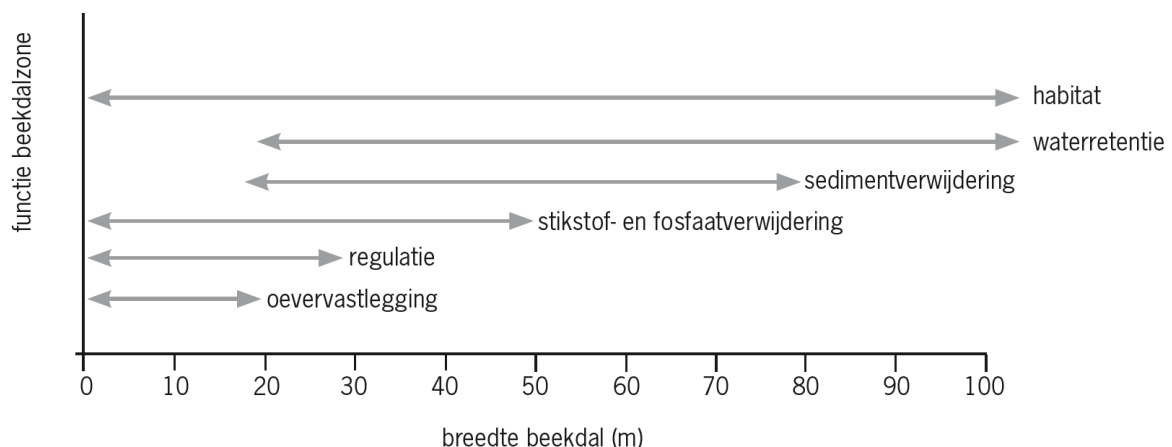
3 Maatregelen

Maatregelen om de habitatheterogeniteit te vergroten zijn het meest effectief als ze gericht zijn op het herstel van ecologische processen die structuren vormen in plaats van het aanbrengen of creëren van specifieke habitatstructuren (Bernhardt & Palmer 2011). Door habitatstructuren aan te brengen worden namelijk alleen de gevolgen van habitatdegradatie verminderd, maar daarmee worden niet de oorzaken aangepakt (Beechie et al. 2010). Het aanbrengen van houtpakketten is bijvoorbeeld een maatregel die zich richt op het gevolg van habitatdegradatie (afwezigheid van dood hout) in plaats van de achterliggende oorzaak (verminderde functie van de boszone) (Beechie et al. 2010). Wanneer ecologische processen niet worden meegenomen, bestaat ook het risico dat herstelde habitatstructuren op de langere duur niet kunnen worden gehandhaafd (Feld et al. 2011; Pedersen et al. 2014). Maatregelen om de ecologische processen te sturen, zijn vooral effectief wanneer deze worden toegepast op een grote ruimtelijke schaal (Feld et al. 2011; Verdonschot et al. 2017).

3.1 Stromende wateren

Herstel van de functie van de beekbegeleidende houtige vegetatie. Eén van de meest effectieve maatregelen voor het verbeteren van habitatheterogeniteit is het herstel van de houtige beekbegeleidende vegetatie (Palmer et al. 2014). Deze beekbegeleidende zone moet minimaal 20-50(100) meter aan weerszijde van de beek omvatten om afhankelijk van het proces toereikend te functioneren (Broadmeadow & Nisbet 2004; Verdonschot 2010 (zie figuur 3); Feld et al. 2011). Het spontaan laten ontwikkelen van begroeiing heeft de voorkeur, omdat de natuur de juiste bomen op de juiste standplaats selecteert (Broadmeadow & Nisbet 2004). Het duurt ongeveer 30 tot 40 jaar voordat oeverbomen, zoals de zwarte els en wilg, volledig zijn ontwikkeld en alle ecologische functies kunnen vervullen (Feld et al. 2011). Het is daarom zinvol om tijdens de overbruggingsperiode actief dood hout in te brengen (zie aanbrengen habitatstructuren; Verdonschot et al. 2017). Maatregelen die daarnaast kunnen bijdragen aan het herstel van de oeverbegroeiing zijn:

- Het aanplanten van bomen en andere vegetatie, zoals zwarte els, wilgen of es bij een stevige voedselrijke bodem (Roni et al. 2008; Verdonschot et al. 2017). Het is hierbij belangrijk dat > 70% van de beek beschaduwd wordt (Broadmeadow & Nisbet 2004; Verdonschot et al. 2017). Des te breder de watergang, des te groter moeten de bomen zijn om effect te kunnen hebben. Voor rivieren geldt dat de bomen vooral fungeren als een bron van hout en organisch materiaal (blad, vruchten etc.)
- Het verwijderen van grazers of het plaatsen van hekken om grazers uit te sluiten van de beekoevers (Roni et al. 2008).



Figuur 3: De breedte van de beekbegeleidende zone nodig voor het vervullen van de betreffende gebruiksfunctie / ecosysteemdienst (naar Verdonschot, 2010).

Herstel hydromorfologische processen. Wanneer de hydrologische processen in een stroomgebied en het natuurlijk peil zijn hersteld (zie factsheet stroming voor maatregelen) en de beek de ruimte wordt gegeven om zich morfologisch te ontwikkelen, zal de habitatheterogeniteit uiteindelijk vanzelf terugkeren (Gordon et al. 2004). Het geleidelijk verwijderen van stuwen en profielverdediging, zoals beschoeiing en bodem verstevigende materialen geeft dit proces een belangrijke impuls (Verdonschot 1995). Echter, het natuurlijke herstel van de morfologie kan door de lage stroomsnelheden en samenhangend beddingmateriaal soms eeuwen duren (Gordon et al. 2004), zeker als door kanalisatie en normalisatie de oorspronkelijke bedding was verbreed en verdiept. Om het natuurlijke herstel door hydromorfologische processen te versnellen, is actieve herprofilering nodig. Meestal bestaat dit uit profielverkleining en verbinding van de beek met de oeverzone. Het is belangrijk dat bij deze actieve herstelmaatregelen zo min mogelijk bomen worden verwijderd (Bernhardt & Palmer 2011). De volgende maatregelen kunnen in beken bijdragen aan een versneld herstel van de morfologie (Verdonschot & Nijboer 2002; Gordon et al. 2004; Roni et al. 2008):

- Het graven van zwakke kronkels met de natuurlijke dimensies van de beek op de laagste plek in het landschap. Dit kan worden gebaseerd op een oorspronkelijk traject van de beek, een vergelijkbare beek of historische gegevens waarbij wel steeds uitgegaan dient te worden van de huidige en toekomstige hydrologie die kan afwijken van de oorspronkelijke. Ook kunnen oude meanders weer aangekoppeld worden.
- Het verkleinen van het doorstroomde profiel waardoor de gemiddelde stroomsnelheid omhoog gaat en morfologische processen meer ruimte krijgen. Overigens leiden morfologische processen in Nederlandse laaglandbeken nauwelijks of niet tot bochtvorming. Dat gebeurt alleen door externe processen zoals het omvallen van bomen in de oever of het verzwak raken van een oever door sterke kwel.
- Het aanleggen van asymmetrische profielen om verschillen in waterdiepte en stroomsnelheid te verkrijgen.

- Het inrichten van steile en overhangende oevers in de buitenbocht, waardoor kort na aanleg tijdelijke oevererosie ontstaat en zandbanken en andere morfologische patronen kunnen ontstaan. Hoe lang deze aanwezig blijven is voornamelijk minder bekend.
- Het aanleggen van een twee-fasen bedding in multifunctionele beken of beken met een lage basisafvoer waarbij het zomerprofiel ondergedimensioneerd is zodat water ook bij zeer lage afvoer blijft stromen en het winterbed breed is en mag inunderen.
- Het verwijderen van oeverwallen waardoor de beek in verbinding komt met het overstromingsdal.

Aanbrengen van habitatstructuren. Wanneer genoemde procesgerichte maatregelen door de aanwezigheid van andere gebruikersfuncties niet kunnen worden geïmplementeerd of wanneer de procesgerichte maatregelen nog niet volledig ontwikkeld zijn, kan er worden gekozen om habitatstructuren aan te brengen (Beechie et al. 2010). Ook kunnen er in sommige gevallen habitatstructuren voor specifieke doelsoorten worden aangebracht (Tews et al. 2004). Het is dan wel essentieel om te onderzoeken of deze soorten nog andere habitattypen gedurende de levenscyclus nodig hebben (Bond & Lake 2003). Het aanbrengen van onnatuurlijke of gebiedsvreemde habitatstructuren kan het best worden vermeden (Verdonschot 1995). De volgende opties zijn mogelijk voor het aanbrengen van natuurlijke habitatstructuren:

- Het inbrengen van dood hout wordt internationaal vaak succesvol toegepast in beken en rivieren (Feld et al. 2011; De Brouwer 2020). In beken worden bij voorkeur houtpakketten gemaakt van onderling verweven netwerken van boomstammen en takken van hardhoutsoorten, zoals de eik en beuk. De positionering moet zodanig zijn dat de stroomdraad verspreid door en over het houtpakket loopt (zie 'Protocol inbrengen dood hout' https://www.wur.nl/upload_mm/4/5/c/aa5bf127-f4f7-4fee-8b64-91e896be9e0c_Protocol%20inbrengen%20dood%20hout.pdf). Op plekken waar veel onderhoud nodig is of recreatief medegebruik plaatsvindt (bijv. kanovaart) kunnen boomstobben met (gedeeltelijke) wortelstructuur verankerd worden met de stam in de oever (Verdonschot et al. 2017). In rivieren kunnen hele boomstammen of zelfs hele bomen worden aangebracht; hierbij is een goede verankering wel een vereiste vanwege de veiligheid voor scheepvaart en stuwen. Het aanbrengen van (bodem)drempels levert een beperkte bijdrage aan de habitatheterogeniteit of werkt aanzandend/verslibbend (Verdonschot et al. 2017). Daarnaast is het van belang dat natuurlijk ingevallen hout alleen wordt verwijderd als het echt noodzakelijk is.
- In diep ingesneden laaglandbeken kan het actief aanbrengen van zand in combinatie met het inbrengen van dood hout voor een variatie in bodemstructuren zorgen. Laat de beek het zand wat in de oever is gestort geleidelijk door de beek meevoeren bij hogere afvoeren of duw steeds kleine hoeveelheden in de beek. Alternatief is het zand in de beekbedding te storten en de beek het zand weer te laten verspreiden, hierbij moet wel steeds voldoende zand aanwezig zijn. De ontwikkeling wordt versterkt als er toevoer van organisch materiaal is (Dos Reis Oliveira et al. 2019).

- Het aanbrengen van grindbedden is alleen zinvol wanneer grind voorheen in het systeem voorkwam en de hydromorfologische processen op orde zijn (stromingscondities continu matig tot snel stromend water, geen grote sedimentvrachten) (Roni et al. 2002; Verdonschot et al. 2017). Suppleer gemengd grind ('tout-venant' fijn tot zeer grof) in een aantal grote patches (4-5 m lang) met een pakketdikte van 10-50 cm met een bovenliggende waterlaag van 20-30 cm op continu matig tot snelstromende plekken met een lage sedimentvracht (Pedersen et al. 2009).

3.2 Stilstaande wateren

Verminderen verrijking. Door de aanvoer van nutriënten naar het water te verminderen, neemt de groei van dominante plantensoorten af en ontstaat er meer variatie in de plantensoorten met ijlere groeivormen die meer habitatstructuur bieden (Janse & Van Puijenbroek 1998; Janssen et al. 2019). Maatregelen die hieraan kunnen bijdragen zijn:

- Minder bemesten van landbouwgrond in het omliggende gebied (zie ook de factsheets P-belasting en stikstof).
- Verminderen van de nutriëntenbelasting uit rioolwaterzuiveringen, opheffen van overstorten en huishoudelijke lozingen (Paul & Meyer 2001; Carey & Migliaccio 2009).
- Aanleggen van bufferzones rondom het waterlichaam (Norris 1993), zoals grazige zones langs sloten en kanalen en grazige en beboste zones aan de oevers van plassen en meren.

Natuurlijk peilbeheer. Het toelaten van een natuurlijk peil is nodig voor een natuurlijke vegetatie-ontwikkeling op de oever omdat de plantengroei en cyclische successie hiervan afhankelijk is (Coops & Hosper 2002). Een lager waterpeil in de zomer heeft namelijk een positief effect op de afzetting en kieming van de zaden in de oeverzone en een hoger peil leidt tot sterfte en bij golfslag erosie van de oevervegetatie (Van Leeuwen et al. 2014).

Herstel functie van moerasbos. In meren en plassen is het herstel van moerasbos belangrijk voor de toevoer van dood hout en organisch materiaal (Francis & Schindler 2006). Voor plassen en meren wordt ervan uitgegaan dat dezelfde principes gelden als voor het herstel van de functie van de beekbegeleidende houtige vegetatie langs stromende wateren. In plassen en meren kan dood hout altijd blijven liggen.

Aanleggen natuurvriendelijke oevers. In het geval van minder voedselrijke stilstaande wateren kan het mechanisch aanbrengen van variatie in de diepte en de vorm van het talud (van diepe kom tot moeraszone) leiden tot meer zonerings in de vegetatie, variatie in diepte en daarmee temperatuur en lichtdoordringing en daarmee tot een grotere habitatheterogeniteit (Cuperus & Canters 1992).

3.3 Aanpassen van het beheer en onderhoud (stilstaand en stromend)

Kleine stilstaande en stromende wateren, zoals sloten en langzaam stromende beken in landbouwgebied, zullen door successie zonder onderhoud uiteindelijk verlanden. Vaak zijn dit door de mens gecreëerde watergangen, gegraven om moerassen of natte laagtes te ontwateren. Door bepaalde maatregelen te nemen kan dit verlandingsproces worden vertraagd, waardoor minder onderhoud nodig is. Het beheer en onderhoud kan het beste tot een minimum worden beperkt (Gurnell et al. 1995; Baattrup-Pedersen et al. 2004). Het verminderen van het maaien kan namelijk leiden tot ijlere vegetaties die op hun beurt weer minder onderhoud vragen. Op termijn is het dus belangrijk om te sturen naar maatregelen waardoor minder of geen onderhoud nodig is. In stilstaande wateren is de belangrijkste stuurknop het verlagen van de voedselrijkdom in het water en sediment, in stromende wateren zijn nog additionele mogelijkheden, zoals het verhogen van de gemiddelde stroomsnelheid en het stimuleren van beschaduwing langs het waterlichaam (Verdonschot et al. 2017).

Wordt er onderhouden, dan is het voor de biodiversiteit belangrijk om onderhoud en beheer in een waterlichaam zoveel mogelijk te spreiden in ruimte en tijd, zodat er intern naast elkaar verschillende successiestadia optreden (Teurlincx et al. 2018). Iedere successiestadium heeft namelijk een eigen soortensamenstelling en levert dus eigen karakteristieke structuren. Daarnaast kan beheer en onderhoud op de volgende manieren worden geoptimaliseerd ten behoeve van de habitatheterogeniteit:

- Stem het maaitijdstip en maai frequentie af op de plantensoorten, die de opstuwung of verstopping van de watergang veroorzaken (zie Verdonschot et al. 2017 voor advies per soort).
- Maai de vegetatie op 10 centimeter boven de bodem af, zodat er weinig vertroebeling door het opwoelen van het sediment optreedt en de vegetatie maximaal in groei teruggezet wordt (Verdonschot et al. 2017).
- Laat stukken vegetatie staan, zodat deze kunnen dienen als overwinteringshabitat, schuilplaats en een bron van zaden (Beltman 1987; Verdonschot 2013). Het maaien in smalle stroombanen in beken zorgt dat er geen verandering naar een grotere hoeveelheid storingsbestendige soorten plaatsvindt (Baattrup-Pedersen et al. 2004). Voor een blokkenpatroon wordt aanbevolen dat deze een minimale lengte van 5-7 keer de breedte van de watergang hebben (Vereecken et al. 2006).
- Verwijder het maaisel zo snel mogelijk, zodat het inspoelen van nutriënten wordt voorkomen.
- Bagger alleen als het noodzakelijk is. Op plekken met een hoge vegetatieproductie wordt eens in de 5 tot 10 jaar aangeraden (Verdonschot 2013). Dit kan het beste gebeuren aan het einde van het groeiseizoen (Twisk et al. 2000). In veengebieden zijn maatregelen die baggervorming tegengaan extra belangrijk, zoals het verminderen van de nutriëntenbelasting en het instellen van hogere grondwaterstanden om veenafbraak te voorkomen, en de aanleg van flauwere en meer natuurlijke taluds om afslag tegen te gaan, verlagen er de noodzaak tot baggeren.

3.4 Eventueel relaties met andere maatregelen

In laaglandgebieden, zoals Nederland, zijn vaak meerdere stressoren aanwezig (Schinegger et al. 2012). Maatregelen die de habitatheterogeniteit verhogen hebben alleen een positief effect op de biodiversiteit wanneer er geen andere limiterende stressoren meer aanwezig zijn, zoals een te hoge belasting van verontreinigende stoffen of een verstoorde afvoerdynamiek (Palmer et al. 2010). Naast de maatregelen om de habitatheterogeniteit te verbeteren, zijn dus meerdere maatregelen nodig om ook de andere stressoren in een stroomgebied te verminderen, zoals het verbeteren van de waterkwaliteit en het herstel van processen, zoals de hydrologie (Roni et al. 2008; Palmer et al. 2010; Bernhardt & Palmer 2011; Palmer et al. 2014). Een systeemanalyse is nodig om te kwantificeren welke stressoren een knelpunt vormen en geeft daarmee inzicht in welke maatregelen noodzakelijk zijn voor het herstel van de ecologische kwaliteit (De Vries et al. 2019).

Het succes van de herstelmaatregelen is tevens sterk afhankelijk van de nabijheid van bronpopulaties, de aanwezigheid van zaadbanken en de aanwezigheid van barrières, ofwel de mogelijkheid die organismen hebben om het herstelde gebied te bereiken (Bernhardt & Palmer 2011; Feld et al. 2011; factsheet dispersie en connectiviteit). Voor het selecteren van een locatie om herstelmaatregelen uit te voeren, is het dus belangrijk om mee te nemen waar de bronpopulaties zich bevinden en of er eventueel barrières zijn op de verschillende dispersieroutes (Bond & Lake 2003). Daarnaast is het van belang om de gebieden met bronpopulaties te beschermen en de connectiviteit tussen gebieden te verbeteren (Roni et al. 2008).

4 Conclusies

- Wanneer geen andere limiterende stressoren aanwezig zijn, leidt een hogere habitatheterogeniteit tot een hogere diversiteit door de aanwezigheid van meer voedsel-, rust- en schuilplaatsen.
- Maatregelen om de habitatheterogeniteit te vergroten zijn het meest effectief als ze gericht zijn op het grootschalig herstel van ecologische processen, omdat daarmee de achterliggende oorzaak wordt aangepakt en de structuren op natuurlijke wijze worden gehandhaafd.
 - Voor stromende wateren moet de functie van de begeleidende houtige vegetatie en hydromorfologische processen worden hersteld. In combinatie kunnen hydrologische maatregelen en herprofilering worden uitgevoerd en wanneer de procesgerichte maatregelen nog niet volledig ontwikkeld zijn, kunnen habitatstructuren worden aangebracht.
 - Voor stilstaande wateren moet de verrijking van nutriënten worden teruggedrongen en een natuurlijk peil worden toegelaten. In minder voedselrijke systemen kan variatie in de diepte en de vorm van het talud worden aangebracht waarmee een natuurlijke litorale gradiënt wordt verkregen.
- Voor het behoud van habitatstructuren is het belangrijk om het onderhoud van waterlichamen tot een minimum te beperken. Maaibeheer kan het best in ruimte en tijd worden gespreid zodat een variatie in ontwikkelingsstadia kan optreden.

5 Literatuur

- Allan, J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257-284.
- Anderson, N. H., & Sedell, J. R. (1979). Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology* 24: 351-377.
- Baatrup-Pedersen, A., & Riis, T. (2004). Impacts of different weed cutting practices on macrophyte species diversity and composition in a Danish stream. *River Research and Applications* 20: 103-114.
- Beechie, T. J., Sear, D. A., Olden, J. D., Pess, G. R., Buffington, J. M., Moir, H., ... & Pollock, M. M. (2010). Process-based principles for restoring river ecosystems. *BioScience* 60: 209-222.
- Beltman, B. (1987). Effects of weed control on species composition of aquatic plants and bank plants and macrofauna in ditches. *Hydrobiological Bulletin* 21: 171-179.
- Bernhardt, E. S., & Palmer, M. A. (2011). River restoration: the fuzzy logic of repairing reaches to reverse catchment scale degradation. *Ecological applications* 21: 1926-1931.
- Bond, N. R., & Lake, P. S. (2003). Local habitat restoration in streams: constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management & Restoration* 4: 193-198.
- Broadmeadow, S., & Nisbet, T. R. (2004). The effects of riparian forest management on the freshwater environment: a literature review of best management practice. *Hydrology and Earth System Sciences Discussion* 8: 286-305.
- Bukaveckas, P. A. (2007). Effects of channel restoration on water velocity, transient storage, and nutrient uptake in a channelized stream. *Environmental science & technology* 41: 1570-1576.
- Carey, R. O., & Migliaccio, K. W. (2009). Contribution of wastewater treatment plant effluents to nutrient dynamics in aquatic systems: a review. *Environmental management* 44: 205-217.
- Carpenter, S. R., & Cottingham, K. L. (1997). Resilience and restoration of lakes. *Conservation ecology* 1: 1-17.
- Carpenter, S. R., & Lodge, D. M. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic botany* 26: 341-370.
- Clarke, S. J. (2002). Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography* 26: 159-172.
- Coops, H., & Hosper, S. H. (2002). Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Lake and Reservoir Management* 18: 293-298.
- Cuperus, R., & Canters, K. J. (1992). Met oevers meer natuur: op zoek naar referentiebeelden en maatregelen voor aanleg, inrichting en beheer van natuurvriendelijke oevers. CML-rapport 84.
- De Brouwer, J. H. F. (2020). Spatiotemporal heterogeneity in lowland streams: A benthic macroinvertebrate perspective. PhD thesis.
- De Brouwer, J. H. F., Verdonschot, P. F. M., Eekhout, J. P. C., & Verdonschot, R. C. M. Taxonomical and trait-based responses to large wood re-introduction in lowland streams. Submitted to: *Freshwater Science*.
- De Vries, J., Kraak, M. H., Verdonschot, R. C., & Verdonschot, P. F. (2019). Quantifying cumulative stress acting on macroinvertebrate assemblages in lowland streams. *Science of the Total Environment* 694: 133630.
- Dos Reis Oliveira, P. C., Kraak, M. H. S., Verdonschot, P. F. M., & Verdonschot, R. C. M. (2019). Lowland stream restoration by sand addition: Impact, recovery, and beneficial effects on benthic invertebrates. *River Research and Applications* 35: 1023-1033.
- Ebersole, J. L., Liss, W. J., & Frissell, C. A. (2003). Thermal heterogeneity, stream channel morphology, and salmonid abundance in northeastern Oregon streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1266-1280.

- Eekhout, J. P., Hoitink, A. J., de Brouwer, J. H., & Verdonschot, P. F. (2015). Morphological assessment of reconstructed lowland streams in the Netherlands. *Advances in Water Resources* 81: 161-171.
- Feld, C. K., Birk, S., Bradley, D. C., Hering, D., Kail, J., Marzin, A., ... & Pont, D. (2011). From natural to degraded rivers and back again: a test of restoration ecology theory and practice. *Advances in Ecological Research* 44: 119-209.
- Francis, T. B., & Schindler, D. E. (2006). Degradation of littoral habitats by residential development: woody debris in lakes of the Pacific Northwest and Midwest, United States. *A Journal of the Human Environment* 35: 274-280.
- Franklin, P., Dunbar, M., & Whitehead, P. (2008). Flow controls on lowland river macrophytes: a review. *Science of the Total Environment* 400: 369-378.
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management* 10: 199-214.
- Garvey, J. E., Whiles, M. R., & Streicher, D. (2007). A hierarchical model for oxygen dynamics in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 1816-1827.
- Giller, P. S., & Malmqvist, B. (1998). *The biology of streams and rivers*. Oxford University Press, Oxford.
- Gordon, N. D., McMahon, T. A., Finlayson, B. L., Gippel, C. J., & Nathan, R. J. (2004). *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grift, R.E., 2001. How fish benefit from floodplain restoration along the lower River Rhine. PhD thesis Wageningen University. 205 p.
- Gurnell, A. M., Gregory, K. J., & Petts, G. E. (1995). The role of coarse woody debris in forest aquatic habitats: implications for management. *Aquatic conservation* 5: 143-166.
- Gurnell, A. M., Piégay, H., Swanson, F. J., & Gregory, S. V. (2002). Large wood and fluvial processes. *Freshwater Biology* 47: 601-619.
- Gurnell, A.M. (2014) Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms* 39: 4-25.
- Heck K.L., Crowder L.B. (1991) Habitat structure and predator—prey interactions in vegetated aquatic systems. In: Bell S.S., McCoy E.D., Mushinsky H.R. (eds) *Habitat Structure. Population and Community Biology Series*, vol 8. Springer, Dordrecht, pp. 281-299.
- Herb, W. R., & Stefan, H. G. (2005). Dynamics of vertical mixing in a shallow lake with submersed macrophytes. *Water Resources Research* 41: W02023.
- Higler, L. W. G., & Verdonschot, P. F. M. (1989). Macroinvertebrates in the Demmerik ditches (The Netherlands): the role of environmental structure. *Hydrobiological Bulletin* 23: 143-150.
- Hoffmann, A., & Hering, D. (2000). Wood-associated macroinvertebrate fauna in Central European streams. *International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology* 85: 25-48.
- Janse, J. H., & Van Puijenbroek, P. J. (1998). Effects of eutrophication in drainage ditches. *Environmental Pollution* 102: 547-552
- Janssen, A. B., van Wijk, D., van Gerven, L. P., Bakker, E. S., Brederveld, R. J., DeAngelis, D. L., ... & Mooij, W. M. (2019). Success of lake restoration depends on spatial aspects of nutrient loading and hydrology. *Science of the Total Environment* 679: 248-259.
- Leira M., Cantonati M. (2008) Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. In: Wantzen K.M., Rothhaupt KO., Mörtl M., Cantonati M., -Tóth L.G., Fischer P. (eds) *Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes*. *Developments in Hydrobiology*, vol 204. Springer, Dordrecht, pp. 171-184.
- Lepori, F., Palm, D., Brännäs, E., & Malmqvist, B. (2005). Does restoration of structural heterogeneity in streams enhance fish and macroinvertebrate diversity?. *Ecological applications* 15: 2060-2071.
- Lewis, C. A., Lester, N. P., Bradshaw, A. D., Fitzgibbon, J. E., Fuller, K., Hakanson, L., & Richards, C. (1996). Considerations of scale in habitat conservation and restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 440-445.
- Minns, C. K. (1995). Allometry of home range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1499-1508.

- Montgomery, D. R., & MacDonald, L. H. (2002). Diagnostic approach to stream channel assessment and monitoring. *Journal of the American Water Resources Association* 38: 1-16.
- Moore, D. R., Spittlehouse, D. L., & Story, A. (2005). Riparian microclimate and stream temperature response to forest harvesting: a review. *Journal of the American Water Resources Association* 41: 813-834.
- Nijboer, R. (2004). The ecological requirements of *Agapetus fuscipes* Curtis (Glossosomatidae), a characteristic species in unimpacted streams. *Limnologia* 34: 213-223.
- Norris, V. O. L. (1993). The use of buffer zones to protect water quality: a review. *Water Resources Management* 7: 257-272.
- Odum, H. T. (1956). Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography* 1: 102-117.
- Palmer, M. A., Hondula, K. L., & Koch, B. J. (2014). Ecological restoration of streams and rivers: shifting strategies and shifting goals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 247-269.
- Palmer, M. A., Menninger, H. L., & Bernhardt, E. (2010). River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater biology* 55: 205-222.
- Paul, M. J., & Meyer, J. L. (2001). Streams in the urban landscape. *Annual review of Ecology and Systematics* 32: 333-365.
- Pedersen, M. L., Friberg, N., & Larsen, S. E. (2004). Physical habitat structure in Danish lowland streams. *River Research and Applications* 20: 653-669.
- Pedersen, M. L., Kristensen, E. A., Kronvang, B., & Thodsen, H. (2009). Ecological effects of re-introduction of salmonid spawning gravel in lowland Danish streams. *River Research and Applications* 25: 626-638.
- Pedersen, M. L., Kristensen, K. K., & Friberg, N. (2014). Re-meandering of lowland streams: will disobeying the laws of geomorphology have ecological consequences? *PloS one* 9: e108558.
- Pedersen, T. C. M., Baattrup-Pedersen, & Madsen, T. V. (2006). Effects of stream restoration and management on plant communities in lowland streams. *Freshwater Biology* 51: 161-179.
- Phillips, G., Willby, N., & Moss, B. (2016). Submerged macrophyte decline in shallow lakes: what have we learnt in the last forty years? *Aquatic Botany* 135: 37-45.
- Roni, P., Beechie, T. J., Bilby, R. E., Leonetti, F. E., Pollock, M. M., & Pess, G. R. (2002). A review of stream restoration techniques and a hierarchical strategy for prioritizing restoration in Pacific Northwest watersheds. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 1-20.
- Roni, P., Hanson, K., & Beechie, T. (2008). Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North American Journal of Fisheries Management* 28: 856-890.
- Schindler, D. E., & Scheuerell, M. D. (2002). Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177-189.
- Schinegger, R., C. Trautwein, A. Melcher, & Schmutz, S. (2012). Multiple human pressures and their spatial patterns in European running waters. *Water and Environment Journal* 26: 261-273.
- Schlösser, I. J. (1991). Fish ecology: a landscape perspective. *Bioscience* 41: 704-712.
- Søndergaard, M., & Jeppesen, E. (2007). Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of applied ecology* 44: 1089-1094.
- Spence, D. H. N. (1982). The Zonation of Plants in Freshwater Lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125.
- Taniguchi, H., Nakano, S., & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater biology* 48: 718-728.
- Teurlincx, S., Verhofstad, M. J., Bakker, E. S., & Declerck, S. A. (2018). Managing successional stage heterogeneity to maximize landscape-wide biodiversity of aquatic vegetation in ditch networks. *Frontiers in Plant Science* 9: 1013.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thomaz, S. M., & Cunha, E. R. D. (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218-236.

- Twisk, W., Noordervliet, M. A. W., & Ter Keurs, W. J. (2000). Effects of ditch management on caddisfly, dragonfly and amphibian larvae in intensively farmed peat areas. *Aquatic Ecology* 34: 397-411.
- Van der Lee, G. H., Verdonschot, R. C.M., Kraak, M. H.S., & Verdonschot, P. F. M. (2018). Dissolved oxygen dynamics in drainage ditches along a eutrophication gradient. *Limnologica* 72: 28-31.
- Van Leeuwen, C. H., Sarneel, J. M., van Paassen, J., Rip, W. J., & Bakker, E. S. (2014). Hydrology, shore morphology and species traits affect seed dispersal, germination and community assembly in shoreline plant communities. *Journal of Ecology* 102: 998-1007.
- Verdonschot, P. F. M. (1995). *Beken stromen; Leidraad voor ecologisch beekherstel*. Stowa.
- Verdonschot, P. F. M., & Nijboer, R. C. (2002). Towards a decision support system for stream restoration in the Netherlands: an overview of restoration projects and future needs. *Hydrobiologia* 478: 131-148,
- Verdonschot, P. F. M., Verdonschot, R. C. M., Bauwens, J., Brugmans, B., Dees, A., Kits, M., ... & Coenen, D. (2017). *Kennisoverzicht kleinschalige maatregelen in Brabantse beken*. Stowa.
- Verdonschot, R. (2013). *Schonen van sloten. Onderhoud heeft gevolgen voor slootecosysteem*. *Natura* 110: 8-9.
- Verdonschot, R. C. M. (2012). *Drainage ditches, biodiversity hotspots for aquatic invertebrates: defining and assessing the ecological status of a man-made ecosystem based on macroinvertebrates*. PhD thesis.
- Verdonschot, R. C.M., Didderen, K., & Verdonschot, P. F. (2012). Importance of habitat structure as a determinant of the taxonomic and functional composition of lentic macroinvertebrate assemblages. *Limnologica*, 42(1), 31-42.
- Vereecken, H., Baetens, J., Viaene, P., Mostaert, F., & Meire, P. (2006). Ecological management of aquatic plants: effects in lowland streams. *Hydrobiologia* 570: 205-210.
- Warfe, D. M., & Barmuta, L. A. (2006). Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150: 141-154.
- Warfe, D. M., Barmuta, L. A., & Wotherspoon, S. (2008). Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos* 117: 1764-1773.
- Whatley, M. H., van Loon, E. E., van Dam, H., Vonk, J. A., van der Geest, H. G., & Admiraal, W. (2014). Macrophyte loss drives decadal change in benthic invertebrates in peatland drainage ditches. *Freshwater Biology* 59: 114-126.
- Wolter, C., Buijse, A.D. and Parasiewicz, P., 2016. Temporal and spatial patterns of fish response to hydromorphological processes. *River Research and Applications*, 32: 190-201.
- Wolters, J. W., Verdonschot, R. C., Schoelynck, J., Verdonschot, P. F., & Meire, P. (2018). The role of macrophyte structural complexity and water flow velocity in determining the epiphytic macroinvertebrate community composition in a lowland stream. *Hydrobiologia* 806: 157-173.

6 Colofon

Auteurs

Gea H. van der Lee, Ralf C.M. Verdonschot & Piet F.M. Verdonschot (*correspondentie: gea.vanderlee@wur.nl*)

Opdrachtgever

Kennisimpuls Waterkwaliteit (KIWK)

Projectgroep

Gebuikerscommissie Kennisimpuls Waterkwaliteit Systeemkennis ecologie en waterkwaliteit

Leesgroep

Gerben van Geest (Deltares), Arnold Osté (Waterschap Rivierenland), Sandra Roodzand (HHNK), Twan Stoffers (WUR), Gertie Schmidt (Waterschap Vechtstromen)

Wijze van citeren

van der Lee, Verdonschot R.C.M. & Verdonschot P.F.M. (2020). Factsheet: Habitatheterogeniteit. Kennisimpuls Waterkwaliteit. Notitie KIWK, Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 14 pp.

Trefwoorden

Diversiteit, Voedselplaatsen, Rustplaatsen, Schuilplaatsen, Grootschalig, Litoraal, Minimaal onderhoud

Beeldmateriaal

Piet Verdonschot