

# Hoogveenherstel in Nederland: meer dan een droom

Hoogveen  
Restauratie  
Natuurbeheer  
Verstoring

Vernatten, de belangrijkste herstelmaatregel in hoogveenrestanten, heeft niet altijd het gewenste effect. Waarom dat zo is, is grotendeels nog onbekend. Wij beargumenteren dat recente inzichten uit empirische en experimentele studies in hoogveenherstelprojecten moeten worden gebruikt om de bestaande theoretische modellen uit te breiden, om deze vervolgens te kunnen gebruiken in het ontwikkelen van effectieve, gebieds-specifieke herstelplannen. Hierdoor kan de droom van zelfregulerende hoogvenen in Nederland wellicht op niet al te lange termijn werkelijkheid worden.

Herstel van hoogveenrestanten is geslaagd als een complete en functionerende hoogveenvegetatie terugkeert waarin verschillende *Sphagnum* soorten naast elkaar voorkomen. Een veel voorkomend probleem is, dat met name de hervestiging van typische bultvormende soorten moeizaam verloopt in de slenk vegetaties die vooralsnog geresatureerde hoogvenen domineren. Modelstudies suggereren dat hoogveenvegetaties gekenmerkt worden door bistabiliteit – zowel de slenk toestand als de bult toestand vormt een stabiel evenwicht – waardoor er een substantiële perturbatie nodig is om een ontwikkeling van slenk naar bult in gang te zetten. Recent empirisch onderzoek suggereert dat interspecifieke competitie tussen bult- en slenksoorten om (regen)water het cruciale proces is dat deze bistabiliteit veroorzaakt. Verder onderzoek is nodig naar de overlevingskansen van veenmostransplantaten van verschillende grootte in vernatte hoogvenen met verschillende fysieke eigenschappen en onder verschillende weersomstandigheden.

In dit artikel bespreken we waarom de diversiteit aan veenmossen belangrijk is voor het functioneren van het ecosysteem, en waarom het mogelijk moet zijn om in Nederland een dergelijke diversiteit terug te krijgen. We doen dit aan de hand van recente resultaten uit ons eigen onderzoek gesteund door literatuur.

## Verdwijnen van veengebieden

Venen worden vanouds geëxploiteerd vanwege de economische waarde van het veenmateriaal (turf). Aanvanke-

lijk was dat uitsluitend als brandstof maar in toenemende mate wordt turf ook gebruikt in de horticultuur. Het hoge gehalte aan koolstof, het hoge watervasthoudende vermogen en de hoge capaciteit om kationen te binden maken van de gewonnen turf een aantrekkelijke grondverbeteraar. Omdat hoogvenen bovendien arm zijn aan nutriënten en geen minerale stof bevatten is hoogveenturf bij uitstek geschikt als substraat in de horticultuur. Deze economische waarde heeft tot gevolg dat – zoals ook voor andere fossiele hulpbronnen geldt – de gedurende zeer lange tijd opgebouwde voorraden in korte tijd worden opgebruikt. In veel landen is het geaccumuleerde veen grotendeels afgegraven. Door deze activiteiten zijn grote veengebieden ofwel verdwenen, ofwel ernstig aangetast in hun hydrologie en ecologie. In Nederland is bijvoorbeeld nog maar circa 3600 hectare van het oorspronkelijke are-

## Koolstofopslag in venen

De laatste jaren is er veel aandacht voor de rol van venen in het vastleggen van koolstofdioxide, een belangrijk broeikasgas. Hoewel de oppervlakte veen naar schatting slechts drie procent uitmaakt van het wereldwijde landoppervlak, ligt ongeveer 20 tot 30 procent van al de bodemgebonden koolstof in de vorm van dood plantenmateriaal opgeslagen in veenbodems, voornamelijk in hoogvenen op het noordelijke halfrond (Gorham, 1991; Rydin & Jeglum, 2006). Deze hoeveelheid is ongeveer drie keer hoger dan de geschatte hoeveelheid opgeslagen koolstof in tropische regenwouden.

**BJORN ROBROEK,  
MAARTEN EPPINGA,  
JUUL LIMPENS,  
MARTIN WASSEN &  
MATTHIJS SCHOUTEN**

**Dr. B.J.M. Robroek**  
Landscape Ecology, Institute of Environmental Biology, Universiteit Utrecht, Postbus 800.84, 3508 TB Utrecht  
b.j.m.robroek@uu.nl  
**Drs. M.B. Eppinga**  
Environmental Sciences, Copernicus Institute for Sustainable Development, Universiteit Utrecht, Postbus 80115, 3508 TC Utrecht  
**Dr. J. Limpens** Nature Conservation and Plant Ecology, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen  
**Prof. dr. M.J. Wassen**  
Environmental Sciences, Copernicus Institute for Sustainable Development, Universiteit Utrecht  
**Prof. dr. M.G.C. Schouten**  
Staatsbosbeheer, Postbus 1300, 3970 BH Driebergen

Foto **Bjorn Robroek** hoogveen-gebied in het Endla natuurre-servaat in Estland.

aal van 60.000 hectare aan hoogveen over (Smolders *et al.*, 2004), en het meeste daarvan is ontwaterd. Bovendien is de diversiteit aan veenmossoorten in onze huidige hoogvenen lager dan die vroeger was, omdat voornamelijk de karakteristieke bultvormende veenmossen ontbreken (Schouten *et al.*, 1998).

### **Afwezigheid bultvormende veenmossen**

Binnen het huidige tijdperk van natuurherstel staan hoogvenen om diverse redenen weer hoog op het wensenlijstje van natuurbeschermingsorganisaties. Ze vormen een karakteristiek landschapstype dat veel Nederlanders aanspreekt en ze kennen een hele eigen soortensamenstelling. Daarnaast speelt intact hoogveen, op wereldschaal, een belangrijke rol bij het vastleggen van koolstof (zie kader). De afgelopen jaren zijn op diverse plaatsen in Nederland hoogveenherstelprojecten gestart, bijvoorbeeld in het Haaksbergerveen, het Bargerveen en de Mariapeel. Daarbij wordt vooral ingezet op het herstel van een functionele acrotelm: de laag van levend en weinig vergaand veenmosveen waarin het freatisch waterniveau op en neer beweegt. De belangrijkste maatregel daarbij is het verhogen van de waterspiegel in de ontwaterde terreinen. Hoe-

wel zich in restauratieprojecten vaak al snel een nieuwe veenmosvegetatie ontwikkelt, vestigen de karakteristieke bultvormende veenmossen zich vooralsnog maar moeilijk (Joosten, 1995; Schouwenaars *et al.*, 2002). De aanwezigheid van grote oppervlakten van deze soorten is echter cruciaal voor het ontstaan van een goede acrotelmstructuur en het herstel van een veenvormend ecosysteem (Smolders *et al.*, 2004). In Nederland lijkt het erop dat de ontwikkeling en het herstel van hoogveenvegetaties stagneert in een fase waarbij slenksoorten zoals *Sphagnum cuspidatum* (waterveenmos) en *S. fallax* (fraai veenmos) domineren. Waarom juist deze soorten onze veenrestanten hebben gekoloniseerd is niet geheel duidelijk, maar waarschijnlijk spelen de abiotische omstandigheden (waterstanden die in herstelprojecten gerealiseerd worden en hoge stikstof deposities) daarbij een belangrijke rol. De stagnatie in dit door slenksoorten gedomineerde stadium kan grofweg twee oorzaken hebben. Ten eerste zouden de juiste milieuomstandigheden voor vestiging van bultvormende soorten, bijvoorbeeld *S. magellanicum* (hoogveenveenmos), *S. rubellum* (rood veenmos) en *S. fuscum* (bruin veenmos) kunnen ontbreken. De verrijking met voedingsstoffen zoals stikstof en fosfaat, waardoor de concurren-

### **Het belang van een divers hoogveen**

Intacte hoogvenen worden gekenmerkt door de aanwezigheid van een patroon van microtopografische elementen, of microhabitats, die variëren van natte depressies (slenken) en iets drogere, maar regelmatig geïnundeerde vlakke delen tot droge bulten. Elk van deze habitats wordt gekenmerkt door een verschillende set van veenmossoorten. Niet alleen vanuit botanisch oogpunt is een breed scala aan veenmossen en habitats belangrijk; een grote diversiteit aan habitats werkt ook positief voor de hoogveenfauna (Verberk & Esselink, 2003). Door haar verscheidenheid aan eigenschappen draagt een grote diversiteit van veenmossen ook bij aan het zelfregulerende vermogen van hoogvenen. Doordat de samenstelling van soorten en van microhabitats in hoogveen dynamisch is en afhangt van factoren zoals neerslag en temperatuur, verhoogt een ruimtelijk divers patroon de veerkracht en stabiliteit van het ecosysteem, waardoor veranderende milieufactoren (bijvoorbeeld klimaatverandering) minder vat hebben op het functioneren van het systeem (Riutta *et al.*, 2007). Dit laatste werd elegant geïllustreerd door Kivimäki *et al.* (2008), die laten zien dat een grote diversiteit aan functionele plantengroepen (zowel slenk- en bultvormende veenmossen als de vaatplanten die deze microhabitats koloniseren) bijdraagt aan een grotere capaciteit om koolstof op te slaan.

---

tiepositie van veenmossen ten opzichte van vaatplanten, en die van bultvormende veenmossen ten opzichte van snel groeiende slenksoorten als *S. fallax* en *S. cuspidatum* afneemt, speelt daarbij waarschijnlijk een belangrijke rol (Lamers et al., 2000; Limpens et al., 2004). Ten tweede is het mogelijk dat er geen 'donor populatie' of diasporen van bultvormende soorten aanwezig zijn. Aangezien sporen van veenmossen zich verspreiden over afstanden tot wel 100 kilometer (Soro et al., 1999; Campbell et al., 2003) lijkt deze laatste verklaring echter onwaarschijnlijk. Vestiging van bultvormende veenmossen in de reeds aanwezige vegetatie lijkt de bottleneck in de ontwikkeling van een veenvegetatie met de kenmerkende bult - slenk structuur (Smolders et al., 2003). Uit Zweeds onderzoek blijkt dat de kieming van veenmossporten uiterst moeizaam verloopt in een al aanwezige vegetatie (Sundberg & Rydin, 2002). De introductie van de cruciale bultvormende veenmossen door transplantatie zou dit vestigingsprobleem kunnen verhelpen, waardoor de ontwikkeling van een gevarieerde veenmosvegetatie versneld wordt.

### **Herintroductie van doelsoorten**

Kolonisatie van met name bultsoorten lijkt de limiterende factor in het herstel van karakteristieke, goed functionerende, koolstofvastleggende hoogvenen. Zou actieve herintroductie van bultsoorten het proces van hoogveenherstel dan kunnen versnellen? Smolders et al. (2003) hebben met hun experiment in een Iers hoogveen laten zien dat geïntroduceerde plaggen bultvormende veenmossoorten – *Sphagnum magellanicum* (hoogveenveenmos) en *S. papillosum* (wrattig veenmos) – zich handhaven en zelfs uitbreiden. De getransplanteerde stukken veenmateriaal waren echter relatief groot (500 vierkante centimeter), wat de toepassing van deze methode in hoogveenherstel vrij arbeidsintensief en kostbaar maakt. Hoewel beter toepasbaar, blijkt transplantatie van diasporen in de

vorm van kleine stukjes veenmos veel minder succesvol. Slechts in enkele gevallen zijn de mossen in staat zich te handhaven of enigszins uit te breiden (Tomassen et al., 2004). Herintroductie van bultsoorten in Nederlandse hoogvenen lijkt dus een moeizame zaak. In een poging om de knelpunten beter te begrijpen zullen we eerst dieper ingaan op de processen die essentieel zijn voor het functioneren van hoogvenen.

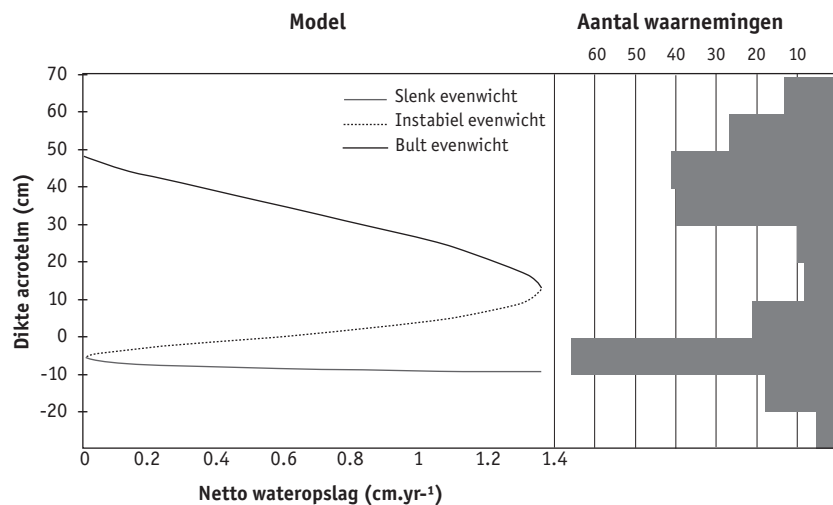
### **Stabiliteit van bulten en slenken**

Verandering van de dikte van een veenlaag wordt in belangrijke mate bepaald door drie processen: toevoer van dood organisch materiaal (productie), verlies van organisch materiaal (decompositie) en inklinking van de veenlaag (compactie). De dikte van de veenlaag neemt toe wanneer op langere termijn de productie groter is dan decompositie en compactie. Binnen een hoogveen verschillen de snelheden waarmee deze processen zich afspelen aanzienlijk (Ohlson & Okland, 1998). Een belangrijke factor daarbij is de dikte van de acrotelm (Belyea & Clymo, 2001), die grofweg overeenkomt met de afstand van het veenmosoppervlak tot het laagste niveau van het freatisch water. In een uitgebreid veldexperiment in een Schots hoogveen zijn productie, decompositie en compactie gemeten over een gradiënt van verschillende acrotelm diktes (Belyea & Clymo 2001). Uit dit onderzoek blijkt dat de successie in venen tendeert naar twee verschillende toestanden. Enerzijds is dat een natte toestand (slenk) met een lage productie van organisch materiaal en een lage microbiële afbraak. Anderzijds is dat een relatief droge toestand (bult) met een hoge productie van organisch materiaal en ook een hoge microbiële afbraak. Deze resultaten werden door deze auteurs gebruikt voor de parameterisatie van een model dat voorspelt dat zowel de bult- als de slenktoestand stabiel is. Na verstoring ontwikkelen bulten en slenken zich in de richting van de situatie vóór de perturbatie en keren daarin na verloop van tijd te

rug. Met andere woorden, zowel bulten als slenken kennen een zekere mate van veerkracht ten opzichte van verstoringen. De resultaten van de Schotse modelstudie zijn samengevat in het linkerpaneel van figuur 1. Hierin is te zien dat voor een bepaald bereik in netto wateropslag (het verschil tussen neerslagoverschot en afvoer door drainage) er zowel een natte (de grijze lijn) als een droge (de zwarte lijn) stabiele toestand mogelijk is. Tussen de twee evenwichten

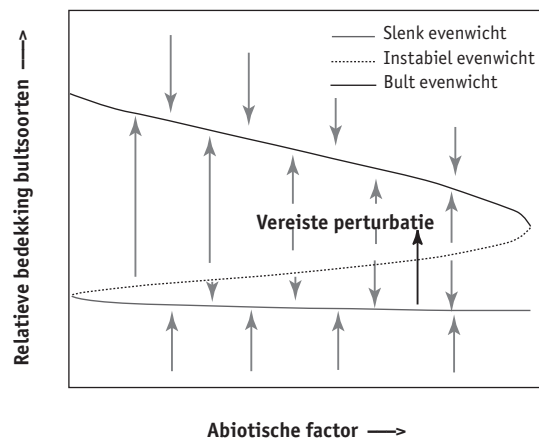
ligt een instabiel evenwicht (de zwarte stippellijn), en deze lijn bepaalt de grens waarboven een plek zal doorgroeien tot een bult. Onder deze grens zal de plek vernatten tot een slenk.

Het model van Belyea & Clymo (2001) verklaart de stabiliteit van bulten en slenken in een Schots hoogveen en op een kleine ruimtelijke schaal. Hoe relevant zijn deze uitkomsten voor andere hoogveenen en ruimtelijke schalen?



**Figuur 1** Het linkerpaneel geeft de resultaten weer van een gecombineerde veld- en modelstudie door Belyea & Clymo (2001). Negatieve acrotelm diktes verwijzen naar een toestand waarbij de waterspiegel boven het maaiveld staat. De twee stabiele evenwichten worden aangegeven door de grijze (natte slenk toestand) en zwarte lijn (droge bult toestand). De stippellijn geeft de instabiele toestand weer. Afhankelijk van de wateropslag is een acrotelm die tussen de 13 en -6 cm dik is dus niet stabiel. Het rechterpaneel laat de resultaten zien van metingen van acrotelmdiktes in een patroonveen in het Vasyugan, West-Siberië (Eppinga *et al.* 2008). Deze metingen laten een sterke bimodaliteit in acrotelmdikte zien: droge en natte toestanden worden het vaakst gemeten, maar tussenliggende waarden komen weinig voor. De pieken in de acrotelm distributie closely resemble the predicted stable states in the model of Belyea & Clymo (2001) voorspelde stabiele evenwichten.

**Figure 1** The left panel shows the results of a combined field and model study (Belyea and Clymo 2001). Negative values for acrotelm thickness indicate that the water table is above the surface. The two equilibria are indicated by a grey line (wet state) and a black line (dry state). The dotted line indicates the unstable state. The right panel shows the results of measurements of acrotelm thicknesses across a patterned mire in the Vasyugan area, Western Siberia (Eppinga *et al.*, 2008). These measurements reveal a strong bimodality in acrotelm thickness: most frequently observed where a dry state or a wet state, but intermediate acrotelm thicknesses rarely occurred. The peaks in the acrotelm distribution closely resemble the predicted stable states in the model of Belyea & Clymo (2001)



**Figuur 2** stabiliteit van bulten en slenken, gebaseerd op de modelresultaten van Eppinga *et al.* (2009). De grijze pijlen geven de richting aan waarin de vegetatiesamenstelling zal veranderen, gegeven de abiotische toestand van het systeem. Stijgende pijlen betekenen een toename in het door bultsoorten gedomineerde oppervlak, dalende pijlen een afname. Om van een slenk- naar een bulttoestand te evolueren is een substantiële perturbatie nodig (zwarte pijl). Bij introductie van bultsoorten moet de oppervlak/biomassa boven een kritische grens liggen.

**Figure 2** stability of hummocks and hollows based on model results of Eppinga *et al.* (2009). The grey arrows show the direction of vegetation change. Upward arrows indicate an increase in hummock cover, downward arrows a decrease. The transition of one state to the other can only be achieved by a substantial perturbation (black arrow). If hummock species are introduced the cover/biomass of introduced hummock species needs to exceed a critical threshold.

---

De tweedeling in stabiele dunne (slenk situaties) en dikke (bult situaties) acrotelmen is recentelijk aangetoond voor een veen met sterke patroonvorming in Siberië (Eppinga *et al.*, 2008; Eppinga *et al.*, 2009). Bovendien suggereert het modelonderzoek van Eppinga *et al.* (2009) dat hoogvenen ook op landschapsschaal bistabiliteit vertonen. Daarbij is sprake van twee vegetatiecomplexen die voorkomen: een complex gedomineerd door slenkvegetatie en een meer gevarieerd complex met zowel slenk- als bultvegetatie (Eppinga *et al.*, 2009). Beide typen worden gedomineerd door verschillende soorten veenmossen en vaatplanten. Deze modelstudie laat zien dat (zowel bij lage als hoge atmosferische depositie van nutriënten) bistabiliteit vooral optreedt wanneer er sprake is van een sterke competitie tussen bult- en slenksoorten.

### Relevantie voor de Nederlandse situatie

Uit de modelstudies kunnen twee algemene lessen getrokken worden:

1. Zowel de bult- als de slenktoestand is stabiel, wat betekent dat de overgang van de ene naar de andere toestand een substantiële perturbatie vereist. Daarbij kan gedacht worden aan een verstoring van de acrotelmdikte, zie Belyea & Clymo (2001) en figuur 1, maar ook aan andere verstoringen zoals een daling in de waterstand;

2. De bistabiliteit treedt met name op als er sprake is van een sterke competitie tussen bult- en slenksoorten.

Het idee van de substantiële perturbatie is grafisch weergegeven in figuur 2: afhankelijk van de abiotische omstandigheden (positie op de X-as), is er een bepaalde minimale perturbatie vereist om van een slenkvegetatie (de grijze lijn) tot een bultvegetatie (de zwarte lijn) te komen. Bij het herstellen van een diverser, goed functionerend hoogveen, zouden we dergelijke verstoringen kunnen oproepen door waterstanden te manipuleren en, volgens de klassieke competitietheorie (Lotka-Volterra),

ook door bepaalde doelsoorten te herintroduceren, mits de introductie de vereiste verstoring teweegbrengt. Voor de Nederlandse situatie houdt dit in dat we de dominantie van slenksoorten zouden kunnen doorbreken door het transplanteren van bultvormende veenmossoorten. De genoemde modellen genereren een algemeen idee over het functioneren van hoogvenen, maar geven op een groter detailniveau nog geen inzicht in welke processen nu een cruciale rol spelen in de competitie tussen bult- en slenkveenmossoorten, en welke processen dus uiteindelijk bepalen of herintroductie van bultsoorten in Nederlandse hoogvenen succesvol kan zijn. Dit kan echter wel vastgesteld worden aan de hand van recent empirisch onderzoek naar de ecologie van veenmossen.

### Het belang van water en isotropie

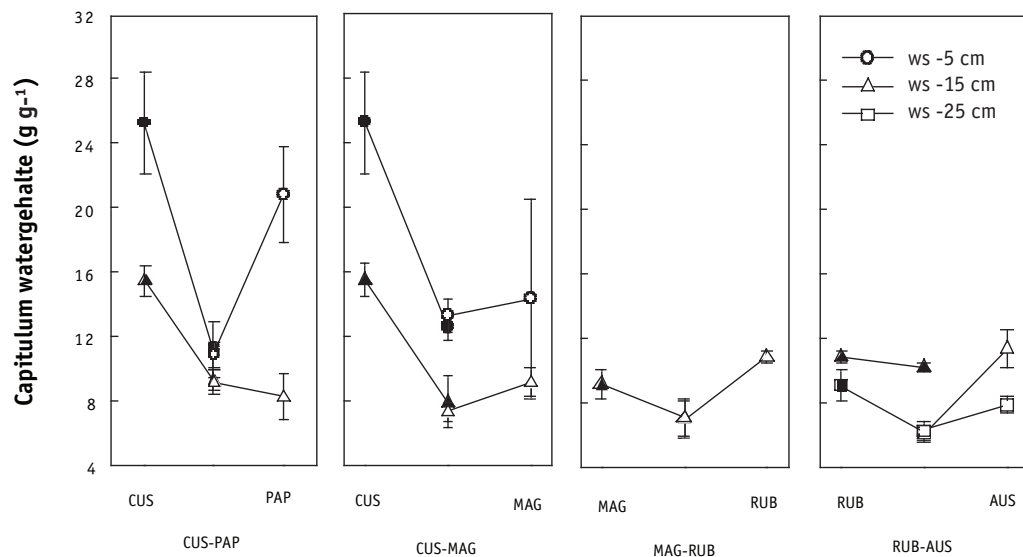
Anders dan vaatplanten bezitten veenmossen geen wortels waarmee ze water kunnen opnemen. Ze doen dat over hun hele oppervlak en slaan het op in speciale (hyaliene) cellen. Ook wordt veel water tussen de individuele planten in het veenmostapijt vastgehouden. De interspecifieke verschillen tussen veenmossoorten om water te transporteren en vast te houden zijn daarmee van groot belang bij de onderlinge concurrentie. Ook de verschillen in morfologische en fysiologische eigenschappen van slenk- en bultsoorten spelen een belangrijke rol (Titus & Wagner, 1984; Wagner & Titus, 1984; Rydin 1993). In het algemeen wordt de hoogte van het veenmosoppervlak boven de waterspiegel, en daarmee de eerder al genoemde dikte van de acrotelm, gezien als de belangrijkste sturende factor voor de concurrentie tussen veenmossen. Bultsoorten hebben een competitief voordeel als de waterstand zich dieper onder het oppervlak bevindt, terwijl slenksoorten het beter doen bij hoge waterstanden. Toch is er weinig onderzoek gedaan naar de feitelijke mechanismen die in die competitie tussen bult- en slenksoorten een rol spe-

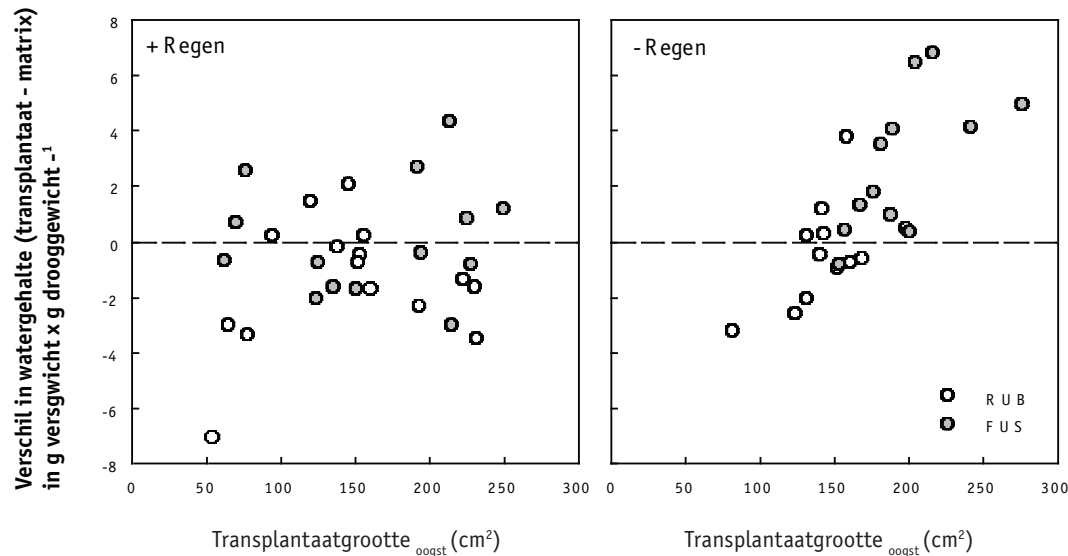
len. Herstel van een functionele actrotelm wordt momenteel vooral nagestreefd door de manipulatie van waterstanden, waarbij veldexpertise een grote rol speelt maar fundamenteel wetenschappelijk onderzoek ontbreekt. Recent onderzoek biedt echter zicht op de onderliggende mechanismen van de competitie tussen veenmossen. Wij hebben in Ierland en Estland kleine ( $\pm 38 \text{ cm}^2$ ) en grote ( $\pm 150 \text{ cm}^2$ ) intacte stukken tapijt getransplanteerd van de bultsoorten *S. rubellum* (rood veenmos) en *S. fuscum* (bruin veenmos) in een matrix van *S. magellanicum* (hoogveen veenmos). De kleine transplantaten bleken zich moeilijk te handhaven in hun nieuwe omgeving, terwijl de grote transplantaten, weliswaar na een initiële afname, daartoe vrij goed in staat waren en zelfs in oppervlakte toenamen (Robroek et al., ingediend). Een mogelijke verklaring bieden de gegevens van een eerder uitgevoerd kasexperiment waarbij zes verschillende veenmossen in monoculturen en in combinatie met een andere soort werden gekweekt bij verschillende waterstanden. Uit deze gegevens bleek

dat het watergehalte van de moshoofdjes (capitula) van twee soorten die naast elkaar groeiden vrijwel gelijk was, terwijl dat aanzienlijk kon verschillen bij soorten die in monocultuur waren opgekweekt, zie figuur 3. Een interessant resultaat was dat twee soorten met verschillende fysische eigenschappen (anisotropie) over het algemeen een lager watergehalte hadden wanneer ze naast elkaar groeiden dan afzonderlijk in monocultuur, vergelijk de linker- en rechter datapunten in figuur 3 met de middelste (Robroek et al., 2007). Bovenstaande resultaten doen vermoeden dat het volume van isotroop veenmateriaal, ofwel de hoeveelheid homogeen veenmateriaal, van belang is voor de waterhuishouding van veenmossen. Een vergelijkbare relatie tussen het volume van veenmossen en hun autecologie is recentelijk gevonden in een kasexperiment waarbij twee veenmossoorten in verschillende mixverhoudingen opgekweekt zijn. Limpens et al. (2008) laten zien dat de  $\text{CO}_2$ -concentratie onder het veenoppervlak afhangt van de bedekking van de afzonderlijke

**Figuur 3** Watergehaltes (versgewicht x drooggewicht<sup>-1</sup>) van monoculturen van *Sphagnum cuspidatum* (CUS), *S. papillosum* (PAP), *S. magellanicum* (MAG), *S. rubellum* (RUB) en *S. austinii* (AUS) en hun mengculturen. In elk paneel geven de datapunten aan de linker- en rechterkant de watergehaltes weer van de monoculturen; die in het midden van de mengculturen. De verschillende symbolen geven de experimentele waterstanden (WS) weer. Aangepast naar Robroek et al. (2007).

**Figure 3** Water contents (fresh weight x dry weight<sup>-1</sup>) of monocultures of *Sphagnum cuspidatum* (CUS), *S. papillosum* (PAP), *S. magellanicum* (MAG), *S. rubellum* (RUB) and *S. austinii* (AUS) and several species mixtures (CUS-PAP, CUS-MAG, MAG-RUB en RUB-AUS), at three water table depths (WS). Adapted after Robroek et al. (2007).





**Figuur 4** De relatie tussen het oppervlak van de getransplanteerde bultsoorten (RUB = *S. rubellum*; FUS = *S. fuscum*) en het verschil in watergehalte (g versgewicht  $\times$  g drooggewicht<sup>-1</sup>) tussen het transplantaat en de omringende bestaande veenmosvegetatie (matrix). Het linker paneel geeft de relatie voor deze veenmossen weer zoals gemeten na een vijfdaagse periode van regen. Het rechter paneel geeft de relatie weer zoals gemeten na een vijf dagen durende droge periode.

**Figure 4** The relationship between patch size at harvest of the large transplants and the difference in water content (WC; g fresh weight  $\times$  g dry weight<sup>-1</sup>) between the transplanted patch and its surrounding matrix. Data are shown for *Sphagnum rubellum* (RUB) and *S. fuscum* (FUS). The left panel shows the relationship with a preceding period of precipitation, whereas the right panel shows the relation with a preceding period (5 days) of drought.

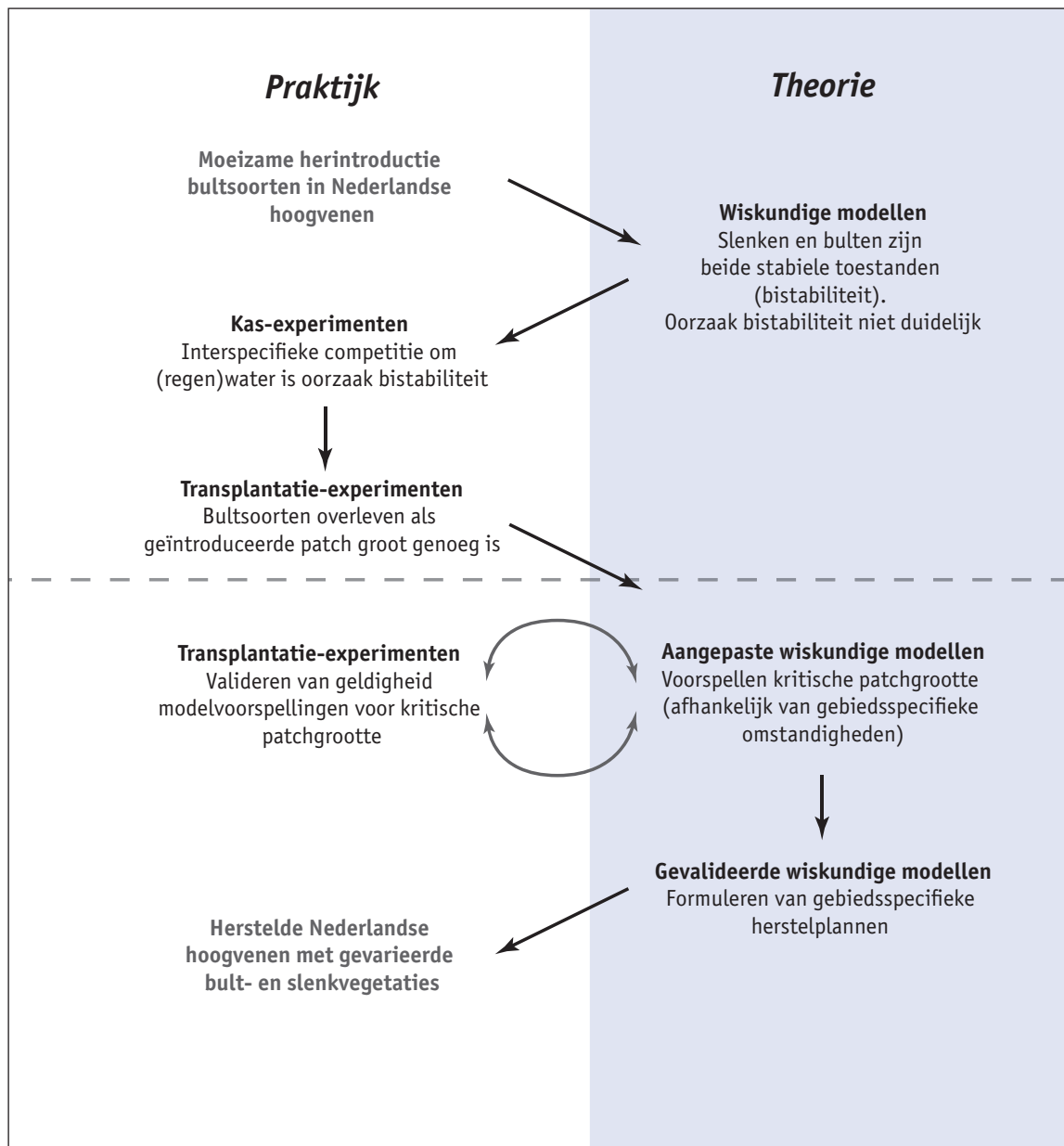
soorten. Dit vermogen tot het creëren van een gunstige autecologie naarmate de bedekking van de eigen soort toeneemt, is met enige voorzichtigheid ook waargenomen bij de eerder beschreven transplantatieproeven in Ierland en Estland. Bij de oogst van dit experiment zijn de watergehalten van de overgebleven transplantaten en de omringende vegetatie gemeten en gerelateerd aan de oppervlakten van de transplantaten aan het einde van het experiment. De uitkomst liet zien dat bij afwezigheid van regen (in ons experiment een relatief droge periode van vijf dagen) de grootte van het transplantaat cruciaal was bij de vorming van een eigen microhydrologie of hydrologische niche (figuur 4). Bij afwezigheid van regen bleken de bultvormende soorten (*S. rubellum* en *S. fuscum*) vaak in staat een hoger watergehalte te creëren dan de hun omringende matrix (*S. magellanicum*). Bij droogte zullen deze bultvormende soorten daardoor langer in staat zijn door te groeien, wat hun een competitief voordeel oplevert.

## Hoogveenherstel in Nederland: van droom naar werkelijkheid

De in Nederland overgebleven hoogveenrestanten vertonen een relatief geringe diversiteit aan veenmossen en in de herstelprojecten blijft de veenvegetatie vaak in een slenkstadium steken. De theoretische modellen geven een mogelijke verklaring voor de moeizame vestiging van bultsoorten in Nederlandse hoogvenen: er is een aanzienlijke perturbatie nodig om van een slenk- naar een bultsituatie te gaan. Deze modellen zijn echter niet gedetailleerd genoeg om de cruciale onderliggende processen te identificeren. Vervolgens hebben we recent empirisch onderzoek besproken dat er op duidt dat sterke interspecifieke competitie tussen veenmossoorten om (regen)water gedurende droge perioden, een cruciaal proces is. De resultaten van het genoemde transplantatie experiment laten zien dat het succes van veenmostransplantatie afhankelijk is van het vermogen van deze transplantaten om

**Figuur 5** Schematische weergave van een mogelijke combinatie van theoretisch en empirisch onderzoek die zou kunnen bijdragen aan het succesvol herstel van Nederlandse hoogvenen. Het gebied boven de grijze stippellijn geeft de huidige status aan waarin het onderzoek, zoals in dit artikel beschreven, zich bevindt.

**Figure 5** Schematic diagram of a possible combination of theoretical and empirical research, which could contribute to successful restoration of Dutch bogs. The area above the dashed grey line indicates the current state of the art of the research as described in this paper.





---

hun eigen ideale omgeving te creëren. Het gekozen transplantaat moet daartoe een bepaalde minimum oppervlakte bezitten. Een belangrijke vraag die nu beantwoord moet worden is dus: wat is de minimaal benodigde oppervlakte van transplantaten om een herintroductie van bultsoorten kansrijk te maken? Het zal moeilijk zijn om deze vraag alleen met experimenten te beantwoorden, omdat het antwoord afhangt van gebiedsspecifieke omstandigheden en hydrologie. Daarom lijkt het ons waardevol om de resultaten van recent empirisch onderzoek weer terug te koppelen naar de eerder beschreven modellen. Een dergelijke combinatie van modellen en experimenten (samengevat in figuur 5) kan gebruikt worden om gebiedsspecifieke strategieën voor hoogveenherstel te ontwikkelen. Ons onderzoek laat zien dat naast het creëren van gunstige omstandigheden voor veenmosgroei, herintroductie van

bultvormende veenmossen kan leiden tot het doorbreken van de stagnatie in het Nederlandse hoogveenherstel, waarmee een noodzakelijke stap voorwaarts gezet wordt om van onze droom, ècht werkelijkheid te maken.

### Dank

Het onderzoek van B.J.M. Robroek is financieel gesteund door Staatsbosbeheer, de Nederlandse stichting tot behoud van Ierse venen en NWO-Waterproject 857.00.010; dat van M.B. Eppinga door een VIDI beurs, die door de Nederlandse organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO-ALW) is toegekend aan Max Rietkerk (Universiteit Utrecht).

---

### Summary

#### Bog restoration in the Netherlands: more than just a dream

**Bjorn Robroek, Maarten Eppinga, Juul Limpens, Martin Wassen & Matthijs Schouten**  
bogs, restoration, nature conservation, perturbation

In deteriorated bogs, restoration measures mainly focus on re-wetting. These measures, however, do not necessarily result in the re-establishment of a complete set of peat mosses (*Sphagnum*). In most cases only *Sphagnum* species typical for lawns or hollows re-establish. Unsuitable environmental conditions for re-establishment of hummock species might be a bottleneck. This paper focuses on this bottleneck combining results of modelling studies with empirical and experimental research

in bog restoration projects. Modelling studies suggest that raised bog vegetation shows bi-stability: both the hollow state and the hummock state are alternate stable equilibrium states, needing a substantial perturbation to go from one state to another. Recent empirical research identifies inter specific competition for (rain)water between hummock and hollow *Sphagnum* species as the key process causing this bi-stability. The ability of transplants of typical hummocks species to re-establish in restored bogs relates to patch size, physical properties of the peat, and environmental conditions, and merits further study. We argue that the recent insights from empirical studies should be incorporated in the theoretical models, so that these expanded models can be used to design effective, site-specific restoration strategies. With such knowledge restoring bogs may become more than just a dream.

Foto Bjorn Robroek  
Kleine veenbes (*Vaccinium  
oxycoccus*)

## Literatuur

**Belyea, L.R. & R.S. Clymo, 2001.** Feedback control of the rate of peat formation. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 268, 1315-1321.

**Campbell, D.R., L. Rochefort & C. Lavoie, 2003.** Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. Journal of Applied Ecology 40, 78-91.

**Eppinga, M.B., M. Rietkerk, W. Borren, E.D. Lapshina, W. Bleuten & M.J. Wassen, 2008.** Regular surface patterning of peatlands: confronting theory with field data. Ecosystems 11, 520-536.

**Eppinga, M.B., M. Rietkerk, M.J. Wassen & P.C. de Ruiter, 2009.** Linking habitat modification to catastrophic shifts and vegetation patterns in bogs. Plant Ecology 200, 53-68.

**Gorham, E., 1991.** Northern Peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. Ecological applications 1, 182-195.

**Joosten, J.H.J., 1995.** Time to regenerate: long term perspectives of raised bog regeneration with special emphasis on palaeoecological studies. In: B.D. Wheeler *et al.* (eds.) Restoration of temperate wetlands. Chichester, UK. J. Wiley & Sons: 379-404.

**Kivimäki, S.K., M. Yli-petäys & E.-S. Tuittila, 2008.** Carbon sink function of sedge and Sphagnum patches in a restored cut-away peatland: increased functional diversity leads to higher production. Journal of Applied Ecology 45, 921-929.

**Lamers, L.P.M., R. Bobbink & J.G.M. Roelofs, 2000.** Natural filter fails in polluted raised bogs. Global Change Biology 6, 583-586.

**Limpens, J., F. Berendse & H. Klees, 2004.** How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on Sphagnum and vascular plants in bogs. Ecosystems 7, 793-804.

**Limpens, J., B.J.M. Robroek, M.M.P.D. Heijmans & H.B.M. Tomassen, 2008.** Can mixing ratio and species affect the use of substrate-derived CO<sub>2</sub> by Sphagnum? Journal of Vegetation Science 19, 841-848.

**Ohlson, M. & R.H. Okland, 1998.** Spatial variation in rates of carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog. Ecology 79, 2745-2758.

**Riutta, T., J. Laine & E.-S. Tuittila, 2007.** Sensitivity of CO<sub>2</sub> exchange of fen ecosystem components to water level variation. Ecosystems 10, 718-733.

**Robroek, B.J.M., J. Limpens, A. Breeuwer, P.H. Crushell & M.G.M. Schouten, 2007.** Interspecific competition between Sphagnum mosses at different water tables. Functional Ecology 21, 805-812.

**Rydin, H., 1993.** Mechanisms of interactions among Sphagnum species along water-level gradients. Advances in Bryology 5, 153-85.

**Rydin, H. & J. Jeglum, 2006.** The Biology of Peatlands. Oxford University Press.



**Schouten, M.G.C., J.M. Schouvenaars, H. Esselink, L.P.M. Lamers & P.C. van der Molen, 1998.** Hoogveenherstel in Nederland - droom en werkelijkheid. In: R. Bobbink, J.G.M. Roelofs & H.B.M. Tomassen (red.). Effectgerichte maatregelen en behoud van biodiversiteit in Nederland:93-113.

**Schouvenaars, J.M., H. Esselink, L.P.M. Lamers & P.C. van der Molen, 2002.** Ontwikkelingen en herstel van hoogveensystemen. Bestaande kennis en benodigd onderzoek. Ede. Expertisecentrum LNV.

**Smolders, A.J.P., H.B.M. Tomassen, J. Limpens, G.-J. van Duinen, S. van der Schaaf & J.G.M. Roelofs, 2004.** Perspectieven voor hoogveenherstel in Nederland. In: G.J. van Duinen, R. Bobbink, Ch. van Dam, H. Esselink, R. Hendriks, M. Klein, A. Kooijman, J. Roelofs & H. Siebel (red.). Duurzaam natuurherstel voor behoud van biodiversiteit; 15 jaar herstelmaatregelen in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur. Ede. Expertisecentrum LNV. Rapport 2004/305.

**Smolders, A.J.P., H.B.M. Tomassen, M. van Mullekom, L.P.M. Lamers & J.G.M. Roelofs, 2003.** Mechanisms involved in the re-establishment of Sphagnum-dominated vegetation in re-wetted bog remnants. Wetlands Ecology and Management 11, 403-415.

**Soro, A., S. Sundberg & H. Rydin, 1999.** Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. Journal of Vegetation Science 10, 549-560.

**Sundberg, S. & H. Rydin, 2002.** Habitat requirements for establishment of Sphagnum from spores. Journal of Ecology 90, 268-278.

**Titus, J.E. & D.J. Wagner, 1984.** Carbon balance for two Sphagnum mosses: water balance resolves a physiological paradox. Ecology 65, 1765-1774.

**Tomassen, H., F. Smolders, J. Limpens, S. van der Schaaf, G.-J. van Duinen, H. Esselink & J. Roelofs, 2004.** Onderzoek ten behoeve van herstel en beheer van Nederlandse hoogvenen: tussentijdse rapportage 2004.

**Verberk, W.C.E.P. & H. Esselink, 2003.** Faunaherstel vereist de integratie van landschapsecologie en dierecologie. Landschap 20/5: 3-7.

**Wagner, D.J. & J.E. Titus, 1984.** Comparative desiccation tolerance of two Sphagnum mosses. Oecologia 62, 182-187.