

Wat is een 'exoot'?

Rob Hengeveld & Fred van den Brink

Dit themanummer is gewijd aan 'exoten', dat wil zeggen aan invasieve, uitheemse soorten die niet in Nederland en Vlaanderen thuishoren. De vraag is hoe om te gaan met deze nieuwe soorten. Ze kunnen soms aanzienlijke problemen geven, niet alleen als onkruid of als plaag, maar ook doordat ze inheemse gemeenschappen kunnen verstoren. Dit maakt het belangrijk om speciale aandacht aan exoten te geven.

Criteria van ruimte en tijd

Een belangrijke vraag is hoe we 'exoten' kunnen herkennen tussen alle inheemse soorten. Het uit Noord-Amerika afkomstige Zuiderzeekrabberje (*Rhytidoponopeus harrissii*), bijvoorbeeld, is lange tijd niet als zodanig herkend maar als een Nederlandse endem beschouwd. Exoten zouden soorten kunnen zijn die, bijvoorbeeld in Nederland, van oorsprong niet thuishoren. Maar waar moeten ze dan wel vandaan komen, willen we ze als zodanig kunnen herkennen? En hoelang moeten ze hier dan al voorkomen? Elders in Europa voorkomende soorten zullen hier veelal niet als exoot worden beschouwd, uitgezonderd misschien die uit het Middellandse-zee-gebied. Vaak wordt de Turkse tortel (*Streptopelia decaocto*) als een natuurlijke – en dus onschadelijke – immigrant maar niet als een exoot beschouwd, hoewel hij zich vanuit de subtropen van India heeft uitgebreid (o.a. Hengeveld, 1988, 1989, dit nummer). Echter, de ingevoerde Nijlgans (*Alopochen aegyptiaca*) staat doorgaans als een agressieve exoot te boek. De Turkse tortel hoeft niet bestreden te worden, maar de van dichtbij afkomstige Nijlgans misschien wel (Lensink, dit nummer). Is nu het actieve menselijk handelen het criterium, maar wat zou dat oecologisch voor verschil kunnen maken?

Vaak wordt, in plaats van het van oorsprong voorkomen in een andere biogeografische regio, het oorspronkelijk voorkomen op een ander continent als

criterium gebruikt. Dat is scherper dan louter de afstand binnen een continent. Een introductie van het ene continent naar het andere leidt toch vaak tot rampen, zoals bij het Konijn (*Oryctolagus cuniculus*) vanuit Europa naar Australië en bij de Muskusrat (*Ondatra zibethicus*) uit Canada in Eurazië (Barends, dit nummer). Hoe is het indertijd in Amerika gegaan toen dieren zich vanuit Noord-Amerika naar Zuid-Amerika uitbreidden na de sluiting van de Middenamerikaanse landbrug? Inderdaad ging dat gepaard met een uitstervingsgolf van inheemse diersoorten op beide continenten, wat als aanwijzing is beschouwd voor de plaag die ze als exoten zouden moeten hebben veroorzaakt. Maar ook het klimaat veranderde onder andere door dezelfde sluiting, wat ernstige twijfel geeft aangaande de gebruikelijke exoten verklaring (Vrba, 1994). Gaat het in deze gevallen nu om de geografie of om de oecologie?

Het tijds criterium geeft al evenmin een duidelijk houvast. Want hoever moeten we teruggaan in de tijd om een soort nu als 'nieuw toegevoegd' te kunnen beschouwen? *Rhododendron ponticum*, die nu een ernstige plaag vormt in vele natuurgebieden op de Britse eilanden, was er inheems gedurende het vorige interglaciaal (Usher, 1986). Nu echter is hij ingevoerd en gedraagt hij zich agressief en wordt als exoot beschouwd. Maar vele akkeronkruiden en stinzenplanten (Baas, dit nummer) zijn eveneens ingevoerd, terwijl niemand ze meer wil missen en ze zelfs op de Rode Lijst geplaatst zijn. Doordat ze lang geleden zijn ingevoerd en we het dus niet goed meer weten? Zijn alle soorten exoten? Zelf kijken we misschien wat scheef naar een Paardekastanje (*Aesculus hippocastanum*) (Maes, dit nummer), maar niet naar een Konijn, terwijl beide bij ons door de Romeinen zijn ingevoerd. Konijnen horen erbij, maar de kastanje niet.

Autoecologische criteria

Exoten zouden zich ook onderscheiden door hun uitzonderlijk hoge reproductievermogen, hetzij door de productie van



een groot aantal zaden of eieren, hetzij door een gemakkelijke vegetatieve voortplanting. Ook zouden ze snelle groeiers zijn en kort levend. Dit soort van autoecologische eigenschappen tesamen maken ze tot reproductie- of r-strategen (MacArthur & Wilson, 1967). Daartegenover staan langzame voortplanters en groeiers, de k-strategen. Deze soorten zijn genoemd naar de karakterisering van de draagkracht (carrying capacity) van een omgeving of gemeenschap, *k*, waar zij zich naar zouden richten. De r-strategen, daarentegen, bereiken dit niveau in de regel niet; voor die tijd is de soort lokaal al lang weer uitgestorven en heeft zich inmiddels weer elders gevestigd. *Rhododendron ponticum* met zijn miljoenen zaden per plant per jaar en dit over vele jaren is, qua reproductievermogen, dus zo'n typische r-strategie, maar niet een oud-wordende struik.

Ook de zich gemakkelijk vegetatief voortplantende Brede waterpest (*Elodea canadensis*) hoort hiertoe. Maar waardoor gaan de inheemse Lisdoddesoorten (*Typha spec.*), toch ook meerjarige planten met elk jaar vele zaden, daarentegen achteruit? Op zich is het hebben van een r-strategie geen garantie voor het succes van een soort. Bovendien blijken soorten vaak zowel componenten van r-strategen te bezitten als van k-strategen. Opvallend is dat diverse succesrijke exoten in de



De uit Canada geïntroduceerde Muskusrat (*Ondatra zibethicus*) heeft zich eerst vanuit de omgeving van Praag en later vanuit de Belgische Ardennen over Europa uitgebreid. Deze uitbreiding ging gestaag in alle richtingen, waarbij hij in ca 1960 Nederland bereikte. De Belgische dieren drongen hier al rond 1940 binnen. De soort gedraagt zich als lastige plaag, doordat hij wegen en dijken kan ondermijnen.

Rijn, waaronder de Kaspische slijkgarnaal (*Corophium curvispinum*), de Aziatische korfmossels (*Corbicula spec.*) en de Snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*), een hoge reproductie bezitten (r-strategie) als ook een beperkte vorm van broedzorg (k-kenmerk).

Recent statistisch onderzoek aan in Zuid-Afrika geïntroduceerde soorten van het geslacht *Pinus*, de Den, toont dat de vruchtbaarheid (aantal zaden per seizoen) en de leeftijd van de bomen samen de voornaamste bepalers zijn van de invasiviteit van de individuele soorten van dit geslacht (Rejmanek, 1995). Maar we weten ook dat de arealen van dezelfde soorten in het oorspronkelijke verspreidingsgebied stabiel zijn en niet groter worden. En waardoor is *Rhododendron ponticum* in Groot-Brittannië eveneens een ramp door zijn enorme reproductie, terwijl kwekers op het nabije vasteland van Europa de grootste moeite hebben hem te laten ontkiemen? Geldt de oecologische regel in het ene gebied wel en niet in het andere? Of wordt er in het ene gebied beter aan de specifieke oecologische eisen van een soort voldaan dan in het andere? En hoe werkt dat dan?

Demografische criteria

Exoten zouden hetzij gesloten gemeenschappen kunnen binnendringen, hetzij juist alleen in open gemeenschappen kun-

nen voorkomen. Volgens voorstanders van het eerste idee zouden weinig soorten de onderlinge – en daarmee naar buiten gerichte – concurrentie van gemeenschapsgenoten aankunnen; slechts weinige doorbreken het cordon (Pimm, 1991). Wanneer dat gebeurt, is het evenwicht tussen soorten totaal verstoord. De indringer gaat dan afwisselend door fasen van grote en kleine aantallen totdat er een nieuw, gezamenlijk evenwicht is bereikt en de nieuwkomer in een nieuw patroon is ingepast. De Brede waterpest wordt ook in dit verband veelvuldig genoemd: van een ware pest ontwikkelde de soort zich tot een 'normale' waterplant (Elton, 1958). We dienen hierbij echter te bedenken dat, bijvoorbeeld de in tropisch zoetwater levende Waterhyacint (*Eichhornia crassipes*) zijn oorspronkelijke, hoge plaagdichtheid blijft behouden.

Recent is hier dan ook de 10:10 regel regenover gezet (bijv. Williamson, 1996). Volgens deze regel handhaaft zich slechts 10% van de geïntroduceerde soorten en van deze 10% ontwikkelt zich weer slechts 10% (dus 1% van het oorspronkelijke aantal) tot een plaag. Maar er zijn ook andere percentages gegeven die suggereren dat geïntroduceerde soorten zich de laatste eeuwen steeds gemakkelijker vestigen (Kowarik, 1995). Dit zou komen doordat exoten zich met name in door de mens gevormde landschappen en omstan-

digheden vestigen (Fox & Fox, 1986) en niet of nauwelijks in natuurlijke gemeenschappen voorkomen. De vele Europese vogelsoorten die in Nieuw-Zeeland zijn ingevoerd komen daar alleen in het cultuurlandschap voor, niet in het oorspronkelijke bos of in andere, hoger gelegen berggemeenschappen.

Soms wordt gedacht dat dit zou kunnen komen, doordat de geïntroduceerde – exotische – soorten een bepaalde selectie vormen uit door de mens over de eeuwen heen gevormde gemeenschappen. Deze soorten blijven hun oorspronkelijke voorkeur trouw en willen niet in de nieuw aangeboden, natuurlijke gemeenschappen binnendringen. De mens transporteert dus niet slechts soorten afzonderlijk, maar ongemerkt hele "cultuur"-gemeenschappen (Crosby, 1986; Mack, 1986).

Het mag dan misschien om oecologische factoren en processen gaan, maar over de aard en werking daarvan bestaat nog allerm minst duidelijkheid en overeenstemming. En bovendien kan de aard en werking hiervan per soort of soortsgroep verschillen.

Ervaring en voorspelling van gevolgen van invasies

De regels met betrekking tot de invasiviteit en de gevolgen daarvan, die voor bepaalde soorten en soortsgroepen soms blijken te gelden, worden in feite bepaald

door zeer veel gevallen van introductie met elkaar te vergelijken. Doordat hierop uitzonderingen mogelijk zijn, gebeurt het vergelijken tegenwoordig steeds meer statistisch, zodat de invloed van twee of meer bepalende eigenschappen tegelijkertijd kan worden bepaald (Rejmanek, 1995). Hierdoor kan men de relevante factoren of processen afzonderlijk bepalen, hoewel men geen inzicht verkrijgt in hun onderlinge verband en werking. Met modelbouw probeert men nu juist de gevolgen van hun onderlinge verband te onderzoeken. In dat geval spreekt men niet meer van extrapolatie, maar van voorspelling. Uit hun onderlinge verband wordt ook het onderlinge gewicht van de factoren en processen duidelijk: niet alle zijn even belangrijk.

Een factor die in alle regels ontbreekt is, bijvoorbeeld de grootte van de sterfte onder de individuen van de geïntroduceerde exoot. Dit verklaart waardoor soorten met een klein aantal zaden of eieren agressievere onkruiden of plagen kunnen zijn dan die met een groot aantal: een geringere sterfte compenseert dan deze lage reproductie. Ook wisselingen in agressiviteit, of plaatselijke verschillen hierin, kunnen zo begrijpelijk worden. Soorten met veel nakomelingen maar met een hoge sterfte redden het daarentegen vaak toch niet. Maar dat was niet uit de geografie, de morfologie, de gemeenschapsregels, of uit de algemene oecologie als afzonderlijke factoren te zien. De statistische ervaringsregels geven slechts een deel van de benodigde informatie; modelbouw hierop gestoeld completeert het beeld. We hebben beide typen onderzoek in onderlinge samenhang nodig (Hengeveld, 1996).

De noodzaak en effectiviteit van maatregelen vloeit voort uit de resultaten van modelbouw. Immers, we kunnen hieruit niet alleen het onderlinge belang van de relevante factoren en processen vaststellen, maar we kunnen deze gewichten nu ook gericht veranderen en zo de uitbreiding van de exoot of zijn voortbestaan zelf bepalen.

Wanneer we bijvoorbeeld weten, dat de Chinese wolhandkrab (*Eriocheir sinensis*) (Van den Brink & Van der Velde, dit nummer) als volwassen dier op onze rivieren en binnenwateren schade veroorzaakt, maar zich in zee vermenigvuldigt, en ook dat de sterfte daar het grootst en het meest variabel is, dan zal de effectiviteit van de bestrijding in het zoete water klein

zijn. Modeluitkomsten zouden moeten aangeven of bestrijding van dieren gevangen op weg naar zee het meeste effect zou kunnen opleveren of ook dan zelfs niet. Ook zullen we kunnen bepalen of bestrijding eigenlijk wel nodig is, zoals in het geval van de Nijlgans (Lensink, dit nummer) of juist niet, zoals bij de stinzenplanten (Baas, dit nummer). Voor andere soorten kan bestrijding urgent zijn, zoals bij de Muskusrat (Barends, dit nummer) en zelfs al in een heel vroeg stadium na introductie gedaan moeten worden, zoals in het geval van de Rosse stekelstaartend (*Oxyura jamaicensis*) (Lensink, dit nummer).

Economische en oecologische noodzaak voor maatregelen

Het is dus moeilijk om eenduidig te definiëren wat een exoot is en ook om te meten – en vooral te voorspellen – hoe zijn gedrag in het nieuwe gebied zal zijn. En dit laatste met name in een omgeving die zelf niet constant is, maar vaak sterk varieert. Bovendien weten we nog onvoldoende over het belang van de onderlinge verhoudingen tussen soorten in een gemeenschap; wordt een gemeenschap altijd instabiel door toevoeging van een

soort – de exoot? Of was de gemeenschap al instabiel, zodat de exoot gemakkelijk kon binnendringen? Wat gebeurt er bij het omgekeerde, wanneer een inheemse soort lokaal uitsterft of er zelfs alleen maar sterk achteruit gaat? Raakt de gemeenschap dan eveneens uit balans en hoe vaak komt dat precies voor? Zijn gemeenschappen buiten de areaalgrens van een bepaalde soort permanent uit balans, of neemt een andere soort het daar over? Met welke precisie gebeurt dat dan? Hoewel het antwoord op deze vragen in de regel nog open blijft, kunnen we toch ook weer niet het risico lopen dat het in een aantal gevallen fout kan gaan. De Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) is hiervan een voorbeeld. De soort hoort thuis in Noord-Amerika; de gevolgen van zijn introductie uit Europa zijn rampzalig, in economische zin voor de visserij in de Grote Meren en in oecologische zin voor vele inheemse zoetwatersoorten, ondanks het vele geld dat aan onderzoek en bestrijding is besteed (Nalepa & Schloesser, 1993).

Met een steeds sterker groeiend aantal – gewilde en ongewilde – introducties en met een groeiend landoppervlak met uniforme leefomstandigheden die aan





hun behoeften voldoen worden de bestrijdingskosten hand over hand groter. De Verenigde Staten alleen al besteden jaarlijks ca \$20 miljard aan bestrijding van exoten ten bate van de landbouw. Daar komen vervolgens de verliezen door verminderde gewasopbrengst nog eens bovenop. Daarnaast zijn er verliezen in natuurgebieden aan unieke soorten en gemeenschappen, waarvan we de grootte niet kennen of die we moeilijk of niet in geld kunnen uitdrukken. Hoeveel kost bijvoorbeeld het soortenverlies in de Oostafrikaanse meren door het uitzetten van de Nijlbaars (*Lates niloticus*)? Wat kost het verlies aan wetenschappelijk inzicht in het evolutieproces aldaar (Goldschmidt, 1994)? Hoe groot is het verlies voor de lokale vissers, of voor de omringende oerwouden die nu tot brandstof voor de verwerking van de vis dienen? Zullen de huidige opbrengsten dezelfde blijven of geleidelijk aan afnemen, zodat het verlies zonder 'compenserende opbrengsten' dan uiteindelijk totaal zal zijn?

Als we gaan bestrijden, moeten we dat dan blijven doen met chemicaliën of door een tamelijk lukrake invoering van weer andere exoten? Onzes inziens moeten we meer nadruk gaan leggen op dat

soort van statistisch onderzoek en modelbouw waarmee we inzicht krijgen in de zwakten en sterkten van het dynamische proces dat tot het succes van sommige exoten leidt. Alleen inzicht leidt tot efficiëntie en effectiviteit bij het nemen van maatregelen.

Maar natuurlijk is het krijgen van inzicht in dit soort processen om bestrijdingsmaatregelen efficiënt en effectief te maken niet het enige. Sommige soorten zijn nauwelijks of niet te bestrijden. De uitbreiding van bijvoorbeeld de "Killer bee" (*Apis mellifera scutellata*) verliep in een enorm tempo over zeer grote afstanden in veelal ontoegankelijke gebieden – oerwouden en savannen – in Zuid-Amerika. Door zijn snelle verplaatsing is hij ook in de zuidelijke delen van Noord-Amerika onmogelijk te volgen, en dus niet effectief te bestrijden. De verliezen alleen al door deze ene soort zijn groot, variërend van directe effecten van verminderde honingopbrengst via indirecte effecten van verminderde gewasopbrengst tot – getuige zijn naam – gevaren voor de bevolking (Winston, 1992).

Het enige middel tegen nadelige oecologische en economische gevolgen van exoten is en blijft een strenge regelgeving omtrent voorkoming van uitwisseling van soorten over grote afstanden. Onder een steeds groter wordende economische druk begint dit inzicht inderdaad te groeien en wat vruchten af te werpen. Maar hierop en op vergroting van inzicht in de processen zal snel de grootste nadruk gelegd moeten worden.

Summary

What is an exotic species?

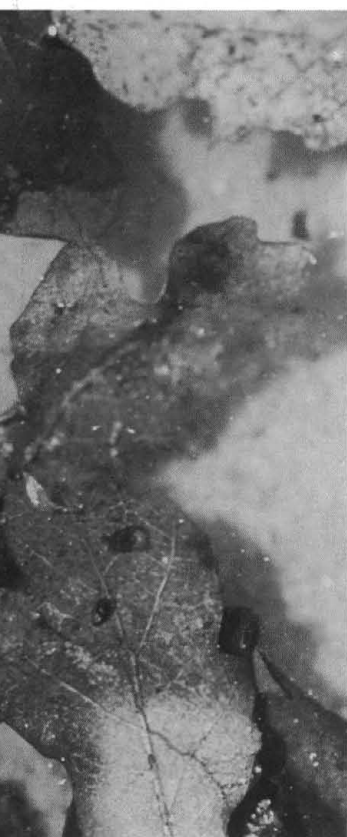
In this paper, we review various definitions of exotic species. As these prove either insufficient or inappropriate for practical measures to be taken, we suggest that a combined approach joining statistical analysis with model building is the only way for countering the ever increasing flood of new invaders approaching every part of the world. This approach should be taken up soon, given the fact that great losses, both ecologic and economic, have not only been effectuated yet, but even greater ones are to be expected in the near future.

Literatuur

- Crosby, A.W., 1986.** Ecological imperialism. Cambridge University Press, Cambridge.
- Elton, C.S., 1958.** The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- Fox, M.D. & B.J. Fox, 1986.** The susceptibility of natural communities to invasion. In: R.H. Groves & J.J. Burdon (eds.). Ecology of biological invasions: 57-66. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goldschmidt, T., 1994.** Darwin's hofvijver. Prometheus, Amsterdam.
- Hengeveld, R., 1988.** Mechanisms of biological invasions. Journal of Biogeography, 15: 819-828.
- Hengeveld, R., 1989.** Dynamics of biological invasions. Chapman & Hall, London.
- Hengeveld, R., 1996.** Problems of biological invasions: an overview. In: O.T. Sandlund, P.J. Schei & A. Viken (eds.). Proc. Norway/UN Conference on alien species: 18-29. NINA, Trondheim.
- Kowarik, I., 1995.** Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek & M. Wade (eds.). Plant invasions: 15-38. SPB Publishing, Amsterdam.
- MacArthur, R.M. & E.O. Wilson, 1967.** The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Mack, R.N., 1986.** Alien plant invasion into the intermountain west: a case history. In: H.A. Mooney & J.A. Drake (eds.). Ecology of biological invasion of North America and Hawaii: 191-213. Springer, New York.
- Nalepa, T.F. & D.W. Schloesser (eds.), 1993.** Zebra mussels. Lewis, Boca Raton.
- Pimm, S.L., 1991.** The balance of nature? University of Chicago Press, Chicago.
- Rejmanek, M., 1995.** What makes a species invasive? In: P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek & M. Wade (eds.). Plant invasions: 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Usher, M.B. 1986.** Invasibility and wildlife conservation: invasive species on nature reserves. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B314: 695-710.
- Vrba, E.S., 1994.** Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. South African Journal of Science, 81: 229-236.
- Williamson, M., 1996.** Biological invasions. Chapman & Hall, London.
- Winston, M.L., 1992.** Killer bees. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Dr. R. Hengeveld
DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
Postbus 23
6700 AA Wageningen

Dr. F.W.B. van den Brink
Bureau Oppervlaktewater - Provincie Limburg
Postbus 5700
6202 MA Maastricht



Ook de Amerikaanse rivierkreeft (*Orconectes limosus*) is in de Nederlandse wateren binnen gedrongen.