

Rob Hengeveld

In hoeverre kunnen we greep krijgen op een soort die zich recent binnen de grenzen van Nederland en België heeft gevestigd, een exoot. Antwoord op deze vraag wordt gegeven aan de hand van het paradepaardje van uitbreidingen onder de vogels: de Turkse tortel (*Streptopelia decaocto*).

Vanuit deze soort met de best bekende uitbreidingsgeschiedenis kunnen we vervolgens kijken wat we met minder bekende exoten zouden kunnen doen.

## Exoten bestrijding vanuit

### De uitbreiding van de Turkse tortel

Figuur 1 laat de uitbreiding van de Turkse tortel zien sinds ca 1900 tot de begin jaren tachtig. We zien dat de uitbreiding gestaag voortgaat, eerst noordwestwaarts en daarna, vanuit de resulterende strook, een zijwaartse uitbreiding in twee richtingen. Dit beeld levert al een eerste vraag op: wat zouden we in Nederland hebben kunnen doen om dit gestage proces te stoppen als we dat zouden hebben gewild? Kunnen we dat alleen in Neder-

land af, of moeten andere, omringende landen meewerken? Wanneer zouden we in de gaten krijgen dat we iets moeten doen en zijn we dan nog op tijd?

De gesloten contouren van figuur 1 blijken vooraf gegaan te worden door eilandjes van vroege vestigingen. Deze eilandjes of bruggehoofden groeien vervolgens uit, het tussenliggende gebied verzadigend. Hier ontmoeten we al weer nieuwe vragen: zouden we het uitbreidingsproces nog vroegtijdig kunnen stoppen door deze eilandjes direct aan te pakken? Deze zijn nog klein en bevatten nog maar weinig individuen. Maar, aan de andere kant, hoe vaak ontstaan ze, op welke afstanden en hoeveel moeite kost het om ze te vinden? Kost de bestrijding in deze fase meer tijd en geld dan die in een gesloten gebied? Waarschijnlijk geldt dit voor de ene soort wel, maar voor een andere niet! Wat bepaalt dat dan?

Figuur 2 geeft de aantallen malen (y-as) weer dat een jonge Turkse tortel op een bepaalde afstand van zijn geboorteplaats is gaan broeden (x-as). Ondanks het feit dat deze afstanden volgens toeval tot stand zijn gekomen – tenslotte dringt de soort een nieuw gebied binnen en kunnen de vogels geen gerichte keuze van nestplaats maken – levert het totaal een mooi, regelmatig beeld op. De meeste vogels blijken dicht bij huis te blijven, maar vele komen toch op grote afstand van hun geboorteplaats terecht. Deze laatste zijn echter wel uitgesmeerd over een oppervlak dat snel groter wordt met de afstand tot het oudernest. Dit betekent dat de eerste vestigingen op grote afstand uiterst dun gezaaid en dus erg moeilijk te vinden zijn.

Hier stuiten we op een lastige tegenstelling: de eerste vestigingen kunnen als 'infectiehaarden' erg belangrijk zijn en nog het gemakkelijkst in de hand gehouden worden, maar ze zijn tegelijkertijd het moeilijkst te vinden. Bij de Turkse tortel zal dit laatste nog wel meevallen vanwege zijn opvallendheid en het grote aantal vogelwaarnemers, maar bij vele

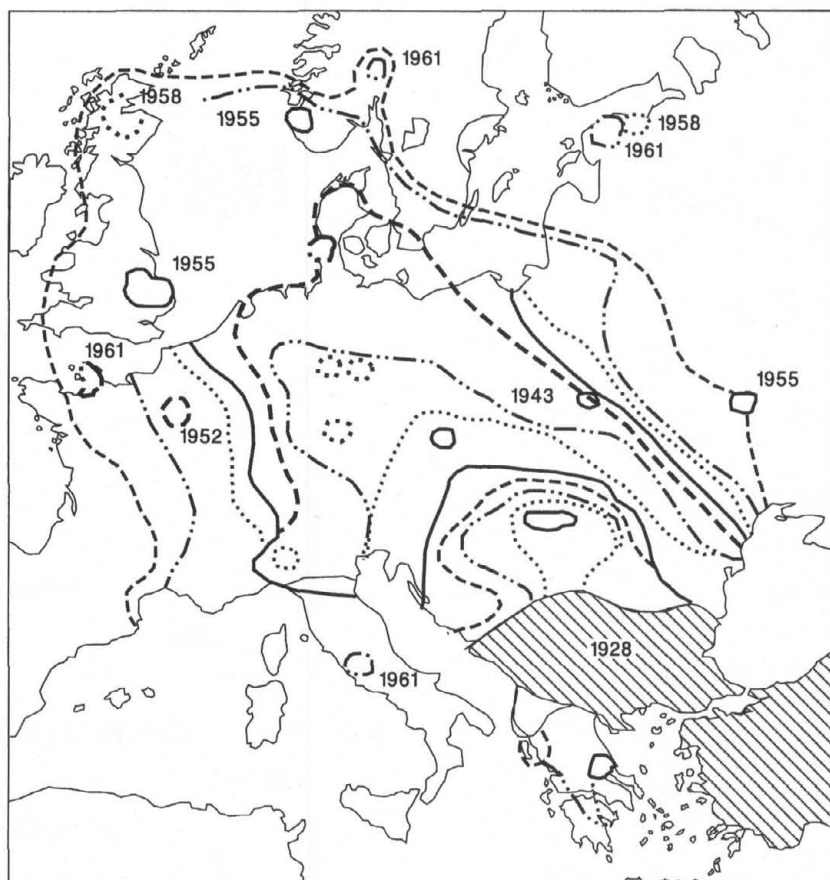


Fig. 1. Uitbreiding van de Turkse tortel over Europa, waarin een aantal vooruitgeschoven bruggehoofden is weergegeven. Deze zijn

ontstaan uit de vestiging van een of meer lange-afstands verspreiders (naar Nowak, 1977).

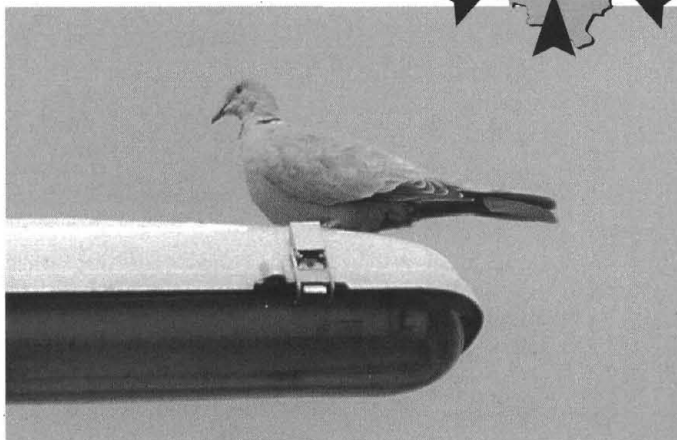


# oecologisch begrip

insectensoorten bijvoorbeeld, zal dat toch lastiger zijn. Over het algemeen is dus de belangrijkste fase het moeilijkst te bepalen. Het opzoeken van de haarden kan in vele gevallen een groter probleem vormen dan de bestrijding van een exoot, wellicht zelfs ten opzichte van de bestrijding in een gesloten verspreidingsgebied.

Tenslotte kunnen we ons afvragen waardoor de Turkse tortel zich nu precies zo snel over Europa heeft uitgebreid. Op deze vraag zijn al veel antwoorden gegeven, maar voor geen ervan bestaat een duidelijk bewijs (Hengeveld, 1989). Deze soort zou, bijvoorbeeld, een 'open' gemeenschap zijn binnengekomen, of hij zou juist de weerstand van een 'gesloten' gemeenschap hebben doorbroken. Er zouden geen of slechts zwakke effecten geweest zijn van natuurlijke vijanden, predatoren of ziekten, of de voedselomstandigheden zouden verbeterd zijn. Of er zou een erfelijke verandering zijn opgetreden die zijn nestgewoonten hebben kunnen wijzigen. Al deze mogelijke oorzaken zijn vanuit lokale situaties bedacht, terwijl de soort zich toch over een enorm gebied met geheel verschillende gemeenschappen en maatschappelijke ontwikkelingen heeft uitgebreid.

We moeten mijns inziens dan ook kijken naar factoren die in dezelfde periode over geheel Eurazië en Noord-Afrika kunnen hebben veranderd en waarop de tortel, gezien zijn specifieke biologische eigenschappen, heeft kunnen inspelen. De enige factoren die overblijven zijn klimaatsfactoren. Hiervan is bekend dat de temperatuur in de laatste decennia van de vorige eeuw hoger is geworden, dat er de eerste decennia van de huidige eeuw een koelere periode was die aan het eind van de jaren twintig weer omsloeg in één met hoge temperaturen. De uitbreidingsgolven van de Turkse tortel komen hiermee overeen (fig. 1). Hierbij is het interessant te zien dat tot 1928 zijn verspreidingsgebied zich beperkte tot de Balkan ten zuiden van de Alpen. De dalen waren kennelijk te koud om er vol-



De Turkse tortel (*Streptopelia decaocto*) heeft zich sinds ca 1900 vanuit Turkije en de Balkan natuurlijk uitgebreid over de rest van Europa. Wat de snelheid

van uitbreiden betreft, gedroeg hij zich als een ware invasiesoort, maar hij bereikte niet die aantallen dat hij tot een lastige plaag werd.

doende te kunnen broeden, wat na die tijd in de warmere periode wel lukte. In de warmere jaren dertig kwam hij dus over deze drempel, waarna hij zich in het meer gelijkmatige Atlantische klimaat bevond.

Nu kon deze oorspronkelijk subtropische soort een andere eigenschap gebruiken: hij broedt zolang de omstandigheden dat toelaten en is hierbij niet aan bepaalde seizoenen gebonden. In het

Atlantische klimaat broedt hij nu praktisch het hele jaar door, waardoor zijn netto reproductie net boven de vervangingswaarde uitstijgt. Elk wijfje wordt dus in de volgende generatie gemiddeld door net iets meer dan één ander wijfje vervangen. Hierdoor groeit de populatie en gaat zich uitbreiden. Overigens betekent dit voor deze soort ook weer niet dat de uitbreiding extra door bevolkingsdruk wordt gedreven: gedurende de eerste vijftien jaar groeide de Nederlandse populatie ongeremd zonder een enkele tegen- druk van een mogelijke te hoge dichtheid. Alleen de overproductie onder gunstige klimaatsomstandigheden schijnt dus tot deze spectaculaire uitbreiding te hebben geleid. Soorten met andere, specifieke biologische eigenschappen hebben op geheel andere, specifieke wijze op deze veranderende omstandigheden gere-

aantal broedparen

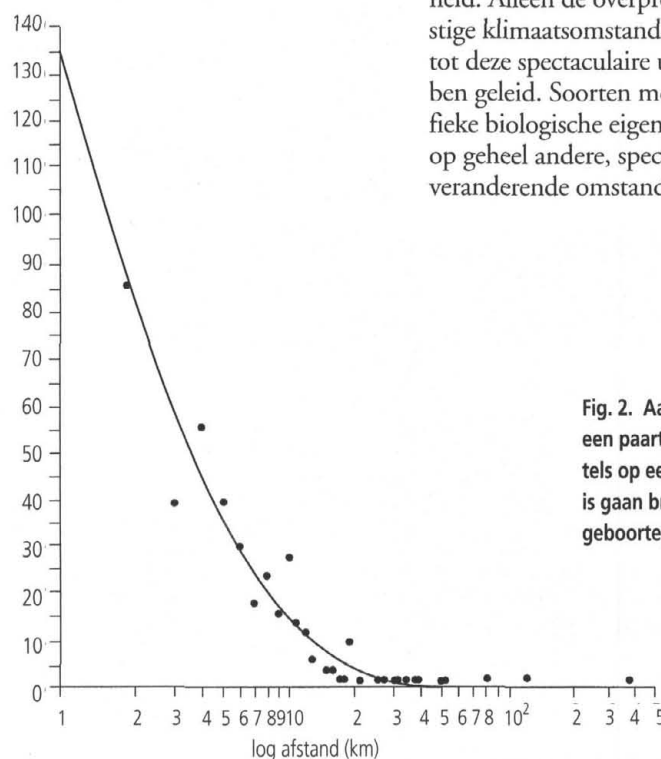


Fig. 2. Aantallen malen dat een paartje jonge Turkse tortels op een bepaalde afstand is gaan broeden t.o.v. hun geboorteplaats.

ageerd, eveneens door uitbreiding van hun leefgebied, of door een inkrimping of verschuiving ervan.

## Oecologische factoren

Wat bepaalt nu precies of het opzoeken van haarden wel of niet een groter probleem zal zijn dan de daadwerkelijke bestrijding van een exoot? Aan de ene kant is dat, zoals gezegd, de grootte van de afstanden, alsook de vindbaarheid van de soort. Daarnaast speelt de reproductiesnelheid een rol. Is die snelheid klein, dan geeft de soort ons meer tijd om hem nog in een gevoelige fase – kleine aantallen en dicht bij elkaar – te vinden dan wanneer de snelheid hoog is.

De uitbreidingssnelheid van een soort hangt af van de reproductiesnelheid, naast de afstanden tussen geboorte- en vestigingsplaatsen. En deze snelheid hangt weer af van de gemiddelden van de legselgrootte en het aantal legsel per vogel. Bovendien moet het aantal reproduce-rende wijfjes, dat een enkel wijfje nalaat, gemiddeld groter zijn dan 1: bij een getalswaarde van 1 wordt elk wijfje precies vervangen door een ander wijfje in de volgende generatie. Is deze waarde kleiner, dan gaat het aantal wijfjes achteruit en slinkt de populatie geleidelijk, terwijl bij grotere waarden dan 1 de populatie groeit. In het geval van de Turkse tortel is deze vervangingswaarde 1,33, waarbij het aantal wijfjes dus elke 3 jaar zal verdubbelen. Dit is een op zich niet indrukwekkende populatiegroei gezien zijn snelle uitbreiding over Europa. Bovendien broedt de Turkse tortel soms haast het gehele jaar door, zelfs in noordelijke delen van Europa! Blijkbaar is dus het aantal eieren dat een vogel per legsel of in het hele leven legt geen goede maat voor het bepalen van zijn uitbreidingsvermogen; de reproductie wordt gecompenseerd door sterfte. Zowel de reproductiesnelheid als de sterfte hangen af van in- en uitwendige factoren.

Merkwaardigerwijs wordt dit laatste doorgaans vergeten wanneer de legselgrootte – of aantal zaden bij planten – als oorzaak voor een soortseigen expansiekracht wordt aangemerkt. Bovendien blijkt dat deze kracht geen specifieke, en daarmee constante, kracht is, maar een door oecologische omstandigheden bepaalde variabele. Op het eerste gezicht lijkt het dat een soort hierdoor lastiger in de hand te krijgen en te houden is vanwege de grilligheid van de bepalende factoren. Aan de andere kant kan het ook

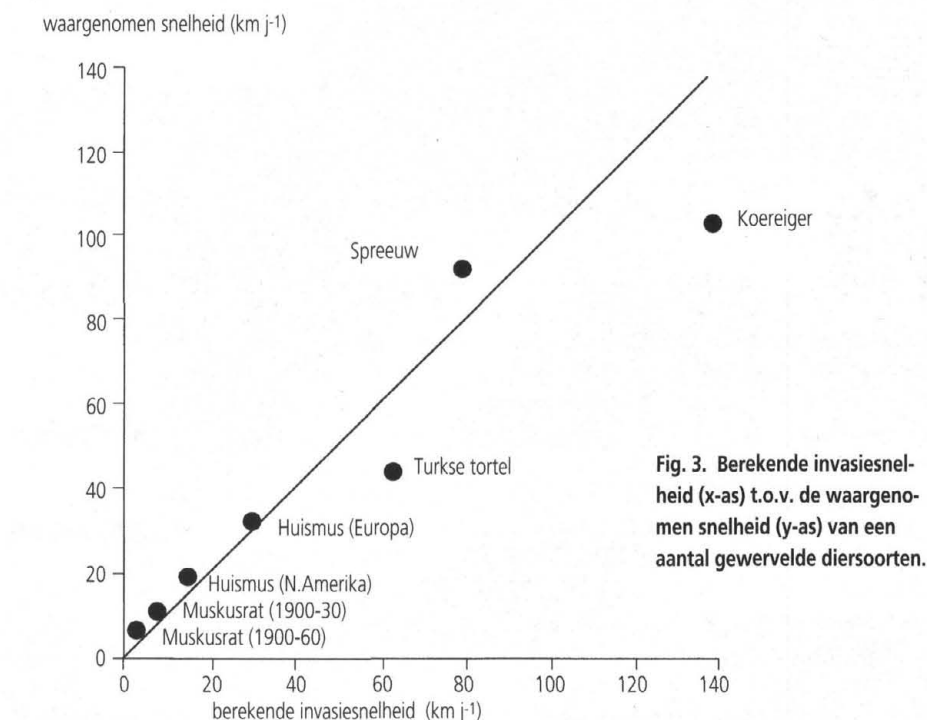


Fig. 3. Berekende invasiesnelheid (x-as) t.o.v. de waargenomen snelheid (y-as) van een aantal gewervelde diersoorten.

mogelijkheden voor het beheer bieden, doordat met het manipuleren van omstandigheden of van legselgrootte voorspelbare effecten zijn te behalen. Blijkbaar valt er wat te manipuleren en dat geldt niet voor vaste soorteigenschappen! Bovendien kun je op verschillende manieren afzonderlijk of tegelijkertijd manipuleren. En tenslotte hoeft de netto reproductiesnelheid vaak maar een klein beetje bijgesteld te worden om een gewenst effect te bereiken, terwijl een groot, vast aantal eieren of zaden nogal ontmoedigend werkt.

## Reconstructie van uitbreidings-snelheden

Na het onderzoek aan kaarten omtrent het verloop van de invasie van onder andere de Turkse tortel, alsmede onderzoek aan de biologie, kon er een wiskundig model geformuleerd worden waarmee de invasiesnelheid zou kunnen worden gereconstrueerd. Deze berekende snelheid, gebaseerd op waargenomen legselgrootte en overleving, moet overeenkomen met die afgeleid uit de kaart van figuur 1. Figuur 3 toont dat dit voor de Turkse tortel, evenals voor berekeningen aan andere invaderende soorten, inderdaad redelijk lukt. Dit betekent dat alleen gegevens omtrent reproductiesnelheid en

verspreidingsafstanden voldoende zijn om de uitbreidingssnelheid van deze soorten te reconstrueren.

Echter, er zit een 'maar' aan dit verhaal. Zo heel in het grove, op de schaal van Europa, gaat de redenering, en daarmee de berekening, redelijk goed op. Maar op meer lokale schaal kunnen natuurlijk meer lokale factoren gaan meespelen. In dat geval wordt alles veel lastiger. Zo heel grof gekeken, kunnen we ervan uitgaan dat er altijd wel een gunstig plekje is te vinden om een nest te bouwen, of voedsel te vinden. Met andere woorden, op deze grove schaal is het gebied voldoende uniform voor de berekening en spelen lokale verschillen in gunstigheid niet erg mee. Op een meer lokale schaal is het gebied echter niet erg uniform en moet het model dat met deze verschillen geen rekening houdt weinig betrouwbare uitkomsten geven. In dat geval moeten we het berekeningsmodel voor ruimtelijk variërende gunstigheid corrigeren.

Tot voor kort kon zo'n correctie met geen enkel model uitgevoerd worden, maar dit is nu wel mogelijk (Hengeveld & van den Bosch, 1996). Hierbij zijn we weer gewoon van de biologie uitgegaan. In het oorspronkelijke model gingen we ervan uit dat de tortels lukraak in alle



berekende invasiesnelheid C

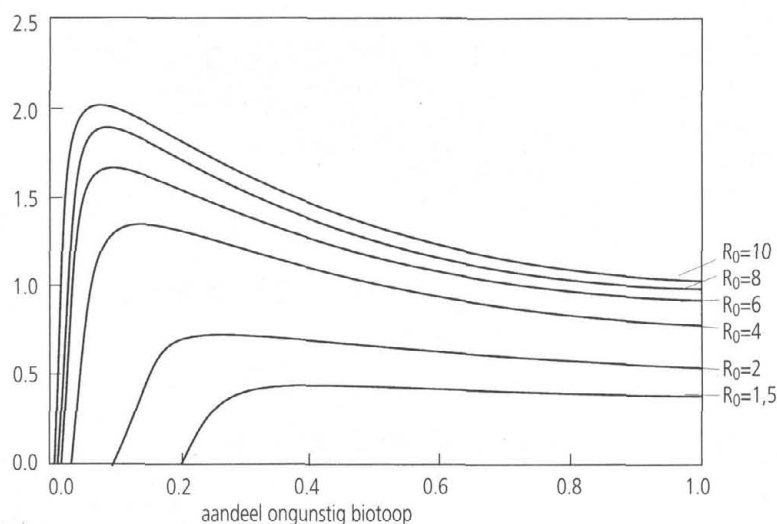


Fig. 4. Berekende invasiesnelheden (y-as) van een zich volgens toeval voortbewegende diersoort in

landschappen met uiteenlopende percentages ongunstig biotoop (x-as). De lijnen boven elkaar

geven deze snelheden weer voor een aantal reproductiesnelheden,  $R_0$ .

richtingen vlogen en zich bij toeval op verschillende afstanden vanaf hun geboorteplaats vestigden. Echter, er zat toch nog een rem op het proces: zodra ze een geschikte nestelplaats vonden, stopten ze, wat ze niet zouden hebben gedaan zonder die plaats ontdekt te hebben. In dat geval zouden ze door gevlogen zijn en zou de uitbreidingssnelheid naar verhouding groter zijn geworden. De rem die daar dan weer op zit, wordt gevormd door, bijvoorbeeld, uitputting vanwege het verre vliegen, of predatie tijdens het vliegen. Wanneer er dus minder van de voor de tortel geschikte biotopen aanwezig zijn, zal de uitbreidingssnelheid niet eenzelfde waarde aannemen, zoals in uniform gunstig terrein, maar deze snelheid zal telkens een andere zijn bij meer of minder geschikt biotoop in het gebied. Hoe die snelheid dan zal zijn, hangt voor een bepaald gebied af van de verhouding van de geringere remming door de geringere nestgelegenheid en de grotere remming door de hogere sterfte.

Dit ingewikkelde samenspel van al deze factoren levert een navenant ingewikkeld plaatje op (fig. 4). Van links naar rechts neemt het aandeel ongunstig gebied toe. En we zien dat in die richting de snelheid van uitbreiding inderdaad eveneens toeneemt vanwege de grotere

afstanden door individuen afgelegd. Maar die snelheidstoename stopt bij een gegeven aandeel ongunstig terrein, doordat er veel sterfte is gaan optreden. Er is al snel helemaal geen uitbreiding meer bij nog meer ongunstig biotoop. Een hogere reproductiesnelheid kan dit helaas niet verhelpen. Het ingewikkelde samenspel van deze factoren levert echter niet alleen een dergelijk ingewikkeld plaatje op, maar het is tevens lastig te meten. Hoe meer factoren we moeten meten, hoe moeilijker de toepassing van het model.

Hier hebben we dan met een andere tegenstelling te maken: hoe meer we de lokale factoren willen laten meespelen, hoe moeilijker de meting. Helaas begint voor vele soorten deze moeilijkheid al snel mee te spelen. De uitbreidingssnelheid van de Muskusrat (*Ondatra zibethicus*) over Europa, bijvoorbeeld, valt nog goed met het eerste model te beschrijven (fig. 3; Barends, dit nummer). Echter, op de kleinere schaal van alleen Duitsland lukt dat al niet meer. Dan krijgen we verschillen te zien tussen de snelheden langs natte rivierdalen of kanalen, waar de snelheid laag is, en de drogere delen er tussen in, waar hij een hogere snelheid bereikt (Schroepfer & Engstfeld, 1983). Hetzelfde geldt voor natte ten opzichte van droge jaren. De schaal van Nederland zal

voor deze soort dus nog meer verschillen te zien geven (o.a. Matis et al., 1996).

### De modellen in de praktijk

We hebben nu dus twee modellen waarmee we de uitbreidingssnelheid van een exoot kunnen bepalen – en waarmee we door het variëren van de waarde van de componenten de effecten van een mogelijke manipulatie in het veld kunnen voorspellen. Maar op de ruimtelijke schaal van elk model hebben we ook een vuistregel van een tegenstelling ontdekt die de toepassing ervan bemoeilijkt of vaak zelfs in de weg staat. Wat zijn we dan verder gekomen? Een en ander heeft ons inzicht in de uitbreidingsprocessen zeker vergroot, maar heeft de praktijk van de natuurbescherming daar nu wat aan?

Voordat ik deze vraag beantwoord, wil ik er op wijzen dat het antwoord een voorlopig karakter zal hebben en alleen zal slaan op de huidige situatie. Tenslotte, er wordt nog voortdurend aan deze modellen gesleuteld en wat nu nog problemen oplevert, kan later mogelijk opgelost of eenvoudig omzeild worden.

Wat beide modellen ons leren is dat er geen echte invasiesoorten bestaan tegenover niet-invasiesoorten. Elke soort heeft de mogelijkheid om zich explosief uit te breiden, hetzij uit zichzelf vanuit een ander gebied, hetzij in ons land als exoot ingevoerd. Het hangt van de oecologische omstandigheden af of hij zich zal gaan uitbreiden of niet, en of hij daar op een gegeven moment weer mee zal ophouden. De Turkse tortel, bijvoorbeeld, is tamelijk honkvast, maar breidde zich vóór ca 1900 niet vanuit de Balkan uit, maar daarna ineens wel. De Huisemus (*Passer domesticus*) staat zelfs als een echte standvogel te boek, maar breidt zich overal ter wereld, waar hij ingevoerd werd, explosief en met een behoorlijke snelheid uit (28 km per jaar), vergelijkbaar met, bijvoorbeeld, de Spreeuw (*Sturnus vulgaris*) die juist bepaald geen standvogel is (van den Bosch et al., 1992). Veel zal ervan afhangen of de netto reproductiesnelheid van de soort tijdelijk groter is dan 1, waarbij we de oecologische uniformiteit meteen in de gaten moeten houden (Hengeveld & van den Bosch, 1997).

Wat het eerste model betreft, kunnen we misschien de volgende vuistregel maken. Wanneer zowel de verspreidingsafstanden als de reproductiesnelheden groot zijn, moet er snel worden ingegrepen, liefst meteen in de eerste haardgebic-



De Huismus (*Passer domesticus*) is in Europa tegenwoordig een standvogel, maar in andere delen van de wereld heeft hij zich rond de eeuwwisseling na introductie explosief uitgebreid. Daar gedroeg hij zich als een plaag.



den. Dit lijkt inderdaad geboden bij de Rosse stekelstaartend (*Oxyura jamaicensis*) (Lensink, dit nummer). Wanneer daarentegen met name de verspreidingsafstanden klein zijn, zoals bij de Nijlgans (*Alopochen aegyptiaca*) (Lensink, dit nummer), dan kan men de mogelijke schade even aanzien, zelfs als de groeisnelheid wat hoog lijkt.

Wat het tweede model betreft, liggen de effecten van het ingewikkelder proces eveneens wat ingewikkelder. Soorten met oecologisch uiteenlopende eisen kunnen tegengesteld reageren op cultuurmaatregelen: wat voor de één een barrière is, betekent voor de ander een gunstig biotoop.

Figuur 4 toont dat soorten in een voor hen ongunstige omgeving veel mobieler kunnen zijn dan in een gunstiger en zo eigenschappen vertonen die we meer van onkruid- en plaagsoorten zouden verwachten. Hun, naar verhouding, grote mobiliteit is echter een 'laatste stuip trekking' op weg naar uiteindelijk uitsterven. Metapopulatiemodellen en hierop gebaseerde maatregelen richten zich dus onwillekeurig op de levende doden onder de soorten. Een ander voordeel van oecologische verklaringen van mobiliteit is dat we dat doen in termen van wisselwerking tussen soortseigenschappen en toestanden van het milieu. Dit brengt ons ertoe mobiliteit aan een bepaalde ruimtelijke schaal te verbinden. Deze schaal kan specifiek zijn – mijten bewegen zich lopend over kleinere afstan-

den dan beren – maar heeft ook een oecologische component (fig. 4). Exotische soorten moeten dus individueel en naar hun oecologische situatie beoordeeld worden.

### Een paar technische problemen

Overigens brengt me dit – wat gewilde – voorbeeld op een geheel ander punt. Beren zijn goed waarneembaar en mijten niet. De eerste zijn hierdoor gemakkelijker in de hand te houden dan de tweede. Over het algemeen lijkt de ondergrens van de waarneembaarheid zo ongeveer bij de grootte van een Muskusrat te liggen, hoewel de zichtbaarheid – open landschap, bos, of gebergte – eveneens meespeelt. Bij soorten met kleinere individuen zijn we dus op indirecte, biologische technieken aangewezen, waarbij de soorten zichzelf vangen, zoals bijvoorbeeld in hormonenvallen, hetzij door andere soorten worden waargenomen en gedood, zoals door parasieten, ziekten en rovers. Echter, het uitzetten van een nieuwe exoot om een eerder ingevoerde te bestrijden heeft zelf zo z'n bekende risico's!

Voorkomen blijft in alle gevallen beter dan genezen, een stelregel die bij exotenbeleid meer en meer dwingend zal blijken.

### Conclusies

Analyse van de uitbreidingsgeschiedenis van goedgekende soorten, zoals die van de Turkse tortel, toont het belang van oecologische verklaringen voor hun suc-

ces. Hiermee worden ze beheersbaar middels een gerichte aanpak van één of meer oecologische of demografische condities. De richting van aanpak kan door modelstudies vereenvoudigd worden, hoewel de mogelijkheid van een directe aanpak door factoren als de waarneembaarheid, zoals dichtheid en zichtbaarheid van soorten, beperkt wordt.

### Literatuur

- Bosch, F. van den, R. Hengeveld & J.A.J. Metz, 1992.** Analysing the velocity of animal range expansion. *Journal of Biogeography* 19: 135-150.
- Hengeveld, R., 1989.** Dynamics of biological invasions. Chapman & Hall, London.
- Hengeveld, R. & F. van den Bosch, 1997.** Invading into an ecologically non-uniform area. In: B. Huntley et al. (eds). Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota: 217-225. Springer, Berlin.
- Matis, J.H., T.R. Kiffe & R. Hengeveld, 1996.** Estimating parameters for birth-death-migration models from spatio-temporal abundance data: case of muskrat spread in The Netherlands. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 1: 40-59.
- Nowak, E., 1977.** Ausbreitung der Tiere. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.
- Schroepfer, R. & C. Engstfeld, 1983.** Die Ausbreitung des Bisams (*Ondatra zibethicus* Linne, 1766, Rodentia, Arvicolidae) in der Bundesrepublik Deutschland. *Zeitschrift fuer angewandte Zoologie* 70: 13-37.

### Summary

#### Control of exotics through ecological understanding

In order to control introduced – exotic – species, we have to know their specific demography leading to the expansion of their range and to the eventual maintenance of their density level. To this end, I analysed the range expansion of the Collared dove (*Streptopelia decaocto*) in Europe during the present century. Thus, I analysed its geographical dynamics, describing this using recently developed models. The results show that species become invaders only when their ecological demands match environmental conditions optimally. For their control, we therefore need to know the weak points in their demographic development and maintenance and alter the conditions such that these become breaking points to the species. Understanding of their demography is therefore essential for their efficient control.

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