



ALTERRA

WAGENINGEN UR

Levensstrategieën van exoten in Nederlandse binnenwateren

Een verkennende studie

M.P.C.P. Paulissen
P.F.M. Verdonschot

Alterra-rapport 1496, ISSN 1566-7197



Levensstrategieën van exoten in Nederlandse binnenwateren

In opdracht van Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Wetenschap en Kennisoverdracht, Cluster Ecologische Hoofdstructuur, Thema BO-02-007 Ecologische doelen en maatlatten waterbeheer.

Levensstrategieën van exoten in Nederlandse binnenwateren

Een verkennende studie

M.P.C.P. Paulissen

P.F.M. Verdonschot

Alterra-rapport 1496

Alterra, Wageningen, 2007

REFERAAT

Paulissen, M.P.C.P. & Verdonshot P.F.M., 2005. *Levensstrategieën van exoten in Nederlandse binnenwateren. Een verkennende studie*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1496. 117 blz.; 50 fig.; 6 tab.; 101 ref.

Natuur- en waterbeheerders zouden de presentie en abundantie van reeds aanwezige en nieuw gesignaleerde aquatische exoten systematisch moeten gaan monitoren ingepast in de reguliere meetnetten van waterbeheerders, waarbij regelmatig trendanalyses worden uitgevoerd. Hierdoor kan het (potentiële) binnendringen van invasieve uitheemse soorten vroegtijdig worden gesignaleerd. Dit verkleint de kans op kostbare ingrepen achteraf om economische of ecologische schade te herstellen.

Op basis van literatuuronderzoek is een voor de praktijk werkbare definitie van de term exoot opgesteld. Een exoot is een soort (of ondersoort) die door toedoen van menselijk handelen, in brede zin, buiten zijn natuurlijke areaal voorkomt én die zijn nieuwe leefgebied niet op eigen kracht had kunnen bereiken op een (menselijke) tijdsschaal van tientallen tot enkele honderden jaren.

Onderscheid is verder gemaakt tussen invasieve en niet-invasieve exoten en het belang van verspreidingsstatus en vectortype is aangegeven.

Er is een exotenlijst voor het zoete water in Nederland met betrekking tot de organismegroepen: macrofyten, macrofauna en vissen opgesteld. Tevens is een methodiek geformuleerd om (levens)strategieën van exoten te bepalen. De resultaten tonen aan dat het gebruik van levensstrategieën een veelbelovend instrument kan zijn voor de typering van aquatische exoten. Met deze kennis zouden invasieve uitheemse soorten vroegtijdig herkend en voorkomen dan wel kostenefficiënt kunnen worden bestreden.

Trefwoorden: exoten, invasieve exoten, niet-invasieve exoten, zoete wateren, levensstrategieën, *r-K*-continuüm, strategieconcept van MacArthur en Wilson, *C-R-S*-continuüm, strategieconcept van Grime

ISSN 1566-7197

Dit rapport is digitaal beschikbaar via www.alterra.wur.nl. Een gedrukte versie van dit rapport, evenals van alle andere Alterra-rapporten, kunt u verkrijgen bij Uitgeverij Cereales te Wageningen (0317 46 66 66). Voor informatie over voorwaarden, prijzen en snelste bestelwijze zie www.boomblad.nl/rapportenservice

© 2007 Alterra
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 De exotenproblematiek in aquatische ecosystemen	13
1.2 Historisch overzicht exotenonderzoek	15
1.3 Dispersiemechanismen van exoten	18
1.4 Voorwaarden voor succesvolle vestiging van exoten	19
1.5 Effecten van exoten	19
1.6 Exoten in het natuur- en waterbeleid	20
1.7 Projectdoelen	20
1.8 Leeswijzer	21
2 Exoten: definities en categorieën	23
2.1 Inleiding	23
2.2 Het begrip <i>exoot</i>	23
2.3 Invasieve en niet-invasieve exoten	25
2.4 Classificatie van exoten op basis van verspreidingsstatus en vectortype	28
2.5 Gekozen definities en categorieën	30
3 Levensstrategieën van exoten	33
3.1 Het concept levensstrategie	33
3.2 Strategieconcept van MacArthur en Wilson (<i>r-K</i> -continuüm)	34
3.2.1 <i>r</i> -strategen	35
3.2.2 <i>K</i> -strategen	35
3.2.3 Beperkingen van het <i>r-K</i> -strategieconcept	36
3.3 Strategieconcept van Grime (C-S-R-continuüm)	36
3.4 Strategieconcept van Southwood en Greenslade (tijd-ruimte-kwadrant)	42
3.5 Strategieconcept van Hildrew en Townsend	43
3.6 Strategieconcept van Winemiller en Rose	45
3.7 Strategieconcept van Siepel	47
3.7.1 Strategieën gebaseerd op gerichte dispersie (I t/m IV)	48
3.7.2 Strategieën gebaseerd op synchronisatie (V t/m VIII)	50
3.7.3 Strategieën gebaseerd op de wijze van voortplanting (IX t/m XII)	50
3.7.4 Slotopmerkingen	51
4 Levensstrategieën van invasieve en niet-invasieve exoten	53
4.1 Inleiding en werkwijze	53
4.2 Invasieve en niet-invasieve macrofyten geprojecteerd op het R-C-S-continuüm	54
4.3 Invasieve en niet-invasieve macrofauna-exoten geprojecteerd op het <i>r-K</i> -continuüm	58
4.4 Conclusies	71

5	Conclusies en aanbevelingen	75
5.1	De exotenproblematiek in (regionale) oppervlaktewateren	75
5.2	Definitie van het begrip exoot	75
5.3	Levensstrategieën van exoten	77
5.4	Levensstrategieën als instrument voor de typering van aquatische exoten in Nederland	78
	Literatuur	81
	Bijlage 1 Begrippenlijst	89
	Bijlage 2 Kenmerken van invasieve en niet-invasieve aquatische exoten	97
	Bijlage 3 Aanvullende literatuur over levensstrategieën van exoten	107

Woord vooraf

Diverse onderzoeken geven aan, dat implementatie van de EU-Kaderrichtlijn Water (KRW) door de ontwikkeling van de gewenste waterkwaliteit en de benodigde inspanning daarvoor niet alleen een grote impact zal hebben op het waterbeheer zelf maar ook op gebruik van grond en water voor allerlei andere maatschappelijke functies, waaronder natuurbeheer, landbouw, recreatie en visserij. Deze impact wordt vooral bepaald door ecologische referenties en maatlatten die gaan gelden voor een scala aan waterlichamen en bijbehorend type. Een belangrijke stap betreft het formuleren van doelen en maatregelen, die uiterlijk 2009 gereed moeten zijn. Voor natuur geldt dat de KRW-doelen in overeenstemming moeten zijn met de instandhoudingsdoelen van de VHR-gebieden en de EHS-gebieden. Voor de landbouw is het van groot belang of met het nieuwe mestbeleid de KRW-doelen bereikt kunnen worden en voor de zuivering van rioolwater zullen extra inspanningen nodig zijn om aan de KRW-doelen te voldoen. Tenslotte zal de afweging moeten worden gemaakt welke maatschappelijke kosten met de implementatie van de KRW gemoeid zijn en in welke mate uitstel dan wel verlaging van doelstellingen nodig is.

Het is daarom essentieel, dat de ecologische referenties en daarvan afgeleide doelen en maatlatten voor de Nederlandse context juist worden gekozen. Zij moeten voldoende worden onderbouwd met inzicht in het functioneren van de betreffende ecosystemen en de reactie daarvan op externe factoren. Dan kunnen de juiste watercondities voor (aquatische en terrestrische) natuur worden gedefinieerd, de meest (kosten-)effectieve maatregelen worden bepaald en de externe werking daarvan worden beperkt. Bovendien kan de benodigde inzet voor monitoring worden geminimaliseerd, wat van groot belang is voor het maatschappelijk draagvlak.

De laatste decennia is de aandacht voor exoten (uitheemse soorten) in aquatische ecosystemen sterk toegenomen. De groeiende bezorgdheid over de gevolgen van invasies van aquatische exoten hangt samen met de economische schade die ze kunnen veroorzaken, de bedreiging die ze vormen voor de inheemse biodiversiteit en het inzicht dat het gestaag toenemende verkeer tussen continenten ook in de toekomst zal blijven zorgen voor aanvoer van exoten. Volgens recente schattingen bereikt iedere drie weken één nieuwe soort de Europese wateren. Exoten nemen een plaats in het ecosysteem in. Hierbij kunnen ze inheemse soorten verdringen waardoor deze afnemen of verdwijnen. Ook kunnen ze het functioneren van het ecosysteem drastisch wijzigen met dezelfde gevolgen. De problematiek rond exoten speelt zowel in grote rijkswateren als in kleinere, regionale wateren.

Dit rapport is een eerste stap om de mogelijkheden voor preventieve sturing van exoten te verkennen en het effect van exoten op de implementatie van de Europese richtlijnen in beeld te krijgen.

Het onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, cluster Ecologische Hoofdstructuur, thema Ecologische doelen en maatlatten waterbeheer.

Samenvatting

De laatste decennia is de aandacht voor exoten (uitheemse soorten) in aquatische ecosystemen sterk toegenomen. De groeiende bezorgdheid over de gevolgen van invasies van aquatische exoten hangt samen met de economische schade die ze kunnen veroorzaken, de bedreiging die ze vormen voor de inheemse biodiversiteit en het inzicht dat het gestaag toenemende verkeer tussen continenten ook in de toekomst zal blijven zorgen voor aanvoer van exoten. Volgens recente schattingen bereikt iedere drie weken één nieuwe soort de Europese wateren.

De problematiek rond exoten speelt zowel in grote rivieren en andere rijkswateren als in kleinere, regionale wateren. In rijkswateren spelen de vectoren ballastwater, aangroei op scheepshuiden en kanalen tussen stroomgebieden een belangrijke rol bij de aanvoer van exoten. In regionale wateren zijn ontsnapping uit aquacultuur, aquaria of tuinen en uitzetten van uitheemse soorten kwantitatief belangrijke vectoren.

Het Verdrag van Rio de Janeiro draagt de EU-lidstaten op problematische exoten te bestrijden. In de Kaderrichtlijn Water en het Nederlandse en Europese natuurbeleid wordt echter betrekkelijk weinig aandacht besteed aan exoten. De Grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) is een uitzonderlijk voorbeeld van een exoot waarvoor in Nederland een verbod op bezit, handel of vervoer is ingesteld.

De begrippen *exoot* en *invasieve exoot* worden in de literatuur op uiteenlopende wijze gedefinieerd. In dit rapport worden de volgende definities gehanteerd. Een *exoot* is een soort die door toedoen van menselijk handelen buiten zijn natuurlijke areaal voorkomt én die zijn nieuwe leefgebied niet op eigen kracht had kunnen bereiken op een menselijke tijdschaal. Een *invasieve exoot* wordt gekenmerkt door snelle kolonisatie van geschikte habitats gecombineerd met een massale aanwezigheid; of door negatieve effecten op de structuur en het functioneren van de binnengedrongen levensgemeenschap of economische schade.

Exoten kunnen dus op een binaire manier worden ingedeeld in invasief en niet-invasief. Daarnaast kunnen exoten worden geclassificeerd op basis van verspreidingsstatus of vectortype. Deze indelingen bieden beleidsmakers en waterbeheerders handvaten voor gerichte aanpak van invasieve exoten.

Er is een kennislacune met betrekking tot factoren die het succes van exoten in een nieuw habitat bepalen. Bekend is dat zowel kenmerken van de soort (die samen zijn levensstrategie vormen) als van zijn nieuw habitat (bijvoorbeeld de soortdiversiteit en de mate van verstoring ervan) bepalen of een exoot zich invasief gaat gedragen.

Een overzicht van een zestal levensstrategieconcepten laat zien dat in de meeste theorieën drie primaire strategieën onderscheiden worden, die overeenkomen met de primaire strategieën van Grime (1977) en die geldig zijn voor zowel planten als dieren

en schimmels. Dit zijn de *C/K*-strategie (sterke concurrenten), de *R/r*-strategie (opportunisten, goede kolonisten) en de *S/A*-strategie (stresstolerante soorten).

Aan een actuele lijst van aquatische exoten in Nederland zijn biologische soortkenmerken evenals habitat- en verspreidingskenmerken gekoppeld. Zo kon het voorkomen van bepaalde levensstrategieën bij invasieve en niet-invasieve exoten worden onderzocht. Door methodische beperkingen dienen de resultaten te worden beschouwd als een eerste verkenning van levensstrategiepatronen bij aquatische exoten.

Uitheemse macrofyten blijken sterke concurrenten (*C*-strategen). Een kleinere groep planten heeft kenmerken van goede kolonisten of opportunisten (*R*-strategen of ruderalen). De uitheemse macrofauna laat een soortgelijk beeld zien. Deze exoten combineren het "beste van twee werelden". Het zijn sterke concurrenten (kenmerk van *K*-strategen), die ook effectieve, actieve dispersie kennen en een brede tolerantie hebben voor habitatkenmerken zoals watertemperatuur (kenmerken van *r*-strategen). Uitheemse macrofyten- en macrofaunasoorten worden zelden of nooit gekenmerkt door een stresstolerante levensstrategie (*S*- of *A*-strategie).

Invasieve uitheemse macrofyten lijken relatief vaak éénjarige planten met een brede ecotoopamplitude te zijn (*R*-selectie). Niet-invasieve soorten lijken relatief vaak overblijvende planten met een smalle ecotoopamplitude te zijn (*C*-selectie). Kenmerken van *R*-strategen, zoals een korte levenscyclus en grote investering in zaadproductie, maken het mogelijk voor invasieve uitheemse macrofyten snel nieuwe habitats te koloniseren en er te gaan domineren.

Invasieve uitheemse macrofauna lijkt juist eerder gekenmerkt te worden door een *K*-dan door een *r*-strategie. In vergelijking met uitheemse macrofyten is concurrentiekracht voor uitheemse macrofauna mogelijk in belangrijkere mate een bepalende factor voor invasiviteit dan dispersievermogen (dat in vergelijking met planten doorgaans goed ontwikkeld is).

Zowel uitheemse macrofyten als uitheemse macrofaunasoorten hebben een relatief smalle ecotoopamplitude. Ze zijn relatief zeldzaam in extreme (bijvoorbeeld voedselarme of zure) habitats. Desondanks indiceren sommige kenmerken van macrofauna-exoten (bijvoorbeeld steno- of eurythermie) een brede habitattolerantie.

In dit rapport worden de volgende aanbevelingen gedaan:

1. Systematisch monitoren van de presentie en abundantie van al aanwezige en nieuw gesignaleerde aquatische exoten door natuur- en waterbeheerders. Op de verzamelde gegevens zouden frequent trendanalyses moeten worden uitgevoerd. Hierdoor kan het (potentiële) binnendringen van invasieve exoten vroegtijdig worden gesignaleerd. Dit verkleint de kans op kostbare ingrepen om economische of ecologische schade te herstellen. Monitoring en trendanalyse van exoten kan op een kostenefficiënte manier worden ingepast in reguliere meetnetten van waterbeheerders.

2. Opstellen van een wettelijk erkende lijst van (potentiële) aquatische exoten. Deze lijst kan worden gebruikt als beleid- en beheersinstrument door er autecologische kennis aan te verbinden, waardoor koppeling met levensstrategieën mogelijk is. De lijst zou tevens verspreidingskenmerken en gegevens over herkomst en vectoren van individuele exoten moeten bevatten. Door ook kenmerken van inheemse aquatische soorten op te nemen in de referentielijst kunnen interacties tussen binnendringende exoten en hun nieuw habitat (inclusief inheemse soorten) beter worden voorspeld en kan preventie en bestrijding van invasieve exoten worden geoptimaliseerd. De voorgestelde erkende exotenlijst met autecologische gegevens kan dienen als referentiekader voor systematische monitoring door het natuur- en waterbeheer.
3. Verdere uitdieping van de kennis over levensstrategieën van inheemse en uitheemse aquatische soorten.
4. De eerste resultaten tonen aan dat het gebruik van levensstrategieën een veelbelovend instrument kan zijn voor de typering van aquatische exoten. Toepassing hiervan in vervolgonderzoek is haalbaar op basis van de bestaande autecologische kennis en biedt vooruitzichten voor een beter inzicht in de factoren die exoten invasief maken. Met deze kennis zouden invasieve uitheemse soorten vroegtijdig en kostenefficiënt kunnen worden bestreden.

1 Inleiding

1.1 De exotenproblematiek in aquatische ecosystemen

De laatste decennia is de aandacht voor uitheemse soorten (exoten) in aquatische ecosystemen sterk toegenomen, wereldwijd en in Nederland (Carlton 2002, Van der Velde et al. 2002). De groeiende bezorgdheid over de gevolgen van invasies van exoten in zoete wateren hangt samen met de economische schade die ze kunnen veroorzaken, de bedreiging die ze in potentie vormen voor de inheemse biodiversiteit en het inzicht dat het gestaag toenemende verkeer tussen continenten ook in de komende decennia zal zorgen voor een blijvende import van exoten naar Nederlandse oppervlaktewateren. Schattingen van de frequentie waarmee aquatische exoten Europese wateren bereiken lopen op tot één nieuwe soort per drie weken in de periode 1998-2000 (ICES/IOC/IMO SGBOSV 2001). Bekende voorbeelden van exoten in de grote rivieren en andere rijkswateren zijn de Kaspische slijkgarnaal (*Chelicorophium curvispinum*), de Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de Chinese wolhandkrab (*Eriocheir sinensis*) (Rajagopal et al. 1998, Van der Velde et al. 2002). De problematiek rond aquatische exoten speelt echter ook volop in de kleinere, regionale wateren. Kader 1 beschrijft een tweetal aansprekende voorbeelden van exoten in Nederlandse regionale wateren.

Invasies van uitheemse soorten zijn van alle tijden. In het geologische verleden zijn ze vele malen opgetreden, bijvoorbeeld als gevolg van botsingen tussen continenten of door sterke zeespiegeldalingen, die tot het ontstaan van landbruggen tussen continenten of eilanden leidden (Williamson 1996). Ook in de millennia volgend op de laatste IJstijd zijn veel “natuurlijke” invasies opgetreden (Cox 2004). Deze paleontologische processen verliepen echter op een veel langere tijdschaal dan de menselijke. Bovendien werden deze processen onderbroken door perioden van honderdduizenden tot miljoenen jaren van geografische isolatie, waarin op uitgebreide schaal soortsvorming kon optreden. Bijgevolg droeg geografische isolatie van oceanen en continenten sterk bij aan de toename en het behoud van biodiversiteit op aarde (Leppäkoski et al. 2002).

De mens is al in prehistorische tijden opgetreden als *vector* (dat wil zeggen de factor die verantwoordelijk is voor de aanvoer van een exoot) voor exoten: “ancient tribes and their primeval agriculture, nomadism and lifestyle as hunter-gatherers contributed to the spread of plants and animals when people moved across the European continent, carrying ecto- and endoparasites, seeds and other propagules over long distances in similar ways as animals do. [...] The early tribes most probably carried not only terrestrial plants and animals but also fish and crayfish from one lake to another” (Leppäkoski et al. 2002).

De Grote waternavel: een probleem voor waterbeheerders

De Grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) is een van het Amerikaanse continent afkomstige soort, die als sierplant (onder meer met de slagzin “zuurstofplant – belangrijk voor iedere vijver”) verkocht werd door Nederlandse tuincentra. De soort is rond 1993, in de omgeving van Utrecht, voor het eerst in waterlopen buiten tuinen of tuincentra terechtgekomen. In de jaren daarna heeft de plant zich over Nederland verspreid. Vooral in delen van Noord- en Zuid-Holland, Utrecht, Noord-Brabant en Overijssel is de plant plaatselijk algemeen (<http://www.stowa.nl/waternavel/>, http://www.wew.nu/sub_exoten.php). De Grote waternavel verspreidt zich door stukjes plant die worden weggegooid (tuinafval) of door maaiactiviteiten in het water terechtkomen. De soort kan zich snel verspreiden in de watergangen van poldergebieden via inlaatwater dat stekjes bevat. Grote waternavel is een warmteminnende soort: zijn groei komt pas op gang in de loop van juli, wanneer de watertemperatuur hoog genoeg is. Strenge winters zijn funest voor de plant, maar de recente zachte winters hebben de soort de kans geboden zich uit te breiden. De soort komt vooral voor in eutrofe wateren (Van der Velde et al. 2002). Grote waternavel kan in korte tijd een groot wateroppervlak bedekken, waardoor diverse problemen kunnen ontstaan voor bijvoorbeeld waterbeheerders, hengelaars en andere recreanten (<http://www.schielandendekrimpenerwaard.nl/>):

-De plantenmassa kan de waterafvoer ernstig belemmeren. Bovendien kunnen bij piekafvoeren planten losraken en zich ophopen bij gemalen en andere kunstwerken. De soort kan zo ook nieuwe watergangen koloniseren.

-Woekering van Grote waternavel oefent een sterk negatieve invloed uit op de aquatische levensgemeenschap: doordat de soort het wateroppervlak volledig kan bedekken, wordt de aanvoer van licht en zuurstof naar de waterlaag sterk verminderd, wat zeer nadelig is voor ondergedoken inheemse waterplanten en de lokale visfauna. Bovendien kunnen giftige verbindingen zoals waterstofsulfide en ammoniak accumuleren in de waterkolom, als gevolg van een relatieve toename van afbraakprocessen ten opzichte van fotosynthese (Van der Velde et al. 2002).

-Woekering van Grote waternavel is ook een probleem voor hengelaars en kanovaarders in toeristische gebieden.

Met het oog op deze overlast en de bedreiging voor de inheemse flora geldt in Nederland sinds 2001 een plant- en uitzaaiverbod, evenals een bezit-, handels- en vervoersverbod (<http://www.stowa.nl/waternavel/>). Succesvolle bestrijding berust op twee onderdelen: ten eerste op preventie van de introductie van tuinafval, door bewustmaking bij het publiek. Indien toch een nieuwe groeiplaats van Grote waternavel gemeld wordt, is snelle actie door de waterbeheerder geboden. De planten dienen meteen verwijderd te worden en dit dient tijdens het groeiseizoen elke twee of drie weken te worden herhaald om eventuele nieuwe uitlopers te verwijderen. Deze snelle aanpak is relatief goedkoop omdat de bestrijding kan worden opgenomen in reguliere surveillancerondes van waterbeheerders. Maaien en afvoeren van het maaisel nadat de soort zich sterk uitgebreid heeft is veel duurder (<http://www.stowa.nl/waternavel/>).

De Zonnebaars: bedreiging voor inheemse soorten in geïsoleerde natuurlijke wateren

De Zonnebaars (*Lepomis gibbosus*) is aan het begin van de 20^e eeuw vanuit Noord-Amerika naar Nederlandse viskwekerijen geïmporteerd (http://www.wew.nu/sub_exoten.php). Het is niet duidelijk wanneer de soort voor het eerst in natuurlijke wateren is beland. Duidelijk is wel dat er steeds meer vissen zijn vrijgelaten sinds de Zonnebaars in de jaren '90 van de 20^e eeuw te koop werd aangeboden in Nederlandse aquariumwinkels en tuincentra. Dit komt doordat de soort zich zeer snel kan voortplanten, waardoor aquaria en vijvers in korte tijd overbevolkt raakten. Als gevolg hiervan zijn vooral in verstedelijkte delen van Nederland in natuurlijke wateren uitgezette Zonnebaarsen gevonden. Ook in het wild kunnen de dieren zich snel vermeerderen, wat wordt toegeschreven aan het ontbreken van natuurlijke vijanden. Bovendien zijn ze zeer vraatzuchtig: recentelijk is het lokaal uitsterven van de beschermde Knoflookpad in natuurgebied 't Hurkske in Noord-Brabant toegeschreven aan de aanwezigheid van de Zonnebaars. In 2002 en 2003 is een ven in dit natuurgebied leeggepompt om de Zonnebaars te verwijderen. In totaal werden ongeveer 800 exemplaren verwijderd, maar de € 15.000 kostende operatie kwam te laat voor de Knoflookpad. Nederland en de Europese Unie stellen zich ten doel bedreigde soorten en habitats te beschermen en inheemse soorten te behoeden voor uitsterven. Met het oog hierop wordt, net als voor de Grote waternavel, gepleit voor een handelsverbod op de Zonnebaars (<http://www.ravon.nl/>).

In historische tijden, vooral sinds de ontdekking van Amerika, heeft de mens het proces van soortverspreiding over de continenten enorm versneld. In de laatste eeuwen en decennia heeft de mens geografische barrières voor de verspreiding van soorten geslecht die soms al sinds het begin van het Tertiair (65 miljoen jaar geleden) bestonden (Kowarik & Starfinger 2002). Volgens Crosby (1972) is de toenemende homogenisering van biodiversiteit een van de belangrijkste biogeografische gebeurtenissen sinds de laatste ijstijd. De mens zou verantwoordelijk zijn voor de introductie in nieuwe geografische regio's van in totaal een half miljoen soorten (Pimentel et al. 2001). Leppäkoski et al. (2002) en Cox (2004) zien deze homogenisering van de wereldwijde biodiversiteit dan ook als een onderdeel van de *global change*-problematiek. Zij voorspellen dat de huidige globalisering van menselijke activiteiten de problematiek van exoten zal verergeren, zowel in economisch als in ecologisch opzicht (Leppäkoski et al. 2002).

1.2 Historisch overzicht exotenonderzoek

Al vroeg waren biologen gefascineerd door invasies van uitheemse soorten. Vroege observaties en studies over invasieve soorten zijn echter fragmentarisch. Williamson (1996) citeert Charles Darwin (1860): “Cases could be given of introduced plants which have become common throughout whole islands in a period of less than 10 years. Several of the plants, such as the cardoon and a tall thistle, now most numerous over the wide plains of La Plata, clothing square leagues of surface almost to the exclusion of all other plants, have been introduced from Europe. [...] Let it be remembered how powerful the influence of a single introduced tree of mammal [species] has been shown to be”. Robert Stearns (1891, geciteerd in Carlton 2002) spreekt over een “faunal equilibrium that exists in Nature” en geeft het belang aan van onderzoek naar de effecten van de opzettelijke dan wel onopzettelijke introductie van soorten (i.c. dieren) door de mens.

Een historisch overzicht over *invasion biology* (Davis 2005) begint met het verschijnen van *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Elton 1958). Dit boek wordt beschouwd als de basis voor een onderzoeksstroming die zich vooral in de Verenigde Staten sterk heeft ontwikkeld en die biologische invasies vanuit de optiek van het natuurbehoud beschouwt (Davis 2005). Als gevolg hiervan komen in publicaties uit deze stroming regelmatig metaforen en waarde-oordelen voor wanneer exoten worden besproken.

Tegenover deze ecologische onderzoeksvisie op invasiebiologie staat een genetisch-evolutionaire benadering. Davis (2005) beschouwt *The Genetics of Colonizing Species* (Baker & Stebbins 1965) als basis voor deze tweede richting. Dit werk bestaat uit de proceedings van een congres waaraan prominente evolutiebiologen als Dobzhansky, Mayr en Stebbins hebben meegewerkt (Davis 2005). Qua terminologie is Baker & Stebbins (1965) veel neutraler dan Elton (1958). Er wordt vooral gesproken over “colonizers”, “founding populations”, “introduced”, “non-native”, “new arrivals”, “migration”, “spread”, “geographically widespread”. Een uitzondering vormt de bijdrage van John Harper, die net als Elton (1958) het gebruik van militaristische

metaforen niet schuwt in zinsneden zoals “a bombardment of areas of land and sea by alien species” (Harper in Baker & Stebbins 1965).

Ondanks het werk van Elton (1958) en Baker & Stebbins (1965) werd door ecologen in de jaren '60 relatief weinig aandacht besteed aan biologische invasies. De ontwikkeling van de eilandentheorie (MacArthur & Wilson 1963, 1967, Simberloff & Wilson 1969) bracht hierin weinig verandering (Davis 2005). In de jaren '70 groeide het inzicht dat exoten een bedreiging kunnen vormen voor de inheemse biodiversiteit (Cox 2004). Tsjechische onderzoekers (Hejný et al. 1973, geciteerd in Davis 2005) publiceerden als een van de eersten voorspellingen over wanneer exoten bepaalde locaties zouden bereiken.

Pas in de jaren '80 zorgde de opzet van internationale onderzoeksprogramma's naar de ecologische effecten van invasieve exoten (bijvoorbeeld SCOPE, Drake et al. 1989) voor meer communicatie en coördinatie tussen onderzoekers uit verschillende delen van de wereld. Sindsdien heeft het exotenonderzoek een enorme vlucht genomen, zowel in Europa als elders. In 1989 verscheen een overzichtsrapport van diverse SCOPE-symposia en workshops. Er werden generieke richtlijnen gegeven om de kans op biologische invasies in te schatten. Zo lijkt verstoring ecosystemen gevoeliger te maken voor invasies (Mooney & Drake 1989). Deze auteurs erkenden echter dat het vooralsnog onmogelijk was nauwkeurige voorspellingen te doen voor individuele gevallen.

Een belangrijk aandachtspunt in het exotenonderzoek sinds de jaren '90 is de vraag of ecosystemen gevoeliger worden voor invasies naarmate ze soortenarmer zijn (hypothese van Elton, 1958). Deze vraag is nog steeds niet afdoende beantwoord (Davis 2005). Uit recent vegetatiekundig onderzoek (Ortega & Pearson 2005) is echter gebleken dat het belangrijk is onderscheid te maken tussen sterke en zwakke invasieve soorten. In plantengemeenschappen met een geringe invasiedruk, waarin zowel sterke als zwakke invasieve exoten slechts in lage dichtheden voorkomen, was de inheemse soortdiversiteit positief gecorreleerd met de gevoeligheid voor invasies. In gemeenschappen met een hoge invasiedruk, waarin een sterk invasieve exoot domineerde, was de relatie echter negatief. Ortega & Pearson (2005) concludeerden dat het onderscheiden van zwak en sterk invasieve exoten van groot belang is om het huidige debat over de geldigheid van de Eltons hypothese eensluidend af te sluiten.

Sinds de jaren '90 is breed draagvlak ontstaan voor de stelling dat de wijdverbreide introductie van exoten in toenemende mate bijdraagt aan de homogenisering van de globale biodiversiteit en een onderdeel vormt van de *global change*-problematiek (Leppäkoski et al. 2002, Cox 2004, Davis 2005). Op wereldschaal leidt de introductie van exoten, samen met habitatdestructie, tot een afname van de biodiversiteit (Sax & Gaines 2003 en referenties daarin). De algemene aanname dat de introductie van exoten ook op regionale en lokale schaal leidt tot verlies van biodiversiteit wordt door sommige wetenschappers betwijfeld (Rosenzweig 2001, Davis 2003, Sax & Gaines 2003). Rosenzweig (2001) stelt dat niet de introductie van exoten, maar habitatdestructie de echte bedreiging vormt voor de wereldwijde biodiversiteit. Hij stelt verder dat de lokale biodiversiteit zal toenemen als gevolg van de introductie van

exoten en dat dit positieve effect ook op de lange termijn behouden blijft. Hierbij houdt Rosenzweig (2001) geen rekening met de (theoretische) mogelijkheid dat een exotensoort kan leiden tot het lokaal uitsterven van meerdere inheemse soorten, bijvoorbeeld door het optreden van *ecosystem engineering*. Op basis van analyse van bestaande datasets en theorieën concludeert Davis (2003) dat interacties tussen exoten en inheemse soorten op hetzelfde trofische niveau (bijvoorbeeld concurrentie) zelden heeft geleid tot het uitsterven van inheemse soorten. Dit in tegenstelling tot interacties tussen verschillende trofische niveaus: uitheemse predatoren of ziekteverwekkers hebben wel de potentie om inheemse prooidieren of gastheren te laten uitsterven (Davis 2003). Sax & Gaines (2003) concluderen dat, als gevolg van habitatdestructie en de introductie van exoten, de regionale biodiversiteit in de meeste gevallen gelijk blijft of toeneemt. Op lokale schaal treedt in antropogene habitats vaak biodiversiteitsverlies op, terwijl het omgekeerde vaak is waargenomen in minder verstoorde systemen (vooral in plantengemeenschappen; Sax & Gaines 2003).

Verder werden in de jaren '90 van de vorige eeuw in verschillende landen grote en "waardevolle" (Davis 2005) floradatabases opgezet met informatie over inheemse en uitheemse soorten. De oprichting van een aantal gespecialiseerde wetenschappelijke tijdschriften bevestigde de toegenomen aandacht voor de exotenproblematiek en stimuleerde de publicatie van artikelen over dit onderwerp (Davis 2005).

In zijn terugblik op het wereldwijde exotenonderzoek sinds 1958 concludeert Davis (2005) dat "our understanding of the process of biological invasions has increased considerably [...], particularly our knowledge of the details involved in particular biological invasions. However, the extent to which this understanding has enhanced our ability to develop effective management strategies [...], is less clear". Met het oog op de toekomst pleit Davis (2005) voor het blijven bewandelen van het natuurbehoudgerichte pad (vergelijk Elton 1958), naast het intensiveren van het theoretisch-evolutionaire pad (Baker & Stebbins 1965).

Hengeveld & Van den Brink (1998) concluderen dat bestaande inzichten niet voldoen of volstaan om praktische maatregelen op te baseren. Daarom "moeten [we] meer nadruk gaan leggen op [...] 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" (Hengeveld & Van den Brink 1998). Daarbij moeten we volgens deze auteurs accepteren dat sommige soorten nauwelijks of niet te bestrijden zijn. "Het enige middel tegen nadelige ecologische en economische gevolgen van exoten is en blijft een strenge regelgeving omtrent voorkoming van uitwisseling van soorten over grote afstanden" (Hengeveld & Van den Brink 1998).

Wat betreft het onderzoek naar aquatische en semi-aquatische exoten in Nederland, blijft het vroegere werk vrijwel beperkt tot incidentele meldingen over individuele soorten (bijvoorbeeld Jurriaanse 1928, Otto & Kamps 1935, Kluyver 1936, Redeke 1936, Borghouts-Biersteker 1969). Gedetailleerdere ecologische studies en overzichtsartikelen die meer dan één soort beschrijven zijn vooral na 1980

verschenen (De Groot 1985, Adema 1989, 1991, Den Hartog et al. 1989, 1992, Pinkster et al. 1992, Van den Brink et al. 1993). Nog recenter is een tweetal overzichtsartikelen verschenen waarin soortenlijsten van aquatische exoten zijn opgenomen (Van den Brink & Van der Velde 1998, Van der Velde et al. 2002). Het eerstgenoemde artikel werd gepubliceerd in een themanummer van *De Levende Natuur* over “immigratie”. De beschreven soortenlijsten zijn gebaseerd op de aanwezige kennis op het moment van publicatie en daardoor noodzakelijkerwijze onvolledig. Deze artikelen besteden tevens aandacht aan transportmechanismen van exoten en sturende factoren die hun succes bepalen (Van den Brink & Van der Velde 1998, Van der Velde et al. 2002).

1.3 Dispersiemechanismen van exoten

Dispersie (verspreiding naar potentiële nieuwe habitats) is een basaal onderdeel van de levenscyclus van alle organismen en het speelt een centrale rol in de levenscyclus van exoten (Cox 2004). Er zijn verschillende manieren waarop exoten Nederlandse zoete wateren bereiken en in het verleden hebben bereikt. De antropogene activiteiten of transportmiddelen die exoten in een nieuw gebied introduceren, of hun daartoe de mogelijkheid geven, worden *vectoren* genoemd. Van der Velde et al. (2002) hebben voor 85 exoten in Nederlandse zoete binnenwateren vermeld welke de (vermoedelijke) vector(en) zijn. In volgorde van afnemend belang noemen zij:

1. Ontsnappingsen uit aquacultuur, aquaria, botanische tuinen of tuinvijvers (45 soorten);
2. Dispersie via kanalen, die grote stroomgebieden met elkaar verbinden (bijvoorbeeld het Rijn-Main-Donaukanaal; 20 soorten);
3. Opzettelijk uitgezette soorten (12 soorten);
4. Zeeschepen (ballastwater of aangroei op de scheepshuid; 11 soorten);
5. Natuurlijke expansie van een soort, nadat het juiste (kunstmatige) *habitat* werd gecreëerd (2 soorten).

Bovenstaande getallen geven slechts een ruwe indicatie, aangezien de exotenlijst in Van der Velde et al. (2002) niet compleet is (en kan zijn); zo ontbreken algen en andere micro-organismen op deze lijst.

In de internationale literatuur over biologische invasies in aquatische ecosystemen krijgt ballastwater als vector relatief veel aandacht. Sinds de jaren '80 van de 19^e eeuw worden scheepsruimen vaak gevuld met ballastwater om de stabiliteit van het schip te vergroten. In of nabij havens wordt dit water geloosd, om plaats te maken voor nieuwe commerciële ladingen. Sinds de jaren '60 van de 20^e eeuw is het verscheepte volume ballastwater op wereldschaal enorm toegenomen (Williamson 1996). Wereldwijd zijn er heden ten dage op elk willekeurig tijdstip meer dan 35.000 vrachtschepen op zee. Grote zeeschepen transporteren wereldwijd jaarlijks naar schatting drie tot meer dan tien miljard ton ballastwater (Leppäkoski et al. 2002). In totaal worden per dag meer dan 10.000 soorten verscheept (Carlton 1999). Hoewel de meeste aangevoerde soorten in hun nieuwe omgeving niet overleven, vormt ballastwater een enorme invasiedruk (“pressure of propagules”, Williamson 1996).

1.4 Voorwaarden voor succesvolle vestiging van exoten

Succesvolle vestiging van exoten is afhankelijk van drie hoofdfactoren. Ten eerste van de frequentie en het volume waarmee *diasporen* worden aangevoerd naar nieuwe habitats. In de internationale literatuur wordt in dit verband de term “propagule pressure” gebruikt. In theorie kan één bevrucht vrouwelijk individu een invasie van een potentieel schadelijke soort veroorzaken; hoe meer diasporen worden aangevoerd naar een nieuw habitat, hoe groter de kans op succesvolle vestiging (Williamson 1996). Het aantal diasporen dat per tijdseenheid wordt aangevoerd is onder meer afhankelijk van het type vector. Dit hangt weer samen met de mate van voorkomen van een soort in zijn natuurlijke areaal (Williamson & Fitter 1996a). Hierbij moet worden aangetekend dat “the probability of successful transit and deliberate introduction affects, in unpredictable ways, the numbers of species that arrive to invade” (Williamson 1996).

Ten tweede lijkt de vestigingskans voor exoten groter in verstoorde habitats (Mooney & Drake 1989). In dergelijke habitats staan inheemse populaties vaak onder druk door bijvoorbeeld vervuiling of overbeving. Hierdoor kunnen *niches* en leefruimte beschikbaar komen voor exoten.

Ten derde is succesvolle vestiging ook afhankelijk van specifieke biologische en ecologische kenmerken van een exoot (morfologie en levensstrategie), in relatie tot de morfologie en levensstrategieën van de inheemse soorten in het nieuw habitat (bijvoorbeeld Devin et al. 2004, Sutherland 2004, Lloret et al. 2005, Vila-Gispert et al. 2005). Een exoot kan zich tijdens en na kolonisatie aanpassen aan zijn nieuwe omgeving, waarbij hij de aanwezige hulpbronnen beter kan gaan exploiteren en zijn positie ten opzichte van concurrenten en predatoren versterkt wordt (Leppäkoski et al. 2002).

1.5 Effecten van exoten

Exoten kunnen na vestiging verschillende effecten hebben op het geïnvadeerde ecosysteem:

1. Exoten kunnen inheemse soorten direct verdringen uit hun niche (door predatie, parasitisme, concurrentie, etc.);
2. Exoten kunnen inheemse soorten indirect verdringen uit hun niche doordat ze een belangrijke functionele rol gaan vervullen in het ecosysteem (*ecosystem engineering*), wat kan leiden tot veranderingen in de trofische interacties of de habitatstructuur;
3. Een nog niet gebruikte niche innemen waardoor nauwelijks (nadelige) veranderingen in het ecosysteem optreden.

Hieruit volgt dat exoten zeer verschillende effecten kunnen hebben op geïnvadeerde ecosystemen. Het deel van de biodiversiteit dat het resultaat is van de introductie van exoten door toedoen van menselijk handelen, wordt *xenodiversiteit* genoemd (Leppäkoski & Olenin 2000). Leppäkoski et al. (2002) schrijven hierover: “In some

heavily invaded aquatic ecosystems, xenodiversity tends to reach and even exceed native biodiversity in terms of the number of species and life forms, and strongly affects the rate of ecosystem functions. Even if the receiving ecosystems can become more diverse in terms of species number they also become more similar to the rest of the world". Meer nog dan economische schade, vormt bedreiging van de inheemse biodiversiteit (inclusief endemische soorten) een centraal onderdeel van de exotenproblematiek.

Een belangrijk doel binnen het vakgebied van de invasiebiologie is het identificeren van potentieel invasieve exoten nog voordat ze een ecosysteem significant beïnvloeden (Hulme 2003).

1.6 Exoten in het natuur- en waterbeleid

In 1998 benadrukte het Europees Milieuagentschap (<http://local.nl.eea.eu.int>) dat de introductie van exoten één van de grootste bedreigingen vormt voor de Europese biodiversiteit (Davis 2005). Het Verdrag van Rio de Janeiro inzake de biologische diversiteit, geratificeerd door de lidstaten van de Europese Unie (Besluit van de Raad 93/626/EEG), draagt "elke verdragsluitende partij [op], voor zover mogelijk en passend [...] de binnenkomst van uitheemse soorten die bedreigend zijn voor ecosystemen, habitats of soorten te voorkomen dan wel deze te beheersen of uit te roeien" (<http://europa.eu.int/scadplus/leg/nl/lvb/l28102.htm>).

In de Kaderrichtlijn Water (<http://www.kaderrichtlijnwater.nl>) en het Nederlandse en Europese natuurbeleid (gericht op habitat- en soortbescherming) worden doelen voor aquatische ecosystemen beschreven. Hierbij wordt betrekkelijk weinig aandacht besteed aan de aanwezigheid of mogelijke komst van exoten. Echter, bij het formuleren van referenties en concept-maatlatten voor de diverse KRW-categorieën van wateren is vastgesteld dat alleen inheemse soorten of ingeburgerde exoten in aanmerking komen voor opname in beschrijvingen van referentietoestanden en maatlatten (Van der Molen 2004).

1.7 Projectdoelen

De vraag in hoeverre beleidsdoelen afgestemd moeten worden op de komst en effecten van exoten is uiterst relevant, gegeven de prominente aanwezigheid van exoten in veel Nederlandse en Europese oppervlaktewateren (Leppäkoski et al. 2002, Nehring 2002, Van der Velde et al. 2002). Het onderzoek "Exoten in Nederlandse zoetwaterecosystemen" richt zich op het identificeren van biologische kenmerken (verenigd in levensstrategieën) van exoten, op de mogelijke invloed van exoten op aquatische ecosystemen en de inheemse soorten daarin, en op de gewenste omgang met exoten door waterbeheerders.

In deze studie zijn de volgende doelen geformuleerd:

1. Het vaststellen van de invloed van exoten op de kwaliteit (d.w.z. de structuur en het functioneren) van Nederlandse aquatische ecosystemen;

2. Het vaststellen van de mogelijkheden tot sturing van de aanwezigheid en invloed van exoten (zowel brongericht als door middel van effectgerichte maatregelen);
3. Het beschrijven van bestaande en verwachte ontwikkelingen met betrekking tot de komst van exoten naar Nederlandse zoete oppervlaktewateren

Dit rapport bevat de volgende onderzoeksstappen:

1. Het opstellen van een definitie voor het begrip *exoot* en het indelen van aquatische exoten in categorieën. De definities en classificatie dienen rekening te houden met bestaande definities en indelingen. Ze moeten bij voorkeur gekoppeld kunnen worden aan de beheersbaarheid van exoten.
2. Het opstellen van een zo compleet mogelijke exotenlijst voor Nederlandse zoetwaterecosystemen;
3. Het verkennen van relevante levensstrategieën van invasieve en niet-invasieve exoten.

1.8 Leeswijzer

Dit rapport bevat een verkenning van de bruikbaarheid van levensstrategieën voor de typering van aquatische exoten. Hoofdstuk 1 gaat in op de aard en omvang van de problematiek rond aquatische exoten. Hoofdstuk 2 geeft een overzicht van de variatie in terminologie en definities rondom het begrippen exoot en invasieve exoot. De in dit rapport gehanteerde definities worden expliciet vermeld en toegelicht. Ook worden twee praktische exotenclassificaties beschreven. In Hoofdstuk 3 wordt een overzicht gegeven van in de literatuur beschreven levensstrategieconcepten. Hoofdstuk 4 beschrijft de constructie en analyse van een database met autecologische informatie over uitheemse macrofyten en macrofauna, gebaseerd op een actuele Nederlandse exotenlijst. De frequentie waarmee bepaalde autecologie-, habitat- en verspreidingskenmerken voorkomen bij invasieve en niet-invasieve exoten wordt gerelateerd aan bestaande levensstrategieconcepten.

2 Exoten: definities en categorieën

2.1 Inleiding

In de biologische literatuur over exoten wordt een veelheid aan termen en synoniemen gebruikt (Tabel 1). Deze terminologie verschilt vaak per taalgebied en onderzoekstraditie (Davis 2005); binnen een taalgebied niet zelden ook per auteur. Daarnaast worden de termen niet altijd goed gedefinieerd (Carlton 2002, Kowarik 2002). Het formuleren van een werkbare definitie voor het begrip *exoot* is daarom, evenals het ontwerpen van een classificatiesysteem op basis van categorieën van exoten, één van de bouwstenen van deze studie.

2.2 Het begrip *exoot*

Het is onmogelijk alle in de vakliteratuur voorkomende varianten in terminologie en definities te vermelden. Dit rapport beperkt zich hoofdzakelijk tot vakwoordenboeken (Martin 1990, Allaby 1994, Collin 1995, Lincoln et al. 1998) en studies en overzichtswerken op het gebied van de *invasion biology* (bijvoorbeeld Williamson 1996, Kowarik 2002, Leppäkoski et al. 2002). Synoniemen van de termen *exoot* en *inheemse soort* staan in Tabel 1.

Vakwoordenboeken definiëren een *exoot* als uitheems; een soort die zich onder invloed van de mens heeft gevestigd in een gebied dat buiten zijn oorspronkelijke, natuurlijk *areaal* (verspreidingsgebied) valt (Martin 1990, Allaby 1994, Collin 1995, Lincoln et al. 1998). Van der Meijden (1999, ongepubliceerd) en Unger (2003) volgen dezelfde lijn. De introductie van exoten onder invloed van menselijk handelen kan opzettelijk (actief) of onopzettelijk (passief) zijn (Allaby 1994).

Exoten worden dus geplaatst tegenover *inheemse soorten*, soorten waarvoor een bepaald gebied (bijvoorbeeld Nederland) binnen het natuurlijk verspreidingsgebied valt (Maes 2002). Inheemse soorten hebben hun huidige verspreidingsgebied *volledig op eigen kracht*, zonder toedoen van de mens, bereikt. Dit laatste is belangrijk, maar wordt weinig benadrukt in de definities in vakwoordenboeken: een exoot zou zijn nieuw habitat, door de aanwezigheid van geografische barrières, op de menselijke tijdschaal niet op eigen kracht hebben kunnen bereiken. Menselijk handelen, in de breedste zin, is dus een essentiële voorwaarde voor de verspreiding van exoten.

Soorten waarvan de natuurlijke areaalgrens nu nog elders in Europa ligt en die in de nabije toekomst Nederland zullen bereiken (Milbrink & Timm 2001), beschouwen wij niet als exoten wanneer deze soorten via natuurlijke migratieroutes op eigen kracht in Nederland kunnen komen. Soorten die nieuwe stroomgebieden echter alleen via (door de mens gegraven!) kanalen kunnen bereiken (facilitering door de mens) worden wel als exoot aangemerkt.

Leppäkoski et al. (2002) signaleren een probleem bij het onderscheid tussen exoten en inheemse soorten: “the term “native” is used for organisms which have been native to a particular geographical area in historical times. However, the concept of “historical times” itself is rarely defined in the literature. For most [non-indigenous species], there is evidence (archaeological, historical, ecological, biogeographical or genetic) of their origin. However, it is often difficult to determine whether a species is native or introduced”. Soorten waarvan de herkomst (inheems of niet) onbekend is, heten *kryptogene soorten* (cryptogenic species, Carlton 1996). Hengeveld & Van den Brink (1998) voeren een tweede argument aan waarom het tijds criterium onduidelijk is. In historische tijden is de Pontische rododendron (*Rhododendron ponticum*) ingevoerd op de Britse eilanden. De soort gedraagt zich daar zeer agressief in veel natuurgebieden. Maar in het vorige interglaciaal was de soort inheems op de Britse Eilanden (Usher 1986). Hengeveld & Van den Brink (1998) signaleren een tendens om soorten als “inheems” te gaan beschouwen wanneer het in feite exoten zijn die lang geleden (bijvoorbeeld in de Romeinse tijd) zijn ingevoerd. Usher (1988) geeft aan dat het onderscheid tussen inheems en exoot in Europa moeilijker is dan in regio's zoals Noord-Amerika en Oceanië. In laatstgenoemde gebieden werden tot enkele eeuwen geleden nauwelijks exoten geïntroduceerd. In Europa is het onderscheid vaak echter problematisch door duizenden jaren van menselijke migratie en introducties van soorten over het hele continent.

In de internationale literatuur worden uitheemse planten doorgaans in twee categorieën onderverdeeld, samenhangend met het tijdstip van introductie. Is een soort vóór 1492 (ontdekking van Amerika door Columbus) ingevoerd, dan spreekt men van een *archeofyt*. Is de soort later ingevoerd, dan is het een *neofyt*. Deze grens is gekozen omdat de uitwisseling van exoten tussen continenten na 1492 in een stroomversnelling is geraakt. Volgens Leppäkoski et al. (2002) is deze indeling ook van toepassing op aquatische exoten. Kowarik (2002) gebruikt tevens de termen “*Archäozoen/Neozoen*” (voor dieren) en “*Archäomyceten/Neomyceten*” (voor schimmels). Deze termen worden gewoonlijk niet in de Engelstalige of Nederlandstalige literatuur gebruikt (Tabel 1).

De koppeling van het begrip “exoot” met menselijk handelen ligt voor de hand om twee pragmatische redenen:

1. Wanneer soorten die hun verspreidingsgebied op volledig natuurlijke wijze hebben uitgebreid worden meegeteld, zouden alle soorten die niet in Nederland geëvolueerd zijn, dus het merendeel van de soorten, beschouwd moeten worden als exoot.
2. De mens is in de Nieuwe Tijd (sinds 1500) een steeds belangrijkere factor geworden bij de verspreiding van soorten buiten hun natuurlijke areaal. Vrijwel alle soorten die tot economische schade en achteruitgang van inheemse biodiversiteit hebben geleid, zijn door de mens geïntroduceerd (Williamson 1996, Van der Velde et al. 2002, Olden et al. 2005).

Toch zijn er auteurs die een bredere definitie van het begrip “exoot” hanteren. Volgens Pegtel (1999, ongepubliceerd) zijn exoten “soorten die hun areaal uitbreiden; langs natuurlijke weg of onder invloed van menselijk handelen; al dan niet bewust”.

Van der Molen et al. (2002) en Van der Molen (2004) volgen dezelfde lijn. Ook de definitie van de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer laat ruimte voor natuurlijke areaaluitbreiding: “een exoot is een soort die zich heeft gevestigd waar deze voordien niet voorkwam, door of vanwege het wegvallen van dispersiebarrières” (<http://www.wew.nu/exoten/definitie.php>). Pegtels conclusie dat exoten van alle tijden zijn, ligt hierdoor voor de hand. Hengeveld & Van den Brink (1998) stellen echter dat “elders in Europa voorkomende soorten [na aankomst in Nederland] veelal niet als exoot [zullen] worden beschouwd, uitgezonderd misschien die uit het [Mediterrane] gebied”.

Uit het bovenstaande blijkt dat er aanzienlijke variatie bestaat, zowel in de terminologie rond het begrip exoot als in definities van dezelfde term (Tabel 1). Ook volgt uit het bovenstaande dat bij het definiëren van het begrip “exoot” rekening gehouden dient te worden met de factoren menselijk handelen en tijd (zie paragraaf 2.3).

2.3 Invasieve en niet-invasieve exoten

De termen “invasief” en “biologische invasie” zijn door wetenschappers vaak in zeer brede zin gehanteerd: “By invasion I mean the geographical expansion of a species into an area not previously occupied by that species. Invasions may occur as the result of climatic and tectonic changes as well as through introduction by humans” (Vermeij 1996). “Most successful, i.e. established, invaders are not pests, and most invaders are not successful” (Williamson 1996). Rejmánek (1999) definieert invasieve soorten als soorten die zich uitbreiden in gebieden waarin ze niet inheems zijn.

Er zijn echter goede argumenten om een beperktere definitie van de termen “invasief” en “invasie” te hanteren. Lincoln et al. (1998) definiëren *invasion* als “mass movement/encroachment of organisms from one area into another”, terwijl Collin (1995) als definitie hanteert “[the] arrival of large numbers of pests in an area”. Een invasie wordt dus gekenmerkt door negatief geladen termen als massaliteit en plaag. Hieruit volgt dat niet elke geïntroduceerde exoot zich noodzakelijkerwijs invasief hoeft te gedragen. De meeste exotenonderzoekers maken dan ook onderscheid tussen invasieve en niet-invasieve exoten (bijvoorbeeld Van den Brink & Van der Velde 1998, Richardson et al. 2000, Unger 2003, Sutherland 2004).

Een binaire indeling van exoten in “invasief” en “niet-invasief” is volgens Carlton kunstmatig: “the impact [...] of introduced species is a long sliding scale of modifications, alterations, and adjustments from a pre-existing state of the community prior to a introduction. These changes range from small deviations to demonstrably very great ones, and may impact one or more pre-existing species (native and introduced). Similarly, societal (industrial, economic, social, recreational, health, and so on) impact may range vastly from low to medium to high costs, with every nuance in between”. Gegeven de diversiteit aan uitheemse soorten, is het echter moeilijk een éénduidige gekwantificeerde definitie van de term “invasief” te geven (Carlton 2002).

Richardson et al. (2000) onderscheiden een aantal categorieën van uitheemse plantensoorten: *casual aliens* overleven slechts incidenteel in het wild; *naturalized aliens* zijn in staat verwilderde populaties te handhaven; *invasive aliens* kunnen zich sterk uitbreiden in nieuw gekoloniseerd gebied. De indeling van Williamson & Fitter (1996b), waarin ingevoerde (in gevangenschap) exoten worden onderscheiden van verwilderde exoten, gevestigde exoten en plaagexoten, sluit hierbij aan. Unger (2003) volgt dezelfde lijn: “Nur ein kleiner Anteil der eingebrachten oder unabsichtlich eingeschleppten Arten sind invasiv, das heißt die Vielfalt und das Zusammenspiel der heimischen Arten wird beeinträchtigt oder andere Schäden werden hervorgerufen”.

Invasief betekent dus volgens deze auteur niet alleen dat een soort zich snel en sterk uitbreidt in een habitat, maar ook dat er negatieve effecten zijn op de inheemse biodiversiteit of op het functioneren van het geïnvadeerde ecosysteem. Ook negatieve economische effecten horen hier bij.

Invasieve exoten gaan zich niet altijd onmiddellijk na kolonisatie van een nieuw gebied invasief gedragen. Het kan jaren of decennia duren voordat sterke ecologische effecten zichtbaar worden (Crooks & Soulé 1999). Er kunnen zowel ecologische als evolutionaire oorzaken zijn voor het uitblijven van een onmiddellijke invasie door nieuwkomers (Kowarik 1995). Een exoot heeft vaak tijd nodig om in een nieuw gebied de meest geschikte habitats te koloniseren. Pas daarna kan de soort voldoende zaden of nakomelingen produceren om een explosieve groei van de populatie mogelijk te maken. Een andere oorzaak kan zijn dat een aanvankelijk lage populatiedichtheid interacties tussen individuen van die populatie belemmert, waardoor een snelle groei van de populatie niet mogelijk is. Tenslotte mist een initiële populatie van een exoot soms de adaptaties die een explosieve populatiegroei mogelijk maken. Na verloop van tijd kan genetische reorganisatie binnen de populatie dit obstakel opheffen. Hybridisatie tussen de uitheemse populatie en een inheemse populatie van een verwante soort lijkt een belangrijke oorzaak te zijn voor het optreden van invasief gedrag na een initiële fase waarin de nieuwkomer zich “gedeisd” heeft gehouden (Cox 2004).

Tabel 1 Belangrijkste synoniemen voor de termen *exoot*, *inheemse soort* en *invasie/invasieve soort*.

Nederlandstalige literatuur	Engelstalige literatuur	Duitstalige literatuur
Exoot (alle organismegroepen) = niet-inheemse soort = uitheemse soort = vreemde soort	Exotic species (alle organismegroepen) = non-indigenous species (NIS) = non-native species = introduced species = allochthonous species = foreign species = alien species = adventive species ²	Nichteinheimische Art (alle organismegroepen) = exotische Art = neuheimische Art = eingeführte Art = eingeschleppte Art = gebietsfremde Art = Neobiota ³
Exoot (planten) = adventieve soort ¹	Exotic species (planten) = adventive species ²	Nichteinheimische Art (planten) = adventive Pflanzenart = Agriophyt = Archäophyt (ingevoerd vóór 1492) = Neophyt (ingevoerd na 1492)
= archeofyt (ingevoerd vóór 1492) = neofyt (ingevoerd na 1492)	= archeophyte (ingevoerd vóór 1492) = neophyte (ingevoerd na 1492)	Nichteinheimische Art (schimmels) = Archäomycet (ingevoerd vóór 1492) = Neomycet (ingevoerd na 1492)
		Nichteinheimische Art (dieren) = Archäozoo (ingevoerd vóór 1492) = Neozoo (ingevoerd na 1492)

¹Term wordt, in tegenstelling tot zijn tegenhanger in de Engelstalige literatuur, doorgaans alleen voor planten gebruikt. Weeda (in Van der Meijden 1990) noemt alleen planten die *onopzettelijk* door de mens zijn aangevoerd adventieven.

²Lincoln et al. (1998) rangschikken ook soorten die zonder facilitering door de mens hun natuurlijke areaal uitbreiden onder de term “adventive”.

³Kowarik (2002) rekent hiertoe expliciet ook hybriden tussen exoten en inheemse soorten.

Crooks & Soulé (1999) onderscheiden drie typen biologische invasies: (1) invasies door exoten, (2) areaaluitbreidingen door inheemse soorten en (3) hybridisatie tussen inheemse soorten en exoten, die gevolgd worden door explosieve areaaluitbreiding van de gevormde hybride. Hieruit volgt dat ook inheemse soorten, of Europese soorten waarvan de areaalgrens in of nabij Nederland ligt, zich invasief kunnen gedragen (Van den Brink & Van der Velde 1998). Dit rapport beperkt zich tot exoten en hun hybriden, temeer omdat door de mens geïntroduceerde soorten momenteel verantwoordelijk zijn voor het grootste deel van de biologische invasies (Williamson 1996, Kowarik 2002).

Er zijn aanwijzingen dat vrijwel alle ecosystemen en levensgemeenschappen vatbaar zijn voor invasies, maar dat de invasiefrequentie verschilt tussen levensgemeenschappen (Williamson 1996). Williamson concludeert dat de invasiefrequentie positief is gecorreleerd aan de verstoringfrequentie (vooral door de mens, die een belangrijke oorzaak is voor de aanvoer van diasporen) en negatief gecorreleerd aan de intensiteit van stressfactoren in het betreffende habitat. Extreme en moeilijk bereikbare levensgemeenschappen, zoals aanwezig op bergtoppen, worden gekenmerkt door een relatief lage invasiefrequentie, doordat de aanvoer van diasporen laag is en de milieuomstandigheden bovendien te ruw zijn voor veel invasieve soorten (Williamson 1996).

Uit het bovenstaande blijkt dat een tweetal aspecten van belang is bij het definiëren van de term “invasieve exoot”. Ten eerste is een exoot pas invasief wanneer zijn aanwezigheid massaal is en schade (ecologisch of economisch) optreedt. Ten tweede is invasiviteit vaak tijdsafhankelijk: invasies treden doorgaans niet meteen na introductie op, maar pas na het verstrijken van een bepaalde tijdsperiode. De lengte van deze periode wordt bepaald door zowel kenmerken van de exoot als van het habitat (bijvoorbeeld groeisnelheid van de populatie en het eventuele optreden van hybridisatie met inheemse populaties). Deze aspecten worden meegewogen bij het formuleren van definities in de volgende paragraaf.

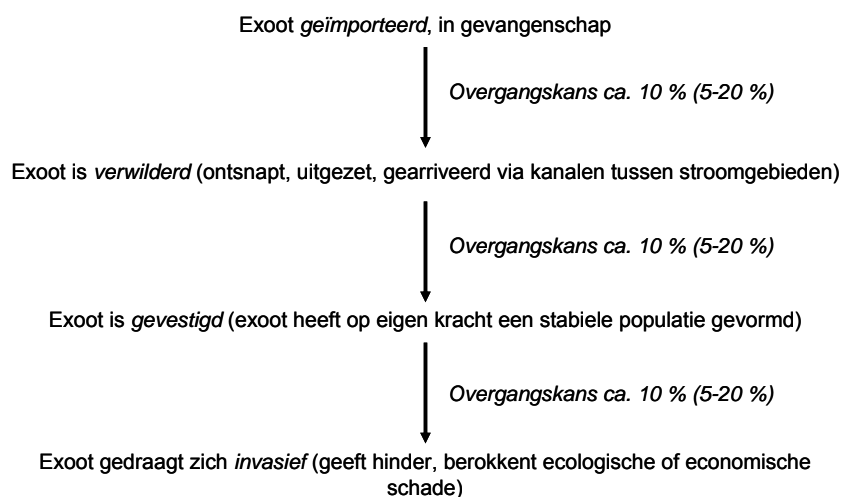
2.4 Classificatie van exoten op basis van verspreidingsstatus en vectortype

Aanwezige exoten kunnen op verschillende manieren worden geclassificeerd. Twee bestaande classificatiesystemen (naar verspreidingsstatus en naar vectortype) die na koppeling met een lijst van aquatische exoten in Nederland interessant kunnen zijn met het oog op de beheersbaarheid van exoten door waterbeheerders, worden hieronder toegelicht.

De indeling van Williamson & Fitter (1996b) is gebaseerd op de *verspreidingsstatus* van een exoot. Er worden vier klassen onderscheiden:

1. De exoot is in *gevangenschap* (ingevoerd in Nederland, maar nog niet in het wild voorkomend, dus “onder controle”);
2. De exoot is *verwilderd* (buiten directe controle; uit gevangenschap ontsnapt of vrijgelaten, maar heeft nog geen duurzame populaties opgebouwd);

3. De exoot is *ingeburgerd* (heeft duurzame populaties gevormd);
4. De exoot is *invasief* (verspreidt zich snel over geschikte habitats, kan massaal voorkomen binnen deze habitats, en veroorzaakt economische dan wel ecologische schade).



Figuur 1 Exotenindeling in verspreidingsstadia met de "tens rule", die bepaalt dat gemiddeld 10% van de soorten overgaat in een volgend stadium (Williamson & Fitter 1996b).

Volgens Williamson & Fitter (1996b) is op de overgangen tussen deze vier verspreidingsstadia de zogenaamde *tens rule* van toepassing. Deze zegt dat de kans op succesvolle overgang van het ene stadium naar het andere gemiddeld 10% (range 5-20%) bedraagt. Dit betekent bijvoorbeeld dat 10% van de verwilderde exotensoorten zal inburgeren, terwijl gemiddeld 1% (range 0.5-2%) van de verwilderde soorten zich invasief zal gaan gedragen (Figuur 1: Williamson & Fitter 1996b). De in paragraaf 2.2 besproken indeling van Richardson et al. (2000) sluit nauw aan bij de exotenclassificatie van Williamson & Fitter (1996b).

Koppeling van deze indeling in verspreidingsstadia met een exotenlijst maakt het in principe mogelijk voor individuele uitheemse soorten te beoordelen hoe urgent of realistisch het nemen van preventie- of bestrijdingsmaatregelen is. De reeks kan namelijk ook gelezen worden als een opeenvolging in de tijd binnen één soort. Wanneer kenmerken van invasiviteit worden herkend tijdens het stadium van import is de kans op beheersing door middel van beheers- of beleidsmaatregelen het grootst. Voor het bepalen van welke specifieke maatregelen het meest geschikt zijn voor preventie van vestiging of bestrijding van een bepaalde exoot, is echter aanvullende informatie nodig. De indeling van Williamson & Fitter (1996b) vereist kennis over de populatiestructuur van een exoot (vooral ten behoeve van onderscheid tussen "verwilderd" en "ingeburgerd"). Om invasieve exoten te kunnen onderscheiden van niet-invasieve exoten, is informatie nodig over plaats en tijdstip van introductie (Richardson et al. 2000). Helaas is deze informatie in veel gevallen niet voorhanden (Prinzing et al. 2002).

Van der Velde et al. (2002) hebben exoten in Nederlandse zoete wateren ingedeeld naar vectortype (Tabel 2). Soortgelijke indelingen zijn gemaakt door, onder anderen, Minchin & Gollasch (2002) en Nehring (2002). Het creëren van geschikte habitats door menselijk handelen (bijvoorbeeld stenen beddingen, strekdammen of kunstwerken) neemt een afwijkende positie in, omdat dit geen vector in stricte zin (verbindingsfactor tussen geografisch gescheiden gebieden) is. Door de mens gecreëerde harde substraten bieden vestigingsmogelijkheden voor soorten die door de aard van de Nederlandse ondergrond hier onder natuurlijke omstandigheden niet of veel minder voorkomen.

De indeling naar vectortype heeft als voordeel dat inzicht wordt verkregen in transportwegen (en, gekoppeld daaraan, de regio van herkomst) van exoten. Dit kan preventie van verwildering of vestiging en bestrijding van gevestigde soorten vergemakkelijken. Een nadeel is dat de indeling naar vectortype niets zegt over de verspreidingsstatus van een exoot. De classificaties van Williamson & Fitter (1996b) en Van der Velde et al. (2002) vullen elkaar dus aan.

2.5 Gekozen definities en categorieën

Op basis van het in de paragrafen 2.1 tot en met 2.4 gepresenteerde literatuuroverzicht en de conclusies daaruit, worden de begrippen “exoot” en “invasieve exoot” als volgt gedefinieerd:

Een *exoot* is een soort (of ondersoort) die door toedoen van menselijk handelen, in brede zin, buiten zijn natuurlijke areaal voorkomt én die zijn nieuwe leefgebied niet op eigen kracht had kunnen bereiken op een (menselijke) tijdschaal van tientallen tot enkele honderden jaren.

Er kan onderscheid worden gemaakt tussen invasieve en niet-invasieve exoten:

Een *invasieve exoot* wordt gekenmerkt door (1) snelle kolonisatie van geschikte habitats binnen een regio waarin de soort geïntroduceerd is. Dit gaat gepaard met een, eventueel ook op termijn, massale aanwezigheid (een zeer groot aantal individuen per eenheid oppervlakte of volume); of (2) negatieve effecten op de structuur en het functioneren van de binnengedrongen levensgemeenschap (bijvoorbeeld verlies van inheemse biodiversiteit) en/of economische schade. Exoten die niet voldoen aan deze definitie worden beschouwd als niet-invasief.

Tussen het moment van introductie in een bepaalde levensgemeenschap en het ontwikkelen van invasief gedrag zit een tijdsperiode die in lengte varieert afhankelijk van kenmerken van zowel de exoot zelf (bijvoorbeeld intrinsieke groeisnelheid van de populatie) als van habitatkenmerken (bijvoorbeeld de beschikbaarheid van hulpbronnen en de aanwezigheid van inheemse populaties waarmee hybridisatie kan optreden).

Een mogelijke toepassing van de gekozen definities en de in paragraaf 2.4 besproken classificatiesystemen in de praktijk van het water- en natuurbeleid bestaat uit het opstellen van een wettelijk erkende lijst van aquatische exoten. Deze lijst kan worden gebruikt als effectief beleids- en beheersinstrument door de volgende informatie eraan te koppelen:

1. Autecologische kenmerken en habitatkenmerken, die koppeling met levensstrategieën mogelijk maken;
2. Gegevens over het verspreidingsstadium (classificatie van Williamson & Fitter 1996b), inclusief plaats en tijdstip van introductie (verwildering);
3. Gegevens over de biogeografische regio van herkomst en de vector(en) (classificatie van Van der Velde et al. 2002);
4. Ook potentiële exoten zouden moeten worden opgenomen. Dit zijn soorten die al in buurlanden zijn aangetroffen en op termijn waarschijnlijk ook in Nederland zullen arriveren. Het toevoegen van deze soorten vergroot de kans op effectieve preventie of bestrijding.

Tabel 2 Vectortypen van zoetwaterexoten. Vectoren en voorbeelden naar Van der Velde et al. (2002).

Vectortype	Vector voor verspreiding	Voorbeelden
Actieve (opzettelijke) invoer waarna het risico op ontsnapping of uitzetten vanuit gevangenschap reëel wordt	Aquacultuur	Kweekvis voor consumptie of sportvisserij zoals de Regenboogforel (<i>Oncorhynchus mykiss</i>) (Nijssen & De Groot 1987)
	Aquariumhouders	Siervissen zoals de Zonnebaars (<i>Lepomis gibbosus</i>) en de Gup (<i>Lebistes reticulatus</i>) (Nijssen & De Groot 1987)
	Tuinafval/tuincentra	Vijverplanten zoals de Grote Waternavel (<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>) of <i>Cabomba caroliniana</i>
Passieve invoer (meegelift met opzettelijk ingevoerde soorten) waarna het risico op ontsnapping uit gevangenschap reëel wordt	Aquacultuur	Waterplanten of algen die samen met kweekvis worden ingevoerd
	Aquariumhouders	idem
	Tuinafval/tuincentra	De oligochaet <i>Branchiodrilus hortensis</i> ; Amerikaanse dwergposthorenslak (<i>Menetus dilatatus</i>)
Actieve introductie		Brede waterpest (<i>Elodea canadensis</i>)
Passieve introductie	Ballastwater	Driehoeksmossel (<i>Dreissena polymorpha</i>)
	Aangroei op scheepshuid	Verschillende soorten Zeepok (<i>Balanus</i> div. sp.)
Facilitering	Graven van kanalen (tussen van nature gescheiden hoofdstroomgebieden)	Kaspische slijkgarnaal (<i>Chelicorophium curvispinum</i>); via Main-Donaukanaal, verbinding tussen hoofdstroomgebieden Rijn en Donau
	Het creëren van geschikt habitat door de mens	Ondergedoken vedermos (<i>Octodieras fontanum</i>) groeit op stenen kribben in rivieren

3 Levensstrategieën van exoten

3.1 Het concept levensstrategie

Er bestaat nog veel onduidelijkheid over de aard en werking van ecologische factoren die het succes van exoten in een nieuw habitat bepalen (Hengeveld & Van den Brink 1998, Ortega & Pearson 2005). Davis et al. (2000) benadrukken dat de invasiegevoeligheid van een ecosysteem niet constant is over de tijd, maar verandert als gevolg van fluctuaties in de beschikbaarheid van individuele hulpbronnen. Daarnaast is kennis van de levenscyclus van hinderexoten volgens Hengeveld & Van den Brink (1998) van groot belang voor een efficiënte en effectieve bestrijding. Als voorbeeld noemen zij de Chinese wolhandkrab (*Eriocheir sinensis*). Deze soort vermenigvuldigt zich op zee en bestrijding in het zoete water is daarom waarschijnlijk weinig effectief (Hengeveld & Van den Brink 1998). Of een exoot zich in een nieuw habitat invasief gaat gedragen wordt bepaald door zowel de eigenschappen van de soort als van het habitat (Williamson & Fitter 1996a).

De combinatie van kenmerken of eigenschappen (Engels: *traits*) die de *fitness* van een populatie in zijn (natuurlijk) habitat optimaliseert, wordt aangeduid met de term *levensstrategie* (of kortweg *strategie*, Engels: *life-history strategy* of *life-history tactic*). Smith (1992) geeft de volgende definitie: “The term *life-history strategy* in ecology means the [...] processes involved in achieving fitness by living organisms. Such processes involve, among other things, fecundity and survivorship; physiological adaptations; modes of reproduction; age at reproduction; number of eggs, young, or seeds produced; parental care; means of avoiding environmental extremes; size; and time to maturity. Success among individuals and species is measured [...] in terms of successful offspring. How this success is achieved becomes the organism’s life-history strategy or pattern. This pattern is the outcome of evolution and represents the best that natural selection could provide given the gene pool available”. Tabel 3 geeft een overzicht van eigenschappen die samen de levensstrategie van een soort bepalen.

Elke soort op aarde heeft zijn eigen levensstrategie. Sinds de jaren '60 van de vorige eeuw is een aantal theorieën ontwikkeld, die de diversiteit in levensstrategieën reduceren tot een beperkt aantal duidelijk te onderscheiden strategieën (bijvoorbeeld MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970, Grime 1977, 1979, Southwood 1977, 1988, Siepel 1994). Hierbij moet worden aangetekend het bij deze strategieconcepten veelal om continuüms gaat. Veel soorten worden gekenmerkt door intermediaire strategieën, die in meer of mindere mate lijken op de goed gedefinieerde, “extreme” strategieën (Winemiller & Rose 1992). Hierna is een aantal bekende strategieconcepten toegelicht.

3.2 Strategieconcept van MacArthur en Wilson (r - K -continuüm)

Veel studies over levensstrategieën steunen deels op het r - K -continuüm (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970). Dit ééndimensionale strategieconcept is hoofdzakelijk gebaseerd op verschillen tussen diersoorten in voortplantingseigenschappen, in het bijzonder het aantal eieren per legsel en de overleving van juvenielen in relatie tot de stabiliteit van het milieu. Het onderstaande is ontleend aan Smith (1992) en Townsend et al. (2000).

Tabel 3 Biotische kenmerken van macrofaunasoorten (Nijboer 2004).

Kenmerkcategorie	Kenmerk/eigenschap (trait)
fysiologie	geslachtsverhouding (% vrouwtjes in populatie)
fysiologie	trofisch niveau
fysiologie	voortplantingsmethode
fysiologie/morfologie/gedrag	respiratie
gedrag	afgelegde afstand stroomafwaarts
gedrag	afgelegde afstand stroomopwaarts
gedrag	broedzorg
gedrag	gedrag/hechting aan substraat larven
gedrag	habitat
gedrag	huisje/koker bouwgedrag
gedrag	verspreiding van de adulten
gedrag	verspreiding van de larven
levenscyclus	aantal reproductiecycli per jaar
levenscyclus	aantal reproductiecycli per individu
levenscyclus	aantal eieren per reproductiecyclus
levenscyclus	reproductie periode
levenscyclus	periode van ei-afzetting
levenscyclus	periode waarin eieren uitkomen
levenscyclus	aantal larvale stadia
levenscyclus	levensduur van de larvale stadia
levenscyclus	levensduur van de pop
levenscyclus	periode van verpopping
levenscyclus	levensduur van de adult
levenscyclus	totale levensduur
levenscyclus	type diapauze
levenscyclus	lengte van de diapauze
levenscyclus	periode van diapauze
levenscyclus	terrestrisch stadium
levenscyclus	biologische cyclus
morfologie	lengte laatste larvale stadium
morfologie	biomassa
morfologie	lichaamsflexibiliteit larven
morfologie	lichaamsvorm larven
morfologie	lichaamsvorm adulten
morfologie/gedrag	functionele voedingsgroepen
morfologie/gedrag	voedsel larven en adulten (zie Cummins 1973, Cummins & Klug 1979)

3.2.1 *r*-strategen

In instabiele, veranderlijke of onvoorspelbare habitats met aanzienlijke verstoring is het voordelig voor een soort zich snel voort te planten. Snelle populatiegroei stelt de betreffende soort, die *r*-strategie wordt genoemd, namelijk in staat snel een nieuw (of nieuw gevormd) habitat te koloniseren en de beschikbare hulpbronnen te exploiteren voordat een andere soort dat kan doen. Naast goede kolonisten zijn *r*-strategen ook *opportunisten*. Populaties van *r*-strategen worden gekenmerkt door nagenoeg exponentiële groei. Deze wordt bereikt door al vroeg in de levenscyclus te investeren in grote aantallen nakomelingen. Afhankelijk van het tijdstip van verstoring (en de concurrentiedruk op dat moment) herstellen *r*-strategen hun populatieomvang doorgaans snel na een verstoring. Omdat de hoeveelheid energie (hulpbronnen) die een individu ter beschikking heeft tijdens zijn leven niet onbeperkt is, moeten “keuzes worden gemaakt”. Met andere woorden: er vinden *trade-offs* plaats. Zo steken *r*-strategen veel energie in voortplanting. Dit betekent dat ze minder kunnen investeren in individuele groei, onderhoud en het zich aanpassen aan de omgeving. Omdat de hoeveelheid energie beschikbaar voor voortplanting dus ook beperkt is, zijn de vele nakomelingen klein en ontvangen ze nagenoeg geen broedzorg. Dit kunnen *r*-strategen zich permitteren omdat het habitat snelle populatiegroei toestaat en de individuen in principe niet concurreren met elkaar. De mortaliteit is grotendeels onafhankelijk van de populatiedichtheid en wordt vooral bepaald door externe factoren in het “ruw” habitat. Tabel 4 vermeldt typische kenmerken van *r*-strategen.

3.2.2 *K*-strategen

Aan het andere uiteinde van het continuüm bevinden zich de *K*-strategen. Dit zijn soorten die overleven in stabiele, meer voorspelbare habitats, waar vaak sterke concurrentie optreedt om de beperkt aanwezige hulpbronnen. Om succesvol te zijn in deze habitats moet een soort beslag zien te leggen op een zo groot mogelijk deel van de hulpbronnen voordat hij zich kan gaan voortplanten. De populatiedichtheden van de aanwezige soorten zijn meestal hoog, zodat soorten waarvan de individuen sneller groeien of meer energie steken in agressie en versterking van de concurrentiepositie ten opzichte van hun burens in het voordeel zijn. Voortplanting is van ondergeschikt belang voor *K*-strategen en hierbij wordt de energie niet gestoken in een groot aantal, maar in grote nakomelingen, die klaar zijn voor de concurrentiestrijd met hun burens. Dit kan bereikt worden door uitgebreide broedzorg. Omdat grote nakomelingen het dispersievermogen van een populatie meestal niet ten goede komen, zijn *K*-strategen slechte kolonisten. Bijvoorbeeld, zaden met een grote reservevoorraad zijn zwaar en blijven vaak in de buurt van de ouderplant. Tabel 4 vermeldt typische kenmerken van *K*-strategen.

3.2.3 Beperkingen van het r - K -strategieconcept

Bij de toepassing van het r - K -strategieconcept voor vergelijkingen tussen soorten is het belangrijk te beseffen dat binnen een soort zowel populaties met kenmerken van een r -strategie als populaties met kenmerken van een K -strategie kunnen voorkomen. Smith (1992) noemt het voorbeeld van de muisensoort *Microtus pennsylvaticus*. Populaties van deze soort die leven op plaatsen waar dispersie kan plaatsvinden, waardoor de populatiedichtheden niet te hoog oplopen, vertonen kenmerken van r -strategen. Populaties die echter voorkomen op een plaats die geen emigratie toelaat, gedragen zich als K -strategen.

Zelfs binnen één populatie kan een verschuiving optreden van r naar K -strategie. Dit kan gebeuren doordat er, na kolonisatie van een nieuw habitat, aanvankelijk ruimte is voor de populatie om zich sterk uit te breiden (r -strategie). Wanneer de populatiedichtheid echter toeneemt (totdat een evenwicht bereikt is), neemt ook de concurrentie om de beperkte hulpbronnen toe en gaat de populatie meer kenmerken van een K -strategie vertonen.

Tenslotte is gebleken dat plantensoorten met kenmerken van een K -strategie soms niet voorkomen op typische standplaatsen van K -strategen, maar juist op ruwe, "ongastvrije" standplaatsen (Grime 1977, 1979).

3.3 Strategieconcept van Grime (C-S-R-continuüm)

Het strategieconcept van Grime (1977, 1979) is grotendeels gebaseerd op waarnemingen aan vaatplantenvegetaties. In navolging van Reichle et al. (1975) onderscheidt Grime twee categorieën van externe factoren die de biomassa-productie van planten in een habitat beperken. Factoren zoals gebrek aan licht, water, of nutriënten, suboptimale temperaturen, of de aanwezigheid van gifstoffen zoals zware metalen (bodemverontreiniging) of zwaveldioxide (luchtverontreiniging), classificeert hij als stressfactoren.

Als tweede categorie van beperkende factoren voor plantengroei noemt Grime verstoring. Verstoring is de gehele of gedeeltelijke vernietiging van plantbiomassa als gevolg van begrazing, pathogenen, beschadiging door wind, vorst, droogte, bodemerosie of brand, of menselijke activiteiten zoals betreding, maaien en ploegen.

De combinatie van de twee beperkende categorieën van factoren (stress en verstoring) levert vier mogelijke situaties op (Tabel 5). Hiervan is één combinatie (habitats met veel stress en veel verstoring) niet geschikt voor plantengroei, omdat herstel of hernieuwde vestiging op dergelijke standplaatsen niet mogelijk is. Grime stelt dat de overige drie mogelijke combinaties drie fundamenteel verschillende vormen van natuurlijke selectie vertegenwoordigen, die hebben geleid tot het ontstaan van drie primaire levensstrategieën bij planten (Tabel 5).

Tabel 4 Kenmerken behorend bij de twee uitersten uit het *r-K-strategiecontinuüm* (Southwood 1977, Smith 1992).

<i>r</i> -strategie	<i>K</i> -strategie
-zeer hoge intrinsieke groeisnelheid populatie (snel groeiende individuen met korte generatietijd)	-zeer lage intrinsieke groeisnelheid populatie (langzaam groeiende individuen met lange generatietijd)
-kortlevend	-langlevend
-kleine individuen	-grote individuen
-groot dispersievermogen; goede kolonisten	-beperkt dispersievermogen; slechte kolonisten
-dichtheidsafhankelijke mortaliteit belangrijk	-hoge overleving, met name van individuen in voortplantingsstadia
-hoge fecunditeit (veel nakomelingen)	-lage fecunditeit (weinig nakomelingen)
-minimale broedzorg (bij planten: zaden zonder reservevoorraad)	-grote broedzorg (bij planten: zaden met reservevoorraad)
	-iteropariteit, vaak met synchroon paren
-panmictisch (paring verloopt at random binnen populatie)	-territoriaal
	-klonaal
-scramble-type intraspecifieke concurrentie: hulpbronnen gelijk verdeeld over individuen	-contest-type intraspecifieke concurrentie: sommige individuen kunnen groter aandeel hulpbronnen opeisen dan andere
-weinig investering in versterking interspecifieke concurrentiepositie	-veel investering in versterking interspecifieke concurrentiepositie (bijv. door verdediging)
-efficiënt in timing aanwezigheid	-efficiënt in omgang met voedselbronnen en ruimte
-populatiegroei niet duurzaam (schiets vaak door, waarna sterke krimp optreedt)	-populatiegroei duurzaam (schiets zelden door)
-populatie-dichtheid zeer variabel ("boom and bust")	-populatie-dichtheid vrij constant van generatie tot generatie (hoog; benadert carrying capacity <i>K</i>)
-habitat is, in verhouding tot generatietijd, slechts kort geschikt voor voortplanting	-habitat is, in verhouding tot generatietijd, lange tijd geschikt voor voortplanting

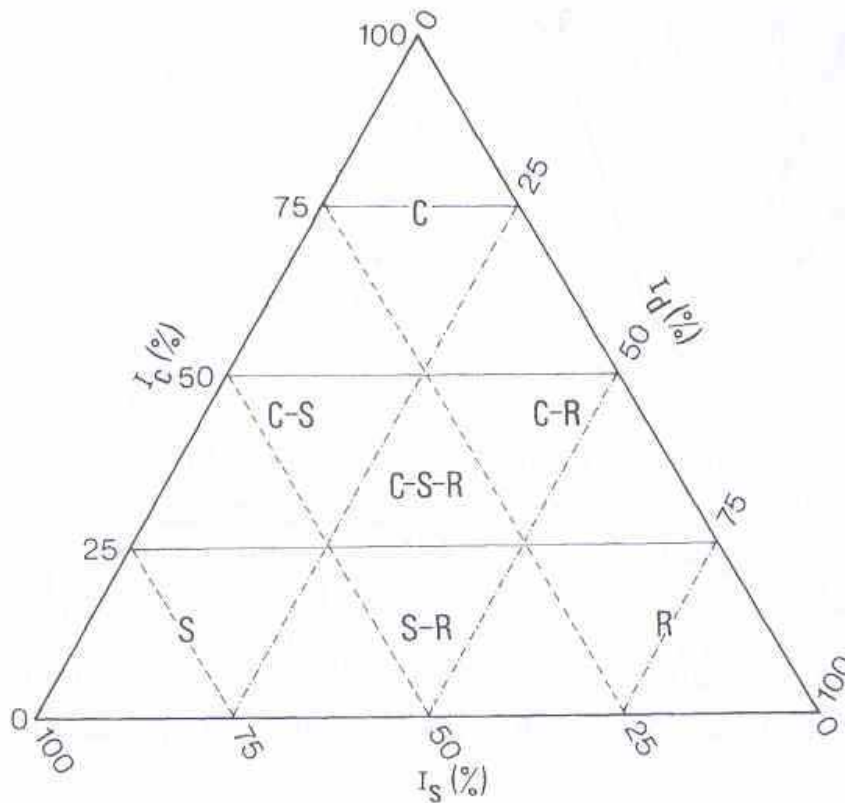
Tabel 5 Combinaties van stressintensiteit en verstoring in relatie tot drie primaire levensstrategieën in vaatplanten (Grime 1977).

Verstoringsintensiteit	Stressintensiteit	
	Laag	Hoog
Laag	Concurrentiestrategie (C-selectie)	Stresstolerante strategie (S-selectie)
Hoog	Ruderale strategie (R-selectie)	Geen leefbare combinatie

In Tabel 6 zijn de karakteristieke kenmerken van de drie primaire strategieën van Grime (1977, 1979) toegelicht. C-selectie heeft in productieve milieus, met weinig invloed van stress- of verstoringfactoren, geleid tot sterke concurrenten (C-strategen); plantensoorten met maximale vegetatieve groei waarmee ze de concurrentie om licht, ruimte, water en nutriënten kunnen winnen van hun burens.

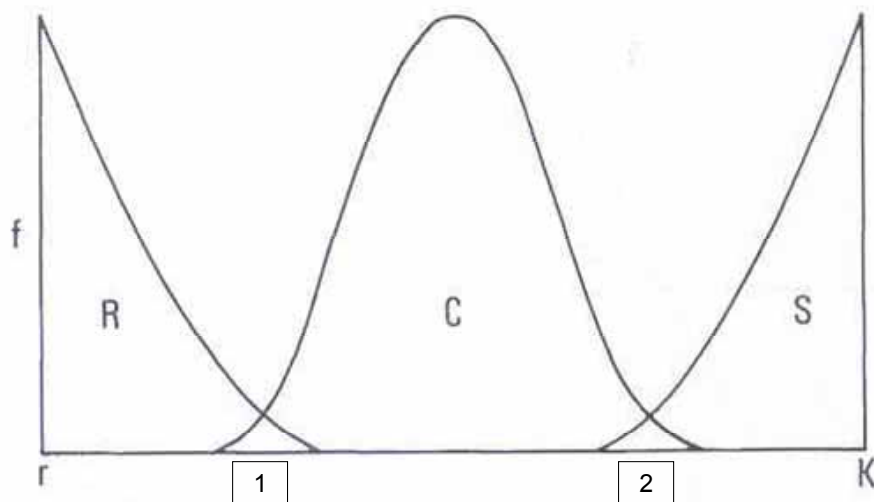
S-selectie heeft geleid tot vermindering van zowel vegetatieve groei als voortplantingsinspanning (Tabel 6). Deze vermindering stelt de betreffende plantensoorten (stresstoleranten ofwel S-strategen) in staat te overleven in permanent onproductieve milieus met een sterke invloed van stressfactoren. Er wordt ook wel gesproken over *adversity selection* (A-selectie, A-strategie) als synoniem voor Grimes S-strategie (Greenslade 1972, 1983). Volgens Whittaker (1975) zijn soorten met een *adversity*-strategie in staat ongunstige perioden te overleven in een overwegend ongunstig en beperkend habitat dat slechts incidenteel geschikt genoeg is om populatiegroei toe te staan. Het hebben van een *diapauze* kan worden gezien als een vorm van stresstolerantie (Tauber et al. 1986).

R-selectie treedt op in potentieel productieve milieus die echter een hoge mate van verstoring kennen. Onder deze omstandigheden zijn kortlevende plantensoorten (ruderalen ofwel R-strategen) met een hoge zaadproductie in het voordeel (Tabel 6). Omdat veel plantensoorten gekenmerkt worden door een intermediaire levensstrategie, heeft Grime (1977) vier secundaire strategieën gedefinieerd (Figuur 2). Deze zijn afgeleid van de drie primaire strategieën, vertegenwoordigd door de drie hoekpunten van Figuur 2. Gebleken is dat er een verband bestaat tussen de verschillende levensvormen van planten en de verschillende primaire en secundaire strategieën. Zo zijn éénjarige grassen en kruiden vrijwel altijd ruderalen, worden bomen en struiken doorgaans gekenmerkt door een C-, S-, of C-S-strategie, zijn korstmossen meestal stresstolerant (S-strategie) en hebben mossen meestal een S-, S-R- of R-strategie (Figuur 2).



Figuur 2 Het strategieconcept van Grime. De primaire strategieën (C = concurrentiestrategie, S = stresstolerante strategie, R = ruderaal strategie) staan in de hoekpunten, de vier afgeleide secundaire strategieën geven verschillende verhoudingen tussen de primaire strategieën weer. I_c = relatieve aandeel van concurrentie, I_d = relatieve aandeel van verstoring, I_s = relatieve aandeel van stress (Grime 1977).

Grime (1977) noemt voorbeelden die aanduiden dat zijn strategieconcept ook toepasbaar is op diersoorten en schimmels. Insecten zoals bladluizen en bepaalde vliegen hebben een R-strategie. Deze soorten zijn in staat hun populaties sterk te laten groeien en krimpen als reactie op de tijdelijke aanwezigheid van voldoende voedsel. Veel vogels en zoogdieren leven in stabiele, productieve habitats. Deze dieren investeren, net als C-strategen bij planten, veel in foerageeractiviteit en het verdedigen van territoria (ten behoeve van foerageren of voortplanting). In extreme milieus zoals woestijnen en koraalriffen is het voedselaanbod vaak beperkt en tijdelijk aanwezig. Bovendien treden in dit soort habitats extreme milieumomstandigheden op (bijvoorbeeld droogte, koude, sterke stroming). In deze extreme milieus komen dieren voor die niet erg actief op zoek gaan naar voedsel, met alle risico's van dien, maar een afwachtende, energie-efficiënte, houding aannemen (S-strategen). In de betreffende milieus is deze strategie voordelig (Grime 1977).



Figuur 3 De frequentie (f) van de Grimes ruderaal (R), concurrentie (C) en stresstolerante strategie (S), geprojecteerd op het r - K -continuüm van MacArthur & Wilson. De betekenis van de snijpunten 1 en 2 wordt toegelicht in de tekst (Grime 1977).

Figuur 3 geeft een projectie van Grimes strategieconcept op het r - K -continuüm van MacArthur & Wilson (1967) weer. Uit de figuur blijkt dat habitatkenmerken die leiden tot de selectie van r -strategen (MacArthur & Wilson 1967) ook de frequentie van R -strategen (Grime 1977) verhogen. De verschuiving van de r - naar de K -strategie gaat gepaard met een afnemend belang van verstoringfactoren en een toenemend belang van stressfactoren in een habitat. Zodra de verstoringinvloed voldoende is afgenomen, worden concurrenten (C -strategen) belangrijker dan R -strategen (punt 1 in Figuur 3). Wanneer tenslotte het niveau van stressfactoren in het habitat hoog genoeg is geworden (punt 2 in Figuur 3), gaan stresstolerante soorten domineren. De projectie van Grimes driepolige strategieconcept op het unidimensionale continuüm van MacArthur & Wilson is kunstmatig; ze maakt het moeilijk de vier secundaire, afgeleide, strategieën van Grime goed weer te geven (Grime 1977).

Tabel 6 Karakteristieke kenmerken van C-strategen (*competitive plant species*), S-strategen (*stress-tolerant plant species*) en R-strategen (*ruderal plant species*) (Grime 1977) en voorbeelden van Nederlandse waterplanten.

Kenmerk	C-strategen	S-strategen	R-strategen
Morfologie van de scheut	Hoog en dicht bladerdek; sterke zijdelingse uitbreiding, zowel bovengronds als ondergronds	Zeer grote variatie in groeivormen	Kleine planten; beperkte zijdelingse uitbreiding
Bladvorm	Robuust, vaak <i>mesomorf</i>	Vaak klein of leerachtig, of naaldevormig	Gevarieerd, vaak <i>mesomorf</i>
Strooiselproductie	Overvloedig, vaak moeilijk afbreekbaar	Weinig, soms moeilijk afbreekbaar	Weinig, meestal goed afbreekbaar
Maximale potentiële relatieve groeisnelheid	Hoog	Laag	Hoog
Levensvorm	Meerjarige kruiden, struiken en bomen	Korstmossen, meerjarige kruiden, struiken en bomen (vaak zeer lang levend)	Eénjarige kruiden
Levensduur van bladeren	Relatief kort	Lang	Kort
Timing van de bladproductie	Goed gedefinieerde pieken van bladproductie, tijdens periode(n) van maximale potentiële productiviteit	Altijdgroene planten met verschillende patronen van bladproductie	Korte periode van bladproductie in periode van hoge potentiële productiviteit
Timing van de bloei	Bloei na (soms vóór) periode(n) van maximale potentiële productiviteit	Geen algemene verband tussen bloeitijd en seizoen	Bloei aan einde van tijdelijk gunstige periode
Proportie van de jaarlijkse productie besteed aan zaadvorming	Klein	Klein	Groot
Voorbeelden van waterplanten	Gele plomp (<i>Nuphar lutea</i>)	Vlottende waterranonkel (stroming is stressfactor) (<i>Ranunculus fluitans</i>)	Schedefonteinkruid (<i>Potamogeton pectinatus</i>)

3.4 Strategieconcept van Southwood en Greenslade (tijd-ruimte-kwadrant)

De dierecoloog Southwood (1977, 1988) benadrukt de rol van het habitat als bepalende factor in de evolutie van levensstrategieën. Hij voegt er echter aan toe dat kenmerken van de betreffende organismen ook van belang zijn en wel op twee manieren (Southwood 1988). Ten eerste dienen de habitatkenmerken beschouwd te worden op een temporele en ruimtelijke schaal die past bij de generatietijd en de ruimtelijke “actieradius” van het betreffende organisme. Een habitat kan bijvoorbeeld op een tijdschaal van jaren of decennia instabiel zijn door stormen, perioden van grote droogte of branden, maar een organisme met een generatietijd korter dan een jaar zal dit habitat niet als instabiel “ervaren”. Het aantal generaties dat een populatie in een bepaald habitat kan voortbrengen tussen twee perioden van verstoring (waarin het habitat niet leefbaar is voor de betreffende soort) noemt Southwood (1988) de *habitat durational stability*.

Ten tweede is het genotype van een organisme van belang. Dit verschilt tussen soorten en is het resultaat van hun fylogenetische ontwikkeling: “species are indeed prisoners of their evolutionary history” (Southwood 1988). Verschillen in genotype vertalen zich in verschillen in morfologie, fysiologie en gedrag. Hierdoor kan het voorkomen dat bij twee verschillende soorten in hetzelfde habitat onder dezelfde selectiedruk verschillende trade-offs voorkomen. In sommige gevallen kunnen soorten in hetzelfde habitat op deze manier verschillende levensstrategieën ontwikkelen.

Southwood (1988) noemt vijf processen waarin organismen kunnen investeren en die kunnen bijdragen aan een optimale levensstrategie:

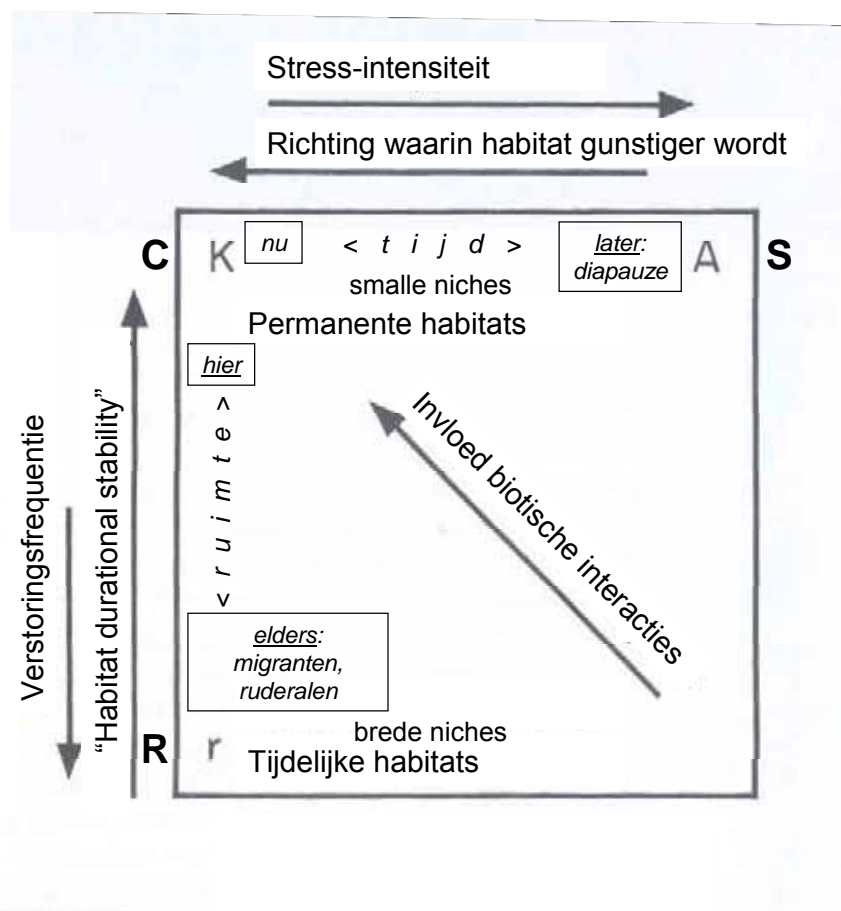
1. *Fysiologische aanpassingen* aan ongunstige omstandigheden in het habitat (stressfactoren);
2. *Verdediging* tegen andere organismen, dat wil zeggen tegen de invloed van biotische factoren als predatoren, parasieten en concurrenten;
3. *Opname van voedingsstoffen* waardoor een individu grotere afmetingen kan bereiken;
4. *Ontsnappen aan ongunstige omstandigheden door migratie* (ontsnapping in de ruimte; verandering van habitat door individuen) of door een *diapauze*¹ (ontsnapping in de tijd; het overbruggen van een ongunstige periode door rust).
5. *Voorplantingsinspanning*: het aantal nakomelingen en hun afmetingen.

Tussen deze vijf kenmerken bestaan doorgaans *trade-offs*: de hoeveelheid energie en hulpbronnen die een organisme ter beschikking heeft is beperkt, waardoor niet in gelijke mate in alle kenmerken geïnvesteerd kan worden. Zo investeren stresstolerante soorten doorgaans veel in fysiologische aanpassingen (factor 1) en investeren ze vaak relatief weinig in het opnemen van voedingsstoffen (Grime 1977, Southwood 1988). Dit laatste kunnen ze zich permitteren omdat de concurrentie met andere soorten in hun “ongastvrije” omgeving gering is.

Volgens Southwood (1988) komt het belang van *diapauze* (het ontwijken van ongunstige omstandigheden in de tijd) en *migratie* (het ontwijken van ongunstige

¹ Het hebben van een *diapauze* wordt ook wel beschouwd worden als een extreme vorm van (fysiologische) aanpassing aan stressfactoren (vergelijk punt 1) (Southwood 1988).

omstandigheden in de ruimte) in de meeste strategieconcepten onvoldoende tot uitdrukking. Hij heeft deze twee processen daarom toegevoegd in zijn tijd-ruimtekwadrant (Figuur 4), dat voortbouwt op de strategieconcepten van MacArthur & Wilson (1967) en Grime (1977, 1979). Greenslade (1983) heeft Southwoods strategieconcept uitgebreid door, naast de twee abiotische assen (stress en verstoringfrequentie – ofwel het omgekeerde van *habitat durational stability*), een diagonale as toe te voegen (Figuur 4). Deze derde as heeft de intensiteit van “biotische interacties” weer. Hieronder vallen processen als predatie, parasitisme en inter- en intraspecifieke concurrentie. Zoals blijkt uit Figuur 4, neemt de rol van dergelijke biotische interacties sterk toe in habitats met weinig verstoring en weinig stressfactoren. Dit zijn productieve habitats waarin *K*-strategen domineren.

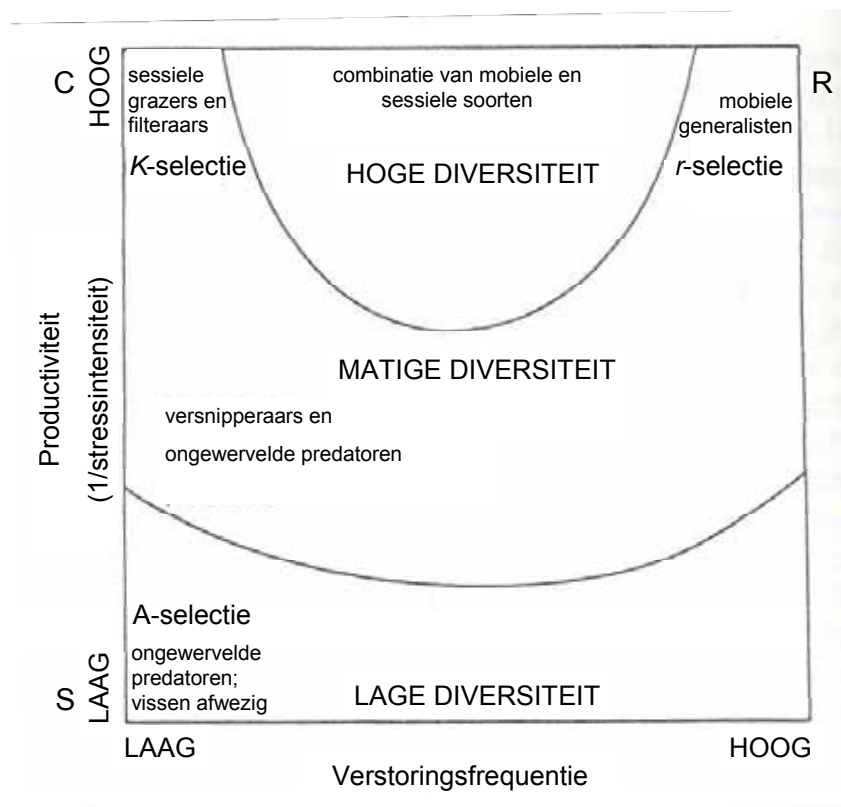


Figuur 4 Strategieconcept van Southwood en Greenslade (Southwood 1988), met daarop geprojecteerd de ligging van de *r*- en *K*-strategieën (MacArthur & Wilson 1967) en de *C*-, *R*- en *S*-strategieën (Grime 1977).

3.5 Strategieconcept van Hildrew en Townsend

Het strategieconcept van Hildrew & Townsend (1987) bouwt voort op het werk van Greenslade (1972, 1983), Grime (1977, 1979) en vooral Southwood (1977, 1988). Het is gebaseerd op waarnemingen aan benthische gemeenschappen in stromende zoete wateren.

Net als Southwood (1988) onderscheiden Hildrew & Townsend (1987) twee assen in hun hypothetisch model (Figuur 5). De eerste dimensie is de verstoringfrequentie. Deze as is een maat voor hoe vaak en hoeveel benthische organismen worden weggespoeld uit hun habitat. De gepostuleerde relatie tussen verstoring en soortdiversiteit is gebaseerd op de hypothese van Connell (1975). Volgens deze hypothese is de soortdiversiteit maximaal bij een intermediaire verstoringfrequentie. Dit is als volgt verklaard: onverstoorde oppervlakten zijn, althans in productieve wateren, gedomineerd door sessiele herbivoren (grazers) en filteraars. Bij toenemende verstoring komen open plekken beschikbaar, die vaak worden ingenomen door mobiele soorten. Wanneer de verstoringfrequentie nog verder toeneemt, wordt het sessiele leven te risicovol en gaan mobiele soorten domineren (mobiliteit is voordelig in verstoorte habitats).



Figuur 5 Hypothetische relatie tussen de verstoringfrequentie, de productiviteit (het omgekeerde van de stressintensiteit) en benthische levensgemeenschappen op harde substraten in zoete stromende wateren (Hildrew & Townsend 1987). Tevens is de ligging van de r- en K-strategieën (MacArthur & Wilson 1967) en de C-, R- en S-strategieën (Grime 1977) weergegeven.

De tweede as geeft de productiviteit (zowel autotroof als heterotroof) van het benthisch habitat weer (Figuur 5). Deze wordt grotendeels bepaald door de chemische samenstelling van het waterlichaam. Bij een lage productiviteit van het benthische ecosysteem (ofwel bij een grote invloed van abiotische stressfactoren; bijvoorbeeld in zure wateren) is de soortdiversiteit laag. Dit komt doordat slechts weinig soorten de heersende abiotische omstandigheden kunnen verdragen of er voldoende voedsel vinden. Onder deze laagproductieve en/of stressrijke

omstandigheden zijn vissen doorgaans afwezig en domineren grote ongewervelde predatoren de benthische levensgemeenschap. Zij marginaliseren de betekenis van kwetsbare prooi-soorten, waardoor de concurrentie om prooi sterk is. Zodra het habitat voedselrijker wordt, kunnen vissen hun intrede doen. De aanwezigheid van vissen draagt waarschijnlijk bij aan een reductie van de predatiedruk door ongewervelden. De productiviteit van stromende wateren kan ook verhoogd worden door het inwaaien van bladeren, wat de aanwezigheid van versnipperaars in de hand werkt. Bij hoge verstoring kan echter veel van het ingewaaid bladmateriaal uitspoelen, waardoor het in mindere mate beschikbaar is voor de fauna. Bovendien is de microbiële activiteit in harde, kalkrijke wateren zo hoog, dat bladmateriaal snel wordt afgebroken en verspreid. Onder stabiele, voedselrijke omstandigheden is de waterlaag relatief rijk aan zwevend stof en fytoplankton. In deze situaties worden benthische gemeenschappen veelal gedomineerd door sessiele grazers en filteraars.

Naar analogie van Figuur 4 (het diagram van Southwood), is in Figuur 5 aangegeven onder welke omstandigheden selectie op kenmerken van de adversity/stress-strategie (A of S), op kenmerken van de *K*-strategie, danwel van de *r*-strategie optreedt.

Hildrew & Townsend (1987) benadrukken dat de negatieve effecten van concurrentie op de soortdiversiteit binnen benthische zoetwatergemeenschappen verminderd kunnen worden door het optreden van verstoringen in het habitat. Er zijn veel voorbeelden bekend van concurrentie om ruimte in benthische gemeenschappen (bijvoorbeeld door agressieve, territoriale insecten). McAuliffe (1984) heeft experimenteel aangetoond dat kleinschalige, stochastische verstoring de coëxistentie van benthische soorten in rivieren kan bevorderen, doordat monopolisme door een sterke concurrent voorkomen wordt.

Een interessant aspect van het strategieconcept van Hildrew & Townsend (1987) is dat deze auteurs functionele groepen van benthische zoetwaterorganismen een plaats geven in hun diagram (Figuur 5). De positie van de functionele groepen zoals aangegeven in het diagram komt echter niet altijd overeen met de situatie in het veld.

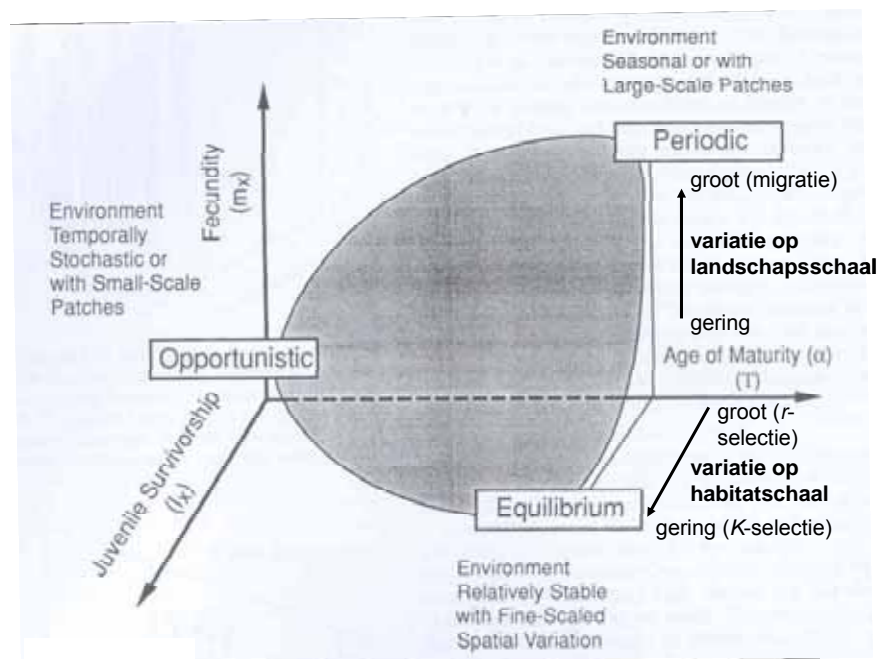
3.6 Strategieconcept van Winemiller en Rose

Diverse visbiologen zijn, onafhankelijk van elkaar, tot een vergelijkbare driehoeksindeling gekomen (Winemiller & Rose 1992 en referenties daarin). De drie extreme strategieën (die de hoekpunten van deze indeling vormen) zijn hieronder toegelicht.

Soorten met een *opportunistische strategie* hebben de volgende set van kenmerken: het zijn kleine, kortlevende vissen, die snel geslachtsrijp zijn, en zich frequent voortplanten gedurende een lang paaiseizoen. Hun larven groeien snel en de generatietijd binnen een populatie is kort, waardoor de intrinsieke groeisnelheid van de populatie hoog is. Een belangrijk verschil tussen opportunistische vissen en de *r*-strategen van MacArthur & Wilson (1967) is dat het legsel van opportunistische vissen juist klein in plaats van groot is. Opportunisten zijn goed in staat om, op een

relatief kleine ruimtelijke schaal, habitats te rekoloniseren na verstoringen of onder omstandigheden waarin de mortaliteit in het volwassen stadium voortdurend hoog is (Lewontin 1965). Ze bereiken vaak hoge populatiedichtheden in marginale, instabiele habitats, waarin de mortaliteit onder adulten als gevolg van predatie hoog is.

Soorten met een *periodische strategie* zijn soorten die minder snel geslachtsrijp worden dan opportunisten, maar daardoor groter zijn op het moment dat ze eieren gaan leggen. Hierdoor kunnen soorten met een periodische strategie een groot legsel produceren én hun eigen overlevingskansen in ongunstige perioden (bijvoorbeeld 's winters, tijdens droge seizoenen, of wanneer het voedselaanbod beperkt is) vergroten. Voorbeelden zijn zeevissen zoals Kabeljauw (*Gadus morhua*) en Tonijn (*Thunnus thynnus*). Deze soorten zetten grote hoeveelheden kleine eieren af in de (qua voedselaanbod) heterogene pelagische zone. Slechts een fractie van de larven overleeft de eerste week, maar de weinige larven die voldoende voedsel vinden groeien daarna heel snel. Zowel zee- als zoetwatervissen met een periodische strategie vertonen vaak grootschalige migratie (bijv. *anadromie*). Dit helpt periodische strategen om, binnen de ruimtelijk en temporeel variabele omgeving waarin ze leven, de gunstigste paaiplaatsen te vinden. Een potentieel voordeel van de periodische strategie is dat dispersie bevorderd kan worden door massale afzet van kleine eieren. In hun analyse van de Noord-Amerikaanse visfauna concludeerden Winemiller & Rose (1992) dat de grootste vissoorten een periodische strategie volgen.



Figuur 6 Strategieconcept van Winemiller en Rose, met de positie van de drie extreme strategieën. Het grijze vlak geeft de positie van mogelijke intermediaire strategieën binnen het continuüm weer (Winemiller & Rose 1992). Tevens is de positie van twee aanvullende assen (waaronder het r-K-continuüm van MacArthur & Wilson 1967) weergegeven.

De *evenwichtsstrategie* komt grotendeels overeen met de traditionele *K*-strategie (MacArthur & Wilson 1967), die de aanpassing van soorten aan het leven in habitats met beperkt voorradige hulpbronnen beschrijft. Evenwichtsstrategen zijn relatief

kleine vissen (dit in tegenstelling tot wat de traditionele *K*-strategie voorspelt), die kleine legsels afzetten waaruit nakomelingen voortkomen die, mede door broedzorg, groter of beter ontwikkeld zijn op het moment dat ze zelfstandig gaan leven. Een extreem voorbeeld is dat van grotbewonende vissen. Grotten behoren tot de meest stabiele habitats, maar veel hulpbronnen zijn er limiterend. Vissen die hier leven zetten grote eieren af die ze uitbroeden in de kieuwholte; dit is een vorm van broedzorg.

Hierboven zijn drie “extreme” strategieën geschetst, die de uiteinden van het grijze vlak uit Figuur 6 voorstellen. Veel soorten worden echter gekenmerkt door intermediaire strategieën; ze bevinden zich midden in dit vlak of aan de randen, tussen de drie extreme strategieën. Twee extra assen zijn toegevoegd aan het diagram van Winemiller & Rose (Figuur 6). De eerste as verduidelijkt de relatie met het eerder besproken *r-K*-continuüm (MacArthur & Wilson 1967), terwijl de tweede as de variatie op landschapsschaal weergeeft die soorten in staat stelt te migreren tussen (tijdelijk) gunstige en (tijdelijk) ongunstige habitats. Deze tweede as past bij het strategieconcept van Southwood en Greenslade.

Winemiller & Rose (1992) concluderen dat de genoemde range van levensstrategieën in vrijwel alle fylogenetische groepen van vissen voorkomt, hoewel er enkele groepen zijn met morfologische of fysiologische kenmerken die bepaalde levensstrategieën uitsluiten.

3.7 Strategieconcept van Siepel

Volgens Siepel (1994) zijn de hierboven beschreven strategieconcepten vooral bruikbaar voor vergelijkingen tussen soorten met sterk verschillende kenmerken, die in sterk verschillende habitats voorkomen. De beschreven concepten zijn echter minder geschikt voor het onderscheiden van levensstrategieën binnen groepen van soorten met overeenkomstige eigenschappen, die in eenzelfde habitat leven.

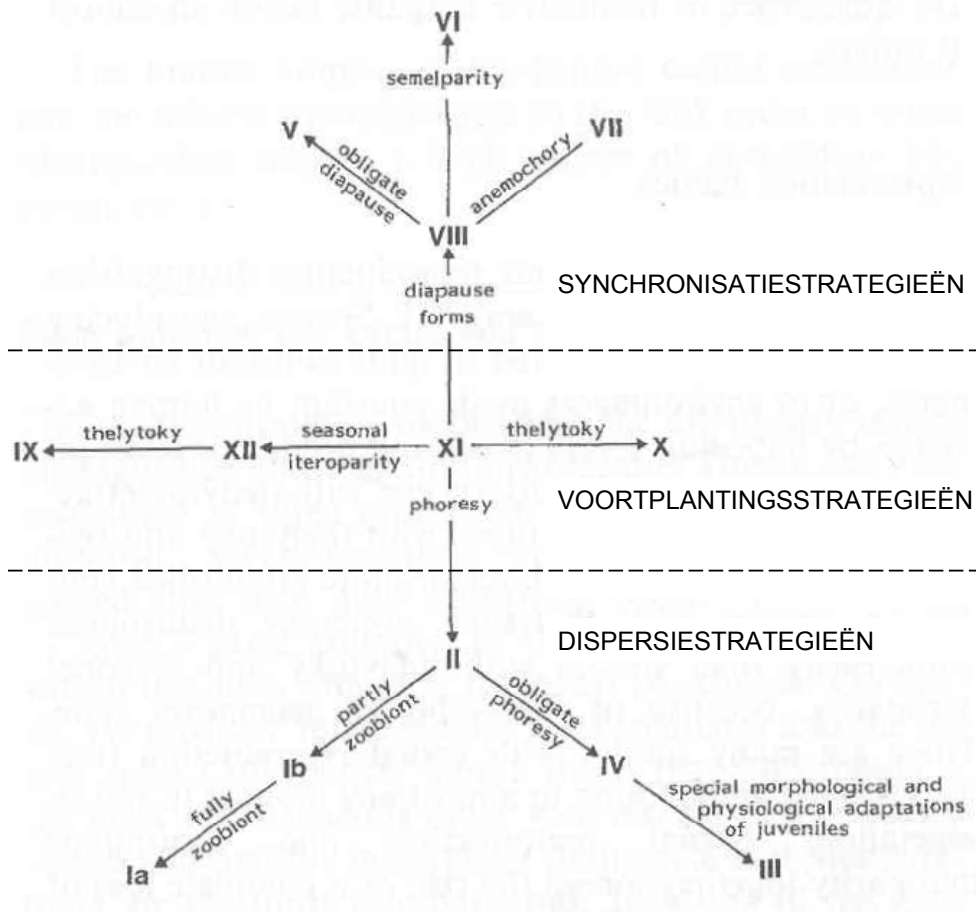
Siepel (1994) heeft een classificatie van levensstrategieën opgesteld voor bodembewonende microgeleedpotigen. Als studieobject voor het opstellen van zijn strategieconcept heeft Siepel mijten gebruikt. Vervolgens heeft hij de geldigheid van zijn concept getest op springstaarten, een taxonomisch niet-verwante groep.

Bij het definiëren van de levensstrategieën heeft Siepel rekening gehouden met vier belangrijke componenten in de levenscyclus van microgeleedpotigen. Deze worden hieronder toegelicht.

1. Wijze van voortplanting (geslachtelijk of ongeslachtelijk; daarnaast *semelpariteit* versus *iteropariteit*). In tegenstelling tot MacArthur & Wilson (1967) kent Siepel minder gewicht toe aan kwantatieve aspecten van voortplanting (aantal eieren, initiële groeisnelheid van een populatie);
2. Ontwikkeling (stadia en factoren die de ontwikkeling sturen);
3. Synchronisatie van de levenscyclus met (seizoensgebonden) milieuomstandigheden (bijvoorbeeld door een diapauze);

4. Verspreiding naar nieuwe habitats (mobiliteit, *foresie*, *anemochorie*).

Siepel (1994) onderscheidt in totaal 12 levensstrategieën (I t/m XII), die hij in drie groepen indeelt, gebaseerd op de dominante kenmerken per strategie. Deze drie groepen zijn (1) strategieën gebaseerd op gerichte dispersie, (2) strategieën gebaseerd op synchronisatie en (3) strategieën gebaseerd op de wijze van voortplanting (Figuur 7).

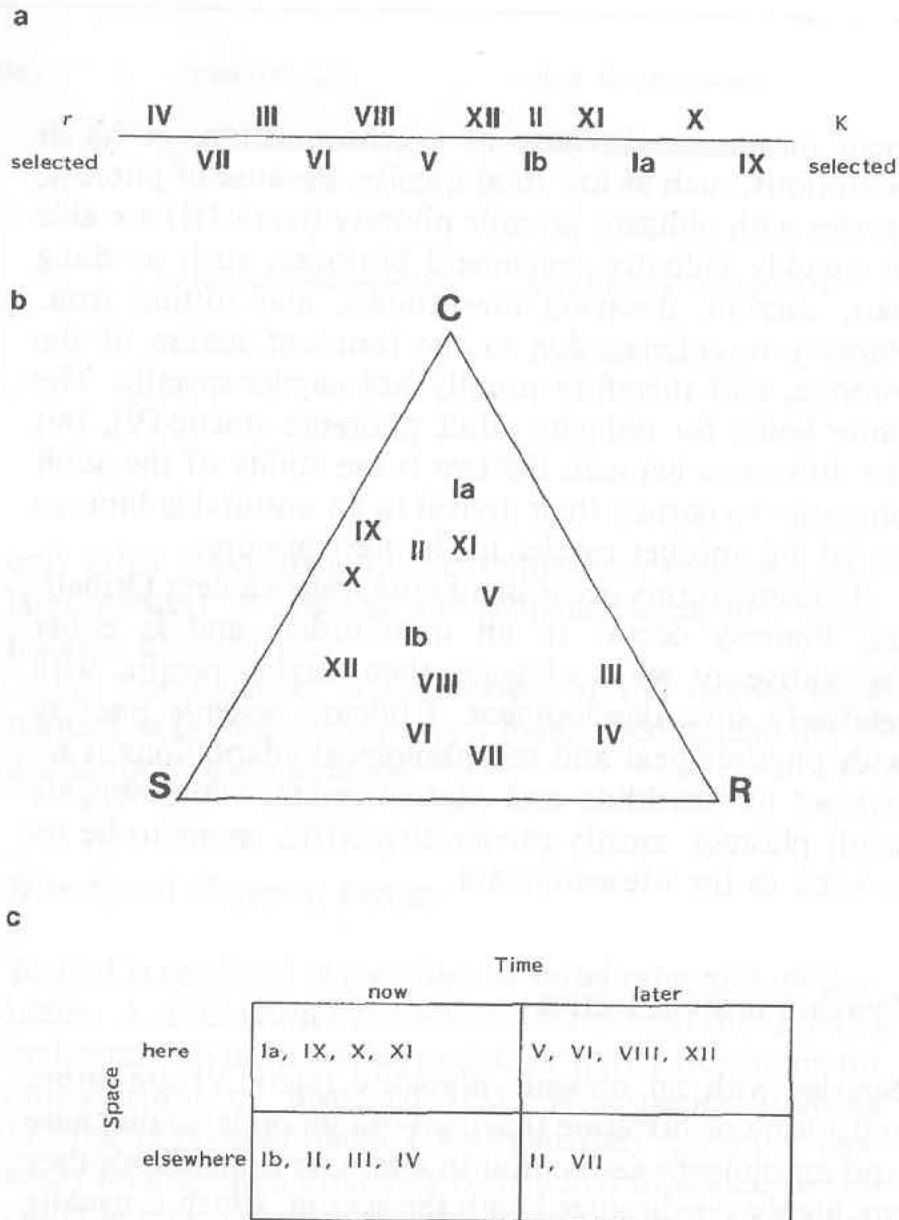


Figuur 7 Schema van het onderlinge verband tussen de 12 levensstrategieën van Siepel (Siepel 1994). Voor een verklaring van specifieke termen wordt verwezen naar de Begrippenlijst.

3.7.1 Strategieën gebaseerd op gerichte dispersie (I t/m IV)

Strategie I is beperkt tot parasieten van gewervelden en ongewervelden. Bij strategie Ia brengt de parasiet zijn hele levenscyclus door op gastheer, terwijl bij strategie Ib ook een vrij levend levensstadium voorkomt (gekoppeld aan voortplanting of dispersie). Strategie II wordt gekenmerkt door facultatieve foresie. Het betreft soorten van relatief stabiele habitats. Foresie helpt hun bij het koloniseren van nieuwe habitats, maar het verlaten van een habitat is niet noodzakelijk, omdat het om

stabile habitats gaat. Dit blijkt ook uit Figuur 8a en 8b, waar de strategieën I en II dichterbij de *K*-strategie (MacArthur & Wilson 1967), respectievelijk de *C*-strategie (Grime 1977) liggen, dan bij de ruderele *r*- of *R*-strategie.



Figuur 8 Positie van Siepels levensstrategieën, geprojecteerd op de strategieconcepten van (a) MacArthur & Wilson (1967), (b) Grime (1977) en (c) Southwood (1977) (Siepel 1994).

Strategie III wordt gekenmerkt door obligate foresie bij juvenielen. Soorten met deze strategie zijn in staat tijdelijke habitats (bijvoorbeeld uitwerpselen van vertebraten of rottend fruit) snel te koloniseren. Foresie is hier obligaat gezien de tijdelijke aard van

het habitat en daarom ook meestal niet dragerspecifiek. Hetzelfde geldt voor obligate foresie bij adulten (strategie IV), hoewel deze in staat zijn een nieuw dragerorganisme te gebruiken om verder te migreren indien het aankomsthabitat niet geschikt blijkt. De strategieën III en IV lijken sterk op de ruderaal strategieën zoals afgebeeld in Figuur 8a en 8b.

Vergelijking met Southwoods (1977, 1988) strategieconcept toont dat Siepels strategie Ia tot de “hier en nu” strategie gerekend moet worden. De overige dispersiestrategieën (Ib, II, III en IV) vallen onder Southwoods “elders en nu” strategie (Figuur 8c): “elders” bereiken ze door hun gespecialiseerde dispersiestrategie; tot “nu” zijn ze veroordeeld door het ontbreken van gespecialiseerde synchronisatiestrategieën om ongunstige perioden te overleven.

3.7.2 Strategieën gebaseerd op synchronisatie (V t/m VIII)

Soorten met een obligate diapauze (strategie V) hebben ofwel één, ofwel twee generaties per jaar. Zij synchroniseren hun levenscyclus in hoge mate met het gunstige seizoen, waardoor hun voortplantingssucces doorgaans hoog is. In soorten die behalve een facultatieve diapauze ook semelpariteit kennen (strategie VI), is de afstemming met de omstandigheden in het habitat van dubbel belang. Soorten met een facultatieve diapauze (strategie VIII), al dan niet in combinatie met anemochorie (strategie VII), kunnen ongunstige perioden gemakkelijk overleven.

Projectie van Siepels synchronisatiestrategieën op de strategieconcepten van MacArthur & Wilson (1967) en Grime (1977) laat zien dat de synchronisatiestrategieën, vooral strategie VII (waarbij windverspreiding een rol speelt) neigen naar de *r*-geselecteerde zijde van MacArthur & Wilsons continuüm (Figuur 8a). Daarnaast zijn er overeenkomsten tussen de strategieën VI, VII en VIII en de secundaire S-R-strategie van Grime (Figuur 2 en 8b): synchronisatie van de levenscyclus met het gunstige seizoen kan opgevat worden als een vorm van stresstolerantie.

Geprojecteerd op Southwoods (1977, 1988) strategieconcept vallen Siepels synchronisatiestrategieën in de “later”-kwadranten van Southwood. Alleen strategie VII (met anemochorie) beschikt over goede dispersiemogelijkheden. Daarom valt deze strategie in Southwoods “elders en later”-kwadrant, terwijl Siepels strategieën V, VI en VIII in het “hier en later”-kwadrant vallen (Figuur 8c).

3.7.3 Strategieën gebaseerd op de wijze van voortplanting (IX t/m XII)

De aanwezigheid van ongeslachtelijke, *thelytoke* voortplanting onderscheidt Siepels strategieën IX en X van de strategieën XI en XII (Figuur 7). Soorten met deze vorm van ongeslachtelijke voortplanting komen voor in relatief stabiele habitats of in habitats die onder constante invloed staan van antropogene stressfactoren. Volgens het strategieconcept van MacArthur & Wilson (1967) zou het *K*-strategen betreffen;

volgens het concept van Grime (1977) C- of S-strategen. Dit wordt bevestigd door de positie van Siepels strategieën IX t/m XII in Figuur 8a en 8b.

In instabiele of fluctuerende habitats is geslachtelijke voortplanting voordeliger, doordat het de genetische variatie binnen het nageslacht bevordert. Daardoor is tenminste een deel van de nakomelingen goed aangepast aan de heersende milieumomstandigheden. Veel soorten met geslachtelijke voortplanting en strategie XI komen in bijna elk habitat in de bodem of vegetatie voor. Het risico van lokaal uitsterven wordt nog beter ingeperkt door soorten met strategie XII (geslachtelijke voortplanting en seizoenale iteropariteit): zij kunnen zich het verlies van de nakomelingen uit een voortplantingsronde permitteren, omdat ze zich tijdens hun levenscyclus meermaals voortplanten.

3.7.4 Slotopmerkingen

Evenals bij de andere hier beschreven strategieconcepten, berust Siepels indeling niet op fylogenetische verwantschappen.

Siepel (1994) geeft aan dat een nadeel van zijn strategieconcept schuilt in het feit dat multidimensionale concepten moeilijk gevisualiseerd kunnen worden, dit in tegenstelling tot één- of tweedimensionale concepten zoals die van MacArthur & Wilson (1967), Grime (1977), Southwood (1977, 1988) en Hildrew & Townsend (1987).

Projectie van Siepels strategieën op het r - K -continuüm (Figuur 8a) leidt volgens Siepel (1994) tot een gradiënt van hoge naar lage eiproductie in zijn strategieën, die overeenkomt met de gradiënt van r - naar K -selectie. Een kenmerk als thelytokie kan deze gradiënt echter verstoren.

Ook de projectie op Grimes diagram is niet volledig passend: een aantal van Siepels strategieën valt in het midden van Grimes diagram (overeenkomend met de secundaire C-S-R-strategie van Grime). Siepel (1994) wijst er echter op dat Grimes secundaire strategieën relatief slecht gedefinieerd zijn.

Tenslotte blijkt bij projectie van Siepels strategieën op Southwoods tijd-ruimtekwadrant, dat het met dit laatste concept moeilijk is onderscheid te maken tussen de levensstrategieën gebaseerd op de door Siepel gehanteerde dimensies.

Siepel (1994) concludeert dat zijn strategieconcept brede geldigheid heeft en dat de toepasbaarheid niet beperkt is tot microgeleedpotigen. Deze conclusie is gebaseerd op de wijde verbreiding van fenomenen zoals diapauze, windverspreiding en foresie. Deze komen bij veel plant- en diergroepen (vooral ongewervelden) voor.

Samenhang tussen de beschreven strategieconcepten en mogelijke toepassing bij een analyse van de exotenproblematiek

De beschreven strategieconcepten zijn grotendeels opgebouwd vanuit dezelfde basisideeën. Het tweepolig *r-K*-continuüm (MacArthur & Wilson 1967) verbindt *r*-strategen (kleine, opportunistische soorten met goede dispersiecapaciteiten en snelle populatiegroei) met *K*-strategen (grote soorten met uitgebreide broedzorg; sterke concurrenten). Grime (1977) heeft dit systeem uitgebouwd naar een driepolig strategieconcept, door een derde primaire strategie toe te voegen: die van stresstolerante soorten. Hoewel het *r-K*-continuüm gebaseerd is op waarnemingen aan dierpopulaties en Grime zijn strategieconcept ontleend heeft aan vegetatie-analyse, blijken beide strategieconcepten ook toepasbaar op andere organismegroepen.

De strategieconcepten van Southwood en Greenslade (Southwood 1988), van Hildrew & Townsend (1987) en van Winemiller & Rose (1992) bouwen in hoge mate voort op het werk van MacArthur & Wilson (1967) en Grime (1977). Zowel Southwood (1988) als Hildrew & Townsend (1987) voegen een as toe aan het driepolige systeem van Grime. Bij Southwood en Greenslade gaat het om een as die de invloed van biotische interacties aangeeft en die toeneemt in de richting van de concurrentiestrategie (*K*- of *C*-strategen; Figuur 4); Hildrew & Townsend gebruiken in hun diagram (Figuur 5) een soortgelijke as, die loopt van lage biodiversiteit (ofwel weinig biotische interacties) naar hoge biodiversiteit (veel biotische interacties). In het driepolige systeem van Winemiller & Rose (1992) komt hun opportunistische strategie grotendeels overeen met de *r*-strategie van MacArthur & Wilson (1967), terwijl hun evenwichtsstrategie veel gemeen heeft met de *K*-strategie. De periodische strategie van Winemiller & Rose (1992) kan vergeleken worden met een stresstolerante strategie (zoals geformuleerd door Grime), waarbij migratie wordt toegepast als vlucht uit ongunstige omstandigheden in het hier en nu (vergelijk Southwood 1988). Wanneer het gaat om migratie tussen zoet en zout water, zoals bij *anadrome* vissen, heeft de betreffende soort tevens geïnvesteerd in fysiologische aanpassingen om osmotische stress te minimaliseren.

In hoeverre kunnen de beschreven strategieconcepten worden toegepast om meer inzicht te verkrijgen in welke eigenschappen een exoot invasief maken, met de mogelijk negatieve ecologische of economische gevolgen van dien? Siepel (1994) geeft aan dat de beschreven twee- of driepolige strategieconcepten minder geschikt zijn voor vergelijkingen tussen soorten met overeenkomstige kenmerken, die in eenzelfde habitat leven. Siepels classificatie is gebaseerd op gemeenschappen van fylogenetisch verwante microgeleedpotigen en ondervangt deze tekortkomingen. Hij onderscheidt drie hoofdgroepen van strategieën, gebaseerd op respectievelijk gerichte dispersie, synchronisatie en de wijze van voortplanting. Binnen deze hoofdgroepen onderscheidt Siepel (1994) in totaal 12 levensstrategieën (Figuur 7), die volgens de auteur ook potentieel ook bruikbaar zijn voor andere organismegroepen.

In het volgende hoofdstuk wordt een aanzet gegeven tot het gebruik van kenmerken van levensstrategieën om te onderzoeken of het mogelijk is invasieve aquatische exoten te onderscheiden van niet-invasieve exoten.

4 Levensstrategieën van invasieve en niet-invasieve exoten

4.1 Inleiding en werkwijze

Dit hoofdstuk bevat de resultaten van een verkennende studie naar kenmerkende levensstrategieën van invasieve en niet-invasieve exoten. Voor de analyse is gebruik gemaakt van de exotenlijst opgesteld door de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer (<http://www.wew.nu/exoten/soorten.php>; 15 november 2005). Dit rapport beperkt zich tot exoten uit Nederlandse binnenwateren. Daarom zijn alleen soorten opgenomen die volgens de WEW-exotenlijst voorkomen in zoet water en/of brak water. Brakwatersoorten die ook in zout water voorkomen en soorten die uitsluitend in zout water voorkomen zijn niet meegenomen. Voor de fauna geldt dat alleen aquatische soorten in de lijst zijn opgenomen. De floracomponent van de exotenlijst bevat ook oeverplanten (zowel semi-aquatische als terrestrische soorten van vochtige tot natte oevergronden).

In dit rapport wordt een minder brede definitie van het begrip exoot gehanteerd dan door de Werkgroep Ecologisch Waterbeheer (zie paragraaf 2.2). Om in te schatten in hoeverre dit mogelijk onze resultaten heeft beïnvloed is een schatting gemaakt van het percentage zoetwater- en brakwatersoorten (in totaal 189 soorten) dat Nederland zeker of vrijwel zeker heeft bereikt onder invloed van menselijk handelen. Dit percentage blijkt minstens 72% te bedragen, zodat kan worden gesteld dat een ruime meerderheid van de zoetwater- en brakwatersoorten op de WEW-lijst Nederland niet via natuurlijke areaaluitbreiding heeft bereikt.

Aan de exotenlijst zijn autecologische kenmerken, verspreidingskenmerken en habitatkenmerken gekoppeld. De meeste gegevens in de gebruikte bronbestanden hebben betrekking op macrofyten en macrofauna. Over andere organismegroepen zijn geen of nauwelijks gegevens in deze bronnen beschikbaar. Daarom is de analyse beperkt tot macrofyten en macrofauna. Deze organismegroepen omvatten respectievelijk 17% en 53% van de zoetwater- en brakwatersoorten op de exotenlijst.

De volgende gegevens zijn gekoppeld:

- Macrofyten: Ellenberggetallen (Ellenberg et al. 1991); informatie over tijdstip eerste vondst in Nederland (WEW-exotenlijst 151105); overige gegevens afkomstig uit BioBase (MNP 2003);
- Macrofauna-AQEM: autecologische gegevens en habitatkenmerken (AQEM 2002);
- Macrofauna-EKOO/AET: autecologische gegevens en habitatkenmerken (Verdonschot 1990, Verdonschot et al. 1992, Van der Hoek & Verdonschot 1994);
- Macrofauna-Franse database: autecologische gegevens en habitatkenmerken (Tachet et al. 2000, STAR 2004);

- Aanvullende autecologische gegevens voor oligochaeten en bloedzuigers uit een interne Alterra-database (ingevoegd in de bestaande variabelen uit de overige drie macrofauna-databases).

Elk kenmerk (variabele) is opgedeeld in 2 tot 15 klassen. Per kenmerk scoort een soort in totaal tien punten. De verdeling van deze punten over de afzonderlijke klassen is een maat voor de kans dat een individu voldoet aan de eigenschappen van een bepaalde klasse.

Op basis van de in de WEW-exotelijst opgenomen informatie over het voorkomen in Nederland en de eventuele overlast die een soort veroorzaakt voor waterbeheerders of gebruikers is iedere soort aan één van drie mogelijke invasieklassen toegewezen. De soort is geclassificeerd als *invasief* (soort (plaatselijk) algemeen en eventueel overlastgevend), als *niet-invasief* (soort relatief zeldzaam en niet overlastgevend) of als *onbekend*. Dit laatste is van toepassing op exoten waarvoor niet herleid kon worden of ze invasief of niet-invasief zijn.

Voor elke invasieklasse en klasse van het betreffende autecologie-, verspreidings- of habitatkenmerk is vervolgens een gemiddelde score berekend (zie het voorbeeld in Figuur 9). De maximale gemiddelde score per invasie- en kenmerkklasse is gelijk aan 10.

Gezien de beperkte hoeveelheid beschikbare autecologische gegevens is voor de interpretatie van de resultaten gebruik gemaakt van de strategieconcepten van Grime (1977) voor macrofyten en van MacArthur & Wilson (1967) voor macrofauna. De beschikbare gegevens lieten nagenoeg geen vergelijkingen toe met andere strategieconcepten.

Voor veel soorten exoten ontbreken autecologische gegevens. Voor de macrofyten zijn gegevens voorhanden voor 24-100% van de soorten, afhankelijk van het kenmerk. Voor de macrofauna is de informatie dekkend voor 7-39% van de soorten. Als gevolg hiervan zijn de steekproefgroottes per invasieklasse vaak gering. De resultaten dienen dan ook te worden beschouwd als een eerste verkenning van de bruikbaarheid van levensstrategieën voor de typering en classificatie van exoten in Nederlandse binnenwateren.

4.2 Invasieve en niet-invasieve macrofyten geprojecteerd op het R-C-S-continuüm

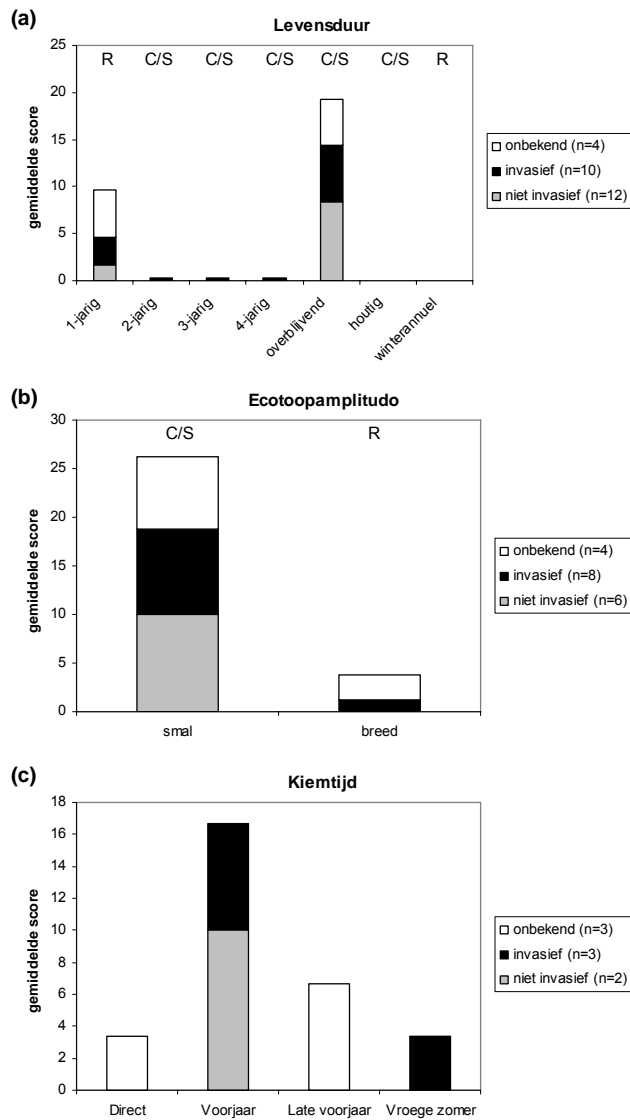
Slechts bij één kenmerk van uitheemse macrofyten (levensduur) was het mogelijk om per klasse aan te geven welke de theoretisch bijbehorende levensstrategieën zijn (Figuur 9a). Bij de overige kenmerken was het niet of niet goed mogelijk om op basis van Tabel 6 levensstrategieën toe te wijzen aan de onderscheiden klassen (Figuur 9b en c, Figuur 10 tot en met 12, Bijlage 2).

De resultaten laten zien dat de bestaande kennis over welke biologische en habitatkenmerken typerend zijn voor de verschillende levensstrategieën zich beperkt tot de grote lijnen. Het onderscheidende vermogen op een lager niveau (welke strategieën horen bij de individuele kenmerkklassen) is vooralsnog gering. Hierbij moet worden aangetekend dat de literatuurstudie in het kader van dit rapport niet uitputtend is geweest.

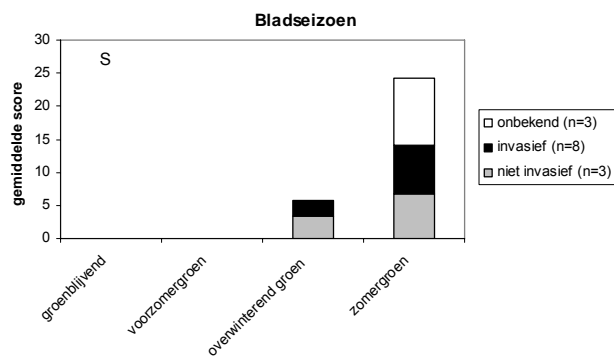
Figuur 9a laat zien dat de meeste uitheemse macrofyten overblijvende, meerjarige planten zijn. Een tweede, kleinere groep is éénjarig. Volgens Grime (1977) is dit laatste kenmerkend voor R-strategen, terwijl C- en S-strategen worden gekenmerkt door een meerjarige levensduur (Tabel 6). Afgaande op Figuur 9a heeft de grootste groep exoten dus een C- danwel een S-strategie. Daarnaast is er een kleinere groep exoten met een R-strategie. Figuur 9a suggereert dat deze laatste groep verhoudingsgewijs meer invasieve soorten bevat.

Hoewel de mogelijkheden voor toekenning van de drie primaire strategieën van Grime (1977) aan kenmerkklassen beperkt zijn, zijn er duidelijke aanwijzingen dat uitheemse macrofyten zelden uitgesproken S-strategen zijn. De grafiek voor bladseizoen (Figuur 10) toont dat groenblijvende planten, een uitgesproken S-kenmerk (Tabel 6), niet voorkomen binnen de uitheemse macrofyten. Ook is de tolerantie voor stressfactoren zoals voedselarme en zure standplaatsen gering. Hetzelfde geldt voor de preferentie voor snelstromende wateren (Figuur 11), maar hierbij moet worden opgemerkt dat dit ten dele ook verklaard zou kunnen worden door de zeldzaamheid van dit watertype in grote delen van Nederland. Omgekeerd is een lijnvormig blad het enige mogelijke S-kenmerk dat frequent voorkomt bij uitheemse macrofyten (vergelijk Tabel 6 en Figuur 12).

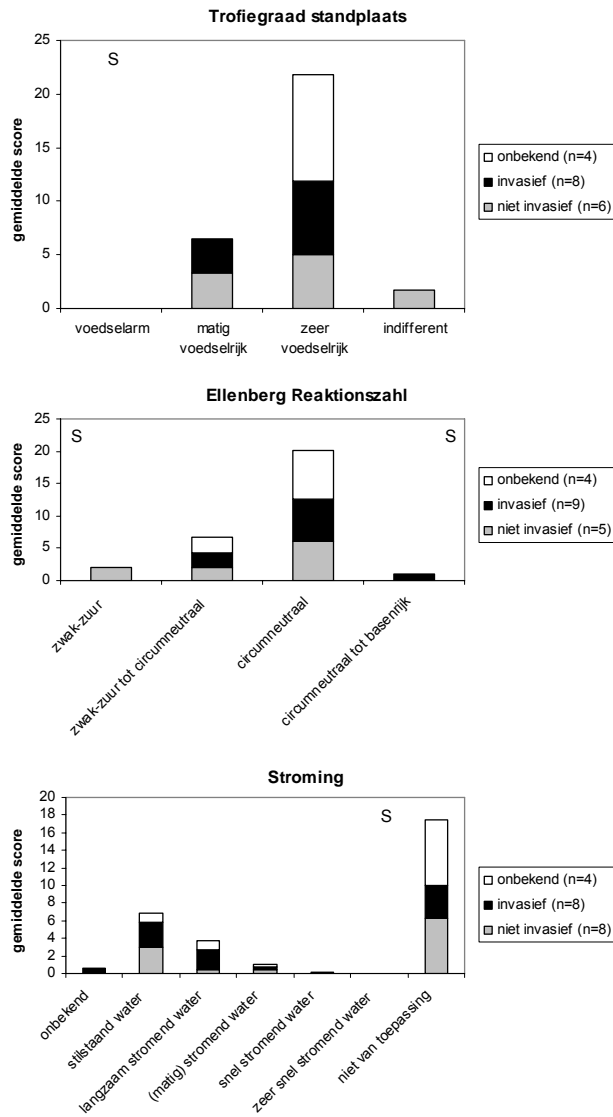
Southwood (1988) gaf aan dat stresstolerante soorten zelden sterke concurrenten zijn: “[...] adaptations to adverse physical conditions have a cost and these costs are a disadvantage if these organisms live in less adverse conditions where they may be in competition with other that are not so adapted. For example, many saltmarsh plants grow perfectly well in ordinary garden soil, but will soon be overgrown by “weeds” and other vegetation”. Het feit dat stressfactoren zoals hoge stroomsnelheid, lage trofiegraad en extreme pH gemiddeld van weinig belang zijn op standplaatsen van uitheemse macrofyten, geeft aan dat de C-strategie prominent aanwezig is bij deze planten.



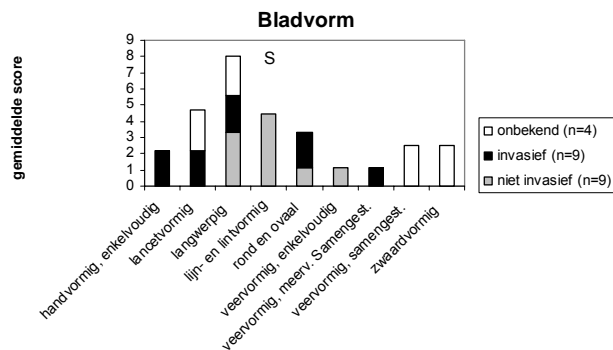
Figuur 9 Frequentieverdeling voor de kenmerken (a) levensduur, (b) ecotoopamplitude en (c) kientijd voor uitheemse macrofyten. Waar mogelijk is bovenin de histogrammen aangegeven welke strategie van toepassing is op een bepaalde kenmerkklasse. Alleen in het geval van Figuur 9a kon dit volledig worden afgeleid uit Tabel 6.



Figuur 10 Frequentieverdeling voor het kenmerk bladseizoenen voor uitheemse macrofyten.



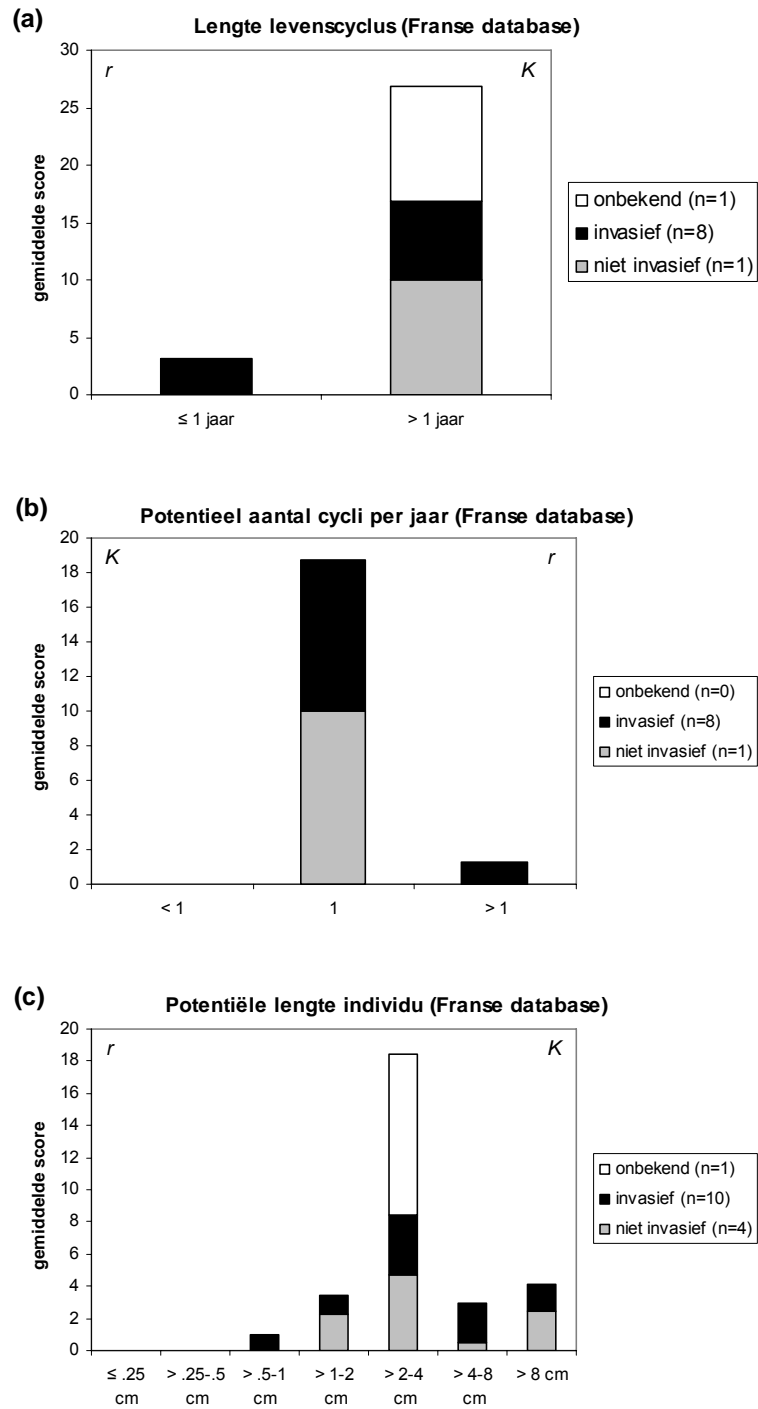
Figuur 11 Frequentieverdeling voor de habitatkenmerken trofiegraad, zuurgraad en stroming voor uitheemse macrofyten.



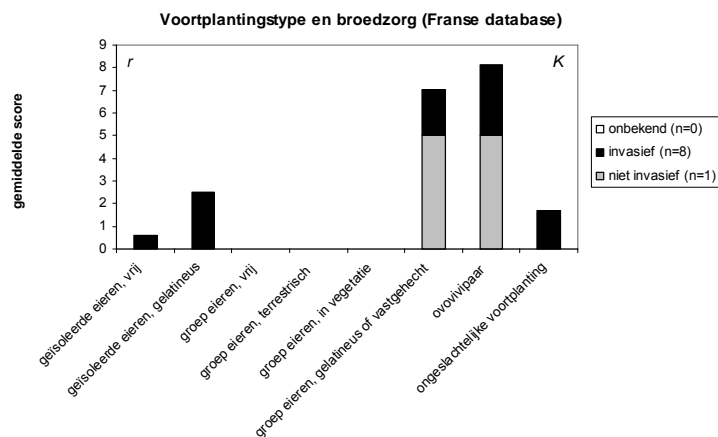
Figuur 12 Frequentieverdeling voor het kenmerk bladvorm voor uitheemse macrofyten.

4.3 Invasieve en niet-invasieve macrofauna-exoten geprojecteerd op het r - K -continuüm

Indien mogelijk zijn de resultaten voor de macrofauna geprojecteerd op het r - K -continuüm (MacArthur & Wilson 1967), een strategieconcept dat is ontwikkeld op basis van observaties aan dierpopulaties. De kenmerken lengte van de levenscyclus en potentieel aantal cycli per jaar lieten een directe koppeling toe van de kenmerkklassen met de r - danwel K -strategie (Figuur 13a en b). Ook bij andere variabelen was het vaak mogelijk om uitspraken te doen over de meest frequente positie van invasieve en niet-invasieve exoten op de r - K -gradiënt. Zo neigt de verdeling van de lichaamsgrootte naar de K -zijde van het continuüm (Figuur 13c). De resultaten voor het kenmerk voortplanting/broedzorg wijzen in dezelfde richting (Figuur 14). Bij dit kenmerk staan uiterst links r -geselecteerde voortplantingsvormen waarbij geen sprake is van duidelijke broedzorg: eieren worden geïsoleerd afgezet, vrij of in een gelei. Uiterst rechts in de grafiek staan twee typische K -geselecteerde eigenschappen: levendbarend (ovovivipaar) en ongeslachtelijke voortplanting. Levendbarend kan worden beschouwd als een sterke vorm van broedzorg, terwijl ongeslachtelijke voortplanting (weergegeven als “klonaal” in Tabel 4) doorgaans voorkomt bij soorten die in zeer stabiele habitats leven, waar de noodzaak tot genetische recombinatie door seksuele voortplanting gering is. Volgens de interne Alterra-database over levensstrategieën kunnen de bloedzuigers *Piscicola respirans* en *Erpobdella vilnensis* worden getypeerd als specialisten (overeenkomend met K -selectie) en niet als kolonisten (overeenkomend met r -selectie). Dit zijn de enige macrofaunasoorten waaraan in de gebruikte bronbestanden al een strategie was toegewezen.



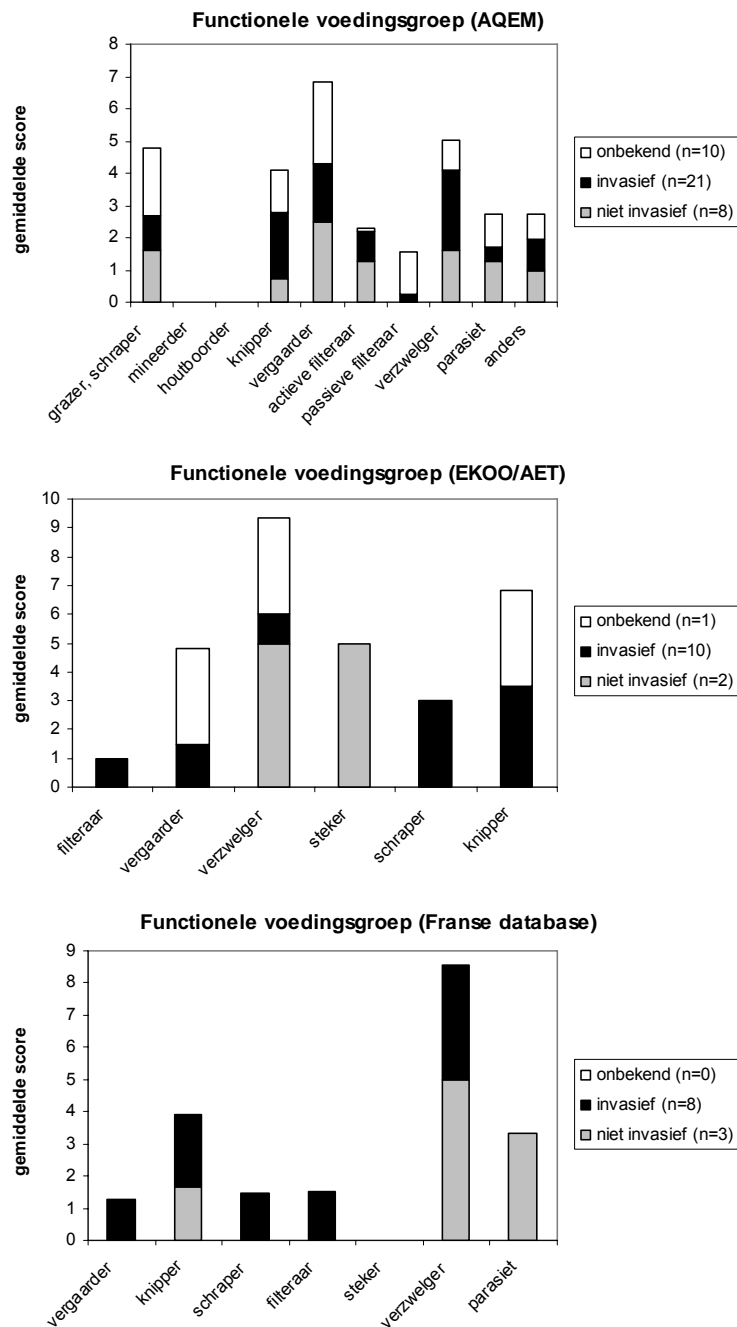
Figuur 13 Frequentieverdeling voor de levenscycluskenmerken lengte cyclus, potentieel aantal cycli per jaar en potentiële lengte voor uitheemse macrofauna. Het r-K-continuüm loopt parallel met de x-as; zie de linker- en rechter bovenhoek van de figuren voor de richting van het continuüm.



Figuur 14 Frequentieverdeling voor het levenscycluskennmerk voortplantingstype (met gekoppeld daaraan intensiteit van de broedzorg) voor uitheemse macrofauna. Het r - K -continuüm loopt parallel met de x -as.

De meest frequente functionele voedingsgroepen zijn, in volgorde van afnemend belang: verzwelgers, knippers, vergaarders, grazers/schrappers en filteraars (Figuur 15). Dit is tevens een gradiënt van zeer mobiele naar minder mobiele tot sessiele diersoorten. De resultaten voor de trofische niveaus (Figuur 16a) bevestigen dit patroon: carnivoren zijn het meest algemeen, wat weer tot uiting komt in het voedseltype (Figuur 16b): de meeste uitheemse macrofaunasoorten verzwelgen (of parasiteren op) levende prooidieren. Volgens Hildrew & Townsend (1987, zie Figuur 5) kunnen functionele groepen indirect worden gekoppeld aan de primaire strategieën van MacArthur & Wilson (1967) en Grime (1977). Verzwelgers (predatoren) en knippers (versnipperaars) nemen volgens Figuur 5 een positie in tussen K - en A -selectie (ofwel tussen C - en S -selectie). Op de r - K -gradiënt neigen mobiele dieren naar de kant van de r -strategie, omdat mobiliteit de mogelijkheid biedt te overleven in ruimtelijk en temporeel instabiele habitats en gunstige habitats snel te kunnen koloniseren (zie Figuur 5). Grazers en vooral filteraars zijn van onderschikt belang binnen de uitheemse macrofauna. Dit zijn vaak sessiele of weinig mobiele soorten die in vrij stabiele habitats leven en gekenmerkt worden door een K -strategie. Op basis van de functionele voedingsgroepen ontstaat dus geen duidelijk beeld over welke strategie het meest frequent is binnen de uitheemse macrofauna.

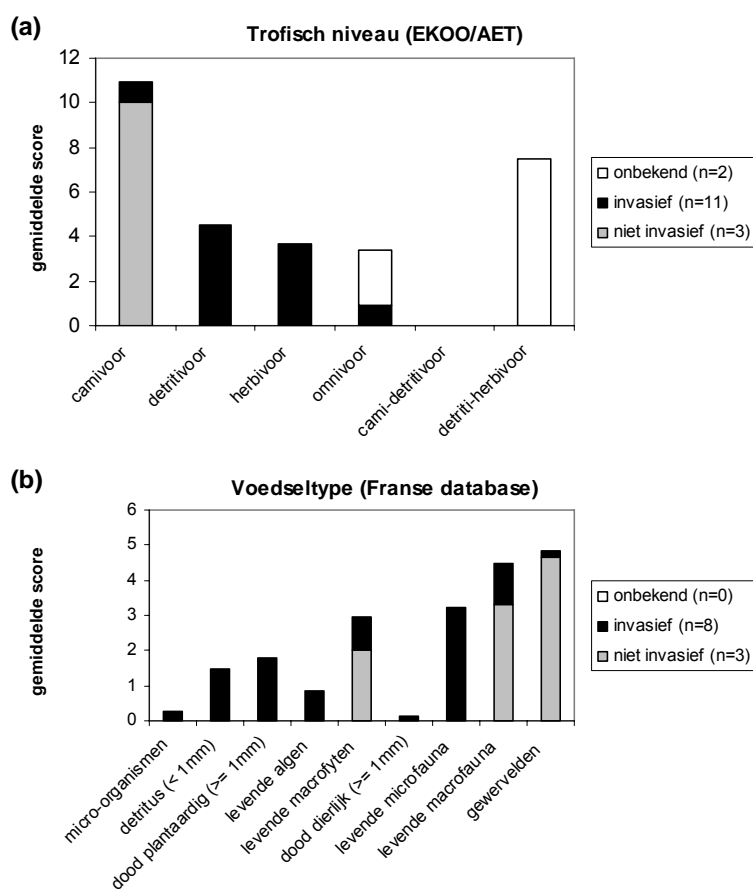
Er zijn echter andere variabelen die het beeld verder kunnen verhelderen. Evenals bij de uitheemse macrofyten wijst een aantal kenmerken erop dat een S -strategie (ofwel A -strategie) weinig voorkomt onder uitheemse macrofaunasoorten. Voorbeelden van deze kenmerken zijn beschermingsvormen (Figuur 17; behuizing tegen uitdroging en diapauze of dormantie komt weinig voor) en de meeste soorten hebben geen speciale aanpassingen tegen stressoren. Evenals bij de macrofyten is ook onder de macrofauna slechts een gering aantal soorten typerend voor oligotrofe, zure of brakke habitats (Figuur 18). In het laatste geval kan echter ook het uitsluiten van een deel van de zouttolerante soorten van invloed zijn geweest.



Figuur 15 Frequentieverdelingen voor het kenmerk functionele voedingsgroep voor uitheemse macrofauna.

Een aantal kenmerken wijst in de richting van *r*-selectie bij uitheemse macrofauna. Bij dispersietype (Figuur 19) valt allereerst op dat soorten die zich door de lucht verspreiden ontbreken, wat toe te schrijven is aan het relatief geringe aantal insecten in de exotenlijst. Binnen de soorten die zich via het water verspreiden zijn dieren met actieve dispersie het best vertegenwoordigd. Dit zijn mobiele soorten en hun mobiliteit biedt een voordeel in verstoorde of onstabiele (*r*-geselecteerde) habitats. Wat betreft steno- of eurythermie (Figuur 20) zijn de meeste uitheemse

macrofaunasoorten eurytherm. Hun bredere temperatuurrange kan voordelig zijn bij het koloniseren van nieuwe habitats of het snel inspelen op veranderende milieumomstandigheden; dit is opnieuw een kenmerk van *r*-strategen.

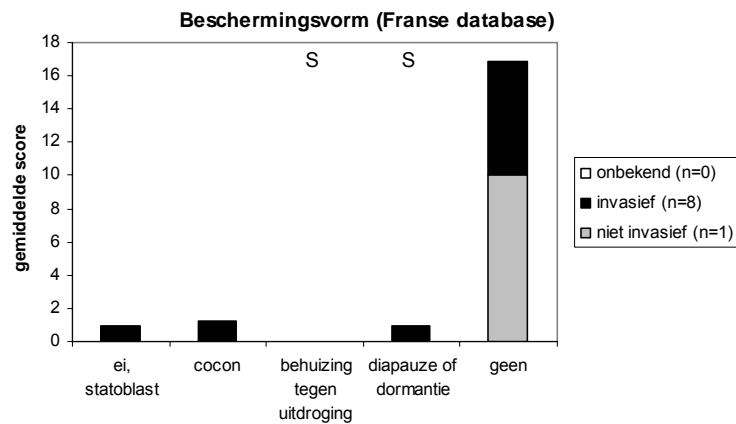


Figuur 16 Frequentieverdelingen voor de kenmerken (a) trofisch niveau en (b) voedseltype voor uitheemse macrofauna.

Bij het kenmerk bewegingsvorm (Figuur 21) zijn spartelaars en gravers het best vertegenwoordigd. Deze groep soorten neemt een positie in tussen echte *r*-strategen (zeer mobiel) en echte *K*-strategen (vastgehecht/sessiel).

Zowel bij de habitatkenmerken stroming (Figuur 22) als saprobie (Figuur 23) zijn slechts weinig uitheemse macrofaunasoorten indicatief voor de extremen binnen de gradiënt. De meeste soorten worden gevonden in alfa- of bèta-mesosaprobe wateren met matige stroming.

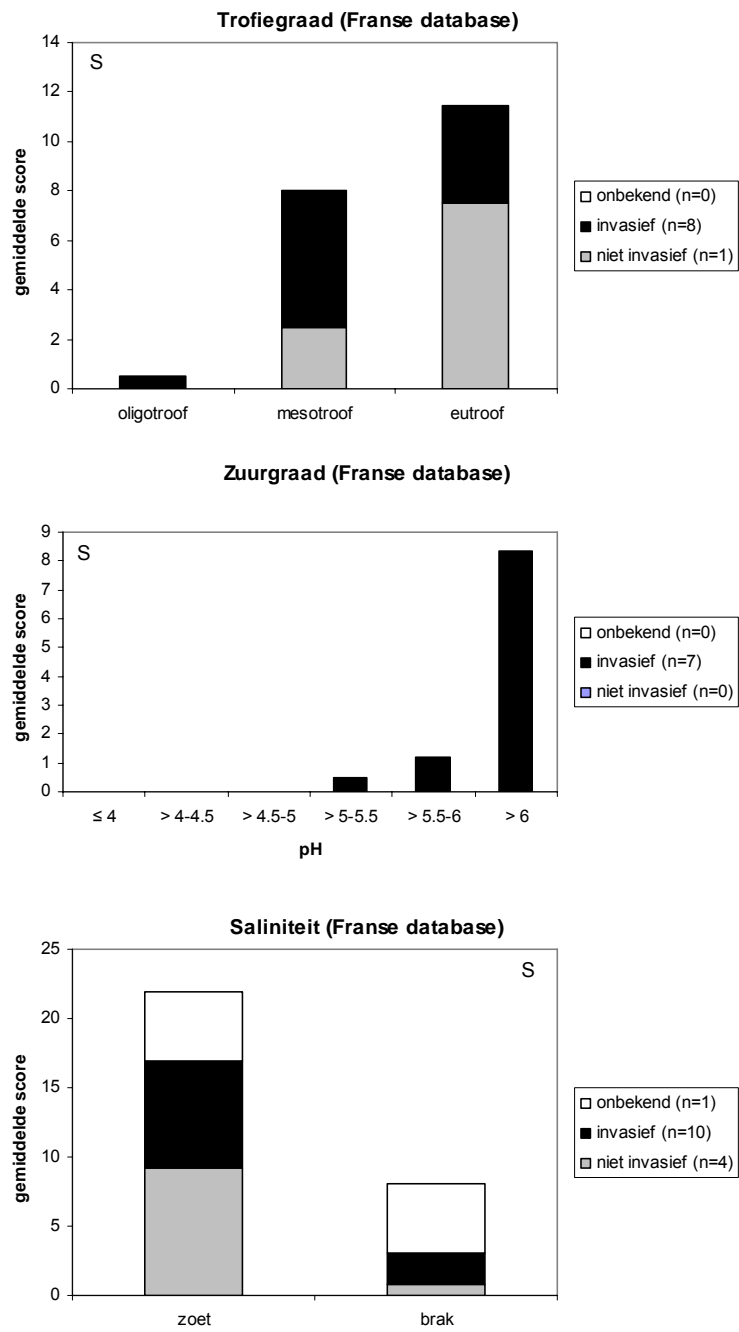
Wat betreft kenmerken van het microhabitat (Figuur 24) komen relatief veel soorten voor op planten of op modderig substraat; stenen en grind zijn minder frequente microhabitats. Dit is waarschijnlijk in hoge mate een weerspiegeling van de relatieve zeldzaamheid van deze substraattypen in Nederland.



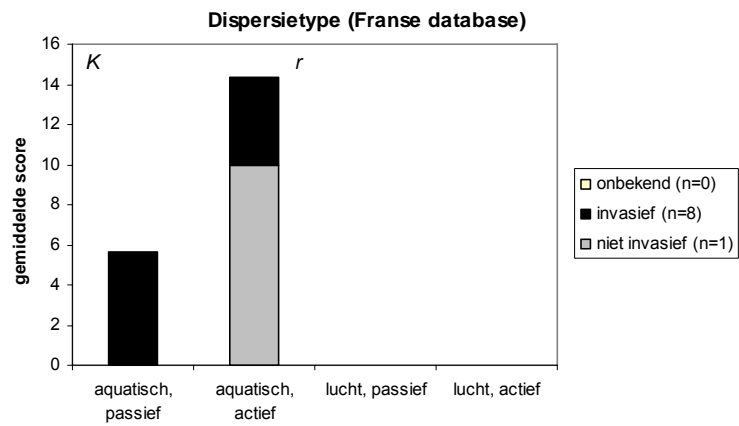
Figuur 17 Frequentieverdeling voor het kenmerk beschermingsvorm voor uitheemse macrofauna.

De meeste macrofauna-exoten zijn aangetroffen in grote wateren in het algemeen en stromende wateren in het bijzonder (Figuur 25). Binnen de rivieren zijn de meeste macrofauna-exoten aangetroffen in de benedenlopen (Figuur 26). De verdeling van de soorten over de verschillende watertypen en lengtezones binnen rivieren lijkt het belang van scheepvaartgerelateerde vectoren (de nabijheid van zeehavens, kanalen die stroomgebieden verbinden en de intensiteit van het scheepvaartverkeer) voor de verspreiding van uitheemse macrofauna te ondersteunen.

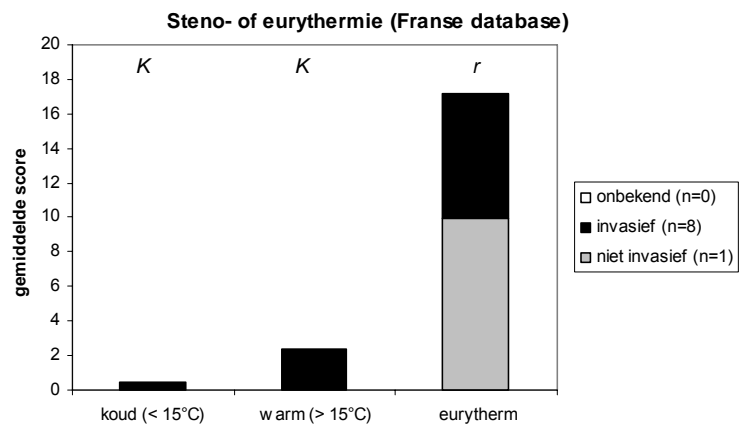
Binnen de gegevensset voor de uitheemse macrofauna liet een aantal kenmerken vergelijkingen tussen de drie bronbestanden toe (zie Figuur 15 en Figuur 20 t/m 25). In twee gevallen ging het om autecologische kenmerken (functionele voedingsgroep en bewegingsvorm); in vijf gevallen om een habitatkenmerk (stroming, saprobie, microhabitat, watertype en lengtezonering). Vooral met betrekking tot de habitatkenmerken komen de resultaten van de verschillende bronbestanden redelijk goed overeen. In sommige gevallen wijkt een database af van de anderen. De interpretatie van de verschillen wordt echter bemoeilijkt door de onvolledigheid van de gegevensbestanden.



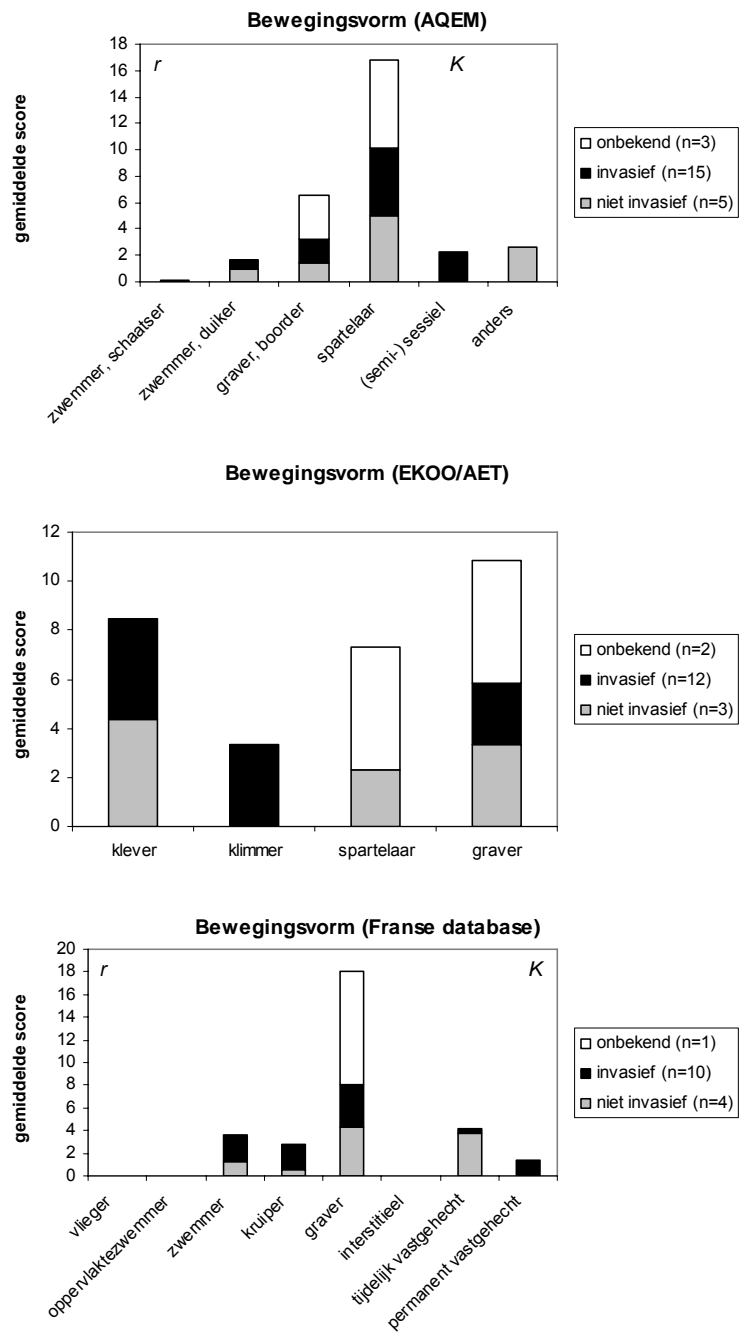
Figuur 18 Frequentieverdelingen voor de habitatkenmerken trofiëgraad, zuurgraad en saliniteit voor uitheemse macrofauna.



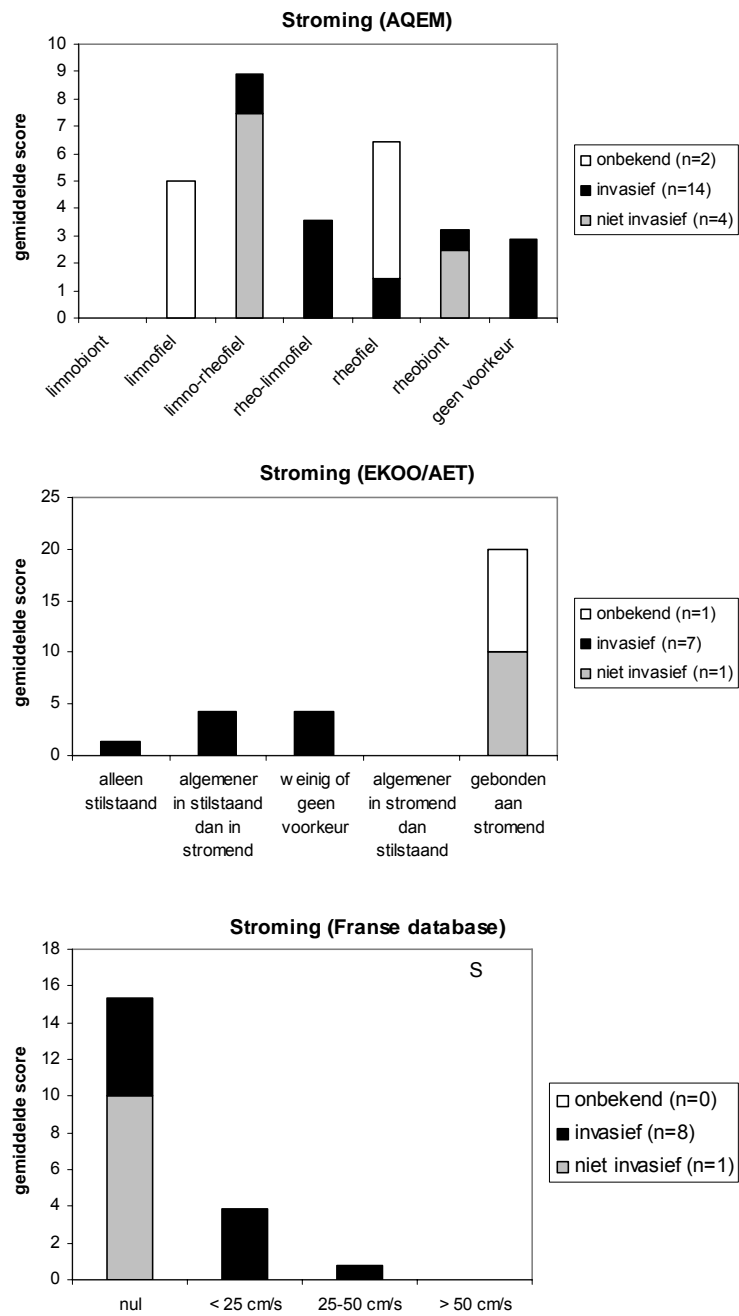
Figuur 19 Frequentieverdeling voor het kenmerk dispersietype voor uitheemse macrofauna.



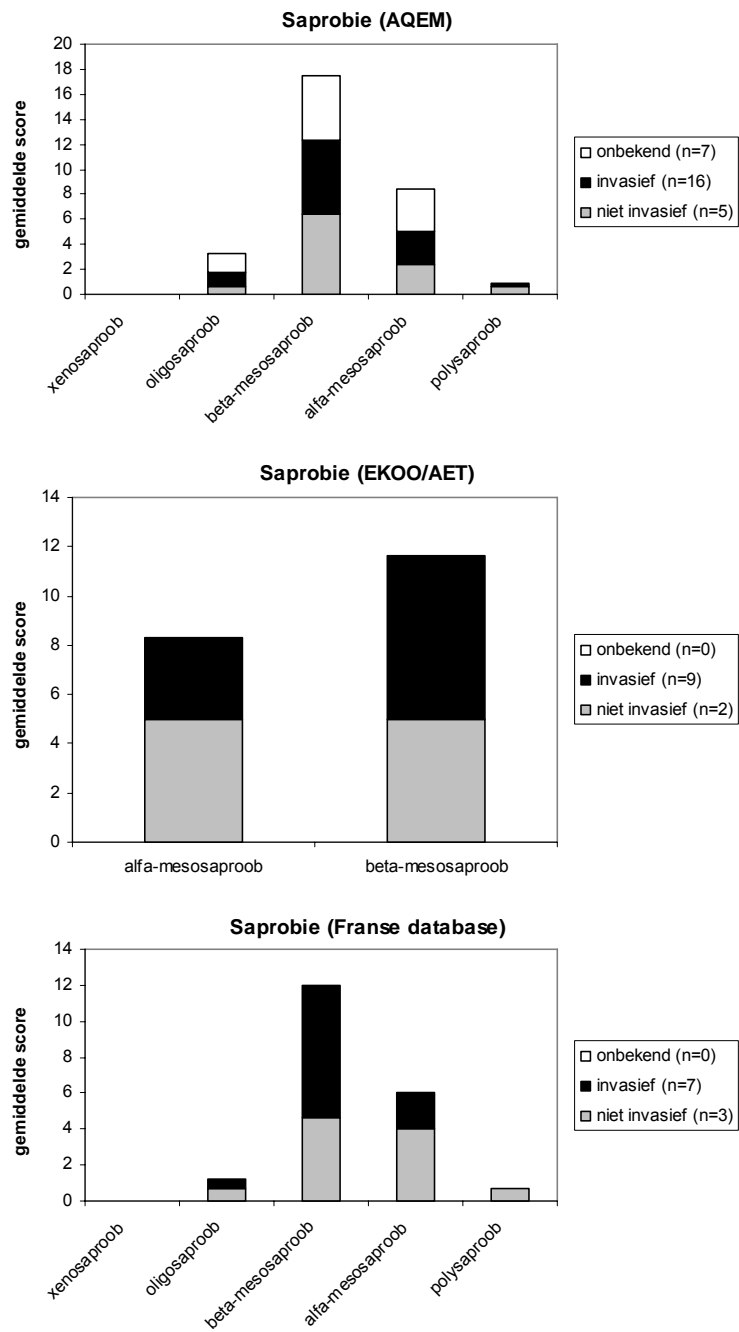
Figuur 20 Frequentieverdeling voor het kenmerk steno- of eurythermie voor uitheemse macrofauna.



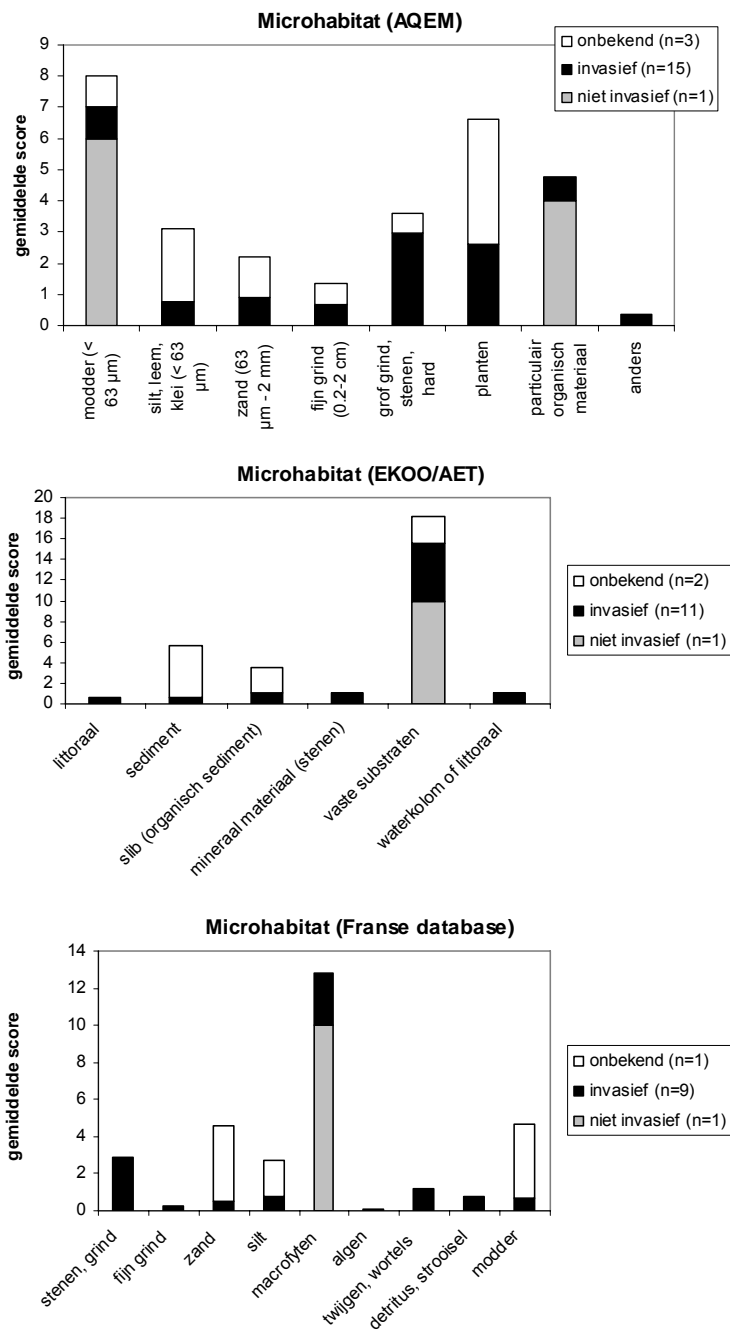
Figuur 21 Frequentieverdelingen voor het kenmerk bewegingsvorm voor uitheemse macrofauna.



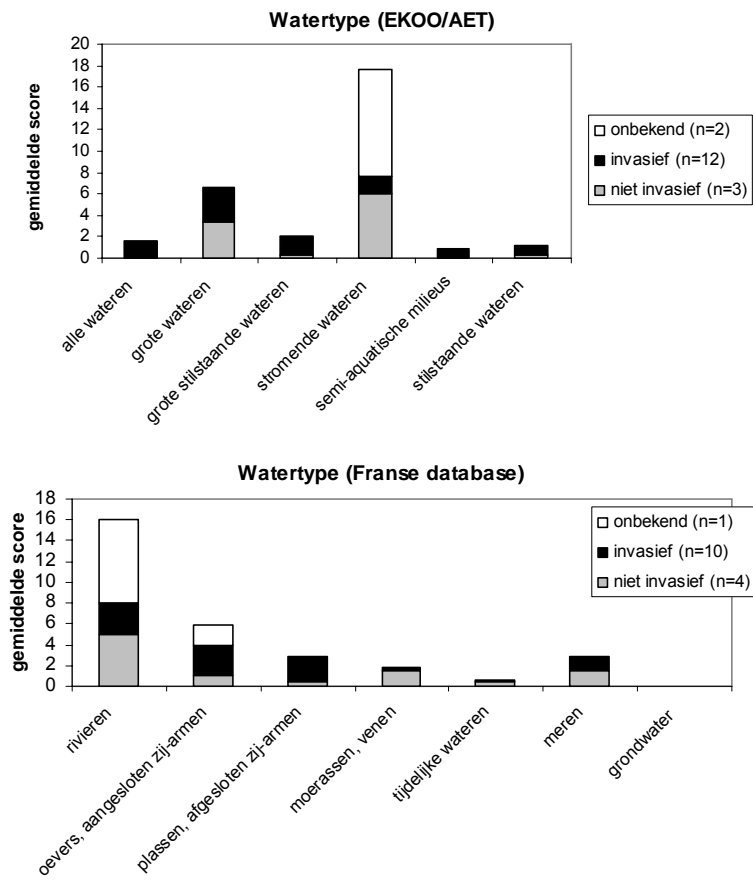
Figuur 22 Frequentieverdelingen voor het habitatkenmerk stroming voor uitheemse macrofauna.



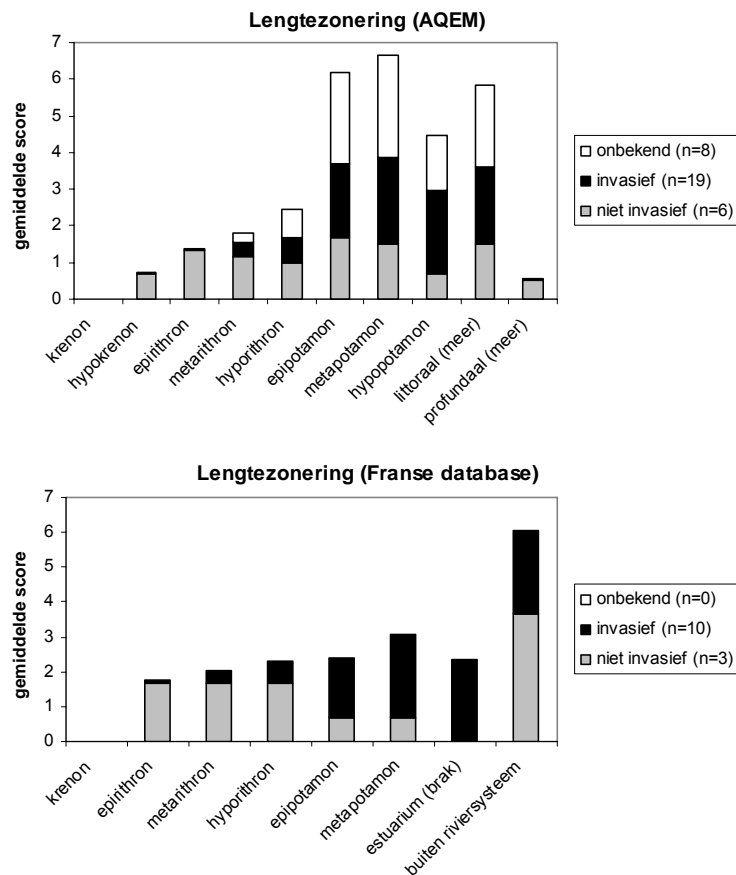
Figuur 23 Frequentieverdelingen voor het habitatkenmerk saprobie voor uitheemse macrofauna.



Figuur 24 Frequentieverdelingen voor het habitatkenmerk microhabitat voor uitheemse macrofauna.



Figuur 25 Frequentieverdelingen voor het habitatkenmerk watertype voor uitheemse macrofauna.



Figuur 26 Frequentieverdelingen voor het habitatkenmerk lengtezonerings voor uitheemse macrofauna.

4.4 Conclusies

De meeste uitheemse macrofyten bevatten kenmerken van C-strategen. Het zijn daarmee relatief sterke concurrenten. Een kleinere groep planten heeft kenmerken van R-strategen (ruderalen). Uitheemse macrofyten worden zelden of nooit gekenmerkt door een S-strategie (stresstolerantie).

Op basis van de lengte van de levenscyclus, de lichaamsgrootte en het voortplantingstype kan worden geconcludeerd dat het grootste deel van de uitheemse macrofauna eerder sterke concurrenten of specialisten zijn (*K*-strategen volgens MacArthur & Wilson 1967) dan goede kolonisten of opportunisten (*r*-strategen). Uit andere kenmerken (dispersie en steno- of eurythermie) blijkt echter het omgekeerde. De conclusie ligt voor de hand dat uitheemse macrofaunasoorten het “beste van twee werelden” combineren. Het zijn sterke concurrenten, die echter ook in staat zijn tot effectieve, actieve dispersie en een brede tolerantie voor habitatkenmerken zoals watertemperatuur hebben. Net als uitheemse macrofyten worden ook uitheemse macrofaunasoorten zelden of nooit gekenmerkt door een S-strategie (ofwel A-strategie). Het ontbreken van een S-strategie bij succesvolle exoten kan worden

verklaard doordat stresstolerante soorten langzaam groeien en veel investeren in (fysiologische) aanpassingen aan stressoren, waardoor ze buiten hun specifiek habitat niet goed kunnen concurreren.

In de literatuur zijn exoten vaak getypeerd als *r*-strategen (Hengeveld & Van den Brink 1998). In overeenstemming met de resultaten in dit rapport stellen Hengeveld & Van den Brink (1998) echter dat het hebben van een *r*-strategie geen garantie is voor het succes van een exoot en dat uitheemse soorten vaak kenmerken van zowel *r*-strategen als *K*-strategen bezitten.

Binnen de uitheemse macrofyten scoren invasieve soorten, in verhouding met niet-invasieve soorten, hoger in de klasse behorend bij R-kenmerken (éénjarige planten/planten met een brede ecotoopamplitude) dan in de meest frequente klasse behorend bij C- (of S-) kenmerken (overblijvende planten/planten met een smalle ecotoopamplitude). Dit is echter een voorzichtige conclusie gebaseerd op Figuur 9a en b. Kenmerken van R-strategen, zoals een korte levenscyclus en grote investering in zaadproductie, maken het mogelijk voor invasieve soorten snel nieuwe habitats te koloniseren en er te gaan domineren.

Voor zover de resultaten voor de uitheemse macrofauna koppeling van levensstrategieën met invasieklasse mogelijk maken (Figuur 15, 16 en 20), valt op dat de invasieve soorten hier juist eerder gekenmerkt worden door een *K*- dan door een *r*-strategie. In vergelijking met uitheemse macrofyten is concurrentiekracht voor uitheemse macrofauna mogelijk in belangrijkere mate een bepalende factor voor invasiviteit dan dispersievermogen. Dit hangt mogelijk samen met het feit dat veel diersoorten in tegenstelling tot planten actieve migratie en dispersie kennen, waardoor minder hoeft te worden geïnvesteerd in het bereiken van nieuwe habitats en meer energie kan worden gestoken in snelle populatiegroei (concurrentiekracht) binnen deze nieuwe habitats.

Verdonschot & Díaz (2005, ongepubliceerd) geven aan dat invasieve soorten vaak een brede ecotoopamplitude hebben. De resultaten in dit rapport zijn hiermee niet geheel in overeenstemming. Wat betreft habitatpreferenties hebben de meeste uitheemse macrofyten een smalle ecotoopamplitude. Ze komen relatief weinig voor in stressrijke habitats, zoals oligotrofe, zure standplaatsen of standplaatsen met snelle stroming. Hoewel sommige kenmerken (bijvoorbeeld steno- of eurythermie) indiceren dat uitheemse macrofaunasoorten een brede habitattolerantie hebben, lijken andere kenmerken (trofiegraad, zuurgraad en saliniteit, stroming en saprobie van het habitat) aan te geven dat de meeste soorten niet onder extreme milieumomstandigheden voorkomen. Geconcludeerd kan worden dat er op het vlak van habitatrange duidelijke overeenkomsten zijn tussen uitheemse macrofyten en macrofauna. Opmerkelijk is verder dat invasieve macrofaunasoorten in verhouding met niet-invasieve soorten hoger scoren in wateren die niet al te zwaar organisch belast zijn (dat wil zeggen niet polysaproob) en die relatief rustig stromen (bijvoorbeeld in de benedenloop van rivieren). Dit laatste hangt mogelijk samen met een grotere intensiteit van vectoren in deze zones (intensiever scheepvaartverkeer en de nabijheid van kanalen en zeehavens).

Binnen de uitheemse macrofauna was het voor een aantal biologische en habitatkenmerken mogelijk een vergelijking te maken tussen de resultaten van drie verschillende bronbestanden. De resultaten kwamen doorgaans redelijk goed overeen. De interpretatie van de verschillen is bemoeilijkt door de onvolledigheid van de gegevensbestanden.

Wegens het ontbreken van voldoende data over andere organismegroepen heeft de gepresenteerde analyse zich beperkt tot uitheemse macrofyten en macrofauna. Deze twee groepen omvatten het grootste deel (70%) van de zoetwater- en brakwatersoorten op de gebruikte exotelijst. Doordat er ook voor de macrofyten en macrofauna veel lacunes zitten in de gebruikte gegevensbronnen, waren de steekproefgroottes vaak klein en was het nauwelijks mogelijk de analyseresultaten te koppelen aan andere strategieconcepten dan die van MacArthur & Wilson (1967) en Grime (1977). Hoewel duidelijke trends zichtbaar zijn geworden, dienen de resultaten te worden beschouwd als een eerste verkenning van levensstrategiepatronen binnen de uitheemse flora en fauna in Nederlandse binnenwateren.

5 Conclusies en aanbevelingen

5.1 De exotenproblematiek in (regionale) oppervlaktewateren

De laatste decennia is de aandacht voor exoten (uitheemse soorten) in aquatische ecosystemen sterk toegenomen. De groeiende bezorgdheid over de gevolgen van invasies van aquatische exoten hangt samen met de economische schade die ze kunnen veroorzaken, de bedreiging die ze vormen voor de inheemse biodiversiteit en het inzicht dat het gestaag toenemende verkeer tussen continenten ook in de komende decennia zal zorgen voor een blijvende import van exoten. Volgens recente schattingen bereikt iedere drie weken één nieuwe soort de Europese wateren.

In de wetenschappelijke literatuur is er veel aandacht voor rivieren en andere rijkswateren, waar ballastwater, aangroei op scheepshuiden en kanalen tussen stroomgebieden belangrijke vectoren voor exoten zijn. De problematiek rond aquatische exoten speelt echter ook in de kleinere, regionale wateren. De kwantitatief belangrijke vectoren ontsnapping (uit aquacultuur, aquaria of tuinen) en uitzetten (van bijvoorbeeld vissoorten) spelen juist in regionale wateren een grote rol.

Het Verdrag van Rio de Janeiro inzake de biologische diversiteit draagt de EU-lidstaten op de binnenkomst van uitheemse soorten die bedreigend zijn voor ecosystemen, habitats of soorten te voorkomen dan wel deze te beheersen of uit te roeien. In de Kaderrichtlijn Water en het Nederlandse en Europese natuurbeleid wordt echter betrekkelijk weinig aandacht besteed aan exoten. Wel is in de Kaderrichtlijn Water vastgesteld dat alleen inheemse soorten of ingeburgerde exoten in aanmerking komen voor opname in beschrijvingen van referentietoestanden en maatlatten. De Grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) is een uitzonderlijk voorbeeld van een exoot waarvoor in Nederland een verbod op bezit, handel of vervoer is ingesteld.

Aanbeveling 1

Natuur- en waterbeheerders wordt aanbevolen de presentie en abundantie van al aanwezige en nieuw gesignaleerde aquatische exoten systematisch te monitoren en regelmatig trendanalyses uit te voeren op de verzamelde gegevens. Hierdoor kan het (potentiële) binnendringen van invasieve uitheemse soorten vroegtijdig worden gesignaleerd. Dit verkleint de kans op kostbare ingrepen achteraf om economische of ecologische schade te herstellen. Systematische monitoring en trendanalyse van aquatische exoten kan op een kostenefficiënte manier worden ingepast in de reguliere meetnetten van waterbeheerders.

5.2 Definitie van het begrip exoot

Het begrip *exoot* wordt in de literatuur op uiteenlopende wijze gedefinieerd. Vaak wordt in de definitie opgenomen dat een exoot zich onder invloed van menselijk handelen (dus niet op eigen kracht) heeft gevestigd in een gebied dat buiten zijn

oorspronkelijke, natuurlijke verspreidingsgebied valt. Volgens sommige auteurs zijn exoten echter soorten die hun areaal uitbreiden onder invloed van menselijk handelen óf langs natuurlijke weg.

Ook het begrip *invasieve exoot* wordt in de literatuur op uiteenlopende wijze gedefinieerd. Tegenover een zeer brede interpretatie, waarbij elke uitheemse soort die zijn areaal uitbreidt als invasief wordt beschouwd, staat een beperktere definitie die invasies koppelt aan aspecten van massaliteit en/of plaag. Deze tweede definitie wordt in dit rapport gevolgd. Exoten kunnen dus op een binaire (maar enigszins kunstmatige) manier worden ingedeeld in invasieve en niet-invasieve soorten.

Vanwege de grote variatie in definities is het belangrijk centrale begrippen met betrekking tot de exotenproblematiek expliciet te definiëren. Dit gebeurt echter niet altijd in de literatuur of bij discussies over dit onderwerp. In dit rapport worden de volgende definities gehanteerd:

Een *exoot* is een soort (of ondersoort) die door toedoen van menselijk handelen, in brede zin, buiten zijn natuurlijke areaal voorkomt én die zijn nieuwe leefgebied niet op eigen kracht had kunnen bereiken op een (menselijke) tijdschaal van tientallen tot enkele honderden jaren.

Een *invasieve exoot* wordt gekenmerkt door (1) snelle kolonisatie van geschikte habitats binnen een regio waarin de soort geïntroduceerd is. Dit gaat gepaard met een, eventueel ook op termijn, massale aanwezigheid (een zeer groot aantal individuen per eenheid oppervlakte of volume); of (2) negatieve effecten op de structuur en het functioneren van de binnengedrongen levensgemeenschap (bijvoorbeeld verlies van inheemse biodiversiteit) en/of economische schade. Exoten die niet voldoen aan deze definitie worden beschouwd als niet-invasief.

Tussen het moment van introductie in een bepaalde levensgemeenschap en het ontwikkelen van invasief gedrag zit een tijdspanne die in lengte varieert afhankelijk van kenmerken van zowel de exoot zelf (bijvoorbeeld intrinsieke groeisnelheid van de populatie) als van habitatkenmerken (bijvoorbeeld de beschikbaarheid van hulpbronnen en de aanwezigheid van inheemse populaties waarmee hybridisatie kan optreden).

Exoten kunnen op verschillende manieren worden geclassificeerd. Indelingen op basis van verspreidingsstatus (Williamson & Fitter 1996b) en vectortype (Van der Velde et al. 2002) kunnen beleidsmakers en waterbeheerders handvaten bieden voor gerichte aanpak van invasieve exoten.

Aanbeveling 2

Bij het opstellen van een wettelijk erkende lijst van aquatische exoten kunnen de genoemde definities en classificatiesystemen in de praktijk van het water- en natuurbeleid worden ingezet. Deze lijst kan worden gebruikt als effectief beleids- en beheersinstrument door de volgende informatie eraan te koppelen:

- Autecologische kenmerken en habitatkenmerken, die koppeling met levensstrategieën mogelijk maken;
- Gegevens over het verspreidingsstadium (classificatie van Williamson & Fitter 1996b), inclusief plaats en tijdstip van introductie (verwildering);
- Gegevens over de biogeografische regio van herkomst en de vector(en) (classificatie van Van der Velde et al. 2002);
- Ook potentiële exoten zouden moeten worden opgenomen. Dit zijn soorten die al in buurlanden zijn aangetroffen en op termijn waarschijnlijk ook in Nederland zullen arriveren. Het toevoegen van deze soorten vergroot de kans op effectieve preventie of bestrijding.

Deze lijst kan dienen als referentie voor de systematische monitoring van (invasieve) exoten door het natuur- en waterbeheer (Aanbeveling 1).

Door ook kenmerken van inheemse aquatische soorten op te nemen in de referentielijst kunnen de wederzijdse interacties tussen binnendringende exoten en hun nieuw habitat (inclusief de inheemse soorten) nog beter worden voorspeld en kan preventie en bestrijding van invasieve exoten verder worden geoptimaliseerd.

5.3 Levensstrategieën van exoten

Er bestaat een kennislacune met betrekking tot de factoren die het succes van exoten in een nieuw habitat bepalen. Duidelijk is dat zowel de kenmerken van de soort (die samen zijn levensstrategie vormen) als van zijn nieuw habitat (bijvoorbeeld de soortdiversiteit en de mate van verstoring ervan) bepalen of een exoot zich invasief gaat gedragen.

Een overzicht van een zestal levensstrategieconcepten laat zien dat in de meeste theorieën drie primaire strategieën onderscheiden worden, die overeenkomen met de primaire strategieën van Grime (1977) en die geldig zijn voor zowel planten als dieren en schimmels. Dit zijn de C/K-strategie (sterke concurrenten), de R/r-strategie (opportunisten, goede kolonisten) en de S/A-strategie (stresstolerante soorten).

Aanbeveling 3

Verdere uitdieping van de kennis over levensstrategieën van inheemse en uitheemse aquatische soorten.

5.4 Levensstrategieën als instrument voor de typering van aquatische exoten in Nederland

Aan een actuele lijst van aquatische exoten in Nederland zijn biologische soortskennmerken alsmede habitat- en verspreidingskennmerken gekoppeld. Op basis hiervan kon het voorkomen van bepaalde levensstrategieën bij invasieve en niet-invasieve exoten worden onderzocht.

Uit de analyse blijkt dat de meeste uitheemse macrofytensoorten sterke concurrenten zijn (C-strategen). Een kleinere groep planten heeft kenmerken van goede kolonisten of opportunisten (R-strategen of ruderalen).

Het beeld voor de uitheemse macrofauna wijkt hiervan niet sterk af. Macrofauna-exoten lijken het “beste van twee werelden” te combineren. Het zijn sterke concurrenten (kenmerk van *K*-strategen), die echter ook in staat zijn tot effectieve, actieve dispersie en een brede tolerantie hebben voor habitatkenmerken zoals watertemperatuur (kenmerk van *r*-strategen).

Uitheemse macrofyten- en macrofaunasoorten worden zelden of nooit gekenmerkt door een stresstolerante levensstrategie (S- of A-strategie).

Invasieve uitheemse macrofyten lijken relatief vaak éénjarige planten met een brede ecotoopamplitude te zijn (R-selectie) en niet-invasieve soorten lijken relatief vaak overblijvende planten met een smalle ecotoopamplitude te zijn (C-selectie). Kenmerken van R-strategen, zoals een korte levenscyclus en grote investering in zaadproductie, maken het mogelijk voor invasieve uitheemse macrofyten snel nieuwe habitats te koloniseren en er te gaan domineren.

Invasieve uitheemse macrofaunasoorten lijken juist eerder gekenmerkt te worden door een *K*- dan door een *r*-strategie. In vergelijking met uitheemse macrofyten is concurrentiekracht voor uitheemse macrofauna mogelijk in belangrijkere mate een bepalende factor voor invasiviteit dan dispersievermogen. Dit zou verklaard kunnen worden doordat veel diersoorten, anders dan planten, actieve migratie en dispersie kennen. Hierdoor hoeven dieren minder te investeren in het bereiken van nieuwe habitats en kunnen ze meer energie steken in snelle populatiegroei (concurrentiekracht) binnen deze nieuwe habitats.

Zowel uitheemse macrofyten als uitheemse macrofaunasoorten hebben een relatief smalle ecotoopamplitude. Ze komen relatief weinig voor in extreme, stressrijke (bijvoorbeeld voedselarme of zure) habitats. Desondanks indiceren sommige kenmerken van macrofauna-exoten (bijvoorbeeld steno- of eurythermie) een brede habitattolerantie.

Als gevolg van methodische beperkingen dienen de resultaten te worden beschouwd als een eerste verkenning van levensstrategiepatronen binnen de uitheemse flora en fauna in Nederlandse binnenwateren.

Aanbeveling 4

De eerste resultaten tonen aan dat het gebruik van levensstrategieën een veelbelovend instrument kan zijn voor de typering van aquatische exoten. Toepassing hiervan in vervolgonderzoek is haalbaar op basis van de bestaande autecologische kennis en biedt vooruitzichten voor een beter inzicht in de factoren die exoten invasief maken. Met deze kennis zouden invasieve uitheemse soorten vroegtijdig en kostenefficiënt kunnen worden bestreden.

Literatuur

Adema J.P.H.M. 1989. De verspreiding van rivierkreeften in Nederland. Nieuwsbrief European Invertebrate Survey – Nederland 19:3-10.

Adema J.P.H.M. 1991. De krabben van Nederland en België. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.

Allaby M. 1994. The concise Oxford dictionary of ecology. Oxford University Press, Oxford.

AQEM consortium 2002. Manual for the application of the AQEM method. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0, February 2002.

Baker H.G. & Stebbins G.L. 1965. The evolution of colonizing species. Academic Press, New York.

Borghouts-Biersteker C.H. 1969. *Balanus amphitrite* Darwin in Nederland (Crustacea, Cirripedia). Zoölogische Bijdragen 11: 4-7.

Carlton J.T. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology* 77: 1653-1655.

Carlton J.T. 1999. The scale and ecological consequences of biological invasions in the world's oceans. In: Sandlund O.T., Schei P.J. & Viken Å. (red.). Invasive species and biodiversity management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Carlton J.T. 2002. Bioinvasion ecology: assessing invasion impact and scale. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Collin P.H. 1995. Dictionary of ecology and the environment. Third edition Collin, Teddington.

Connell J.H. 1975. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Cox G.W. 2004. Alien species and evolution. The evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species. Island Press, Washington.

Crooks J.A. & Soulé M.E. 1999. Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: Sandlund O.T., Schei P.J. & Viken Å. (red.).

Invasive species and biodiversity management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Crosby A.W. 1972. The Columbian exchange. Biological and cultural consequences of 1492. Greenwood Press, Westport.

Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. Annual Review of Entomology 18: 183-206.

Cummins K.W. & Klug M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 147-172.

Davis M.A. 2003. Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? BioScience 53: 481-489.

Davis M.A. 2005. Invasion biology 1958-2004: The pursuit of science and conservation. In: Cadotte M.W., McMahon S.M. & Fukami T. (red.). Conceptual ecology and invasions biology: reciprocal approaches to nature. Kluwer Publishers, London.

Davis M.A., Grime J.P. & Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88: 528-536.

De Groot S.J. 1985. Introductions of non-indigenous fish species for release and culture in The Netherlands. Aquaculture 46: 237-257.

Den Hartog C., Van den Brink F.W.B. & Van der Velde G. 1989. Brackish-water invaders in the River Rhine. A bioindication for increased salinity level over the years. Naturwissenschaften 76: 80-81.

Den Hartog C., Van den Brink F.W.B. & Van der Velde G. 1992. Why was the invasion of the Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? Journal of Natural History 26: 1121-1129.

Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C. 2004. Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle river, France. International Review of Hydrobiology 89: 21-34.

Drake J.A., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmánek M. & Williamson M. 1989. Biological invasions, a global perspective. John Wiley & Sons, Chichester.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulißen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18: 9-160.

Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.

- Greenslade P.J.M. 1972. Evolution in the staphylinid genus *Priochirus* (Coleoptera). *Evolution* 26: 203-220.
- Greenslade P.J.M. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *American Naturalist* 122: 352-365.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Hengeveld R. & Van den Brink F.W.B. 1998. Wat is een "exoot"? *De Levende Natuur* 99: 2-5.
- Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1987. Organization in freshwater benthic communities. In: Gee J.H.R. & Giller P.S. (red.). *Organization of communities past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hulme P.E. 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx* 37: 178-193.
- ICES/IOC/IMO SGBOSV. 2001. Report of the 2001 Meeting of the ICES/IOC/IMO Study Group on Ballast Water and Other Ship Vectors. Barcelona.
- Jurriaanse J.H. 1928. De Bisam-rat, een dreigend gevaar. *Het Vaderland*/15 januari 1928.
- Kluyver H.N. 1936. De Bisamrat. *Tijdschrift over Plantenziekten* 42: 311-341.
- Kowarik I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (red.). *Plant invasions – General aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Kowarik I. 2002. Biologische Invasionen in Deutschland: zur Rolle nichteinheimischer Pflanzen. *Neobiota* 1: 5-24.
- Kowarik I. & Starfinger U. 2002. Biologische Invasionen. Eine Herausforderung zum Handeln? Ziele und Ergebnisse der ersten Berliner Neobiota-Tagung. *Neobiota* 1: 1-4.
- Leppäkoski E. & Olenin S. 2000. Xenodiversity of the European brackish water seas: the North American contribution. In: Pederson J. (red.). *Marine bioinvasions. Proceedings of the First National Conference, January 24-27, 1999*. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, MA.

- Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. 2002. Alien species in European waters. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lewontin R.C. 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker H.G. & Stebbins G.L. (red.). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York.
- Lincoln R., Boxshall G. & Clark P. 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lloret F., Medail F., Brundu G., Camarda I., Moragues E., Rita J., Lambdon P., Hulme P.E. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Monographs in population biology 1. Princeton University Press, Princeton.
- Maes N.C.M. 2002. Bomen en struiken in Nederland. Inheems, autochtoon, exoot en archeofiet. *Gorteria* 28: 1-20.
- Martin E. 1990. A concise dictionary of biology. Oxford University Press, Oxford.
- McAuliffe J.R. 1984. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology* 65: 894-908.
- Milbrink G. & Timm T. 2001. Distribution and dispersal capacity of the Ponto-Caspian tubificid oligochaete *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrázek, 1903 in the Baltic Sea Region. *Hydrobiologia* 463: 93-102.
- Minchin D. & Gollasch S. 2002. Vectors – How exotics get around. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- MNP. 2003. NatuurCompendium 2003. Natuur in cijfers. Milieu en Natuurplanbureau/Centraal Bureau voor de Statistiek, Bilthoven/Voorburg.
- Mooney H.A. & Drake J.A. 1989. Biological invasions: a SCOPE program overview. In: Drake J.A., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. & Williamson M. (red.). Biological Invasions: A Global Perspective. SCOPE 37. John Wiley & Sons, Chichester.
- Nehring S. 2002. Biological invasions into German waters: an evaluation of the importance of different human-mediated vectors for nonindigenous macrozoobenthic species. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). Invasive

aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Nijboer R.C. 2004. Keylinks: Ecologische processen in sloten en beken. I. Theoretisch concept en aanbevelingen voor vervolgonderzoek. Alterra-rapport Keylinks. Alterra, Wageningen.

Nijssen H. & De Groot S.J. 1987. De vissen van Nederland. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.

Olden J.D., Douglas M.E. & Douglas M.R. 2005. The human dimensions of biotic homogenization. *Conservation Biology* 19: 2036-2038.

Ortega Y.K. & Pearson D.E. 2005. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invisibility and impact. *Ecological Applications* 15: 651-661.

Otto J.P. & Kamps L.F. 1935. De Chineesche wolhandkrab in Europa, in het bijzonder in Nederland. *Vakblad voor Biologen* 6: 123-130.

Pianka E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist* 104: 592-597.

Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wrightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T. & Tsomondo T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20.

Pinkster S., Scheepmaker M., Platvoet D. & Broodbakker N. 1992. Drastic changes in the amphipod fauna (Crustacea) of Dutch inland waters during the last 25 years. *Bijdragen tot de Dierkunde* 61: 193-204.

Prinzing A., Durka W., Klotz S. & Brandl R. 2002. Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research* 4: 385-405.

Rajagopal S., Van der Velde G., Paffen B.G.P. & Bij de Vaate A. 1998. Ecology and impact of the exotic amphipod, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the River Rhine and Meuse. Report No. 75-1998 of the project "Ecological Rehabilitation of Rivers Rhine and Meuse". RIZA, Lelystad.

Redeke H.C. 1936. La crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmaresti* (Mill.) dans les Pays-Bas. *Verhandelingen van het Koninklijk Natuurhistorisch Museum van België* 2: 227-231.

Reichle D.E., O'Neill R.V. & Harris W.F. 1975. Principles of energy and material exchange in ecosystems. In: Lowe-McConnell R.H. (red.). *Unifying concepts in ecology*. Van Dobben W.H. & Junk, Den Haag.

- Rejmánek M. 1999. Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In: Sandlund O.T., Schei P.J. & Viken Å. (red.). Invasive species and biodiversity management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Rosenzweig M.L. 2001. The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3: 361-367.
- Sax D.F. & Gaines S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 561-566.
- Siepel H. 1994. Life-history tactics of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils* 18: 263-278.
- Simberloff D.S. & Wilson E.O. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278-296.
- Smith R.L. 1992. *Elements of Ecology*. Third edition. HarperCollins Publishers, New York.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Southwood T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.
- STAR consortium 2004. Standardisation of river classifications: Framework method for calibrating different biological survey results against ecological quality classifications to be developed for the Water Framework Directive. EU FP5 R&D Work programme.
- Sutherland S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- Tachet H., Bournaud M., Richoux P. & Usseglio-Polatera P. 2000. *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions, Paris.
- Tauber M.J., Tauber C.A. & Masaki S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, New York.
- Townsend C.R., Harper J.L. & Begon M. 2000. *Essentials of ecology*. Blackwell Science Inc., Malden (USA).
- Unger J.G. 2003. Das Thema "Invasive gebietsfremde Arten" im Geschäftsbereich des BMVEL. Schriftenreihe des BMVEL "Angewandte Wissenschaft", Heft 498

- “Bedrohung der biologischen Vielfalt durch invasive gebietsfremde Arten”: 14-23.
- Usher M.B. 1986. Invasibility and wildlife conservation: invasive species on nature reserves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 314: 695-710.
- Usher M.B. 1988. Biological invasions of nature reserves: a search for generalisations. *Biological Conservation* 44: 119-135.
- Van den Brink F. & Van der Velde G. 1998. Zoetwater-exoten in Nederland: aanwinst of verstoring? *De Levende Natuur* 99: 23-30.
- Van den Brink F.W.B., Van der Velde G. & Bij de Vaate A. 1993. Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the lower Rhine (The Netherlands). *Oecologia* 93: 224-232.
- Van der Hoek W.F. & Verdonschot P.F.M. 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotootypen. IBN-rapport 072. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Van der Meijden R. 1990. Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Van der Molen D.T. (red.). 2004. Referenties en concept-maatlatten voor meren voor de Kaderrichtlijn Water. STOWA-rapport 2004/42. STOWA, Utrecht.
- Van der Molen D.T., Buijse A.D., Jans L.H., Simons H.E.J., Van Splunder I. & Platteeuw M. 2002. Ecologisch rendement van herstel- en inrichtingsmaatregelen. Ontwikkeling van een graadmeter en een proeve voor het traject van Lobith tot de Noordzee. Rapport 2002.032. RIZA, Lelystad.
- Van der Velde G., Nagelkerken I., Rajagopal S. & Bij de Vaate A. 2002. Invasions by alien species in inland freshwater bodies in Western Europe: the Rhine delta. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Verdonschot P.F.M. 1990. Ecologische karakterisering van oppervlaktewateren in Overijssel. Het netwerk van cenotypen als instrument voor ecologisch beheer, inrichting en beoordeling van oppervlaktewateren. Provincie Overijssel/Rijksinstituut voor Natuurbeheer.
- Verdonschot P.F.M., Runhaar J., Van der Hoek W.F., De Bok C.F.M. & Specken B.P.M. 1992. Aanzet tot een ecologische indeling van oppervlaktewateren in Nederland. RIN-rapport 92/1, CML report 78, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek/Centrum voor Milieukunde Rijksuniversiteit Leiden, Leersum/Leiden.

- Vermeij G.J. 1996. An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78: 3-9.
- Vila-Gispert A., Alcaraz C. & Garcia-Berthou E. 2005. Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions* 7: 107-116.
- Whittaker R.H. 1975. The design and stability of some plant communities. In: Van Dobben W.H. & Lowe-McConnell R.H. (red.). *Unifying concepts in ecology*. Junk, Den Haag.
- Williamson M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson M.H. & Fitter A. 1996a. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170
- Williamson M.H. & Fitter A. 1996b. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.
- Winemiller K.O. & Rose K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.

Bijlage 1 Begrippenlijst

Onderstaande definities zijn grotendeels ontleend aan Smith (1992), tenzij wordt verwezen naar een andere bron.

Adventief/adventieve soort

Synoniem voor *exoot* dat (in tegenstelling tot de Engelstalige literatuur), in Nederland doorgaans alleen voor planten wordt gebruikt. Weeda (in Van der Meijden 1990) noemt alleen plantensoorten die *onopzettelijk* door de mens zijn aangevoerd adventieven. Lincoln et al. (1998) rangschikken ook soorten die zonder facilitering door de mens hun natuurlijke areaal uitbreiden onder de term “adventive”.

Adversity selection

Zie S-selectie.

Anadromie/anadroom

Verwijst naar vissen die hun eieren afzetten in zoetwater. De jonge vissen migreren naar zee, waarna ze in het volwassen stadium terugkeren naar zoetwater om te paaien.

Anemochorie

Dispersie via de wind; windverspreiding.

Archeofyt

Uitheemse plantensoort die vóór 1492 (ontdekking van Amerika door Columbus) is ingevoerd.

Areaal

Het geografische verspreidingsgebied van een soort. Vaak wordt het natuurlijke verspreidingsgebied bedoeld.

C-strategie/C-selectie (Grime 1977)

C-strategen zijn plantensoorten die grote concurrentiekracht bezitten. Deze soorten komen voor in stabiele, productieve habitats met weinig invloed van *stress*- of *verstoring*sfactoren. Het zijn soorten met een hoge vegetatieve groeisnelheid, waardoor ze een sterke concurrentiepositie hebben ten opzichte van buurplanten. Tabel 6 vermeldt karakteristieke kenmerken van C-strategen. Volgens Grime (1977) kunnen ook andere organismen dan planten een C-strategie hebben.

Contest-type concurrentie

Concurrentie waarbij een schaarse hulpbron (bijvoorbeeld voedsel, ruimte) voornamelijk onder dominante individuen wordt verdeeld. Niet-dominante individuen verliezen de concurrentiestrijd en krijgen minder of niets van de schaarse hulpbron.

Diapauze

Een periode van rust (gewoonlijk tijdens het ongunstige seizoen) in de levenscyclus van een dier, waarin groei en ontwikkeling stilvallen en de metabolische activiteit sterk afneemt.

Diasporen

Term voor alle onderdelen die voor de verbreiding van planten dienen. Voorbeelden van diasporen zijn zaden, vruchten, sporen, vegetatieve broedknoppen en stengel- of wortelfragmenten die kunnen uitgroeien tot een nieuw individu (<http://de.wikipedia.org/wiki/>).

Dispersie

Verwijst naar het zich verplaatsen van een soort naar een nieuw habitat. Dit kan zowel actief (bijvoorbeeld door dieren) als passief (bijvoorbeeld parasieten of plantenzaden) gebeuren.

Dormantie

Ruststadium waarin de groei van een organisme wordt opgeschort en de metabolische activiteit sterk wordt verminderd.

Ecosystem engineer

Een organisme dat zijn eigen habitat creëert of dat de structuur of functie ervan verandert (http://en.wikipedia.org/wiki/Ecosystem_engineer).

Evenwichtsstrategie (Winemiller & Rose 1992)

De *evenwichtsstrategie* komt grotendeels overeen met de traditionele *K-strategie* (MacArthur & Wilson 1967), die de aanpassing van soorten aan het leven in habitats met beperkt voorradige hulpbronnen beschrijft. Evenwichtsstrategen zijn relatief kleine dieren (dit in tegenstelling tot wat de traditionele *K-strategie* voorspelt), die kleine legfels afzetten waaruit nakomelingen voortkomen die, mede door broedzorg, groter of beter ontwikkeld zijn op het moment dat ze zelfstandig gaan leven. Een extreem voorbeeld is dat van grotbewonende vissen. Grotten behoren tot de meest stabiele habitats, maar veel hulpbronnen zijn er limiterend. Vissen die hier leven zetten grote eieren af die ze uitbroeden in de kieuwholte; dit is een vorm van broedzorg.

Exoot (uitheemse soort)

Verwijst naar een soort (of ondersoort) die door toedoen van menselijk handelen, in brede zin, buiten zijn natuurlijke areaal voorkomt én die op eigen kracht zijn nieuwe leefgebied niet had kunnen bereiken op de historische (menselijke) tijdsschaal.

Fecunditeit

De individuele fysieke mogelijkheid van een organisme (in het bijzonder een vrouwelijk individu) om eieren of jongen te produceren. Ook wel genoemd biologische vruchtbaarheid of fysiologische vruchtbaarheid (<http://www.cbs.nl/nl-NL/menu/methoden/begrippen/alfabet/f/fecunditeit.htm>).

Fitness

Het passend of geschikt zijn van een individu, populatie of soort in zijn omgeving. Fitness, ofwel het "succes" van een organisme, wordt vaak gemeten als het aantal nakomelingen dat het volwassen stadium bereikt.

Foresie

Een relatie tussen diersoorten waarbij een individu van de ene soort zich laat meedragen door een individu van de andere (grotere) soort. De dragende soort wordt hierbij niet benadeeld (<http://members.aol.com/YESedu/glossary.html>).

Foerageren

Het zoeken en consumeren van voedsel door dieren.

Global change

Een veranderingsproces dat zich voordoet op wereldwijde schaal (bijvoorbeeld habitatdestructie en de toename van de concentratie kooldioxide in de atmosfeer) of die voldoende cumulatieve effecten vertoont om een wereldwijd effect te genereren (bijvoorbeeld lokaal uitsterven van soorten dat resulteert in wereldwijd verlies van biodiversiteit) (<http://www.pbs.org/strangedays/glossary/G.html>). Homogenisering van de biodiversiteit op aarde door de introductie van exoten wordt vaak gezien als een onderdeel van de *global change*-problematiek.

Habitat

Plaats waar een soort leeft.

Inheemse soort

Soort die een bepaald leefgebied op eigen kracht bereikt heeft. Een soort is inheems in Nederland wanneer de soort ofwel hier geëvolueerd is, ofwel het Nederlandse grondgebied bereikt heeft zonder dat de mens hierbij faciliterend is opgetreden.

Interspecifieke concurrentie

Interactie die optreedt tussen individuen van verschillende soorten die dezelfde beperkte hulpbron(nen) exploiteren. Concurrentie heeft een negatief effect op alle betrokken individuen.

Intraspecifieke concurrentie

Interactie die optreedt tussen individuen binnen één soort die dezelfde beperkte hulpbron(nen) exploiteren. Concurrentie heeft een negatief effect op alle betrokken individuen.

Invasie/invasieve soort

Een invasieve *exoot* wordt gekenmerkt door (1) snelle kolonisatie van geschikte habitats binnen een regio waarin de soort geïntroduceerd is. Dit kan gepaard gaan met een, zelfs op termijn, massale aanwezigheid (een zeer groot aantal individuen per eenheid oppervlakte of volume); (2) negatieve effecten op de structuur en het functioneren van de binnengedrongen levensgemeenschap (bijvoorbeeld verlies van inheemse biodiversiteit) en/of economische schade.

Iteropariteit

Verwijst naar soorten die zich tijdens hun leven meerdere malen voortplanten.

K-strategie/ K-selectie (MacArthur & Wilson 1967)

K-strategen zijn (dier)soorten die overleven in stabiele, voorspelbare habitats waar vaak sterke concurrentie optreedt om de beperkt aanwezige hulpbronnen. Om succesvol te zijn in deze habitats moet een soort beslag zien te leggen op een zo groot mogelijk deel van de hulpbronnen voordat hij zich kan gaan voortplanten. De populatiedichtheden van de aanwezige soorten zijn meestal hoog, zodat soorten waarvan de individuen sneller groeien of meer energie steken in agressie en versterking van de concurrentiepositie ten opzichte van hun burens in het voordeel zijn. Voortplanting is van ondergeschikt belang voor *K*-strategen en hierbij wordt de energie niet gestoken in een groot aantal, maar in grote nakomelingen, die klaar zijn voor de concurrentiestrijd met hun burens. Dit kan bereikt worden door uitgebreide broedzorg. Omdat grote nakomelingen het dispersievermogen van een populatie meestal niet ten goede komen, zijn *K*-strategen slechte kolonisten. Tabel 4 vermeldt typische kenmerken van *K*-strategen.

Kryptogene soort

Soorten waarvan de herkomst (inheems of uitheems) onbekend is.

Levensstrategie

De combinatie van kenmerken of eigenschappen (Engels: *traits*) van een soort die de *fitness* van een populatie van die soort in zijn (natuurlijk) habitat optimaliseert. Voorbeelden van kenmerken die samen een levensstrategie bepalen, zijn: *fecunditeit* en levensverwachting, fysiologische aanpassingen, voortplantingswijzen, leeftijd waarop voortplanting plaatsvindt, geproduceerd aantal eieren of zaden, broedzorg, en afmetingen van de individuen.

Mesomorf (blad)

Het mesomorfe bladtype is het "standaard" bladtype bij planten uit de gematigde klimaatzones. Het onderscheidt zich hierdoor van bijvoorbeeld xeromorfe bladeren (bladeren met een leerachtig uiterlijk die goed zijn aangepast aan droge standplaatsen).

Migratie

Opzettelijke, gerichte, gewoonlijk seizoensgebonden, verplaatsing door dieren tussen twee regio's of *habitats*. Hierbij keert het betreffende individu terug in de regio of het habitat van herkomst.

Neofyt

Uitheemse plantensoort die na 1492 (ontdekking van Amerika door Columbus) is ingevoerd.

Niche

Functionele rol van een soort in de levensgemeenschap, inclusief activiteiten en relaties met andere soorten.

Opportunist/opportunistische soort

Een soort die in staat is een tijdelijk *habitat* te koloniseren of tijdelijk gunstige omstandigheden te benutten.

Opportunistische strategie (Winemiller & Rose 1992)

Soorten met een *opportunistische strategie* zijn kleine, kortlevende dieren (vissen), die snel geslachtsrijp zijn en zich frequent voortplanten gedurende een lang paaiseizoen. Hun larven groeien snel en de generatietijd binnen een populatie is kort, waardoor de intrinsieke groeisnelheid van de populatie hoog is. Een belangrijk verschil tussen opportunistische vissen en de *r-strategen* van MacArthur & Wilson (1967) is dat het legsel van opportunistische vissen juist klein in plaats van groot is. Opportunisten zijn goed in staat om, op een relatief kleine ruimtelijke schaal, habitats te rekoloniseren na verstoringen of onder omstandigheden waarin de mortaliteit in het volwassen stadium voortdurend hoog is. Ze bereiken vaak hoge populatiedichtheden in marginale, instabiele habitats, waarin de mortaliteit onder adulten als gevolg van predatie hoog is.

Periodische strategie (Winemiller & Rose 1992)

Soorten met een periodische strategie worden minder snel geslachtsrijp dan soorten met een *opportunistische strategie*, maar zijn daardoor groter op het moment dat ze eieren gaan leggen. Hierdoor kunnen soorten met een periodische strategie een groot legsel produceren én hun eigen overlevingskansen in ongunstige perioden vergroten. Voorbeelden zijn zeevissen zoals Kabeljauw (*Gadus morhua*) en Tonijn (*Thunnus thynnus*). Zowel zee- als zoetwatervissen met een periodische strategie vertonen vaak grootschalige migratie (bijv. *anadromie*). Dit helpt periodische strategen om, binnen de ruimtelijk en temporeel variabele omgeving waarin ze leven, de gunstigste paaiplaatsen te vinden. Een potentieel voordeel van de periodische strategie is dat dispersie bevorderd kan worden door massale afzet van kleine eieren.

***r*-strategie/ *r*-selectie (MacArthur & Wilson 1967)**

In instabiele, veranderlijke of onvoorspelbare habitats met aanzienlijke verstoring is het voordelig voor een (dier)soort zich snel voort te planten. Snelle populatiegroei stelt de betreffende soort, die *r*-strategie wordt genoemd, in staat snel een nieuw (of nieuw gevormd) habitat te koloniseren en de beschikbare hulpbronnen te exploiteren voordat een andere soort dat kan doen. Naast goede kolonisten zijn *r*-strategen ook *opportunisten*. Populaties van *r*-strategen worden gekenmerkt door nagenoeg exponentiële groei. Deze wordt bereikt door al vroeg in de levenscyclus te investeren in grote aantallen nakomelingen. Afhankelijk van het tijdstip van verstoring (en de concurrentiedruk op dat moment) herstellen *r*-strategen hun populatie-omvang doorgaans snel na een verstoring. Doordat *r*-strategen veel energie steken in voortplanting, kunnen ze (als gevolg van *trade-offs*) minder investeren in individuele groei, onderhoud en het zich aanpassen aan de omgeving. Omdat de hoeveelheid energie beschikbaar voor voortplanting dus ook beperkt is, zijn de vele nakomelingen klein en ontvangen ze nagenoeg geen broedzorg. Dit kunnen *r*-strategen zich permitteren omdat het habitat snelle populatiegroei toestaat en de individuen in principe niet concurreren met elkaar. De mortaliteit is grotendeels onafhankelijk van

de populatiedichtheid en wordt vooral bepaald door externe factoren in het “ruw” habitat. Tabel 4 vermeldt typische kenmerken van *r*-strategen.

R-strategie/R-selectie (Grime 1977)

R-selectie treedt op in potentieel productieve milieus (met weinig *stress*factoren) die echter een hoge mate van *verstoring* kennen. Onder deze omstandigheden zijn opportunistische, kortlevende plantensoorten (ruderalen ofwel R-strategen) met een hoge zaadproductie in het voordeel. Tabel 6 vermeldt karakteristieke kenmerken van R-strategen. Volgens Grime (1977) kunnen ook andere organismen dan planten een R-strategie hebben.

S-strategie/S-selectie (Grime 1977)

S-selectie treedt op in permanent onproductieve milieus met een sterke invloed van *stress*factoren. In deze milieus komen plantensoorten voor die veel energie investeren in fysiologische aanpassingen aan hun extreme (stressrijke) omgeving. Via *trade-offs* heeft dit geleid tot vermindering van zowel vegetatieve groei als voortplantingsinspanning. Er wordt ook wel gesproken over *adversity selection* (A-selectie, A-strategie) als synoniem voor Grimes S-strategie (Greenlade 1972, 1983). Het hebben van een *diapauze* kan worden gezien als een vorm van stresstolerantie. Tabel 6 vermeldt karakteristieke kenmerken van S-strategen. Volgens Grime (1977) kunnen ook andere organismen dan planten een S-strategie hebben.

Scramble-type concurrentie

Een vorm van *intraspecifieke concurrentie* waarbij een schaarse hulpbron (bijvoorbeeld voedsel of ruimte) gelijkmatig wordt verdeeld over alle individuen.

Semelpariteit

Verwijst naar soorten die zich tijdens hun leven slechts éénmaal, in een korte tijdsspanne, voortplanten.

Stress

Fysiologische toestand in een organisme die veroorzaakt wordt door een stressor ofwel stressfactor. Voorbeelden van stressfactoren voor planten zijn gebrek aan licht, water, of nutriënten, suboptimale temperaturen, of de aanwezigheid van gifstoffen zoals zware metalen (bodemverontreiniging) of zwaveldioxide (luchtverontreiniging). Samen met verstoring kenmerkt Grime (1977) stress als een biomassabeperkende factor.

Tens rule

Regel die volgens Williamson & Fitter (1996b) van toepassing is op de overgangen tussen de vier mogelijke verspreidingsstadia van *exoten* (in gevangenschap/verwilderd/ingeburgerd/invasief). De tens rule zegt dat de kans op succesvolle overgang van het ene stadium naar het andere gemiddeld 10% (range 5-20%) bedraagt. Dit betekent bijvoorbeeld dat 10% van de verwilderde exotensoorten zal inburgeren, terwijl gemiddeld 1% (range 0.5-2%) van de verwilderde soorten zich invasief zal gaan gedragen.

Thelytokie

Vorm van ongeslachtelijke voortplanting waarbij zich vrouwelijke individuen ontwikkelen uit onbevuchte eitjes. Deze vorm van voortplanting komt vooral voor bij ongewervelde dieren, bijvoorbeeld bij bepaalde groepen mijten en springstaarten.

Trade-off

Deze term verwijst naar het verlies van een kwaliteit of eigenschap in ruil voor de winst van een andere kwaliteit of eigenschap (<http://en.wikipedia.org/wiki/Tradeoff>).

Vector

Factor of activiteit die verantwoordelijk is voor de aanvoer (opzettelijk of onopzettelijk) van een exoot naar habitats buiten zijn natuurlijke verspreidingsgebied. De vector is de drager (in de breedste zin van het woord) die het mogelijk maakt voor een exoot om een dispersiebarrière te overwinnen. Voorbeelden van vectoren zijn scheepvaart (aanvoer via ballastwater of door aangroei van exoten op de scheepsromp), aquacultuur, het bewust uitzetten van vis of het dumpen van overtollige uitheemse vijverplanten in natuurlijke wateren, maar ook migratie van exoten op eigen kracht door kanalen die stroomgebieden met elkaar verbinden (het overwinnen van natuurlijke geografische barrières voor verspreiding als gevolg van facilitering door de mens) (Minchin & Gollasch 2002, Van der Velde et al. 2002).

Verstoring (in relatie tot planten)

Verstoring is de gehele of gedeeltelijke vernietiging van plantbiomassa als gevolg van begrazing, pathogenen, beschadiging door wind, vorst, droogte, bodemerosie of brand, of menselijke activiteiten zoals betreding, maaien en ploegen (Grime 1977).

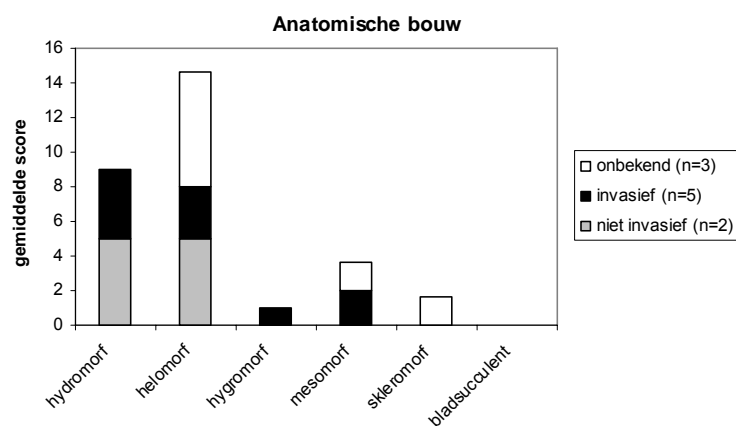
Xenodiversiteit

Het deel van de biodiversiteit in een habitat of geografische regio dat het resultaat is van de introductie van exoten door toedoen van menselijk handelen (Leppäkoski & Olenin 2000).

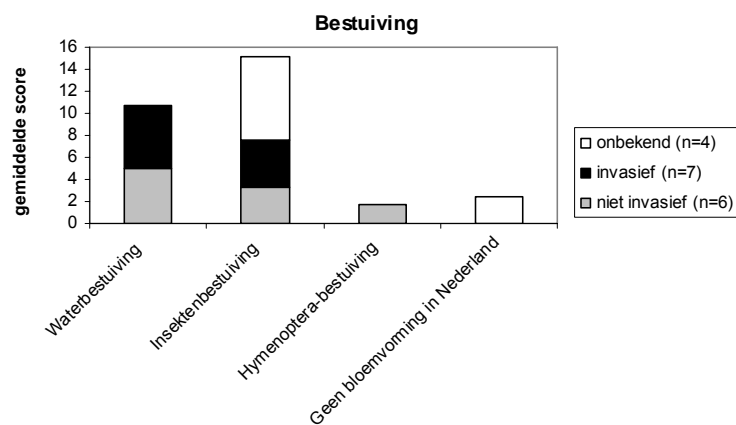
Bijlage 2 Kenmerken van invasieve en niet-invasieve aquatische exoten

Deze bijlage bevat de frequentieverdelingen van de geanalyseerde kenmerken bij uitheemse macrofyten en macrofauna, voor zover deze niet zijn opgenomen in paragraaf 4.2 en 4.3.

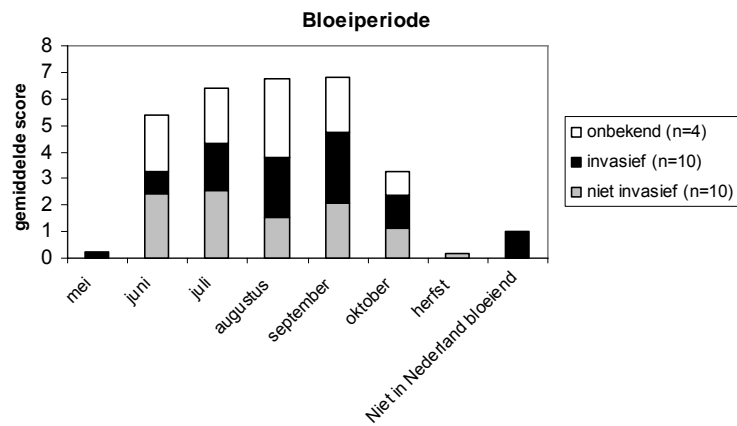
Macrofyten



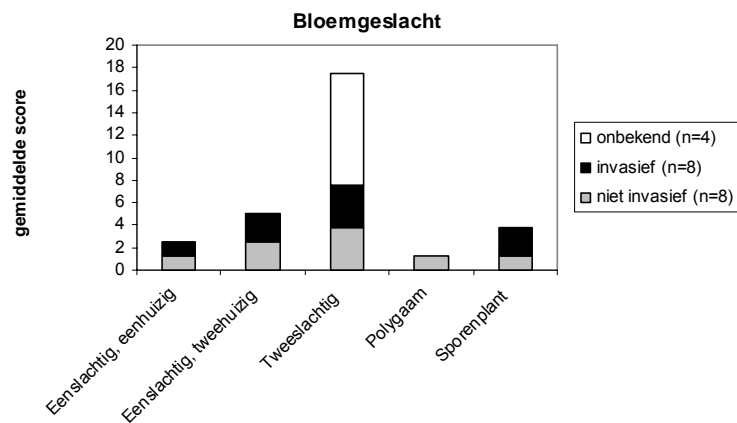
Figuur 27 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk anatomische bouw bij uitheemse macrofyten.



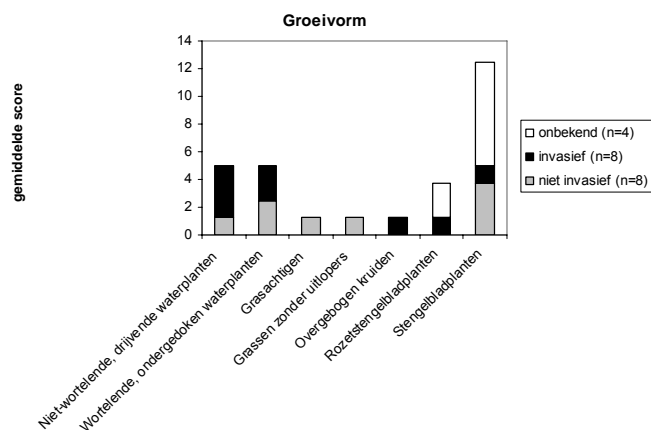
Figuur 28 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk bestuiving bij uitheemse macrofyten.



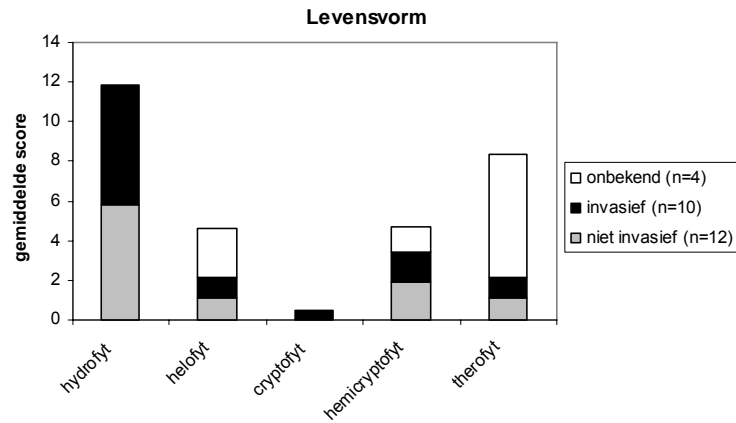
Figuur 29 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk bloeiperiode bij uitheemse macrofyten.



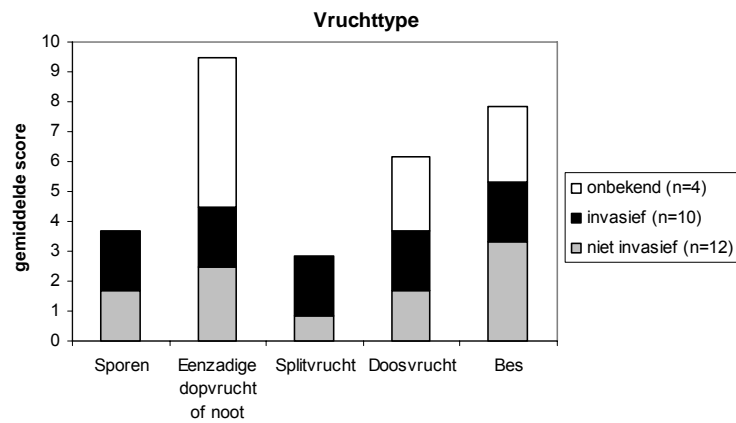
Figuur 30 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk bloemgeslacht bij uitheemse macrofyten.



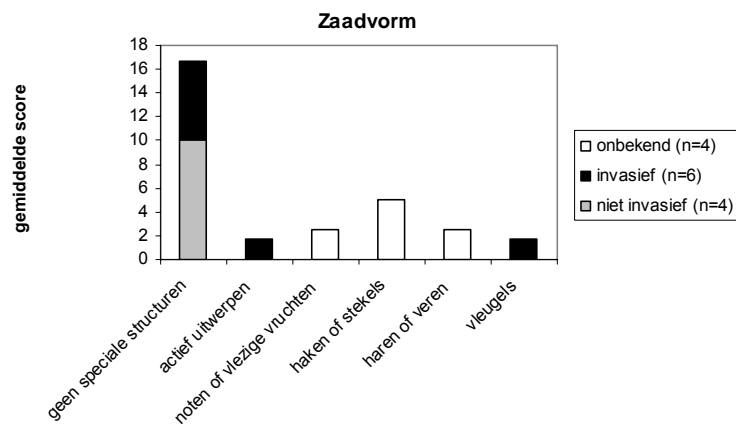
Figuur 31 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk groevorm bij uitheemse macrofyten.



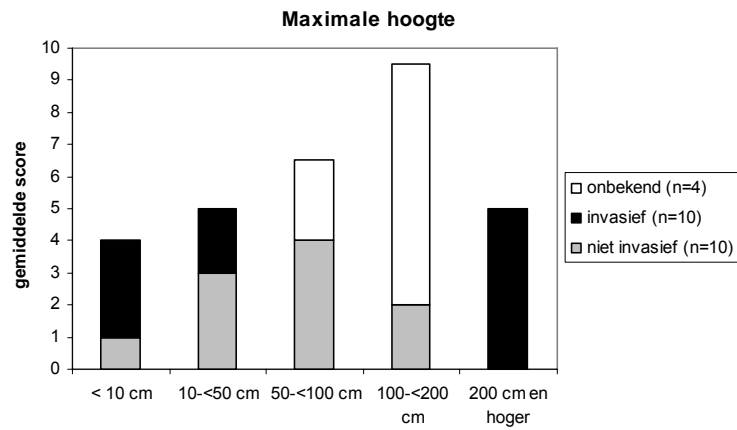
Figuur 32 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk levensvorm bij uitheemse macrofyten.



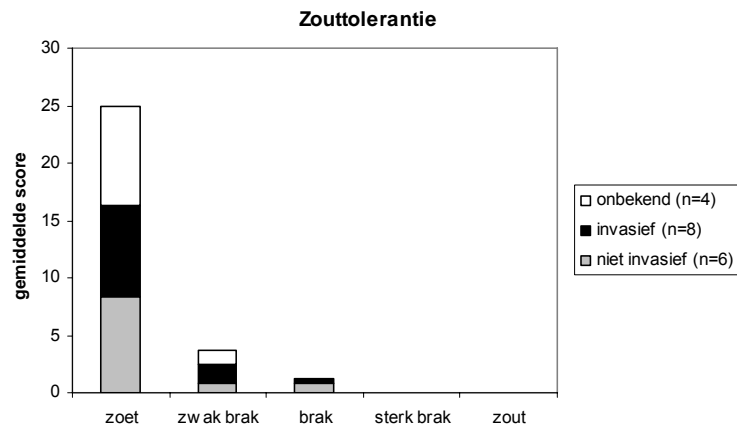
Figuur 33 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk vruchttype bij uitheemse macrofyten.



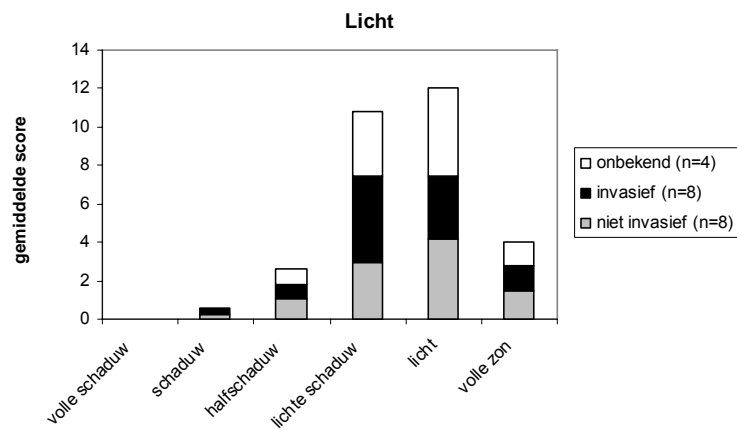
Figuur 34 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk zaadvorm bij uitheemse macrofyten.



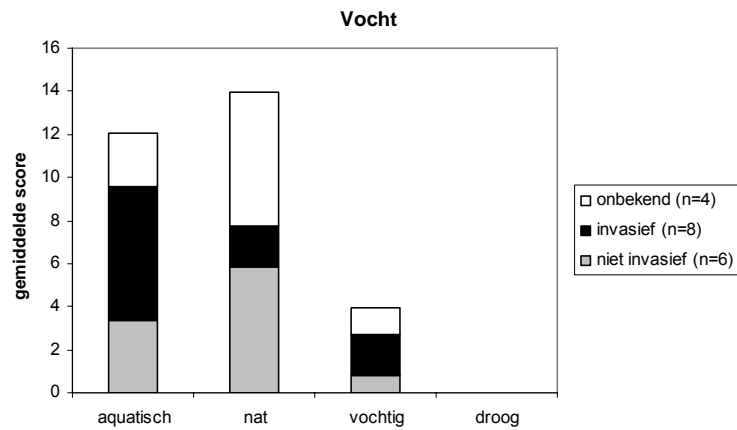
Figuur 35 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk hoogte bij uitheemse macrofyten.



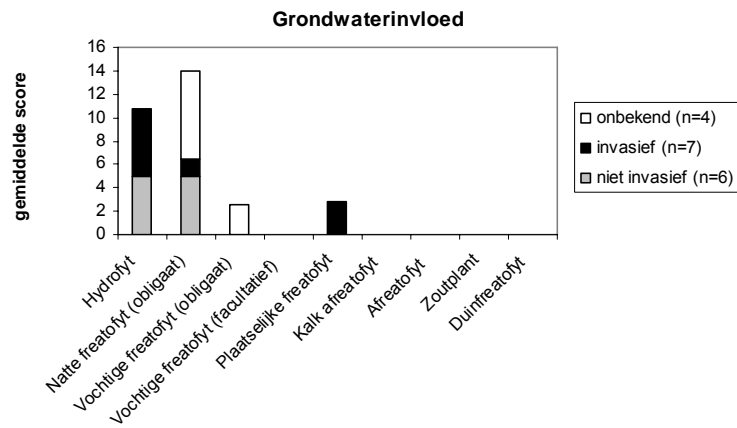
Figuur 36 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk zouttolerantie bij uitheemse macrofyten.



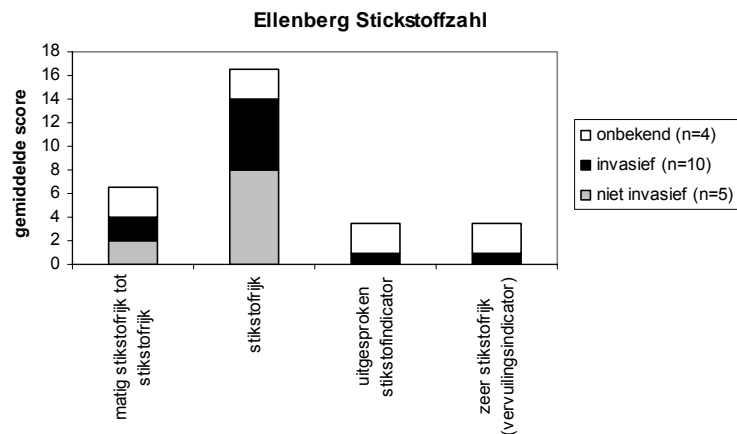
Figuur 37 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk lichtintensiteit op de standplaats bij uitheemse macrofyten.



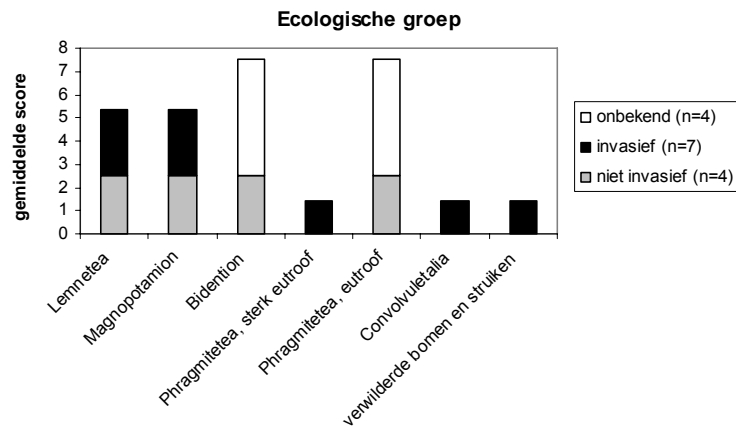
Figuur 38 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk bodemvochtgehalte op de standplaats bij uitheemse macrofyten.



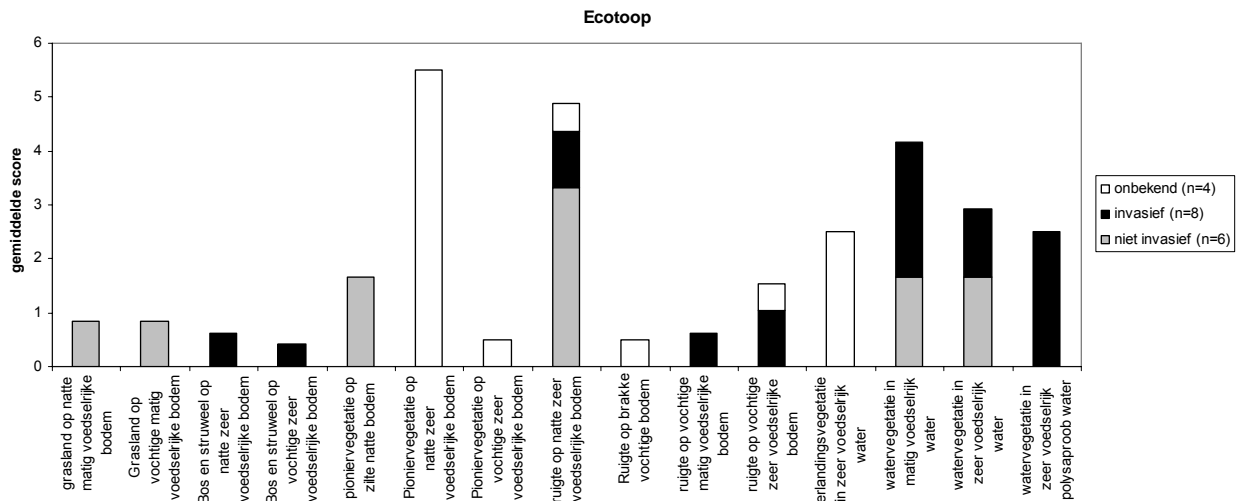
Figuur 39 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk grondwaterinvloed op de standplaats bij uitheemse macrofyten.



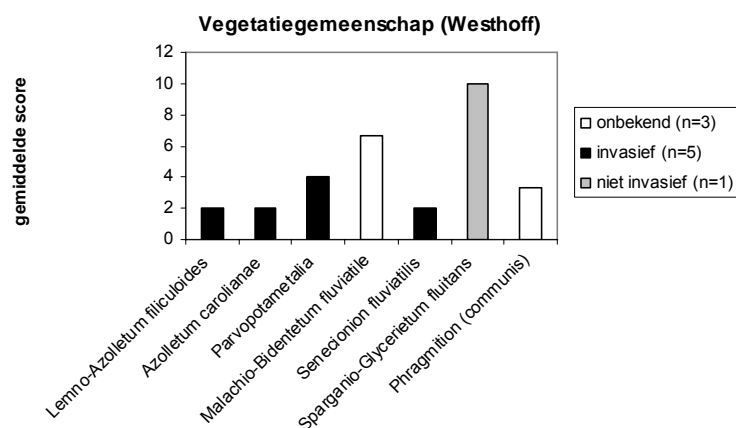
Figuur 40 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk stikstofgehalte op de standplaats bij uitheemse macrofyten.



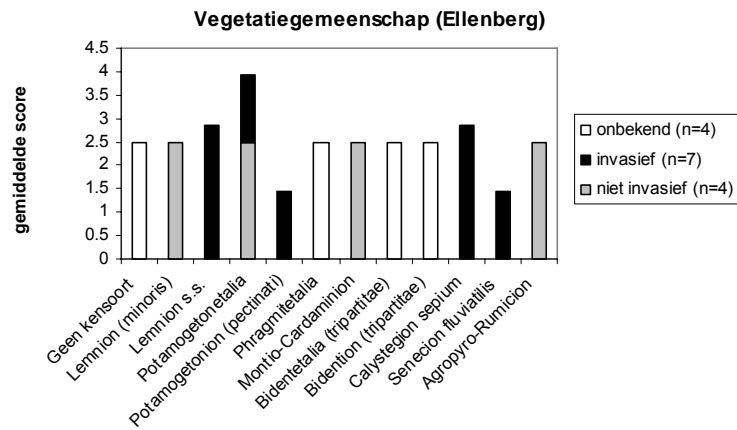
Figuur 41 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk ecologische groep (vegetatiegemeenschap) bij uitheemse macrofyten.



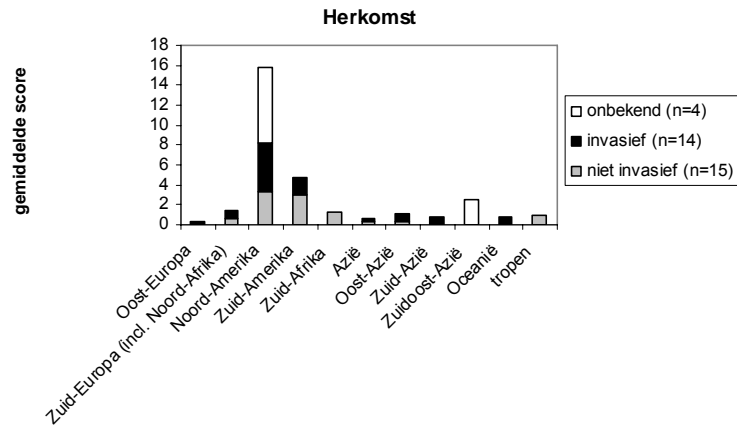
Figuur 42 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk ecotoop bij uitheemse macrofyten.



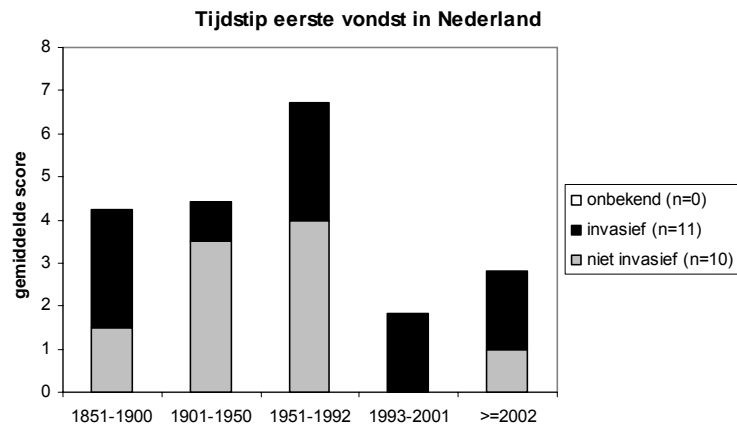
Figuur 43 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk vegetatiegemeenschap volgens Westhoff bij uitheemse macrofyten.



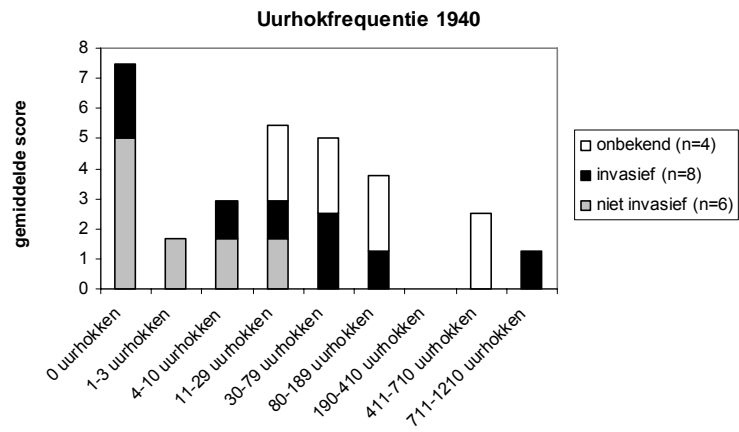
Figuur 44 Frequentieverdeling voor het habitatkenmerk vegetatiegemeenschap volgens Ellenberg bij uitheemse macrofyten.



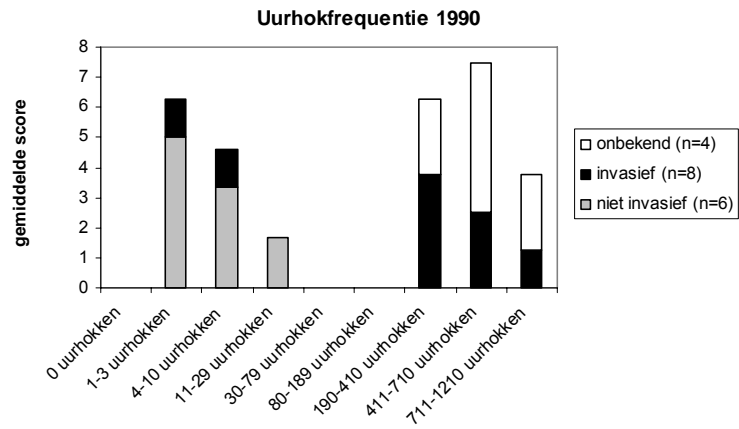
Figuur 45 Frequentieverdeling voor de biogeografische regio van herkomst van uitheemse macrofyten.



Figuur 46 Frequentieverdeling voor het tijdstip van de eerste vondst (verwilderd) in Nederland bij uitheemse macrofyten.

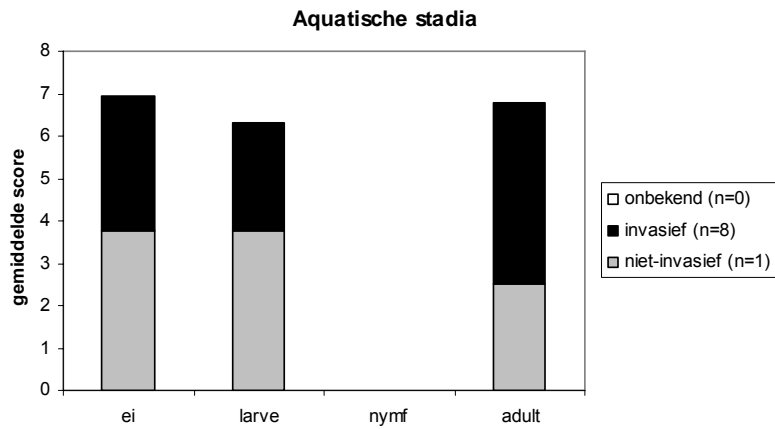


Figuur 47 Frequentieverdeling voor het verspreidingskenmerk uurhokfrequentie in 1940 bij uitheemse macrofyten.

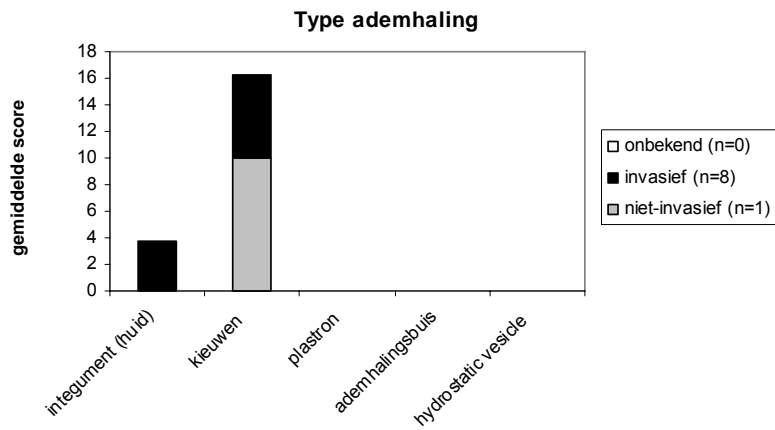


Figuur 48 Frequentieverdeling voor het verspreidingskenmerk uurhokfrequentie in 1990 bij uitheemse macrofyten.

Macrofauna



Figuur 49 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk aquatische stadia bij uitheemse macrofauna.



Figuur 50 Frequentieverdeling voor het autecologische kenmerk type ademhaling bij uitheemse macrofauna.

Bijlage 3 Aanvullende literatuur over levensstrategieën van exoten

Deze bijlage bevat uittreksels uit recente literatuur over levensstrategieën bij aquatische en terrestrische exoten.

Hengeveld R. & Van den Brink F.W.B. 1998. Wat is een “exoot”? De Levende Natuur 99: 2-5

- Exoten worden vaak getypeerd als *r*-strategen. Ze zouden gekenmerkt worden door een uitzonderlijk hoog reproductievermogen, hetzij door een groot aantal zaden of eieren, hetzij door gemakkelijke vegetatieve voortplanting. Het zouden kortlevende, snelle groeiers zijn. Voorbeelden hiervan zijn de Pontische rododendron (*Rhododendron ponticum*) en de Brede waterpest (*Eloдея canadensis*). “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”. Voorbeelden zijn invasieve soorten in de Rijn: Kaspische slijkgarnaal (*Corophium curvispinum*), Korfmossels (*Corbicula* spp.) en Snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*). Deze hebben een hoge reproductie, maar ook een beperkte vorm van broedzorg (kenmerk van een *K*-strategie).
- Rejmánek 1995: vruchtbaarheid (aantal zaden per seizoen) en leeftijd bomen zijn de voornaamste bepalers van de invasiviteit van uitheemse Dennensoorten (*Pinus*) in Zuid-Afrika. In hun oorspronkelijke verspreidingsgebied zijn de arealen van dezelfde soorten echter stabiel. Pontische rododendron (*Rhododendron ponticum*) is problematisch op de Britse Eilanden, maar niet op het nabije Europese vasteland. Er treden verschillen op tussen geografische gebieden in “gedrag” van soorten.
- Regels met betrekking tot invasiviteit en gevolgen ervan worden bepaald door vele gevallen van introducties statistisch te vergelijken. Uit deze analyse kunnen de meest relevante factoren en processen worden gedestilleerd en deze kunnen in een model worden ingebouwd, waarna hun afzonderlijke gewicht duidelijk kan worden en voorspellingen gedaan kunnen worden.
- Een factor die volgens Hengeveld & Van den Brink (1998) in alle regels ontbreekt is de grootte van de sterfte onder de individuen van de geïntroduceerde exoot. Deze verklaart bijvoorbeeld waardoor soorten met een klein aantal zaden of eieren toch een grotere plaag kunnen vormen dan soorten met een zeer groot aantal (waarvan er veel sterven).

Lambrinos J.G. 2004. How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. Ecology 85: 2061-2070

- Belangrijk punt: in de literatuur op het gebied van invasiebiologie worden vaak vragen gesteld als:
 - Welke soorten zijn potentieel invasief?
 - Welke ecosystemen zijn gevoelig voor invasies?
 - Wat zijn de ecologische effecten van een invasie?
- Deze vragen gaan impliciet ervan uit dat zowel invaderende organismen als de inheemse gemeenschappen die ze binnendringen ecologisch en evolutionair statisch zijn.
- Echter: “[there is] growing evidence that recently introduced populations often experience rapid evolutionary changes in morphology, behavior, and life history [with or soon after their introduction] (Cox 1999, Mooney & Cleland 2001, Reznick & Ghalambor 2001). Ecological and evolutionary processes can, therefore, potentially interact over relatively short timescales”.
- Founding processes: introduced populations are often comprised of a number of spatially isolated invasion foci (Moody & Mack 1988).
- De factoren:
 - Migratie- en dispersiepatronen
 - Populatiodynamica van de founding populations
 - Life historybepalen de mate waarin:
 - Founder effects
 - Drift
 - Inbreedingde genetische samenstelling van geïntroduceerde populaties veranderen.
- Door menselijk handelen veroorzaakte dispersie en veranderingen in het landschap kunnen de frequentie en aard van hybridisatie beïnvloeden; wat weer invloed kan hebben op de invasiedynamiek. Deze kan op zijn beurt weer de hybridisatie beïnvloeden.

Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. 2002. Alien species in European waters. In: Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (red.). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

- Volgens deze auteurs zijn de succesvolste invasieve exoten in Europese wateren soorten die in staat zijn fundamentele ecosysteemprocessen te veranderen en daarmee het functioneren van hele ecosystemen reguleren (zogenaamde *ecosystem engineers*).

Lloret F., Medail F., Brundu G., Camarda I., Moragues E., Rita J., Lambdon P., Hulme P.E. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520

- Onderzochte soortskennmerken en de categorieën daarbinnen staan weergegeven in Tabel 2 van dit artikel (pagina 514).
- Exoten hebben gemiddeld:
 - Vaker vegetatieve repro
 - Grotere bladeren
 - Zomerbloei
 - Langere bloeiperiode
 - Dispersie door wind (anemochorie) of vertebraten (zoochorie)
- Oververtegenwoordiging van Caryophyllales, Asterales, Poales (late bloei, grote zaden, anemochorie)
- In verschillende habitats kunnen verschillende “ecological strategies” worden gevolgd
 - Opvullen lege niche in ruderales sites (avoidance of competition; bijvoorbeeld zomerbloei, terwijl native flora op eilanden meestal in lente plus herfst bloeit)
 - Versterkte concurrentiepositie door bijvoorbeeld grote bladeren, vegetatieve propagation
 - Exploitatie van mutualisten; bijvoorbeeld voor bestuiving of dispersie (ontwijken concurrentie)
- Reproductive traits may be more relevant for long-distance colonization
- Vegetative traits may determine local dominance and persistence
- Covariatie tussen traits komt voor (ook in deze studie) en kan in theorie de identificatie van invasiesyndromen (sets van kenmerken) mogelijk maken. Crawley et al. (1996) bijvoorbeeld hebben beschreven dat er minstens twee groepen plantenexoten onderscheiden kunnen worden, overeenkomend met *r*- en *K*-strategen. Lloret et al. (2005) kunnen echter geen duidelijke invasiesyndromen onderscheiden en sluiten zich aan bij de hypothese dat er geen universeel patroon van species traits aan te wijzen is dat succesvolle invasies kan verklaren (Thompson et al. 1995, Pyšek 1998, Rejmánek 2000).
- Lloret et al. (2005) benadrukken dat het belangrijk is bij invasiestudies ook goed te letten op het kolonisatiestadium (bijvoorbeeld dispersie, kolonisatie en invasie), omdat de rol van individuele species traits per stadium kan verschillen.

Martel C., Guarini J.M., Blanchard G., Sauriau P.G., Trichet C., Robert S. & Garcia-Meunier P. 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. III. Comparison of biological traits with the resident species *Ocenebra erinacea*. *Marine Biology* 146: 93-102

- In dit artikel onderzochte soortskennmerken:
 - Mean growth rate
 - Reproduction mode/strategy
 - Reproductive effort (e.g. number of capsules laid; aantal eieren)
 - Birth rate
 - Dispersion pattern
 - Feeding patterns (bijvoorbeeld aantal prooidieren per maand per dier)
 - Mortality
 - Morfologische karakteristieken: bijvoorbeeld body size en afgeleide life history traits, bijvoorbeeld sexueel dimorfisme (bijvoorbeeld grotere vrouwtjes kan betekenen vruchtbaardere soort)
- Mean growth rate en reproductive effort waren beter ontwikkeld in de exoot (“favourable traits for expansion”), wat zijn succes kan verklaren.
- De exoot lijkt de inheemse niet te verdringen, doordat:
 - Resources are not limiting in oyster (prey) farming areas
 - Apparently no competition by interference between the species
- In gevallen waar voedselhoeveelheid wel limiterend is treden vaak sterke interacties op tussen exoten en inheemse soorten (zeker wanneer ze nauw verwant zijn).

Prinzing A., Durka W., Klotz S. & Brandl R. 2002. Which species become aliens? Evolutionary Ecology Research 4: 385-405

- Onderscheiden “traits that favour the introduction of a species” en “traits that favour the persistence of an alien species within the target region”.
- Vijf “species traits”: hypothetische mechanismen waardoor kans dat soort verwildert in nieuwe regio vergroot wordt:
 - Contact met mensen als dispersievector
 - Frequency within the source region
 - Occurrence in anthropogenic vegetation
 - Use by humans
 - Pre-adaptation to abiotic conditions in sink region
 - Ellenberg getallen
 - Ecological versatility
 - Width of the native biogeographic range = ecologische “versatiliteit” van een soort. Hoe versatieler, hoe groter de kans dat ze overleven en verwilderen in een nieuwe regio
 - Kolonisatie van verstoorde sites
 - Ruderal **life strategy** (Grime). Dit soort sites kunnen in het nieuwe gebied als springplank voor verdere kolonisatie gelden
 - Efficiente dispersie
 - Species **dispersed by vertebrates or wind** are able to spread their seeds efficiently in a target region en kunnen zo die nieuwe regio invaderen.
- Dus bij Prinzing et al. is Species trait > **Life strategy (vet gedrukt)**
- Conclusie Prinzing et al. 2002: Hogere planten die als exoot gaan fungeren hebben andere traits dan planten die dat niet doen.
- Uitheemse hogere planten zijn:
 - Algemeen in hun regio van herkomst
 - Gebruikt door de mens
 - Pre-adapted aan de abiotische condities in de nieuwe regio
 - Ecologically versatile
 - In staat verstoorde sites te koloniseren.
- Important message: “we first need to improve our knowledge of the attributes of species within their source region if we wish to improve our ability to predict future aliens”.

Sutherland S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. Oecologia 141: 24-39

- Life history traits studied:
 - Vegetatieve reproductie
 - Breeding system
 - Compatibility
 - Pollination system
 - Shade tolerance
 - Habitat
 - Life span
 - Life form
 - Morphology
 - Toxicity
- De auteur vergeleek:
 - Weeds (onkruiden) vs. non-weeds:
 - weeds leven korter (annuellen, biannuellen). Aan levensduur waren andere traits gerelateerd: veg repro, breeding system, compatibility, shade tolerance, life form
 - more likely to be wetland species, toxic, vines, trees than non-weeds
 - Exotic weeds vs native weeds: weinig verschil
 - Invasive exotic weeds vs non-invasive exotic weeds: behalve dat invasieve exoten meer kans hebben een boom te zijn, is er zeer weinig verschil in life history met andere onkruiden
- Zijn hypothesen (gebaseerd op het werk van Baker 1954-1991): Onkruiden (weeds) zijn succesvol omdat ze andere planten wegconcurreren. Onkruiden kunnen zijn:
 - Betere colonizers: kunnen toenemen in aantal bij lage dichtheden. Hierbij is X voordeliger (>) dan Y:
 - Vegetatieve repro > sexuele repro
 - Eenhuizig sexueel > tweehuizig sexueel
 - Self-compatibility (1 plant nodig voor sex) > self-incompatibility
 - Generalistische bestuiving (wind) > specialistische bestuiving (insecten)
 - Planten aangepast aan verstoorde sites (veel licht, droge bodems – volgens Baker) > planten aangepast aan schaduwrijke, vochtige sites
 - Faster reproducers/hogere fecunditeit:
 - korte generatietijd (annuel, biannuel) > perennials
 - indien perennials: herbaceous > woody (generatietijd)
 - multiple modes of repro (veg/self compatib) > only one mode of repro
 - Betere survivors

- Bescherming tegen herbivorie (mechanisch/chemisch)
 - Allelopathie door toxines => betere concurrentiepositie t.o.v. buurplanten
- Gewoonlijk wordt aangenomen dat uitheemse onkruiden agressiever zijn dan inheemse onkruiden. Verschillende hypothesen hierover geformuleerd en ten dele getest (referenties zie Sutherland p. 25 rechts midden):
 - Genetisch verschil
 - Release from competition
 - Release from predation
 - Evolution of increased competitive ability (EICA)
 - Uitheemse onkruiden benaderen dichter het “ideale onkruid” dan inheemse onkruiden

Vila-Gispert A., Alcaraz C. & Garcia-Berthou E. 2005. Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions* 7: 107-116

- Karakteristieken van (vis)soorten bestaan volgens deze auteurs uit:
 - life-history traits
 - ecological traits
- Zij vergeleken native en invasive fish spp. uit Catalaanse rivieren om zo de karakteristieken van succesvolle invaders te vinden.
- Opmerking: deze mediterrane riviersystemen zijn zeer grillig qua afvoer (lange droge zomerperiode, afgewisseld met korte peak flows voorjaar en herfst) => arme native visflora met groot aandeel endemen. Dit voedselarm, grillig ecosysteem kan gezien worden als faciliterend voor succesvolle invasie.
- Zij onderscheiden drie categorieën vis in hun onderzoek:
 - native to SE Pyrenees watershed
 - Iberian exotic: native in rest Spanje maar niet in SE Pyrenees watershed
 - Foreign exotic:
 - groot
 - langlevend
 - laat geslachtsrijp
 - vruchtbaar (hoge fecunditeit)
 - weinig spawnings per jaar
 - korte voortplantingstijd (short reproductive span)
- Native en Iberian exotics hebben ongeveer de tegenovergestelde traits.
- De foreign exotics passen in de *periodic life-history strategy* (Winemiller); de overige soorten in de *opportunistic life-history strategy* (Winemiller).

Williamson M.H. & Fitter A. 1996a. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170

- In de Britse flora worden invasieve soorten meer gekenmerkt door frequentie (hangt samen met propagule pressure) en morfologie, dan door hun levensstrategie en voortplantingsgedrag.
- “[...] it does seem statistically that abundant species make better invaders, scarce ones poor ones. A statistical rule implies that there are exceptions [...]”.
- Abundance hangt samen met seed production (Williamson 1989) en seed production hangt samen met invasiveness? (data niet sterk genoeg om statistisch onderbouwde conclusies uit te trekken).
- Volgens Gilpin (1990) moet niet gerekend worden op een schema waarmee het succes van een exoot in een nieuw habitat voorspeld kan worden, maar moet ingezet worden op statistisch onderzoek naar de waarschijnlijkheid van verscheidene invasiescenario's. Vergelijk tens rule.
- De reden waarom de overgangskansen in het tens rule schema (Figuur 1, Williamson & Fitter 1996b) zo laag zijn, hangt hoogstwaarschijnlijk samen met, onder meer, soortskennmerken (species attributes) van exoten (Williamson & Fitter 1996a).
- Tabel 4: resultaten plant characters.
- The role of genetics in successful invasions:
Eerdere succesvolle invasies zijn een goede indicator voor vestigingssucces van dezelfde soort, maar niet voor nauwverwante soorten! M.a.w. “small genetic differences can have large effects on invasion potential”. Dit geldt ook binnen soorten. Sommige (inheemse) soorten lijken ineens invasief te kunnen worden, mogelijk door de input van genetisch materiaal (van dezelfde soort) uit bijvoorbeeld tuinen of een ander continent waar de soort ook voorkomt. *Phragmites australis* het oosten van de VS zou hiervan een voorbeeld kunnen zijn.
- Boom-and-bust:
Dit is het verschijnsel dat invasieve soorten na een “boom” ineens ineenstorten en soms (lokaal) uitsterven. Dit lijkt vooral voor te komen bij soorten van eenvoudige, sterk antropogeen beïnvloede habitats en moet waarschijnlijk toegeschreven worden aan een afname van prooidieren of hulpbronnen of een toename van predatoren of pathogenen. Omgekeerd draagt een aanvankelijk gebrek aan parasieten, pathogenen of predatoren vaak bij aan de initiële “boom” van een exoot.
- “Pyšek et al. (1995) find height, hemicryptophyte form, C-strategy, moist soil and frequent planting important correlates of invasive success. It would seem that they, like us, have found the importance of propagule pressure from human imports”.
- Onderscheid mogelijk tussen propagule pressure of human and of biological kind (zie Discussie p. 168).
- Suitable habitat = one favourable to all aspects of population dynamics.

- Two basic processes of population dynamics: reproduction rate and death rate. To establish a feral population reproduction rate $>$ death rate.
- Vaak is death rate in jonge stadia van de volgende generatie hoog, ook al overleven ouder-kolonisten. Ook klimaatsverschillen met het natuurlijke areaal hebben vaak een negatieve impact op de jonge nakomelingen en niet zozeer op de ouder-nieuwkomers.