

De tomeloze toename van het Bezemkruiskruid (*Senecio inaequidens*)

In slechts enkele jaren heeft het Bezemkruiskruid West-Europa en ook Meijndel gekoloniseerd. Wat dat voor invloed heeft (gehad) op het duinecosysteem is volkomen onbekend. En ook wat er de komende jaren gaat gebeuren kunnen we niet inschatten. Wordt het Bezemkruiskruid nog algemener of gaan planteneters hun tol opeisen?

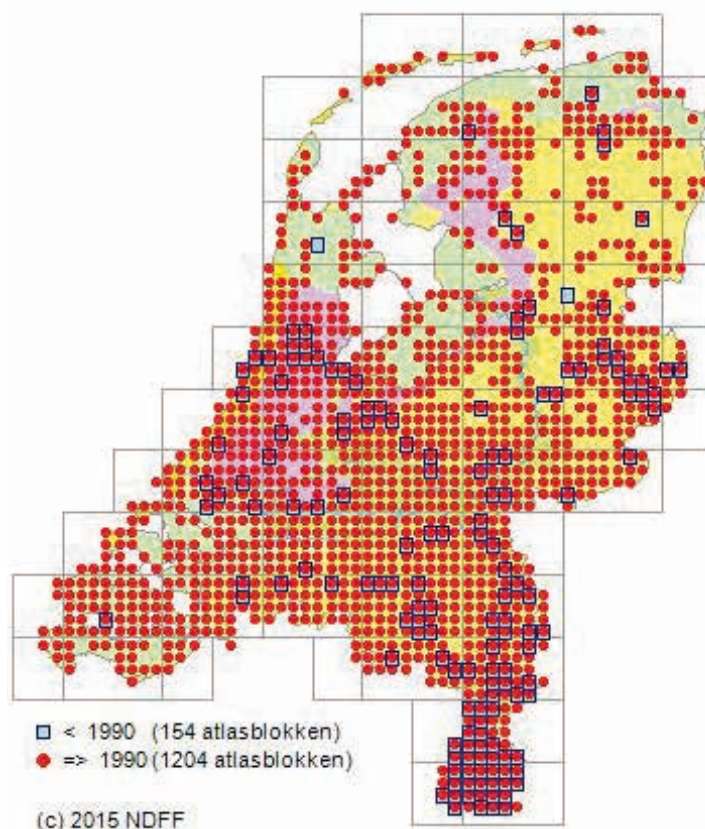
Door Eddy van der Meijden, Tom J. de Jong en Peter G.L. Klinkhamer

Het Bezemkruiskruid is in Meijndel in betrekkelijk korte tijd uitgegroeid van een nieuwe zeldzaamheid tot een heel gewone verschijning. Het lijkt inmiddels wel algemener dan het Boskruiskruid (*Senecio sylvaticus*) en wel even talrijk als het Jacobskruiskruid (*Jacobaea vulgaris*). Tijdens de laatste decennia heeft het Bezemkruiskruid in heel Nederland een ongekennde toename (van groeiplaatsen) laten zien. Tussen 1990 en 2015 is het oppervlak waar de soort is waargenomen, uitgedrukt in de blokken van 5 bij 5 km van de FLORON Verspreidingsatlas Planten, toegenomen van 153 naar 1202. Dat is een areaaluitbreiding van bijna 700%. De soort komt nu in 72% van de blokken voor die het totale oppervlak van Nederland bedekken (1674 blokken) (<http://www.verspreidingsatlas.nl/1733>) (Fig. 1). En dan te bedenken dat de eerste waarneming pas in 1939 plaatsvond in Tilburg en de tweede in 1942 in Breda (Adema en Mennema, 1978).

Bezemkruiskruid is een overblijvende kruidachtige plant (Fig. 2) die van oorsprong inheems is in Zuid-Afrika en Lesotho. Het is een ruderaal plant van wegbermen, begraasd of anderszins verstoord grasland, rotshellingen en rivierbeddingen, met een klimaat dat aardig op het West-Europese lijkt (Lachmuth et al. 2010). Verschillende (onbedoelde) introducties in West Europa aan het eind van de 19^e en het begin van de 20^e eeuw zijn beschreven. Ze zijn alle gekoppeld aan transport van wol naar de wolverwerkende industrie. Waarschijnlijk zijn zaden in de wol van levende schapen terechtgekomen en zo als 'verontreiniging' met de afgeschoren wol meegereist. De belangrijkste introducties vonden plaats in Bremen (Duitsland, 1896), Verviers (België, 1922), Calais (Frankrijk, 1935), Mazamet (Frankrijk, 1936) en Verona (Italië, 1947). Kennelijk waren de invasieve eigenschappen op dat moment nog beperkt, want van een echte explosieve toename is pas zo'n 40 jaar later sprake, wanneer de soort op diverse plaatsen buiten de oorspronkelijke populaties wordt gesignaleerd.

Wegbermen en spoorwegtaluds vormden daarbij de uitvalroutes. Inmiddels is *S. inaequidens* inheems in een groot deel van Europa.

Het hierboven beschreven patroon van kolonisatie komt bij veel meer soorten voor en is typerend voor de zogenoemde invasieve soorten. Fase 1 (introductie) is het binnenkomen in een nieuw gebied, al of niet op eigen kracht of op de een of andere manier meeliftend. Met zijn handelstransporten over de hele wereld en zijn nog steeds toenemende reislust om verre landen te



Figuur 1. Verspreiding van het Bezemkruiskruid in Nederland in 5 x 5 km-blokken voor en na 1990 (uit FLORON Verspreidingsatlas Planten).

bezoeken wordt de mens de allerbelangrijkste vector (zie ook de Column over Aliens in deze aflevering van HD). In fase 2 (naturalisatie) vestigt de exoot zich, maar laat meestal geen sterke uitbreiding van zijn areaal zien. Verschillende lezers zullen zich herinneren dat langs de Ganzenhoekweg (ten oosten van de Tafelberg) jarenlang een populatie Zwarte engbloem te vinden was die zich ook niet uitbreidde (maar dat nu wel doet). In fase 3 (invasie) gaat de exoot zich (al of niet sterk) uitbreiden en kan uitgroeien tot een 'plaag'. Plaag kan betekenen dat zo'n nieuwe soort direct een negatieve invloed op ons –de mens– uitoefent, zoals verwekkers van ziekten dat doen. Maar de uitbreiding kan ook ten koste gaan van soorten die er al eerder stonden en waar we op de een of andere manier aan gehecht zijn geraakt. Dat kan zijn omdat die eerder aanwezige soort een belangrijke rol speelt voor onze economie of voedselvoorziening, of omdat we als natuurliefhebber of beheerder zo gehecht zijn aan de natuur en de biodiversiteit die we al kenden.

En dan is er nog een vierde fase. De fase waarin zich een nieuw evenwicht gaat instellen. Het lijkt er sterk op dat in die uiteindelijke evenwichtsfase de invasieve soort weer wat minder algemeen is dan hij geweest was.

De verklaring voor dat patroon in vier fasen wordt gegeven door een reeks van processen. Bij de binnenkomst in fase 1 laat de nieuw soort zijn natuurlijke vijanden achter in het thuisland. Er zijn twee typen van natuurlijke vijanden te onderscheiden: de specialisten, die uitsluitend op één soort of een groep verwante soorten zijn aangewezen, en de generalisten die een veel breder menu hebben. In het nieuwe gebied komt de invasieve soort zijn specialisten meestal niet meer tegen en heeft er dus ook geen last meer van. Maar ook in het nieuwe gebied komen generalisten voor die de nieuweling zullen belagen. Alle soorten hebben afweermechanismen tegen hun vijanden. Bij planten zijn dat naast bijvoorbeeld dorens vooral chemische afweerstoffen, de zogenoemde secundaire plantenstoffen. Sommige van die mechanismen en stoffen leveren vooral bescherming tegen specialisten, andere tegen generalisten.

In het nieuwe gebied heeft de invasieve soort zijn (extra dure) verdediging tegen specialisten dus niet meer nodig. Hij kan de energie en voedingsstoffen dan ook gaan gebruiken om zich enerzijds beter te verdedigen tegen de lokale generalisten en anderzijds sneller te gaan groeien en meer nakomelingen te produceren. In beide gevallen kan hem dat een geweldig concurrentievoordeel verschaffen ten opzichte van de al gevestigde soorten, want die moeten zich nog wel verdedigen tegen al hun vijanden, inclusief hun specialisten. Dit kan alleen maar wanneer sprake is van duidelijk genetische veranderingen in het nieuwe gebied: aanpassingen. Naast aanpassingen aan zijn afweersysteem gaat het

natuurlijk ook om aanpassingen aan het klimaat en de bodemeigenschappen in zijn nieuwe woongebied. Dit is de derde fase waarin een explosieve uitbreiding kan plaatsvinden.

Natuurlijke vijanden, bij planten zijn dat herbivoren, of schimmels, of bacteriën of andere micro-organismen, zijn voortdurend op zoek naar voedsel. En zo kan het gebeuren dat onder de nieuwe belagers van de invasieve plant zich soorten bevinden die zich zo aanpassen aan de nieuweling dat ze minder of zelfs geen last meer hebben van zijn afweer. Daarmee zijn nieuwe specialisten ontstaan. Soorten die de specifieke afweerstoffen soms zelfs gebruiken om de plant te herkennen. En dan zal die invasieve soort –in de vierde fase– onder de druk van zijn belagers weer minder algemeen worden, soms zelf schaars. Van Haasteren en Kolpa (2011) vonden in Meijendel verschillende herbivoren op het Bezemkruid. Meer dan de helft van de planten had last van een roest. Ze vonden schuimcicades op de planten en af en toe luizen. Meest spectaculair was dat ze regelmatig goudkleurige kevertjes van ca. 1 mm groot op de planten vonden. Ze determineerden ze als Grassteilkopje en Streepglandskever. Het zou natuurlijk interessant zijn om te weten of dit specialisten of generalisten zijn en of de populaties van de herbivoren meegroeien met het Bezemkruid. Tijdens de ministage ecologie in 2011 (Jacobs e.a. 2011) gaven studenten Segrijnslakken (*Helix aspersa*) de keuze om te eten van Jacobskruid of Bezemkruid. Slakken worden als generalisten beschouwd en men denkt dat ze relatief ongevoelig zijn voor alkaloiden. De slakken aten meer van het Bezemkruid.

In heel West-Europa bevindt het Bezemkruid zich nu in fase 3. Volgens het stappenschema dat hierboven is weergegeven zou dat betekenen dat inmiddels sprake is van genetische veranderingen. In de eerste plaats zou er nu een ander gilde van belagers moeten zijn, er zouden alleen nog maar generalisten zijn. Die belagers zouden via een andere selectiedruk dan in Zuid-Afrika tot een verandering in het afweersysteem hebben geleid. Dat afweersysteem tegen generalisten zou minder kostbaar zijn dan tegen de generalisten plus specialisten waardoor de plant meer zou zijn gaan investeren in groei en reproductie.

De spectaculaire invasie heeft nogal wat onderzoek opgeleverd over deze zaken. We geven hier maar een bescheiden overzicht. Monty and Mahy (2009) vonden dat het Bezemkruid zich inderdaad razendsnel aanpaste aan de hoogte waarop de populaties tijdens hun verspreiding terecht kwamen: kleinere planten op grotere hoogte. Caño et al (2009) vergeleken de hoeveelheid vrucht door de generalistische Segrijnslak op populaties Bezemkruid uit Europa met populaties uit Zuid-Afrika. De planten



Figuur 2. Bezemkruid. Foto: Hans Toeteneel.

werden onder de zelfde omstandigheden uit zaden opgekweekt. Er bleek een zeer significante voorkeur te bestaan voor de Afrikaanse planten. Daarnaast bleek het gehalte aan afweerstoffen tegen generalisten (pyrolizidine alkaloiden) van de Bezemkruidkolonisten in het nieuwe gebied duidelijk hoger dan van de planten uit Zuid-Afrika. Zijn het die generalistische slakken die last hebben van de alkaloiden? Maar misschien wel het meest spectaculair was dat de groeisnelheid van het invasieve Bezemkruid (uitgedrukt in plantgewicht) wel twee maal zo hoog was geworden als die van de planten uit Zuid-Afrika. En die voordelen vormen de verklaring voor het ontstaan van zijn invasieve gedrag.

Lachmuth et al. (2010) hebben met behulp van moleculaire merkers (AFLP en microsatellieten) de invasieroutes in Europa geanalyseerd. De resultaten waren buitengewoon helder en zeker enigszins onverwacht. Hoewel de eerste vestigingen in Verviers en Mazamet respectievelijk 25 en 40 jaar na de oudste vestiging in Bremen plaatsvonden, bleken de afstammelingen daarvan een veel groter deel van Europa te hebben gekoloniseerd. De nazaten van de Mazamet-vestiging domineren het patroon in heel Zuid-Europa, terwijl Verviers Centraal Europa domineert. De drie onderzochte populaties uit Nederland, Amsterdam, IJmuiden en de Kwade Hoek stammen ook af van de kolonisten uit Verviers, evenals vrijwel alle Duitse populaties. Vanuit Bremen heeft nauwelijks kolonisatie plaatsgevonden. Een mogelijke verklaring voor het succes van de Verviers-groep zou kunnen zijn dat de lokale populatie daar de hoogste genetische diversiteit laat zien, hetgeen lokale aanpassing tijdens het kolo-

nisatieproces vergemakkelijkt. Terecht concluderen Lachmuth et al. (2010) dat, hoewel het Bezemkruid dus op minstens tien verschillende plaatsen in Europa is geïntroduceerd, het zonder de vestigingen in Verviers en Mazamet waarschijnlijk nooit tot een echt invasieve soort zou zijn uitgroeid in Europa.

Ook op ons instituut in Leiden is aandacht gegeven aan het Bezemkruid. Mirka Macel heeft onderzocht of de belangrijkste specialistische herbivoor van het Jacobskruid, de Sint Jacobsvlinder ook andere kruiskruiden accepteert als voedselplant. In een keuze-experiment (Macel et al. 2002) werden Sint Jacobsvlinders de mogelijkheid geboden om eitjes af te zetten op acht verschillende kruiskruidsoorten. Het experiment werd uitgevoerd met hele planten in potten en met losse blaadjes. Bij de keuze tussen hele planten werd Bezemkruid nooit gekozen (in totaal werden 53 legsels geproduceerd, waarvan de meeste op het Jacobskruid). Bij de keuze tussen losse bladeren werd éénmaal op Bezemkruid gelegd (in totaal werden 34 legsels geproduceerd, waarvan de meeste op het Jacobskruid). In hetzelfde artikel wordt een experiment besproken waarin de overleving van net uitgekomen rupsen van de St. Jacobsvlinder op verschillende kruiskruiden wordt bepaald. Op het Bezemkruid overleefde geen enkele rups, op het Jacobskruid was de overleving 92%. Jacobs e.a. (2011) plaatsten 50 rupsen op het Bezemkruid en 50 op Jacobskruid. Na acht dagen waren er op Bezemkruid nog maar zeven rupsen in leven tegenover 34 op Jacobskruid. Toch verpopten 5 rupsen zich op Bezemkruid. Waarschijnlijk waren die rupsen in het

laatste stadium zodat ze het meeste voedsel al binnen hadden gekregen op het moment van verplaatsing. Maar wel interessant om eens in meer detail te kijken hoeveel Bezemkruid de rupsen in hun voedsel tolereren.

In Macel et al (2003) werd onderzocht hoe dezelfde specialist reageert op de alkaloiden in Bezemkruid. Die hebben een andere samenstelling dan de alkaloiden van het Jacobskruid (in Bezemkruid is retrorsine dominant, in het Jacobskruid uit Meijndel is dat jacobine). Daartoe is plantensap aangebracht op filtreerpapier. In een niet-keuze experiment legt de Sint Jacobsvlinder acht legsels op filtreerpapier met Bezemkruidsap en 11 op filtreerpapier met Jacobskruidsap. Dat is dus vrijwel even vaak. In een keuze-experiment is er een duidelijke voorkeur voor het sap van het Jacobskruid (14 tegen 1 eipakket).

In 2012 hebben Molenaar et al. tijdens de ministage ecologie in Meijndel enkele experimenten gedaan om na te gaan of rupsen van de St. Jacobsvlinder (na drie uur vasten) Bezemkruid eten. In een keuze-experiment met blad en bloemhoofdjes van beide soorten werd in een periode van twee uur (waarnemingen ieder kwartier) uitsluitend van het Jacobskruid gegeten. In een experiment zonder keuzemogelijkheid (blad en bloemhoofdjes; duur eveneens twee uur, waarnemingen ieder kwartier) werd 15 maal vraat aan het Jacobskruid en 11 maal aan het Bezemkruid waargenomen.

Al deze waarnemingen maken het bijzonder spannend om na te gaan of in de komende periode herbivoren, en dan vooral de St. Jacobsvlinder, de rol van nieuwe specialist van het Bezemkruid kunnen opnemen. Kennelijk zijn de alkaloiden voor de vlinder acceptabel om er zijn eitjes op te leggen. Kennelijk wordt er af en toe toch wel eens door de rupsen van de St. Jacobsvlinder van het Bezemkruid 'geproefd'. De St. Jacobsvlinder en het Jacobskruid maken cycli door. Veel rupsen en kaalvraat worden gevolgd door jaren met nauwelijks rupsen en bloeiende planten (van der Meijden & van der Veen-van Wijk 1997, 2009). Het is vooral in de jaren van kaalvraat dat rupsen en zelfs vlinders geen enkele voedselplant meer kunnen vinden. Alles is volkomen kaalgevreten. In die jaren gaan de rupsen op zoek naar het laatste restje voedsel en misschien is er dan wel één die de overstap naar het Bezemkruid maakt. Als dat gebeurt, is de kans groot dat het Bezemkruid sterk wordt gereduceerd. Eerste waarnemingen geven namelijk de indruk dat Bezemkruid over een veel minder goed herstelvermogen na beschadiging beschikt dan het Jacobskruid: in bermen rond Meijndel die worden gemaaid tref je Bezemkruid vrijwel niet aan. Jacobskruid staat daar wel. Dat herstelvermogen maakt dat het Jacobskruid zo goed bestand is tegen kaalvraat door zijn specialist, de St. Jacobsvlinder.

Gaat de vierde fase optreden waarin het Bezemkruid nieuwe specialisten krijgt? Het is de moeite waard en ook wetenschappelijk een uitdaging om daar aandacht aan te geven.

Instituut Biologie Leiden, Postbus 9505, 2300 RA Leiden

Eddy van der Meijden e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl
 Tom J. de Jong t.j.de.jong@biology.leidenuniv.nl
 Peter G.L. Klinkhamer p.g.l.klinkhamer@biology.leidenuniv.nl

Literatuur

- Adema F & J Mennema (1978). *Senecio inaequidens* DC, een nieuwe Zuidlimburgse plant. *Gorteria* 9: 111-116.
- Caño L, J Escarré, K Vrieling & FX Sans (2009). Palatability to a generalist herbivore, defence and growth of invasive and native species: testing the evolution of increased competitive ability hypothesis. *Oecologia* 159: 95-106.
- van Haasteren A & Kolpa M (2011). Nieuwe inzichten met betrekking tot de invasie van Bezemkruid. *Holland's Duinen* 58: 46-48.
- Jacobs R, R Oldenburg, K van Tienderen, J Ververs, J Weijers & M Zitterstein (2011). De mate van herbivorie van specialisten en generalisten bij Jacobskruid (*Jacobaea vulgaris*) en Bezemkruid (*Senecio inaequidens*). *Ministage Ecologie, Universiteit Leiden*.
- Lachmuth S, W Durka & FM Schurr (2010). The making of a rapid plant invader: genetic diversity and differentiation in the native and invaded range of *Senecio inaequidens*. *Molecular Ecology* 19: 3952-3967 et al. 2010.
- Macel M, PGL Klinkhamer, K Vrieling & E van der Meijden (2002). Diversity of pyrrolizidine alkaloids in *Senecio* species does not affect the specialist herbivore *Tyria jacobaeae*. *Oecologia* 133: 541-550.
- Macel M & K Vrieling (2003). Pyrrolizidine alkaloids as oviposition stimulants for the Cinnabar Moth, *Tyria jacobaeae*. *J. Chem. Ecol.* 29: 1435-1446.
- van der Meijden E & CAM van der Veen-van Wijk (1997). Tritrophic metapopulation dynamics. In: Hanski IA and Gilpin ME (eds) *Metapopulation Biology*. Academic Press. 387-405.
- van der Meijden E & K van der Veen-van Wijk (2009). Hoe de Sint Jacobsvlinder het Jacobskruid in Meijndel exploiteert. *Holland's Duinen* 54: 9-14.
- Molenaar C, M Treurniet, A de Weger & S Wever (2012). Is de invasieve *Senecio inaequidens* minder smakelijk dan de inheemse *Jacobaea vulgaris* voor specialistische en generalistische herbivoren? *Ministage Ecologie, Universiteit Leiden*.
- Monty A & G Mahy (2009). Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia* 159: 305-315.