

Inpassen of verdringen? Ongewervelde exoten in zoetwaterecosystemen

Ralf Verdonschot &
Piet Verdonschot

In zoete wateren is het vinden van ongewervelden die van oorsprong niet inheems zijn eerder regel dan uitzondering. Maar zijn er eigenlijk verschillen tussen watertypen en zo ja, waardoor worden deze veroorzaakt? Om hier inzicht in te krijgen, hebben we 30 jaar monitoringsdata van de Nederlandse binnenwateren geanalyseerd. Verder is de relatie tussen het voorkomen van doel- en kenmerkende soorten en de aanwezigheid van exoten nader bekeken.

Exoten zijn organismen die door menselijk handelen bewust of onbewust in ecosystemen buiten hun natuurlijke verspreidingsgebied terecht zijn gekomen. Met het natuurlijke verspreidingsgebied wordt het gebied bedoeld waarover een soort zich op eigen kracht heeft uitgebreid. Oorspronkelijk begrensd door natuurlijke barrières de verspreiding van waterdieren, zoals zeeën, waterscheidingen en klimatologische omstandigheden, maar de mens heeft hier verandering in gebracht. Op dit moment komen in de Nederlandse binnenwateren 67 soorten exoten voor (Verdonschot et al., 2013), grofweg 3% van de totale ongewerveldenfauna in het zoete water. Binnen de nieuwkomers zijn niet alle groepen ongewervelden even goed vertegenwoordigd: kreeftachtigen, mollusken en borstelwormen vormen de hoofdmoot, terwijl het aantal insecten – de dominante groep binnen de inheemse zoetwaterfauna – beperkt is tot een aquatische snuitkever en enkele steekmuggen.

De laatste twee decennia is het aantal waargenomen nieuwe exoten sterk toegenomen. Deze plotselinge stijging was allereerst het gevolg van een influx van Ponto-Kaspische soorten in de jaren 90 van de vorige eeuw. Nadat de stroomgebieden van de Donau en de Rijn met elkaar verbonden werden, konden allerlei soorten via deze scheepvaartroute Nederland (versneld) bereiken (bij de Vaate et al., 2002). Daarnaast was er een sterke stijging van soorten die al dan niet bewust via de handel in dieren en planten geïntroduceerd werd. Het gaat hierbij om 1) ongewervelden of waterplanten waarop dieren aanwezig waren, die verkocht werden voor aquaria en tuinvijvers, 2) autobanden en kamerplanten waarop eieren van soorten van container-habitats aanwezig waren (Scholte et al., 2010).

Exoten kunnen negatieve effecten hebben op de inheemse fauna. Er zijn gevallen bekend van hoge predatiedruk, competitie om ruimte en voedsel, overdracht van ziek-

De Rode Amerikaanse rivierkreeft (*Procambarus clarkii*), afkomstig uit Noord-Amerika, is talrijk in o.a. het Vechtplassengebied. Dit exemplaar loopt over land naar een ander waterlichaam (foto: Ralf Verdonschot).



Tabel 1. Trends in het voorkomen van alle exoten in de dataset van de Limnodata Neerlandica over de periode 1979-2010. Significante trends zijn weergegeven als: >>: toename, =/<: stabilisatie of lichte afname, -: geen trend (kader 1).

De talrijkheid is gebaseerd op de zeldzaamheidsklassen voor macrofauna (Nijboer & Verdonschot, 2001): 1: zeer zeldzaam, 2: zeldzaam, 3: vrij zeldzaam, 4: vrij algemeen, 5: algemeen, 6: zeer algemeen. Het getal geeft de talrijkheid in het laatste meetjaar weer en tussen haakjes wordt de maximale talrijkheid tijdens de meetperiode gegeven, indien deze afwijkt van het laatste meetjaar. Het percentage watertypen geeft het aandeel van alle bemonsterde watertypen waar de soort is aangetroffen.

ten en parasieten ('kreeftenpest'), veranderingen in vegetatiesamenstelling en -structuur als gevolg van graasgedrag, vergraven van oevers van waterlichamen en het troebel maken van wateren door opwerveling van slib (bioturbatie) (van Riel, 2007; Koese et al., 2012). Volgens Shea & Chesson (2002) en Strayer (2010) neemt de omvang van de effecten toe naarmate de soort: 1) een bovengemiddelde impact op ecosystemen heeft: 'ecosystem engineers', 2) eigenschappen heeft die sterk afwijken van de functionele eigenschappen van de inheemse fauna (bijv. voedingsgedrag, lichaamsgrootte), 3) terecht komt in sterk verstoorde levensgemeenschappen (bijvoorbeeld in de Nederlandse grote rivieren).

Maar exoten kunnen ook positief bijdragen aan de systemen waar ze in voorkomen. Neem bijvoorbeeld het waterzuiverend en substraat-generend vermogen van Driehoeksmosselen (McLaughlan & Aldridge, 2013), waarbij de totale levensgemeenschap profiteert van de waterkwaliteitsverbetering geïnitieerd door deze exoten. Verder nemen sommige exoten ecosystemefuncties over van verdwenen soorten, zoals Noord-Amerikaanse rivierkreeften in de Nederlandse stromende wateren, waar de inheemse Europese rivierkreeft (*Astacus astacus*) verdwenen is (Koese et al., 2012). Ook dienen veel exoten als voedsel voor inheemse soorten.

De meeste effecten van exoten zijn sterk context-afhankelijk; bijvoorbeeld het watertype en de vestigingslocatie kunnen grote invloed hebben op het effect van de nieuwkomer. Eén van de manieren om de impact van exoten op een watertype af te leiden is te kijken naar veranderingen in doel- en kenmerkende soorten binnen een levens-

Soort	Groep	1e waarneming in Nederland (jaar)	Trend	Talrijkheid	% watertypen
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (foto 3)	Slakken	1913	>>	5	88
<i>Physella acuta</i>	Slakken	1870	>>	5	81
<i>Proasellus coxalis</i>	Pissebedden	1948	>>	5	81
<i>Dreissena polymorpha</i>	Tweekleppigen	1826	=/<	4	77
<i>Gammarus tigrinus</i>	Vlokreeften	1960	>>	5	75
<i>Quistadrilus multisetosus</i>	Borstelwormen	1982	>>	4	73
<i>Dugesia tigrina</i>	Platwormen	1956	>>	3	69
<i>Crangonyx pseudogracilis</i> (foto 2)	Vlokreeften	1979	>>	4	65
<i>Dikerogammarus villosus</i>	Vlokreeften	1994	=/<	3 (4)	63
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (foto 1)	Vlokreeften	1987	=/<	3 (4)	60
<i>Limnomysis benedeni</i>	Aasgarnalen	1997	>>	4 (5)	60
<i>Corbicula fluminea</i>	Tweekleppigen	1988	>>	3	58
<i>Atyaephyra desmaresti</i>	Garnalen	1915	=/<	1 (3)	58
<i>Orconectes limosus</i>	Rivierkreeften	1968	>>	3	58
<i>Branchiura sowerbyi</i>	Borstelwormen	1918	>>	3	58
<i>Ferrissia fragilis</i>	Slakken	1977	>>	3	56
<i>Orchestia cavimana</i>	Vlokreeften	1878	>>	1 (2)	44
<i>Hypania invalida</i>	Borstelwormen	1995	=/<	3	44
<i>Hemimysis anomala</i>	Aasgarnalen	1997	-	1	35
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	Slakken	1870	-	1 (2)	33
<i>Chelicorophium robustum</i>	Vlokreeften	2003	-	2	31
<i>Caspiobdella fadejewi</i>	Bloedzuigers	2000	-	1 (2)	31
<i>Dreissena rostriformis bugensis</i>	Tweekleppigen	2006	>>	3	29
<i>Stenopelmus rufinasus</i>	Snuitkevers	1922	-	1 (3)	29
<i>Jaera istri</i>	Pissebedden	1997	-	2 (3)	29
<i>Corbicula fluminalis</i>	Tweekleppigen	1988	-	1 (2)	27
<i>Procambarus clarkii</i> (foto p. 49)	Rivierkreeften	1985	>>	3	27
<i>Menetus dilatatus</i>	Slakken	1986	-	1	27
<i>Echinogammarus trichiatus</i>	Vlokreeften	1998	-	1 (2)	25
<i>Eriocheir sinensis</i>	Krabben	1931	-	1	21
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	Vlokreeften	2006	-	1 (2)	17
<i>Echinogammarus ischnus</i>	Vlokreeften	1991	-	1 (2)	17
<i>Limnodrilus cervix</i>	Borstelwormen	1994	-	1	17
<i>Musculium transversum</i>	Tweekleppigen	1954	-	1	15
<i>Cordylophora caspia</i>	Hydroïdpoliepen	1874	-	1	15
<i>Branchiodrilus hortensis</i>	Borstelwormen	2002	-	1	15
<i>Dendrocoelum romanodanubiale</i>	Platwormen	1999	-	1 (2)	15
<i>Gyraulus parvus</i>	Slakken	2001	-	1	13
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	Krabben	1874	-	1	10
<i>Potamothenis vejvodskyi</i>	Borstelwormen	1995	-	1	10
<i>Aspihalacarus hyrcanus</i>	Watermijten	2000	-	1	6
<i>Limnodrilus maumeensis</i>	Borstelwormen	1994	-	1	6
<i>Orconectes virilis</i>	Rivierkreeften	2004	-	1	2
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Rivierkreeften	2004	-	1	2
<i>Viviparus acerosus</i>	Slakken	2006	-	1	2
<i>Limnodrilus tortilipenis</i>	Borstelwormen	2006	-	1	2

Kader 1. Vaststelling van succes van een exoot

Het succes van een exoot kan worden afgeleid aan het aantal plekken waar een soort voorkomt (talrijkheid) en hoe dit aantal verandert in de tijd (trend). Eerst zijn de maximale talrijkheid in de totale meetperiode en de talrijkheid in het laatste meetjaar bepaald. Deze waarden zijn geschaald op basis van de zeldzaamheidsklassen zoals die zijn vastgesteld voor de inheemse Nederlandse macrofauna (Nijboer & Verdonschot, 2001). Vervolgens is gekeken hoe het aantal vindplaatsen is veranderd in de tijd sinds de eerste waarneming van de soort. Theoretisch gezien zijn vier patronen te verwachten: Sterke toename, stabilisatie of lichte afname, sterke afname en geen trend. Elke exoot in de dataset (46 soorten) is toegedeeld aan één van deze vier patronen op basis van de situatie aan het einde van de meetreeks. Om deze toedeling te vergemakkelijken is voor elke soort de best passende regressiefunctie bepaald. De significantie ($p < 0.01$) en de hoeveelheid verklaarde variantie van de modellen ondersteunden de keuze wanneer meerdere opties mogelijk waren

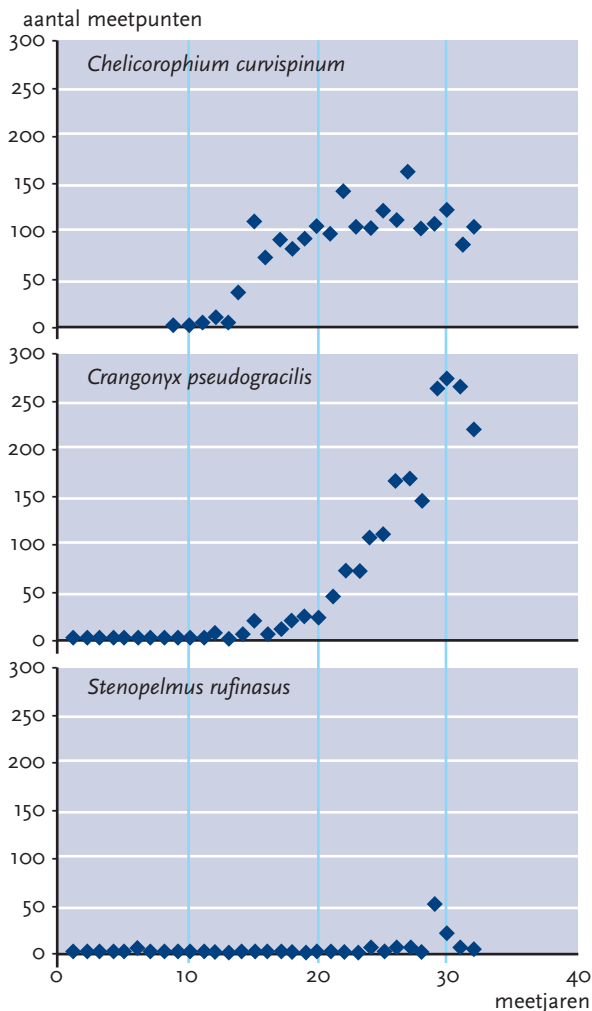


Fig. 1. Voorbeelden van trends van exoten in Nederland. De Kaspische slijkgarnaal (*Chelicorophium curvispinum*; foto 1; een vlokreeft, boven, sinds 1987) laat een stabilisatie tot lichte afname zien; *Crangonyx pseudogracilis* (foto 2; een vlokreeft, midden, sinds 1979) neemt sterk toe en voor *Stenopelmus rufinasus* (een snuitkever, onder, sinds 1922) kan geen trend worden vastgesteld en kenmerkt zich door schommelingen in talrijkheid.



Foto 1 (boven rechts). De Kaspische slijkgarnaal (*Chelicorophium curvispinum*) (foto: Ralf Verdonschot).
Foto 2 (rechts). *Crangonyx pseudogracilis*, een vlokreeft uit Noord-Amerika (foto: Ralf Verdonschot).
Foto 3 (onder). De Jenkins' waterhoorn (*Potamopyrgus antipodarum*) komt in bijna alle watertypen voor (foto: Ralf Verdonschot).

gemeenschap (Parker et al., 1999), die een maat zijn voor het 'natuurlijk' functioneren van het systeem. Is er sprake van verdringing, predatie of veranderingen in het ecosysteem in negatieve zin, dan zal dit zich uiten in het verdwijnen van deze karakteristieke soorten.

In deze studie hebben we onderzocht of bepaalde watertypen meer soorten exoten bevatten dan andere en wat de oorzaak hiervan zou kunnen zijn. Hiervoor hebben we de monitoringsgegevens uit de Limnodata Neerlandica over de afgelopen 30 jaar bestudeerd. Deze centrale databank bevat biologische en fysisch-chemische gegevens van oppervlaktewateren, afkomstig van routinematige meetnetten en onderzoeksprojecten van onder andere waterschappen (www.limnodata.nl). Deze informatie is gekoppeld aan de samenstelling van levensgemeenschappen van ongewervelden, en met name aan het voorkomen van doel- of kenmerkende soorten.

Welke exoten zijn te vinden in zoetwatersystemen en hoe succesvol zijn ze?

In de Limnodata Neerlandica is onderzocht welke exoten voorkomen in de totale set aan macrofaunamonsters tot en met 2010. Vervolgens is gekeken hoe het aantal vindplaatsen van deze exoten over de jaren is veranderd sinds de eerste waarneming.

Uit de waargenomen trends is af te leiden hoe succesvol de verschillende exoten zijn (kader 1).

In totaal bevat de dataset 46 van de 67 soorten exoten die in Nederland gevonden zijn (Verdonschot et al., 2013) en op maar liefst 60% van de monsterlocaties is in de periode 1979-2010 tenminste één exoot gevonden. Van deze 46 soorten is tot nu toe geen enkele soort weer verdwenen. De laatste vijf jaar – overeenkomend met het

tijdsinterval van routinematige monitoring van locaties – zijn alle soorten uit de dataset tenminste één keer gevonden.

De meeste soorten worden jaarlijks aangetroffen; van alle soorten werd bijvoorbeeld 93% teruggevonden in de monsters van het laatste meetjaar. Er zijn dan ook weinig soorten die een stabilisatie of lichte afname laten zien en van een sterke afname is bij geen enkele soort sprake (tabel 1).



Uit de trendanalyse blijkt dat vijf soorten stabiliseren tot licht afnemen, waaronder de Kaspische slijkgarnaal (*Chelicorophium curvispinum*; foto 1) (fig. 1). Daarentegen nemen 15 soorten sterk toe. Een aantal soorten is inmiddels erg algemeen, zoals de uit Noord Amerika afkomstige vlokreeft *Crangonyx pseudogracilis* (foto 2) (fig. 1) en de Tijgervlokreeft (*Gammarus tigrinus*). Een andere algemene exoot is de Jenkins' waterhoren (*Potamopyrgus antipodarum*; foto 3), een slak oorspronkelijk afkomstig uit Nieuw-Zeeland. De overige soorten (26) laten geen duidelijk beeld zien, bijvoorbeeld door grote schommelingen in de gevonden aantallen. Dit zijn vrijwel altijd zeer zeldzame tot vrij zeldzame soorten. Een dergelijke schommeling is mooi te zien aan het aantal waarnemingen van het uit Noord Amerika afkomstige Kroosvarensnuitortretje (*Stenopelmus rufinasus*) (fig. 1).

Zijn bepaalde watertypen rijker aan exoten dan andere?

Om deze vraag te beantwoorden is een selectie gemaakt uit de totale dataset om de vergelijkbaarheid van de gegevens te vergroten. Er zijn alleen standaardnetmonsters gebruikt van lijnvormige wateren waaraan een habitatype was toegekend volgens de Kaderrichtlijn Water-systematiek. Dit maakt het mogelijk een monster terug te herleiden tot een watertype, bijvoorbeeld een langzaam stromende bovenloop op zand. Er is gekozen voor lijnvormige wateren, omdat deze relatief goed onderzocht worden als gevolg van het grote aantal functies dat ze vervullen; ongeveer 70% van de monsterpunten in de Limnodata ligt in een lijnvormig water. Om een representatief beeld te krijgen van een watertype, moeten er wel voldoende meetpunten beschikbaar zijn. Hier hebben we de grens op 25 locaties gesteld. De aantallen exoten per watertype zijn mede afhankelijk van het aantal monsterpunten. Daarom is hiervoor in de verdere analyses een correctie uitgevoerd (kader 2).

Vervolgens zijn voor deze watertypen de belangrijkste sturende factoren vergeleken met de waargenomen exotenrijkdom. De stuurfactoren voor de geanalyseerde watertypen waren de trofiegraad, zuurgraad, stroomsnelheid en permanentie, overgenomen uit de classificatie in Evers et al. (2012) en van der Molen et al. (2012, 2013). Omdat verspreidingsmogelijkheden voor exoten erg belangrijk zijn, is naast het watertype ook de invloed van de connecti-

Kader 2. Correctie voor een verschil in het aantal monsters of monsterpunten bij het vaststellen van de exotenrijkdom

Het is een bekend gegeven dat de totale soortenrijkdom direct gecorreleerd is met het aantal monsterpunten of monsters dat onderzocht wordt. Zo ook bij het vaststellen van het aantal soorten exoten; omdat sommige watertypen veel voorkomen in de dataset en andere typen weinig en omdat er grote verschillen zijn in het aantal monsters dat genomen is in de verschillende watertypen, moet hiervoor gecorrigeerd worden. Een manier om dit te doen is per watertype willekeurige steekproeven te nemen van een vast aantal monsters of monsterpunten en deze gestandaardiseerde waarden met elkaar te vergelijken (Gotelli & Colwell, 2001).

De steekproefgrootte wordt afgeleid van de groep met het kleinste aantal waarnemingen. Om de exotenrijkdom per watertype te bepalen, is het watertype met het kleinste aantal meetlocaties gebruikt om de steekproefgrootte te bepalen. Om het verband tussen het voorkomen van exoten en de samenstelling van de inheemse levensgemeenschap te bepalen, is gebruik gemaakt van de klasse met het laagste aantal monsters binnen een watertype. Uiteraard is het niet mogelijk te rekenen met deze minima; daarom worden ze in de analyses buiten beschouwing gelaten.

Omdat het een steekproef betreft, moet er ook een beeld gekregen worden van de variatie die deze oplevert. Met name wanneer de verschillen binnen een watertype groot zijn, kunnen meerdere steekproeven aantallen opleveren die sterk van elkaar afwijken. Om het effect van toevallige sterke afwijkingen te verminderen, wordt gewerkt met het gemiddelde van vijf willekeurige steekproeven uit de data. De spreiding rond dit gemiddelde geeft de mate van variatie tussen de steekproeven weer.

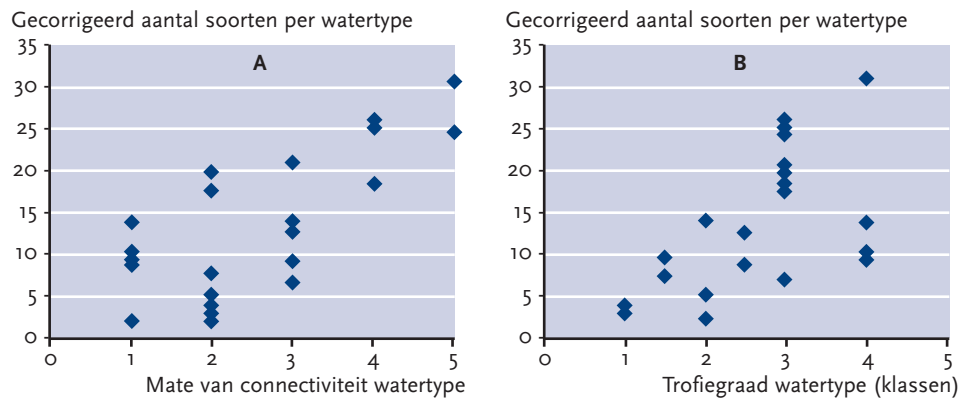


Fig. 2. Verband tussen A.) de mate van connectiviteit van een watertype en B.) de voedselrijkdom en het aantal soorten exoten dat er is aangetroffen. Voedselrijkdom is uitgedrukt in klassen: 1. oligotroof, 2. mesotroof, 3. zwak eutroof, 4. matig eutroof, 5. eutroof. Connectiviteit is uitgedrukt in stream order, oftewel de positie binnen een stroomgebied/drainagenetwerk, variërend van bovenloopjes van beken en perceelsloten (1) tot rivieren en grote diepe kanalen (5). Het aantal exoten is gestandaardiseerd voor verschillen in het aantal monsterlocaties per watertype (kader 2).

viteit (mate van verbondenheid) geanalyseerd. Als maat voor verbondenheid is de stream order gebruikt, oftewel de stijging in dimensies en de mate van vertakking van een watersysteem (stroomgebied of poldersysteem). Verder is meegenomen in de analyse of scheepvaart voorkomt in het watertype, omdat dit een belangrijke vector kan zijn voor exoten. Om het belang van de verschillende factoren als verklaring voor de verschillen in exotenrijkdom tussen watertypen te bepalen, is een multiple regressie analyse met voorwaartse selectie van variabelen uitgevoerd in CANOCO 5 for Windows (ter Braak & Smilauer, 2012), waarbij de significantie van de variabelen is bepaald met een non-parametrische Monto Carlo permutatietest ($n=999$, significantie op basis van Bonferroni-correctie voor het testen van meerdere factoren). In vrijwel alle watertypen in Nederland zijn

exoten aangetroffen. Veel soorten zijn niet erg kieskeurig wat watertypen betreft; koploper is de Jenkins' waterhoorn (foto 3), dat in 88% van de watertypen is gevonden (tabel 1). Er kunnen grote afwijkingen zijn in het totale aantal exoten dat in een watertype is aangetroffen en het aantal na correctie voor het aantal monsterpunten. Gebufferde (regionale) kanalen zijn bijvoorbeeld het meest soortenrijk op basis van het absolute aantal exoten, maar zitten in de middenmoot voor het gecorrigeerde aantal exoten. Dit heeft te maken met de aanwezigheid van zeldzame exoten, waarvan de trefkans bij een steekproef zeer klein is.

Zowel in stromende als stilstaande lijnvormige wateren is er een sterk verband tussen de connectiviteit van het waterlichaam en de exotensoortenrijkdom (65% van de variatie in exotenrijkdom tussen de water-

typen verklaard, $P < 0.001$). De aanwezigheid van scheepvaart is ook een factor van belang, maar is niet significant in de gecombineerde analyse door een sterke overlap in verklaarde variatie met connectiviteit. De meest geïsoleerde waterlichamen in een stroomgebied of polder, de bronnen, bovenlopen van beken en kleine perceel sloten, bevatten veel minder exoten dan de meer stroomafwaarts gelegen grotere wateren (fig. 2a; tabel 2). Daarnaast verklaarde de trofiegraad van het water onafhankelijk van connectiviteit ook nog een significant deel van de variatie (22% van de variatie in exotenrijkdom tussen de watertypen verklaard, $P < 0.01$). Voedselarme watertypen hebben een lagere exotenrijkdom dan meer voedselrijke watertypen (fig. 2b).

Verband tussen voorkomen van exoten en inheemse soorten

Om het effect van exoten op de inheemse levensgemeenschap vast te stellen is voor een aantal watertypen bekeken welke relatie er is tussen het voorkomen van exoten, de totale rijkdom aan ongewervelden en de aanwezigheid van doel- of kenmerkende soorten in een monster. Een selectie van veel voorkomende watertypen is gebruikt, waarvan goed bekend is welke kenmerkende soorten er voorkomen. Eerst is een serie typen onderzocht waarin de voedselrijkdom varieert. Gekozen is

voor drie sloottypen op minerale bodem: zwak gebufferde sloten, zoete gebufferde sloten en niet-zoete gebufferde sloten. Hierbij moet worden opgemerkt dat niet-zoete sloten geen echte (zwak) brakke wateren zijn, maar eerder ionenrijke systemen (Evers et al., 2012).

Daarnaast zijn drie langzaam stromende wateren op minerale bodem onderzocht: bovenlopen van beken, midden-/benedenlopen van beken en riviertjes/rivieren. Deze reeks geeft een vergroting van de connectiviteit weer, analoog aan de belangrijkste verklarende factor voor de exotenrijkdom. De bijbehorende doel- of kenmerkende soorten zijn overgenomen uit Nijboer (2000) voor de sloten (AS6-2, AS6-4 en 6-7, AS6-1) en Verdonschot (2000) voor de stromende wateren (AS2-11 en AS 2-12, AS2-13 en AS2-14, AS2-15).

Omdat het aantal monsters met veel doel- of kenmerkende soorten klein is, zijn niet de absolute aantallen doel- of kenmerkende soorten gebruikt, maar is er een indeling gemaakt in Preston-classes, gegenereerd door middel van een $\log_2(x+1)$ transformatie (Preston, 1962). Omdat de monsters met veel doel- of kenmerkende soorten verreweg in de minderheid zijn ten

opzichte van gedegradeerde situaties, is wederom het aantal monsters per klasse gestandaardiseerd door een aantal steekproeven te nemen (kader 2). Voor de totale rijkdom is gewerkt met taxa in plaats van soorten, omdat sommige ongewervelden slechts tot op genus of familie gedetermineerd zijn. De verschillen tussen de klassen zijn bepaald met behulp van een t-test bij twee klassen en ANOVA's bij meerdere klassen.

In langzaam stromende wateren en in zoete gebufferde sloten is het aantal exoten significant lager in monsters zonder doel- of kenmerkende soorten dan in monsters met 1 of 2 doel- of kenmerkende soorten (fig. 3). In zwak gebufferde sloten en niet-zoete gebufferde sloten zijn niet veel doel- of kenmerkende soorten aangetroffen. Hier was het waargenomen patroon anders: in zwak gebufferde sloten was het aantal exoten hoger wanneer kenmerkende of doelsoorten ontbraken (fig. 3a), terwijl in de niet-zoete gebufferde sloten geen verschillen zijn waargenomen (fig. 3c). In de zoete gebufferde sloten en de midden-/benedenlopen en riviertjes/rivieren stabiliseert het aantal exoten wanneer monsters meer doel- of kenmerkende soorten bevat

Tabel 2. Overzicht van het totale aantal exoten voor de onderzochte lijnvormige watertypen, het aantal meetpunten en het aandeel hiervan waar één of meerdere exoten voorkomen. Omdat de aantallen exoten mede afhankelijk zijn van het aantal bemonsterde locaties is ook een gecorrigeerd aantal exoten (kader 2) gegeven voor de watertypen.

Watertype volgens de KaderRichtlijn Water-systematiek		Aantal monsterpunten per watertype		Aantal exoten per watertype	
		Totaal	Aandeel met exoten (%)	Totaal (#)	Gecorrigeerd voor aantal monsterpunten (#±1SD)
Langzaam stromende rivier/nevengeul op zand/klei	Ro7	49	100	33	32 (2)
Grote ondiepe kanalen met scheepvaart	Mo6B	53	96	30	28 (3)
Grote diepe kanalen met scheepvaart	Mo7B	68	100	31	25 (2)
Langzaam stromend riviertje op zand/klei	Ro6	227	78	34	23 (5)
Grote ondiepe kanalen zonder scheepvaart	Mo6A	180	91	31	22 (3)
Gebufferde (regionale) kanalen	Mo3	931	78	39	20 (3)
Grote diepe kanalen zonder scheepvaart	Mo7A	100	84	24	20 (3)
Laagveenvaarten en -kanalen	M10	212	95	28	18 (3)
Langzaam stromende midden-/benedenloop op veenbodem	R12	55	67	20	17 (3)
Zoete gebufferde sloten op minerale bodem	Mo1A	1600	56	32	13 (4)
Langzaam stromende middenloop/benedenloop op zand	Ro5	1077	59	24	12 (1)
Niet-zoete gebufferde sloten op minerale bodem	Mo1B	357	65	24	11 (3)
Gebufferde laagveensloten	Mo8	515	49	26	10 (1)
Zwak gebufferde sloten	Mo2	89	38	14	9 (3)
Permanente langzaam stromende bovenloop op zand	Ro4	1078	42	23	8 (2)
Snelstromende midden-/benedenloop op kalkhoudende bodem	R18	28	46	7	7 (0)
Droogvallende langzaam stromende bovenloop op zand	Ro3	207	26	10	5 (1)
Snelstromende bovenloop op zand	R13	109	32	7	4 (1)
Langzaam stromende bovenloop op veenbodem	R11	27	44	4	4 (0)
Snelstromende bovenloop op kalkhoudende bodem	R17	180	27	4	3 (1)
Permanente bron	Ro2	115	10	4	2 (1)

ten (fig. 3b,e,f), terwijl in de bovenlopen het aantal exoten weer afneemt in monsters met een relatief hoog aantal doel- of kenmerkende soorten (fig. 3d). In alle gevallen liet de totale soortenrijkdom een stijging zien met een toename van het aantal doel- of kenmerkende soorten.

Discussie

Uit deze studie komt een tweeledig beeld naar voren wat betreft het voorkomen van exoten in de Nederlandse binnenwateren. Enerzijds is ongeveer een derde van de exoten zeer succesvol en breidt zich steeds verder uit, anderzijds zijn er veel soorten die maar een zeer beperkte verspreiding hebben en die geen duidelijke uitbreiding laten zien. Desalniettemin is gebleken dat wanneer een soort opduikt in de reguliere meetnetten van waterbeherende instanties, deze niet meer lijkt te verdwijnen uit het watersysteem. De afgelopen decennia is geen enkele exoot weer verdwenen en slechts een handvol soorten, die ook nog eens algemeen zijn, laten een stabilisatie tot lichte afname zien.

Hoe betrouwbaar is nu het beeld dat op basis van de dataset geschetst kan worden? Van de 67 exoten die in de Nederlandse binnenwateren zijn vastgesteld, zijn er 21 (31%) niet aangetroffen in het reguliere meetnet van de waterbeherende instanties. Vaak gaat het hier om soorten die sterk geïsoleerd voorkomen en/of die in habitats leven die niet of nauwelijks worden bemonsterd. Voorbeelden hiervan zijn kleine wateren, zoals vijvers of met water gevulde boomholten. Verder is het bekend dat voor het vangen van rivierkreeften en krabben de standaardnetbemonstering niet erg geschikt is, waardoor deze groepen in werkelijkheid talrijker zullen zijn dan de dataset doet vermoeden. De bemonstermethode heeft dus invloed op het resultaat. Tenslotte leidt onbekendheid met een soort (niet vermeld in standaard-determinatiewerken) of lastige determinatiekenmerken tot onder-bemonstering van bepaalde groepen, zoals borstelwormen. Dit leidt ertoe dat dit soort exoten zich vaak al flink hebben uitgebreid, voordat ze ontdekt worden. Deze data-analyse geeft dus eerder een onderschatting van de talrijkheid en het voorkomen van bepaalde exoten dan een overschatting. Een belangrijke bevinding is dat geïsoleerde wateren, zoals de bovenlopen van beken en sloten veel minder exoten bevatten dan de meer verbonden, grotere wateren. De verbondenheid van een waterlichaam is

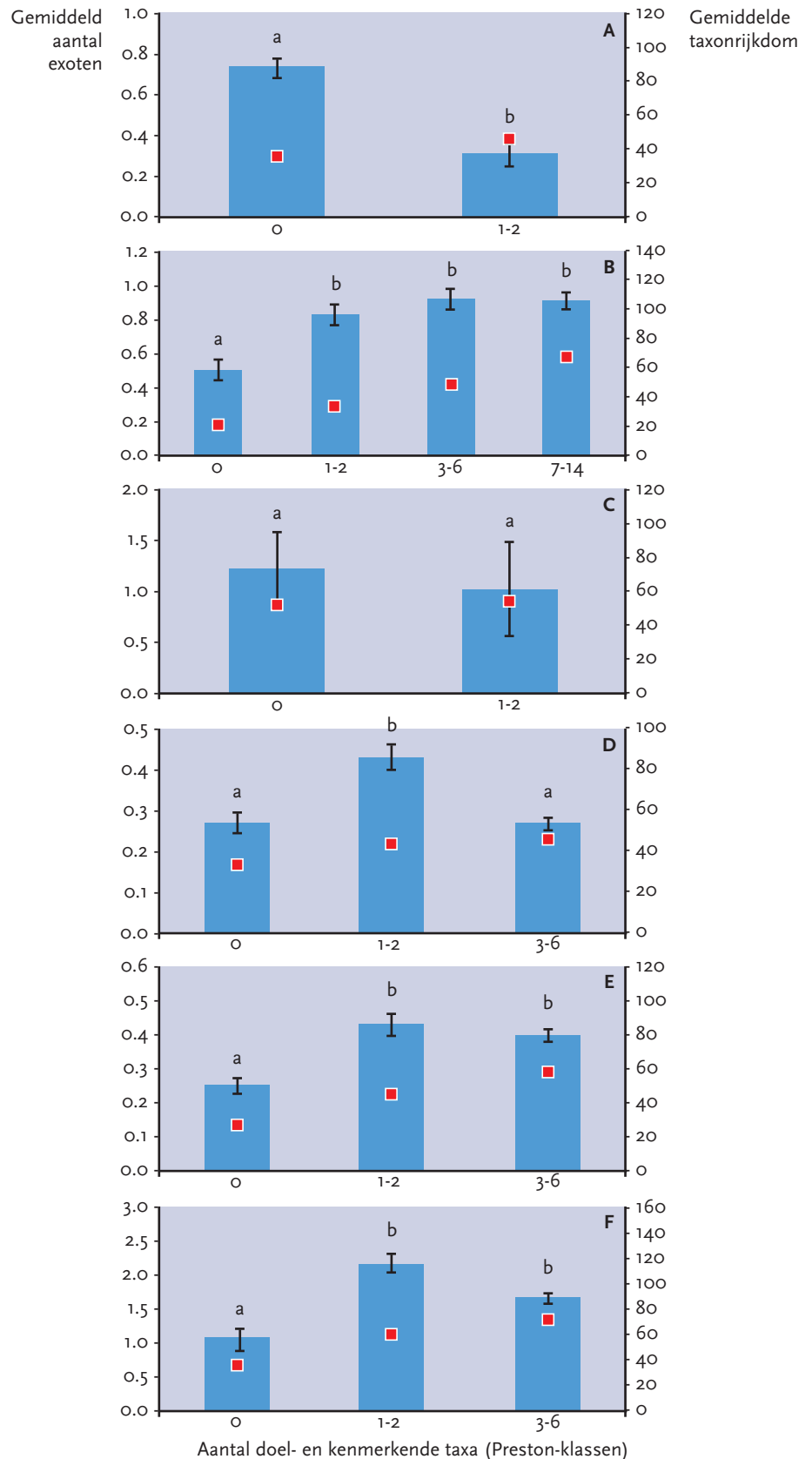


Fig. 3. Verband tussen het aantal doel- en kenmerkende taxa en 1) het aantal exotentaxa, 2) de totale taxonrijkdom in een standaard-macrofaunamonster voor verschillende lijnvormige watertypen op minerale bodem: A.) zwak gebufferde sloot, B.) zoete gebufferde sloot, C.) niet-zoete gebufferde sloot, D.) permanente langzaam stromende bovenloop, E.) langzaam stromende midden-/benedenloop, F.) langzaam stromende rivier of riviertje. Het aantal doel- en kenmerkende taxa is uitgedrukt in Preston-klassen. Aantallen zijn gestandaardiseerd voor het effect van verschillen in het aantal monsters per klasse (kader 2). Voor de exotenrijkdom zijn de significante verschillen tussen de gemiddelden per klasse (± 1 SE) aangegeven met verschillende letters. De aantallen in grafiek F zijn wortel-getransformeerd ten behoeve van de normaliteit van de data.

dus sterk bepalend voor de vestigingskans van exoten. Dit is logisch, omdat veel van de exoten die in Nederland gevonden zijn, grotendeels afhankelijk zijn van water voor hun verspreiding. Actieve dispersie over land (foto p. 49), zoals bij de inheemse macrofauna veel voorkomt (insecten) vindt binnen de groep exoten veel minder plaats dan verspreiding via het water. Moet er wat betreft beheer dan worden gestreefd naar het zo veel mogelijk isoleren van waterlichamen die weinig tot geen exoten herbergen? Dit druipt in tegen de ideeën over het herstel van zoete wateren, waarbij juist het hele watersysteem centraal staat, zoals bijvoorbeeld ten behoeve van het herstel van de visfauna. Veel zoetwatervissen moeten de noodzakelijke plekken voor het doorlopen van hun levenscyclus binnen het systeem kunnen bereiken (Verdonschot & Verdonschot, 2013). Daarom worden steeds meer barrières opgeheven, bijvoorbeeld door het opheffen of passeerbaar maken van kunstwerken. Zo'n maatregel werkt echter tegelijkertijd de verspreiding van exoten in de hand.

Onafhankelijk van de bereikbaarheid komen minder exoten voor in voedselarme milieus dan in voedselrijke milieus. Dit kan verschillende oorzaken hebben. Om succesvol een populatie op te kunnen bouwen in voedselarme milieus zijn speciale aanpassingen nodig, bijvoorbeeld in staat zijn te overleven op voedsel met een lage voedingswaarde. De soorten die van nature in dit soort wateren voorkomen hebben een heel scala van dit soort aanpassingen en zijn hiermee in hoge mate gespecialiseerd. Exoten zijn over het algemeen generalistisch en missen zulke specifieke adaptaties, waardoor ze in het nadeel zijn in deze systemen. Echter, wanneer zo'n voedselarm systeem verstoord wordt, bijvoorbeeld door eutrofiëring of organische belasting, verdwijnt het voordeel dat de specialisten hebben en krijgen exoten veel meer mogelijkheden. Een aanwijzing hiervoor is dat in voedselarme zwak gebufferde sloten het aantal exoten het hoogst is in situaties waar geen doel- of kenmerkende soorten te vinden zijn. Zijn deze wel aanwezig, dan is het aantal exoten meteen vele malen lager. Het is in dit geval niet duidelijk of er een direct verband is tussen het verschijnen van exoten en het verdwijnen van de doel- en kenmerkende soorten, bijvoorbeeld door competitie. Het kan namelijk ook zo zijn dat een ongeschikt milieu leidde tot het verdwijnen van de specialisten, terwijl de (vaak tolerante) exoten hier

goed mee om konden gaan en profiteerden. Anderzijds worden voedselrijke wateren vaak gekenmerkt door perioden met weinig zuurstof, omdat er veel consumptie van zuurstof optreedt bij de bacteriële afbraak van de grote hoeveelheden geproduceerde plantaardige biomassa. Invloed van dit soort stress kan ervoor zorgen dat gevoelige inheemse soorten verdwijnen, waardoor er allerlei mogelijkheden ontstaan voor meer tolerante exoten (lege niches) (Shea & Chesson, 2002). Dit is echter niet zo aannemelijk, omdat de analyses laten zien dat in zoete gebufferde sloten en langzaam stromende wateren ook de exoten het moeilijk hebben wanneer doel- of kenmerkende soorten ontbreken. Slechte milieuomstandigheden zijn meestal de oorzaak voor het compleet ontbreken van doel- of kenmerkende soorten. Betere omstandigheden, die zorgen voor een hoger aantal doel- of kenmerkende soorten, pakken in deze gevallen dus ook positief uit voor exoten.

In langzaam stromende bovenlopen blijkt het aantal exoten af te nemen bij de aanwezigheid van relatief veel doel- of kenmerkende soorten. Hiervoor zijn twee verklaringen. Ten eerste is de theorie dat meer natuurlijke systemen (veelal met veel doel- of kenmerkende soorten) een hogere weerstand hebben tegen vestiging van nieuwe soorten, omdat meer niches (ruimte, vestigingsplaatsen, voedsel etc.) bezet zijn (Shea & Chesson, 2002; Levine et al., 2004). Wanneer dit de oorzaak van de afname zou zijn, is het een belangrijke vraag of een sterke toename van het aantal doel- en kenmerkende soorten in de tijd zou leiden tot het weer verdwijnen van al aanwezige exoten uit de levensgemeenschap. Herstel van wateren, bijvoorbeeld in de vorm van waterkwaliteitsverbeteringen en aanpassingen aan de hydrologie en morfologie, zou dan op termijn tot gevolg kunnen hebben dat het aantal exoten in de levensgemeenschap zal verminderen. Echter, een simpeler verklaring is dat systemen met een hoog aantal doel- en kenmerkende soorten vaak ook het meest geïsoleerd zijn en het minst door mensen beïnvloed worden, waarmee de kans dat een exoot deze plekken bereikt verkleind wordt.

Verdringen of inpassen?

Verdringen exoten nu soorten in de van nature voorkomende levensgemeenschap, of is er sprake van inpassing? De analyses laten zien dat in de meeste van de onder-

zochte watertypen de monsters met veel doel- of kenmerkende soorten en een hoge totale soortenrijkdom evenveel of meer exoten bevatten dan monsters zonder deze soorten of een lagere soortenrijkdom. Dit is een aanwijzing dat deze exoten naast de van nature aanwezige levensgemeenschap voorkomen in plaats van inheemse soorten te verdringen. Zolang deze exoten niks anders doen dan zich inpassen in de bestaande levensgemeenschap, is hun aanwezigheid niks anders dan een verhoging van de biodiversiteit. Een meer diverse gemeenschap kan weer leiden tot hogere veerkracht van een systeem bij veranderende milieuomstandigheden, het efficiënter verlopen van ecosystemprocessen door bijvoorbeeld facilitatie (Hooper et al., 2005). Zodra dit type positieve effecten optreden, kan de aanwezigheid van exoten een aanwinst zijn in plaats van een probleem. In dit licht is het dan ook de vraag of er op dit moment niet te veel aandacht uitgaat naar de negatieve effecten van exoten, waardoor eventuele positieve effecten onderbelicht blijven.

Literatuur

- Braak, C.J.F. ter & P. milauer, 2012.** Canoco reference manual and user's guide: software for ordination (version 5). Microcomputer Power, Ithaca (NY, USA).
- Evers, C.H.M., R.A.E. Knobben & F.C.J. van Herpen (red.), 2012.** Omschrijving MEP en maatregelen voor sloten en kanalen voor de Kaderrichtlijn Water 2015-2021. STOWA rapport 2012-34, STOWA, Amersfoort.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell, 2001.** Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer & D.A. Wardle, 2005.** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Koese, B., R. Verdonschot & J. Vos, 2012.** Exotische rivierkreeften: opvallende soorten in Nederlandse watergangen. *Dierplagen* 15: 19-21.
- Levine, J.M., P.B. Adler & S.G. Yelenik, 2004.** A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- McLaughlan, C. & D.C. Aldridge, 2013.** Cultivation of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) within their invaded range to improve water quality in reservoirs. *Water Research* 47: 4357-4369.
- Molen, D.T. van der, R. Pot, C.H.M. Evers &**

L.L.J. van Nieuwerburgh (red.), 2012. Referenties en maatlatten voor natuurlijke watertypen voor de Kaderrichtlijn Water 2015-2021. STOWA rapport 2012-31, STOWA, Amersfoort.

STOWA rapport 2012-31, STOWA, Amersfoort.

Molen, D.T. van der, R. Pot, C.H.M. Evers, R. Buskens & F.C.J. van Herpen (red.), 2013. Referenties en maatlatten voor overige wateren (geen KRW-waterlichamen) STOWA rapport 2013-14, STOWA, Amersfoort.

Nijboer, R., 2000. Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren deel 6, sloten. Rapport EC-LNV nr. AS-06, Expertisecentrum LNV, Wageningen.

Nijboer, R.C. & P.F.M. Verdonshot, 2001. Rare and common macroinvertebrates: definition of distribution classes and their boundaries. Archiv für Hydrobiologie 161: 45-64.

Parker, I.M., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Byers & L. Goldwasser, 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. Biological Invasions 1: 3-19.

Preston, F.W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: part 1. Ecology 43: 185-215.

Riel, M.C. van, 2007. Interactions between crustacean mass invaders of the Rhine food web. PhD thesis, Radboud University, Nijmegen.

Scholte, E.J., W. den Hartog, M. Dik, B. Schoelitz, M. Brooks, F. Schaffner, R. Foussadier, M. Braks & J. Beeuwkes, 2010. Introduction and control of three invasive mosquito species in the Netherlands, July-October 2010. Euro-surveillance 15 (45): pii=19710.

Shea, K. & P. Chesson, 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in ecology and evolution 17: 170-176.

Strayer, D.L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with

other stressors, and prospects for the future. Freshwater Biology 55 (Suppl. 1):152-174.

Vaate, A. bij de, K. Jazdzewski, H.A.M. Kete-laars, S. Gollasch & G. van der Velde, 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 1159-1174.

Verdonshot, P., 2000. Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren deel 2, beken. Rapport EC-LNV nr. AS-02, Expertisecentrum LNV, Wageningen.

Verdonshot, R.C.M. & P.F.M. Verdonshot, 2013. Habitat- en systeemgeschiktheid van beeksystemen voor beekvissen. Rapport nr. 2013/OBN168-BE. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische zaken, Den Haag.

Verdonshot, R.C.M., J.H. Vos & P.F.M. Verdonshot, 2013. Exotische macrofauna en macrofyten in de Nederlandse zoete wateren. WOT-werkdocument 334, Wageningen.

Verdonshot, R.C.M., J.H. Vos & P.F.M. Verdonshot, 2013. Exotische macrofauna en macrofyten in de Nederlandse zoete wateren. WOT-werkdocument 334, Wageningen.

Summary

Fitting in or displace? The influence of non-indigenous species on freshwater invertebrate communities

Non-indigenous invertebrates are common in fresh waters in The Netherlands. In total, 67 species are recorded, of which 46 are found in the regular monitoring carried out by local water authorities. To study their impact on the native macroinvertebrate assemblages present in these waters, all data collected over the last three decades were analysed. Approximately 60% of the sampling locations contained one or more non-indigenous species. The degree of connectivity, expressed as stream order, strongly influenced the total number of non-indigenous species recorded in a water type. Furthermore the trophic state of the watertype explained the remainder of the variance in

non-indigenous species richness among water types. A comparison of total taxon richness, the number of taxa indicating good ecological quality and the number of non-indigenous species in samples taken from different water types showed that in buffered drainage ditches, slowly-flowing middle and lower courses of lowland streams and in rivers a relatively high number of non-indigenous species was observed in samples with a high number of indicator species and a high total richness. This indicated that in these systems the non-indigenous species were fitting in the already present macroinvertebrate assemblage instead of displacing indicator species or disrupting the whole community.

Dankwoord

Deze studie is uitgevoerd in het kader van het Kennisbasis onderzoek naar de duurzame ontwikkeling van de groenblauwe ruimte, thema groene ruimte en biodiversiteit, in opdracht van het Ministerie van Economische zaken (KB-14-002-039).

Dr. ir. R.C.M. Verdonshot
Alterra, Wageningen UR - Zoetwaterecologie
Postbus 47, 6700 AA Wageningen
ralf.verdonshot@wur.nl

Prof. dr. ir. P.F.M. Verdonshot
Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem
Dynamica (IBED), Universiteit van Amsterdam
- Wetland Restoration Ecology
Postbus 94248
1090 GE Amsterdam
&
Alterra Wageningen UR - Zoetwaterecologie
Postbus 47
6700 AA Wageningen
piet.verdonshot@wur.nl