

De invasieliteratuur rukt op

The invasion literature marches on

ROB HENGEVELD

Een aantal jaren geleden is het *Scientific Committee on Problems of the Environment* (SCOPE) een discussie begonnen over de aard en het belang van biologische invasies. Meer aandacht voor dit onderwerp was wel gewenst, want tot dan toe bestonden hierover slechts twee werken van enige betekenis (Elton 1958, Baker & Stebbins 1965). De huidige, uit deze discussie ontstane vloed van literatuur over invasies kan worden verdeeld in theoretische literatuur, gericht op de aard en het oecologische belang van het proces zelf, en praktische literatuur gericht op toepassing van dit inzicht in het natuurbeheer. Dit artikel gaat in op de theorievorming rond invasies.

Voordat wij verder gaan, moet echter eerst gezegd worden wat precies onder een invasie wordt verstaan, omdat een invasie bijvoorbeeld moeilijk van een kolonisatie is te onderscheiden. Veelal spreken we van invasies als er bewegingen over grote geografische gebieden plaatsvinden en van koloniaties wanneer het bij bewegingen om kleine afstanden gaat. In beide gevallen vestigt de soort zich buiten reeds bezet gebied. Wanneer er geen vestiging optreedt, spreekt men van irrupties zoals bij Notenkraakers *Nucifraga caryocatactes* en Kruisbekken *Loxia curvirostra* in ons deel van Europa (zie ook Drost 1962). Bij lokale bewegingen binnen een verspreidingsgebied spreken we van dispersie.

Twee aspecten van theorievorming

Bij de theorievorming rond invasies zijn twee aspecten te onderscheiden: (1) invasies als ruimtelijk proces en (2) de algemene oecologische theorie. Het ruimtelijke proces betreft dispersie, migratie, vestiging, kolonisatie en populatiegroei, als ook de ruimtelijke verzadiging die op de eerste vestiging volgt. Binnen de algemene oecologische theorievorming onderzoekt men het hoe en waarom van invasies. Hierbij komen veel deelvragen aan de orde zoals: wat zijn de invloeden van klimaat, hoge dichtheid en populatiegroei op het ontstaan van een invasie? Wat gebeurt er wanneer een invasiesoort zich in een vreemde gemeenschap vestigt? Verandert er dan niets of raken de onderlinge verhoudingen tussen de soorten uit balans? Wat is het effect van de mobiliteit van soorten? Zijn soorten met een grote actieradius beter aangepast aan

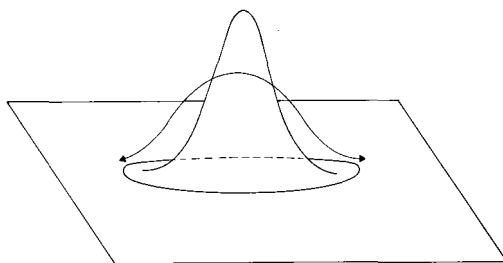
vreemde gemeenschappen dan minder mobiele soorten?

In dit artikel bespreek ik in hoofdzaak het ruimtelijke proces. Daarnaast geef ik aandacht aan een klein aantal processen uit de algemene oecologische theorie.

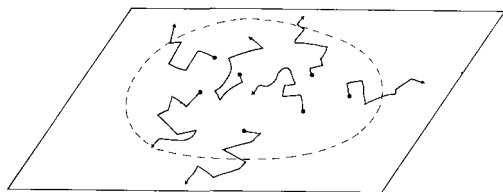
Componenten van het invasieproces

Invasies als grootschalige ruimtelijke bewegingen vanuit een bezet naar een onbezet gebied bestaan uit drie onderdelen: (1) het ruimtelijke bewegingsproces, (2) het groeiproces van lokale, nieuw gevestigde populaties en (3) de ruimtelijke verzadiging van het nieuw bezette gebied.

Het ruimtelijke proces kan men zich op twee manieren voorstellen: als een overloop vanuit een overbevolkt gebied en als een grootschalige uitbreiding (diffusieproces). In het eerste geval (figuur 1) kunnen de omstandigheden in het reeds bevolkte gebied zo gunstig zijn dat er te veel individuen worden geproduceerd. Dit teveel vloeit dan in alle richtingen weg tot in nog onbezette gebieden. De snelheid waarmee dit gebeurt, kan afhangen van de dichtheid in het gebied van oorsprong; hoe hoger die dichtheid, des te groter de snelheid van de invasie. Wanneer de invasie niet slechts met het aantal individuen, maar ook met de relatie tussen hun dichtheid en de reproductiesnelheid verband houdt, spreekt men van een dichtheidsafhankelijke



Figuur 1. Eén van de processen die tot een invasie leiden is het ontstaan van een overproductie van individuen in centrale delen van het soortsbereik. Het teveel vloeit dan in één of meer richtingen af tot in nog onbezette gebieden rond het areaal waar het te gronde gaat. *One of the mechanisms leading to an invasion is the overflow of individuals from central parts of the range with an overproduction of individuals into unoccupied regions surrounding the range where it perishes.*



Figuur 2. Ongerichte bewegingen van individuen vanaf hun geboorteplaats naar de broedplaats leiden tot een geleidelijke diffusie van individuen vanuit het areaal (gestippelde lijn) naar omliggende gebieden. *Diffusion resulting from undirected movements from birthplace to breeding place is a second mechanism of extending the range (dashed line) by invading the surrounding area.*

invasiesnelheid. Door de invloed van de dichtheid wordt een te snelle aantalstoename in het oorsprongsgebied enigszins afgeremd.

Diffusie is het resultaat van een groot aantal ongerichte bewegingen van de individuen (figuur 2). Het gemiddelde van al deze bewegingen wijst in de richting van het lege gebied: er kunnen immers nog geen bewegingen van daaruit voortkomen! Zo verschuift geleidelijk aan de grens van het verspreidingsgebied. Bij het diffusieproces zijn de aantallen in het gebied van oorsprong eveneens van belang: hoe meer individuen, hoe sterker de diffusie en hoe groter de snelheid ervan.

Het tweede en derde onderdeel van het invasieproces liggen hiermee al vast. Naast de ruimtelijke verplaatsingen van individuen spelen hun aantal en hun reproductie een rol. Vooral de reproductie is hier belangrijk, doordat het diffusieproces over zeer grote oppervlakten plaatsvindt en dus al snel doodloopt door gebrek aan individuen. De populatie is dan heel dun over het grote gebied uitgesmeerd. Wanneer de individuen zich echter na vestiging vermenigvuldigen, vormen zich voortdurend nieuwe invasiehaarden die het vuurtje lopend houden.

Gesloten en open fronten

Bij invasies zijn processen met kleine stapjes en met grote sprongen te onderscheiden. Bij kleine stapjes zal het invasiefront min of meer gesloten blijven en als een golf voortrollen. In het geval van grote sprongen zal daarentegen veel open ruimte blijven bestaan tussen de plekken waar de eerste individuen zich vestigen. Het nieuwe gebied raakt vervolgens geleidelijk verzadigd, deels door het eerste proces van kleine stapjes en deels door het tweede van grote sprongen. Hierbij bepalen de grote stappen voornamelijk de invasiesnelheid, terwijl het gebied achter de zone van eerste vestiging voornamelijk door de kleine stappen volloopt.

Deze indeling naar stappengrootte lijkt eenvoudiger dan hij in feite is, doordat het onderscheid tussen kleine en grote stappen meestal niet goed aan te

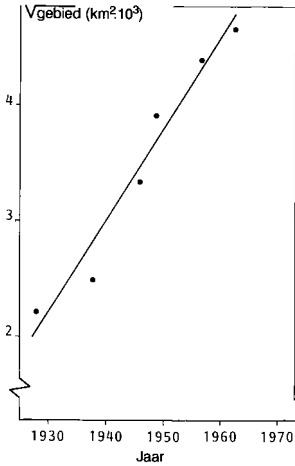
geven is. Dit hangt van de verspreiding zelf af – of deze in twee duidelijke groepen is in te delen of niet – alsook van de nauwkeurigheid waarmee wij naar het proces kijken. Kijken we wat grof, dan zullen ons geen gaten in de invasiegolf opvallen en zullen we deze als een gesloten front opvatten. Maar we kunnen ook veel te precies kijken, waardoor fronten nooit als gesloten kunnen worden gezien doordat de soort nu eenmaal niet overal kan voorkomen (bijvoorbeeld Hengeveld 1989).

Berekeningen (zie Hengeveld 1989) tonen overigens aan dat een combinatie van grote en kleine stappen de grootste voortgang van een invasie oplevert, sneller dan bijvoorbeeld bij grote stappen alleen. Het is dan ook interessant om te zien dat veel soorten twee verspreidingsvormen bezitten. Zo komen bij loopkevers vaak binnen een enkele soort zowel gevleugelde als ongevleugelde individuen voor. Planten kennen eveneens tweevormigheid; binnen één soort kunnen zaden in grootte en vorm uiteenlopen. Verder kan het gedrag van een dier een dergelijke tweevormigheid vertonen.

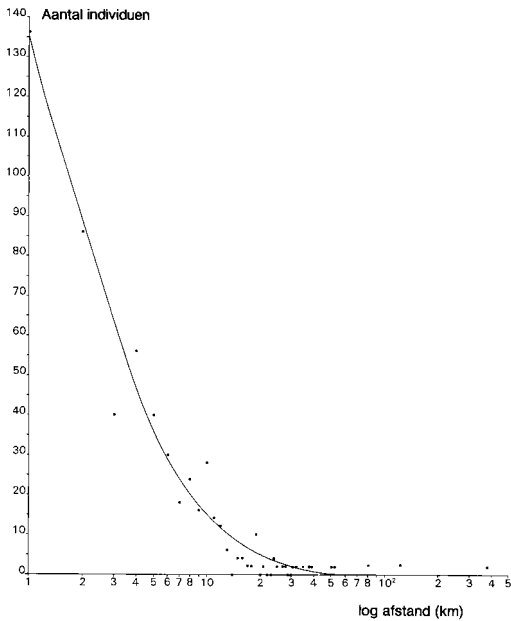
De invasie van de Turkse Tortel *Streptopelia decuoto*

Veel van de genoemde verschijnselen zijn fraai te zien bij een van de paradedpaardjes van de invasieliteratuur: de Europese invasie van de Turkse Tortel. Deze invasie werd als ononderbroken proces pas ingezet aan het einde van de jaren twintig. Daarvóór had de soort zich sinds 1900 vanuit Turkije in de Balkanlanden gevestigd, evenwel zonder verder op te rukken. In Turkije heeft hij zich pas in de 18e eeuw gevestigd, vermoedelijk vanuit India. Toen de soort echter Europa vanuit de Balkan veroverde, gebeurde dat met een gelijkmatige snelheid (figuur 3).

Het is interessant om na gaan of de verspreiding en de reproductie ook zo eenvoudig verlopen. Figuur 4 toont de afstand waarop jonge vogels zich vanaf hun geboortenest vestigen. Het merkwaardige is dat deze regelmatig verlopende lijn voortkomt uit een proces dat zich vanwege zijn toevalskarakter op het oog nogal chaotisch voordoet. Figuur 4 is namelijk samengesteld door in figuur 5 steeds het aantal afstandjes van gelijke grootte tussen de punten van geregistreerde broedplaatsen uit te tellen. Fisher (1953) had deze kaart oorspronkelijk op grond van veldwaarnemingen in Midden-Europa getekend, waarbij hij de punten van de oudernesten met die van de jongen verbond. Natuurlijk wist hij niet zeker of elke verbindinglijn wel juist was, maar specialisten op het gebied van deze invasie, zoals Stresemann & Nowak (1958), hebben maar tegen enkele lijntjes bezwaar gemaakt. Het interessante van deze kaart is bovendien dat hij laat zien hoe deze invasie voortrolde: niet uitsluitend uit gerichte bewegingen in noord-

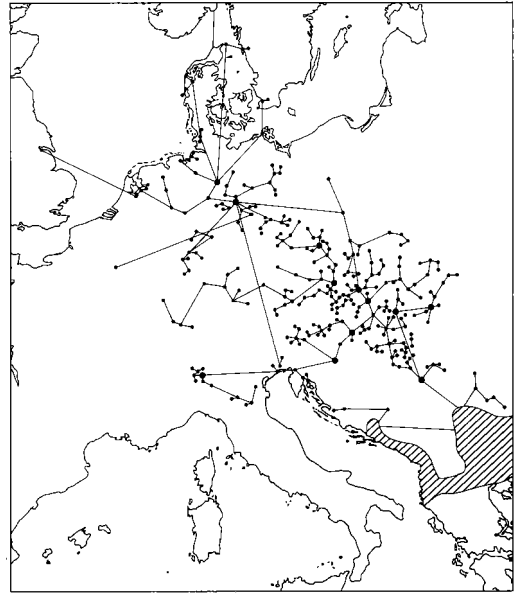


Figuur 3. Verband tussen het oppervlak van het zich uitbreidende areaal en de tijd. Bij diffusie is dit verband rechtlijnig; bij het overvloeien is het wisselend als gevolg van wisselingen in reproductiesnelheid. *Relationship between the square root of the area occupied by the invading species and time. In the case of diffusion, this relationship is linear.*



Figuur 4. Frequentieverdeling van afstanden tussen oudernest en broedplaats van Turkse Tortels, afgeleid uit figuur 5. *Frequency distribution of dispersal distances between birth place and place of breeding of Collared Dove as derived from figure 5.*

westelijke richting, maar ook uit vele ongerichte bewegingen. Hierbij zijn jongen van een enkel ouderpaar in alle richtingen uitgevlogen. Ook zijn er enkele vogels bij die zeer grote afstanden hebben overbrugd. Het zijn deze ongerichte bewegingen die het diffusieproces voeden en die uiteindelijk de holle lijn van figuur 4 opleveren.

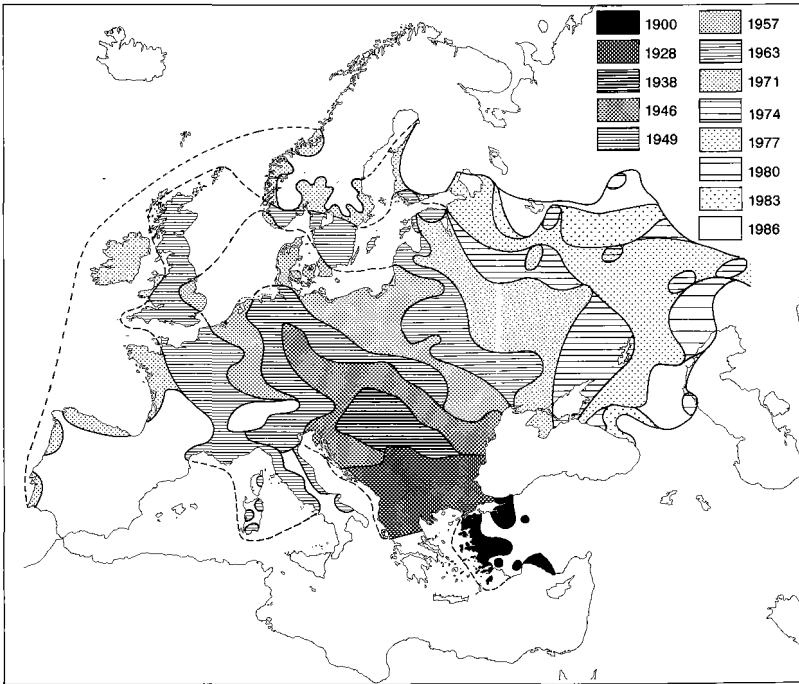


Figuur 5. Verspreiding van eerste waarnemingen van de Turkse Tortel. Opvolgende waarnemingen zijn met elkaar verbonden (naar Fisher 1953). *Distribution of first recordings of the Collared Dove. Subsequent points have been connected, indicating a possible movement of a young breeding bird with its place of birth (after Fisher 1953).*

Overigens geeft figuur 5 toch nog een vertekend beeld van het gehele proces, doordat alleen de noordwestelijke voortgang van de invasie is weergegeven. Er waren bijvoorbeeld ook vroege takken naar Italië en Hongarije; deze liepen evenwel dood, waarna de invasie deze landen later via andere wegen bereikte. Voorts krijgen we een vertekening doordat alleen het Europese deel van de expansie van het geografische areaal van de Turkse Tortel wordt gegeven en bijvoorbeeld niet de gelijktijdig hiermee optredende uitbreiding naar Zuid-Rusland vanuit Hongarije. Evenmin zijn weergegeven de uitbreiding die via Libanon en Israël naar Egypte en Noord-Afrika voerde en de uitbreiding die Japan bereikte. Meer recent vond er een uitwaaiing plaats naar ZW-Frankrijk, Spanje en opnieuw naar Italië. Ook NO-Scandinavië, Polen en Rusland tot aan de Oeral en de Kaspische Zee werden bereikt (figuur 6; Nowak 1989). Dergelijke vertekeningen kunnen de verklaring van het proces belemmeren.

De populatiegroei vertoont eenzelfde eenvoud (figuur 7). Op de Britse Eilanden was er al na tien jaar een afbuiging, in tegenstelling tot Nederland waar deze zelfs na vijftien jaar nog niet was waar te nemen. Wel neemt de laatste jaren het aantal Turkse Tortels in verschillende provincies af (Bijlsma 1988, Hustings 1988).

Van de Britse Eilanden is niet alleen het aantal broedparen bekend, maar ook het aantal plaatsen



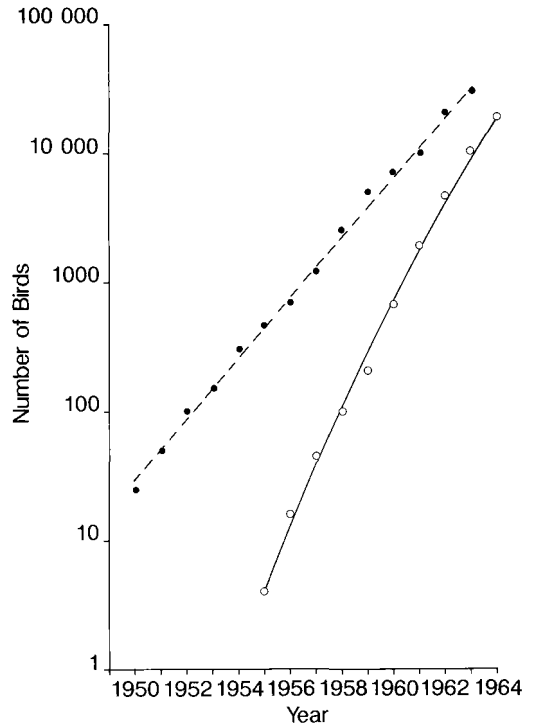
Figuur 6. Uitbreiding van de Turkse Tortel vanaf 1900 tot 1988 (naar Hengeveld 1989 en Nowak 1991). *Range expansion of the Collared Dove from 1900 to 1988 (after Hengeveld 1989 and Nowak 1991).*

waar deze werden gevonden (Hudson 1965, 1972). Wordt nu de logaritme van het aantal broedparen gedeeld door die van het aantal plaatsen, dan ontstaat een maat voor de ruimtelijke verzadiging van de soort (tabel 1). Deze is eerst relatief hoog, waarna hij op een lager niveau stabiliseert, ondanks de gestage voortgang van het proces.

De berekening van de verwachte invasiesnelheid

Doordat het diffusieproces uit een klein aantal onderdelen is opgebouwd en dit proces bovendien regelmatig varieert, moet het mogelijk zijn om de invasiesnelheid te berekenen en de tijd van aankomst van de soort te voorspellen. Het probleem hierbij is echter dat de verspreidingscapaciteit en de reproductiesnelheid niet uit de gegevens van de invasie zelf mogen worden afgeleid, ter voorkoming van een cirkelredenering. We moeten er zeker van kunnen zijn dat een discrepantie tussen de berekende en de waargenomen snelheid niet het gevolg is van de berekeningswijze. Wat de theorie betreft, moeten er formules worden gebruikt die meetbare uitkomsten leveren en die bovendien biologisch en wiskundig verantwoord zijn. Pas dan is het mogelijk deze afwijking hetzij te corrigeren met nieuwe, betere gegevens, hetzij biologisch te verklaren.

De gegevens voor het schatten van de verspreidingscapaciteit van de Turkse Tortel zijn verkregen uit ringgegevens uit het EURING-gegevensbestand voor Nederland en Duitsland. Deze laten zien dat



Figuur 7. Populatiegroei na eerste vestiging van de Turkse Tortel in Groot-Brittannië (open punten) en in Nederland (gesloten punten) (naar Hudson 1964, 1972 en Leys 1967). *Population growth after settlement of the Collared Dove in Great Britain and The Netherlands (open and closed dots, respectively) (after Hudson 1964, 1972 and Leys 1967).*

Tabel 1. Aantallen Turkse Tortels (N) en het aantal plaatsen (L) dat ze in verschillende jaren bezetten na vestiging in Groot-Brittannië. De groei hiervan nam geleidelijk af in de richting van verzadiging zonder groei ($r = 1.0$). De verhouding tussen beide grootheden (v), welke de ruimtelijke verzadiging uitdrukt, bereikte deze waarde ook. *Numbers of individuals of the Collared Dove and the number of breeding locations from its settlement in Great Britain onwards. Both population growth and the growth of the number of locations ceased over the years, approaching the values of 1.0 of equal replacement. The ratio v between these parameters, expressing spatial saturation, also approached 1.0, implying that the invasion had virtually effectively stopped within a decade.*

jaar year (i)	individuen <i>individuals</i> (n)			locaties <i>locations</i> (l)			$v = r_p/r_l$
	N_i	$\log N_i$	$r_n = \frac{\log N_i}{\log N_{i-1}}$	L_i	$\log L_i$	$r_l = \frac{\log L_i}{\log L_{i-1}}$	
1955	4	0.60		1	0.00		
1956	16	1.20	2	2	0.30		
1957	45	1.65	1.37	6	0.78	2.58	1.89
1958	100	2.00	1.21	15	1.18	1.51	1.25
1959	205	2.31	1.16	29	1.46	1.24	1.06
1960	675	2.83	1.22	58	1.76	1.20	0.98
1961	1900	3.28	1.16	117	2.07	1.17	1.01
1962	4650	3.67	1.12	204	2.31	1.12	1.00
1963	10200	4.01	1.09	342	2.53	1.09	1.00
1964	18855	4.28	1.07	501	2.70	1.07	1.00
1970	95000-158000	4.98-5.20	1.19				
1972	190000-253000	5.28-5.40	1.05				

Tabel 2. Aantal terugmeldingen van broedvogels geringd als nestjong, als functie van de afstand tot hun broedplaats (gegevens EURING data bank, Heteren). *Number of records of breeding birds of the Collared Dove, ringed as nestling, at increasing distances from their breeding site (data from EURING data bank, Heteren, The Netherlands).*

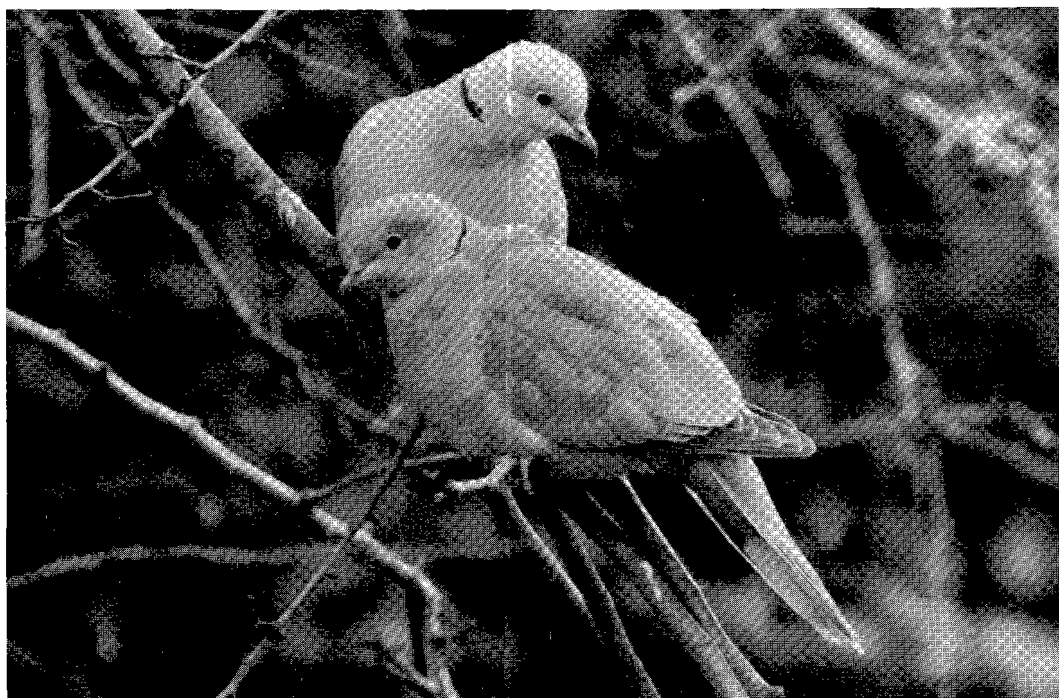
klassegrens in km <i>class limit (km)</i>	0	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500	550	600	650	totaal
aantal terugmeldingen <i>number of recordings</i>	3	8	8	5	3	6	6	1	0	1	1	0	1	2	72

de meeste jonge vogels dicht bij hun geboorteplaats nestelen (tabel 2). De reproductiesnelheid is uit literatuurgegevens berekend. In deze schattingen zijn de ouderdom van de vogels en de reproductiviteit per leeftijdsgroep berekend (tabel 3). De netto-reproductiesnelheid per wijfje over haar gehele leven is 1.33, wat een toename van 0.33 wijfje betekent boven de vervanging van dat wijfje door een nieuw. Anders gezegd, voor drie wijfjes komen er per generatie vier in de plaats.

Met de gegevens uit tabel 2 en 3 werd een verwachte invasiesnelheid van 56.3 km per jaar berekend. Deze is groter dan de waargenomen snelheid van 43.7 km per jaar, wat deels aan de nauwkeurigheid van de gebruikte gegevens kan liggen en deels aan biologische eigenschappen welke niet in de berekening voorkomen. Zo kan het zijn dat de vruchtbaarheid van jonge vogels lager is dan aangenomen, of dat niet alle jonge wijfjes broeden.

Ook is het mogelijk dat de verspreidingsnelheid in feite lager is dan berekend werd volgens de gebruikte statistische methode. Ondanks het verschil in grootte, lijken de getallen verbaasd veel op elkaar, wat betekent dat de reproductiecapaciteit en de verspreidingscapaciteit de invasiesnelheid al voor het grootste deel verklaren. Andere eigenschappen zijn in vergelijking hiermee blijkbaar van marginaal belang.

Het ontstaan van de invasie is hiermee al gedeels verklaard, hoewel we nog niet weten waardoor de reproductiesnelheid groter dan 1.0 is. Over dit laatste zijn in de loop der tijd verschillende theorieën gegeven. Eén ervan is dat de Turkse Tortel gebruik maakt van het vele verspilde graan op overslagbedrijven (Leys 1964). Deze soort breidt zich echter ook uit in richtingen waarbij dit geen rol speelt, zoals naar Turkmenistan, Egypte, Soedan en Japan (Hengeveld 1988). Bovendien zal er in al



Turkse Tortels, Santpoort-Zuid, 9 december 1988 (Arnoud B. van den Berg). *Collared Doves* *Streptopelia decaocto*.

deze landen en in Europa maar gedurende een deel van het jaar voldoende graan te vinden zijn om een groeiende populatie plus een groot aantal immigranten te voeden. Een andere verklaring zou een erfelijke verandering kunnen zijn, waardoor de soort in onze streken ook in bomen zou zijn gaan broeden (Mayr 1954). Hiertegen is evenwel aan te

voeren dat de uitbreiding gelijktijdig plaatsvond in richtingen waar boomgroei uiterst spaarzaam was en nog is. Door de afwezigheid van concurrenten kunnen mogelijk gunstiger concurrentieverhoudingen evenmin van invloed zijn.

De enige factor waarvan we weten dat deze in de tijd variabel is en grote delen van het continent gelijktijdig beïnvloedt en die bovendien invloed op de reproductie kan hebben, is het klimaat. Maar hiervan missen we nog de relevante gegevens.

Tabel 3. Berekeningen van de netto-reproductiesnelheid R_0 van de Turkse Tortel uit demografische gegevens: $R_0 = 0.5 \sum (S_a * m_a) = 1.33$. *Calculation of net-reproductive rate R_0 of the Collared Dove from life-history parameters.*

leeftijd age (years)	overleving survivorship	vruchtbaarheid fertility	reproductie reproduction
a	S_a	m_a	$S_a * m_a$
0 - 0.5	0.86	0	0
0.5 - 1	0.52	0.313	0.163
1 - 1.5	0.31	3.125	0.969
1.5 - 2	0.23	3.125	0.703
2 - 2.5	0.13	3.125	0.403
2.5 - 3	0.07	3.125	0.214
3 - 3.5	0.04	3.125	0.123
3.5 - 4	0.02	3.125	0.063
4 - 4.5	0.001	3.125	0.031
		+	2.669

Invasies bij andere vogelsoorten

Dezelfde berekeningen zijn ook uitgevoerd met gegevens van de invasies van Huismus *Passer domesticus*, Spreeuw *Sturnus vulgaris* en Koereiger *Bubulcus ibis* in Amerika. De uitkomsten bij Spreeuw en Koereiger waren gelijklopend aan die van de Turkse Tortel in Europa (van den Bosch *et al.* 1992).

De grote uitzondering is echter de invasie van de Huismus, die volgens de berekeningen de helft langzamer zou moeten zijn gegaan dan hij in werkelijkheid was. Uit nadere bestudering van vooral de oudere literatuur blijkt echter dat de Huismus zich in Noord-Amerika gedurende de eerste decennia na zijn vestiging buitensporig heeft vermenigvuldigd: in plaats van 4-5 jongen per jaar in Europa, vlogen er per jaar gemiddeld 24 jongen uit (Barrows 1889)! Het gemiddeld aantal broedsels

was daar toen 5-6 per jaar, terwijl ook continu broeden is waargenomen. Dit laatste wil zeggen dat de reeds uitgekomen jongen, voordat deze zelf uitvliegen, de eieren van het volgende broedsel uitbroeden. Hetzelfde werd in Nieuw-Zeeland waargenomen, waar de Huismus na zijn introductie een gemiddelde van liefst 30 uitgevlogen jongen per jaar bereikte (Kirk 1890)! Een herberekening met de Amerikaanse gegevens toont slechts een klein verschil tussen berekende en waargenomen invasiesnelheid van deze soort (van den Bosch *et al.* 1992).

Het succes van deze herhaalde berekening is overigens ook weer betrekkelijk. Aan de ene kant blijkt er weliswaar de kracht van de gevolgde methode uit, maar aan de andere kant hebben we hier toch een beroep moeten doen op gegevens uit de invasiegolf zelf, iets wat we nu juist hadden willen vermijden.

Gevolgen voor theorie en praktijk

Het feit dat dergelijke berekeningen slechts voor een handvol soorten kunnen worden uitgevoerd, betekent niet dat invasies weinig voorkomen en dat arealen stabiel zijn. Nu er de laatste decennia wat meer aandacht wordt geschonken aan ruimtelijke processen, blijkt juist het tegendeel: soortsarealen zijn vaak bijzonder dynamisch. De reden dat er zo weinig berekeningen kunnen worden gemaakt, is gelegen in het feit dat de basisgegevens meestal ontbreken.

Wanneer men de vogelliteratuur nauwkeurig uitpluist, dan valt op dat er voortdurend arealen verschuiven, waardoor soorten plaatselijk verschijnen of verdwijnen, tijdelijk talrijker of zeldzamer worden. De bewegingen die de laatste jaren de aandacht trekken zijn die van de Fuut *Podiceps cristatus* en de Geelpootmeeuw *Larus cachinnans*. Enkele decennia terug kreeg de Goudvink *Pyrrhula pyrrhula* veel aandacht, doordat deze soort in Engeland in korte tijd van een beschermde soort tot een plaag werd (Sharrock 1976).

Wat in al deze gevallen bovendien opvalt, is dat het allemaal zo geruisloos en daardoor vaak zo onopgemerkt gaat. Dit in tegenstelling tot de theoretische verwachting uit de oecologie, dat nieuw toegevoegde soorten de lokale gemeenschappen voor enige tijd sterk uit hun evenwicht zullen brengen (Elton 1958). Dat is blijkbaar niet altijd zo. Bovendien geldt dat niet alleen voor vogels, maar bijvoorbeeld ook voor organismen zoals loopkevers uit een geheel ander deel van de voedselpira-mide (zie ook Hengeveld 1985 en Ford 1982).

Kennis van invasies levert wat hun oorzaken, voortgang en gevolgen betreft, dus een grote bijdrage aan de verruiming van ons oecologisch inzicht, wat weer gevolgen voor de praktijk heeft. Want vaak maken wij ons zorgen over de achter-

uitgang van een soort zonder ons af te vragen of het om een verschuiving van het areaal gaat of om een werkelijk zorgwekkende bedreiging van het voortbestaan. In het eerste geval kunnen we onze energie beter aan andere soorten besteden. Hoewel dit voor vogels niet zo lijkt te spelen, maakt men zich bij andere diergroepen vaak wel nodeloos zorgen over de gevolgen van een invasie of van een moedwillige introductie. Het uitzetten van soorten of het ontwikkelen van nieuwe natuurgebieden zou dan uit den boze zijn. Maar je kunt je op grond van het voorgaande afvragen of dit wel altijd zo zorgwekkend is, of dat we ons alleen zorgen moeten maken in bepaalde gevallen zoals bij introducties op andere continenten of op eilanden. Maar wanneer en bij welke groepen gaat er door een natuurlijke invasie nu iets fout?

Wat de laatste tijd veel meer zorgen baart zijn de transgene introducties, waarbij erfelijk materiaal van de ene, veelal gekweekte, soort op een andere soort wordt overgedragen. Dit is zorgelijk wanneer dat bijvoorbeeld grotere agressie van de individuen tot gevolg heeft, zoals bij de Europese honingbij in Noord- en Zuid-Amerika na introductie van een Afrikaans ras, of als een grotere resistentie van onkruiden tegen bestrijdingsmiddelen ontstaat na kruising met gekweekte soorten.

De aandacht voor invasies is de laatste tijd stormachtig toegenomen. Deze ware invasie van nieuwe ideeën en problemen in ons oecologisch denken kan ons beeld van wat er buiten gebeurt, alsmede het antwoord op de vraag in welke mate wij die processen kunnen of moeten sturen, wel eens sterk gaan veranderen!

Summary

This paper deals with theoretical aspects of the invasion process, in particular with reproduction and dispersal capacity as the main process components. This theory is applied to the European invasion of the Collared Dove *Streptopelia decaocto*. After this, some other invasions are mentioned briefly and some practical applications are discussed.

Literatuur

- BAKER G. L. & STEBBINS, H. G. (eds.) 1965. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York.
- BARROWS B. W. 1889. The English Sparrow in North America, especially in its relations to agriculture. U.S. Dept. Agric. Div. Econ. Ornithol. Mammal. Bull. 1: 1-405.
- BIJLSMA R. G. 1988. De populatiegroei van de Turkse Tortel *Streptopelia decaocto* in Nederland. *Limosa* 61: 41-42.
- BOSCH, VAN DEN F., HENGEVELD R. & METZ J. A. J. 1992. Analyzing the velocity of animal range expansion. *J. Biogeogr.* 19: 135-150.
- DROST J. 1962. The migrations of birds. Heinemann, London.

- ELTON C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- FISHER J. 1953. The Collared Turtle Dove in Europe. *Brit. Birds* 56: 153-181.
- FORD M. J. 1982. The changing climate. Allen and Unwin, London.
- HENGEVELD R. 1985. Dynamics of Dutch ground beetle species during the twentieth century. *J. Biogeogr.* 12: 389-411.
- 1988. Mechanisms of biological invasions. *J. Biogeogr.* 15: 819-828.
- 1989. The dynamics of biological invasions. Chapman and Hall, London.
- HUDSON R. 1965. The spread of the Collared Dove in Britain and Ireland. *Brit. Birds* 58: 105-139.
- 1972. Collared Doves in Britain and Ireland during 1965-1970. *Brit. Birds* 65: 139-155.
- HUSTINGS F. 1988. European monitoring studies of breeding birds. SOVON, Beek.
- KIRK T. W. 1890. Note on the breeding habits of the European Sparrow (*Passer domesticus*) in New Zealand. *Trans. Proc. New Zealand Inst.* 23: 108-110.
- LEYS H. N. 1964. Het voorkomen van de Turkse Tortel (*Streptopelia decaocto* (Friv.)) in Nederland. *Limosa*: 37: 232-263.
- MAYR E. 1954. Change of genetic environment and evolution. In J. HUXLEY, A. C. HARDY & E. B. FORD (eds.), *Evolution as a process*, p. 157-180. Allen and Unwin, London.
- NOWAK E. 1989. Ausbreitung der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) in der UdSSR: Umfrage 1988. *J. Orn.* 130: 513-527.
- 1991. Ueber den aktuellen Stand der Erforschung der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) in Europa. *Mitt. zool. Mus. Berl.* 67; Suppl. Ann. Orn. 15:37-54.
- SHARROCK J. T. R. 1976. The atlas of breeding birds in Britain and Ireland. BTO, Tring.
- STRESEMANN E. & NOWAK E. 1958. Die Ausbreitung der Türkentaube in Asien und Europa. *J. Orn.* 99: 243-296.

R. Hengeveld, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Postbus 9201, 6800 HB Arnhem

Aanvaard voor opname 6 december 1992

