

University of Groningen

The ideal weed?

te Beest, Mariska

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2010

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):
te Beest, M. (2010). *The ideal weed? Understanding the invasion of Chromolaena odorata in a South African savanna*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Samenvatting

Biologische invasies zijn een niet meer weg te denken onderdeel van onze huidige maatschappij en vormen één van de meest ernstige bedreigingen voor de biodiversiteit wereldwijd. Invasies ontstaan doordat door de steeds toenemende handel en mobiliteit van mensen, soorten opzettelijk of per ongeluk buiten hun natuurlijke verspreidingsgebieden getransporteerd worden. Biologische invasies worden gekenmerkt door het ongebreideld verspreiden van soorten in deze nieuwe gebieden, die in het algemeen ver van de natuurlijke verspreidingsgebieden af liggen. Invasieve soorten kunnen grote gevolgen hebben voor de systemen die zij binnen dringen, hetzij via directe uitsluiting van inheemse soorten, door bijv. predatie of concurrentie, of indirect door het veranderen van fundamentele ecosysteem processen, zoals nutriëntenkringlopen, hydrologie of vuur regimes. Het bestuderen van invasies is niet alleen relevant vanuit het perspectief van de natuurbescherming, maar kan ook belangrijke inzichten bieden in het functioneren van gemeenschappen, bijvoorbeeld met betrekking tot het samenleven van soorten, successionele opeenvolging, niche theorie of plant–bodem interacties. Invasies hebben in de afgelopen decennia meer en meer aandacht gekregen en veel werk in de invasie-ecologie heeft zich gericht op het identificeren van de onderliggende mechanismen die invasie-succes verklaren. Echter, de fundamentele vragen 'wat bepaalt welke soort succesvol wordt' (soortsinvasiviteit) en 'welke gemeenschappen zijn het meest vatbaar voor invasies' (gemeenschapsvatbaarheid) zijn nog grotendeels onbeantwoord en zijn het onderwerp van lopend onderzoek.

In dit proefschrift heb ik de ecologie van de invasieve soort *Chromolaena odorata* (L.) King & Robinson bestudeerd in een natuurlijk savanne reservaat in Zuid-Afrika, het Hluhluwe-Imfolozi Park. In 2001 was ongeveer 20% van dit park bedekt met dichte infestaties van deze plant. *Chromolaena odorata* is een overblijvende, semi-houtige struik afkomstig uit Zuid en Midden Amerika en invadeert in een razend tempo een grote verscheidenheid aan ecosystemen, variërend van tropische regenwouden tot savannes, in de gehele Paleo tropen. *Chromolaena odorata* heeft een overvloedige productie van lichte windverspreide zaden, een hoge relatieve groeisnelheid en een grote capaciteit om opnieuw uit te groeien uit de wortelstokken. Niet alleen door de mens veranderde habitats worden geïnvadeerd door deze plant, maar ook ongerepte natuurgebieden, waar de soort dichte, ondoordringbare monocultures vormt langs rivieren en bosranden. Hierdoor wordt de inheemse vegetatie uitgeschaduwed en de doorgang tot bijvoorbeeld rivieren ernstig belemmerd. In Zuid-Afrika is deze soort zeer invasief in natuurlijke savannes, waar het floreert onder veel drogere omstandigheden dan in zijn inheemse verspreidingsgebied. *Chromolaena odorata* behoort tot de 100 ergste invasieve soorten ter wereld en vormt een grote bedreiging voor veel belangrijke biodiversiteitshotspots in de wereld. De invasie van *C. odorata* gaat hand in hand met veel van de onderliggende problemen die het behoud van biodiversiteit in de tropen en subtropen bemoeilijken, zoals de vershraling van weidegronden, de degradatie van tropische bossen en de toename van de menselijke bevolking. De strijd om *C. odorata* onder controle te brengen kan

daarom dienen als een uitstekend model systeem om te gaan met invasies wereldwijd. Het voordeel van het bestuderen van deze specifieke invasie in een natuurlijk ecosysteem is dat complexe multi-trofische interacties tussen de verschillende onderdelen van het ecosysteem nog steeds functioneren op landschap-niveau, bijvoorbeeld de interacties tussen een divers gilde van herbivoren en invertebraten, een zeer diverse flora en natuurlijke verstoringen zoals vuur. Het Hluhluwe-Imfolozi Park wordt gekenmerkt door een hoge habitat heterogeniteit op relatief kleine schaal en de mate van *C. odorata* invasie verschilt enorm tussen de verschillende habitattypen. Dit draagt bij aan de zoektocht naar specifieke habitat kenmerken die bepalend zijn voor het invasie succes van deze soort. Veel is nog onbekend over de ecologie van *C. odorata* en waarom het zo succesvol kan invaderen in een zo breed scala aan habitats. Momenteel zijn er, op een zeer intensief handmatig kap-programma na, geen effectieve manieren om deze soort onder controle te houden.

Het voornaamste doel van mijn proefschrift was daarom ook om een beter inzicht te krijgen in de ecologie van *C. odorata* en de interacties van deze soort met de inheemse soorten in het nieuwe habitat, met als uiteindelijke doel de integratie van deze ecologische kennis in de huidige controle programma's. Er bestaat geen twijfel over dat *C. odorata* een zeer succesvolle invasieve soort is, maar tot op heden hebben we nog weinig inzicht in de vraag waarom deze soort zo succesvol is. Met name de invasie van *C. odorata* in de Afrikaanse savanne is slecht begrepen, aangezien deze soort voorheen vooral bekend stond als een indringer van (gedegradeerde) tropische bossen. Juist daarom is het van fundamenteel belang om inzicht te verkrijgen in de mechanismen die bepalend zijn voor de invasie van deze zeer invasieve struik. Ook zal dit ons beter in staat stellen om effectievere controle methoden te ontwikkelen gebaseerd op ecologische kennis. In dit proefschrift heb ik verschillende hypothesen onderzocht die een mogelijke rol spelen bij de invasie van *C. odorata* in savannes. Hierbij heb ik mij met name gericht op verschillende soorten van biotische interacties van *C. odorata* met de inheemse gemeenschap, in het bijzonder plant-plant en plant-bodem interacties, onder verschillende abiotische omstandigheden en in de aanwezigheid van natuurlijke verstoringen van savannes, zoals brand en vertrapping en begrazing door herbivoren.

In het algemeen koloniseren uitheemse invasieve soorten habitats met abiotische omstandigheden die vergelijkbaar zijn aan de omstandigheden in hun oorspronkelijke inheemse habitat. Er zijn echter uitzonderingen op deze regel. Er zijn soorten bekend die met succes nieuwe habitats kunnen invaderen die voorheen beschouwd werden als sub-optimaal of zelfs als ongeschikt. Empirisch veldonderzoek van deze zogenaamde 'niche verschuivingen' van de gerealiseerde niche van een soort tijdens biologische invasie, is echter nog steeds schaars. In hoofdstuk 2 heb ik cross-continentale verspreidingsgegevens geanalyseerd en laat ik zien dat de gerealiseerde niche van de Zuid-Afrikaanse *C. odorata* is verschoven naar een droger habitat. Dit komt overeen met eerdere suggesties dat de Zuid-Afrikaanse *C. odorata* een ander ecotype vormt in vergelijking tot de *C. odorata* die met name tropische bossen inva-

deerd over de gehele Paleo tropen. Niche verschuivingen in invasieve soorten kunnen te wijten zijn aan een veelheid van mechanismen op diverse niche-assen en grote gevolgen hebben voor ons begrip van soortsinvasies. Niche verschuivingen suggereren dat voorspellingen van de verspreiding van invasieve soorten gebaseerd op niche-conservatisme, *i.e.* het behoud van gelijke niches, voorzichtig moeten worden geïnterpreteerd. In dit hoofdstuk hebben we ook onderzocht wat de mogelijke oorzaken van deze verschuiving in de gerealiseerde niche van *C. odorata* zouden kunnen zijn. Hiervoor hebben we een experimentele aanpak gebruikt. We hebben bekeken of de verschuiving in gerealiseerde niche wordt veroorzaakt door een verschuiving in de fundamentele niche (via genetische verandering), of door veranderingen in het biotische milieu (bijv. bevrijding van de natuurlijke vijanden of concurrenten die de soort limiteren in zijn inheemse habitat) of door een combinatie van beide. Wij tonen aan dat de waargenomen verschuiving van de gerealiseerde niche van *C. odorata* toegeschreven kan worden aan een combinatie van niche-evolutie door differentiatie van soort-specifieke eigenschappen en veranderingen in het biotische milieu tgv. concurrentie. In tegenstelling tot de verwachtingen bleek *C. odorata* de zwakkere concurrent tov. het inheemse gras *Panicum maximum* in het zaailingenstadium. Toch heeft *C. odorata* bepaalde eigenschappen, zoals een hoge allocatie aan stengels, die het mogelijk maken om vooral in latere levensfasen te overheersen. Om deze te bereiken moet *C. odorata* tijdelijk kunnen ontsnappen aan zijn concurrenten, bijvoorbeeld door verstoring, zoals weergegeven wordt in hoofdstuk 4.

Naast directe concurrentie tussen planten spelen ook indirecte effecten, bijvoorbeeld veroorzaakt door de bodemgemeenschappen, een rol bij de invasie van *C. odorata* in natuurlijke savannes. Verschillende onderzoeken laten zien dat bodemgemeenschappen en hun interacties met planten een belangrijke rol kunnen spelen bij het bepalen van het succes van invasieve soorten. Grondige onderzoeken van dit idee door middel van cross-continentale vergelijkingen van inheemse en uitheemse populaties zijn echter nog steeds schaars. Er zijn verschillende hypothesen geformuleerd voor het testen van mechanismen die plant-invasies kunnen verklaren in relatie tot natuurlijke vijanden. Wanneer planten door de mens worden verspreid buiten hun natuurlijke verspreidingsgebieden, kunnen zij vrijgesteld worden van controle door hun natuurlijke vijanden, een proces dat bekend staat als '*enemy release*'. Het ontbreken van vijanden in een nieuw habitat kan leiden tot natuurlijke selectie voor genotypes met minder allocatie aan verdediging en hogere allocatie aan groei en reproductie, wat leidt tot evolutie van toegenomen concurrerend vermogen ofwel de '*evolution of increased competitive ability*' hypothese (EICA). Ook kunnen uitheemse invasieve soorten in hun nieuwe habitat indirect hun eigen prestaties verbeteren door schadelijke organismen te accumuleren in hun wortelzone die nadeliger zijn voor de inheemse soorten dan voor zichzelf, een hypothese die bekend staat als de '*accumulatie van lokale pathogenen*' (ALP). In hoofdstuk 3 heb ik onderzocht of interacties met de bodemgemeenschap de groei en biomassa allocatie van inheemse en

uitheemse populaties van *C. odorata* beïnvloeden. Ik heb aangetoond dat de bodembiota geen invloed hadden op de totale biomassa, maar wel de biomassa allocatie in *C. odorata* individuen veranderden. Planten afkomstig uit uitheemse invasieve populaties (Zuid-Afrikaanse populaties) verhoogden hun relatieve allocatie aan stengel biomassa en hoogte groei wanneer ze geconfronteerd werden met de bodemgemeenschappen afkomstig uit hetzelfde uitheemse verspreidingsgebied (Zuid-Afrika). Allocatie effecten worden over het algemeen over het hoofd gezien in de bestaande literatuur, omdat de meeste studies alleen rekening houden met de totale biomassa als een proxy voor de prestatie van een plant. Allocatie effecten kunnen echter een grote invloed hebben op het uiteindelijke concurrentie-evenwicht tussen inheemse en uitheemse soorten. Verhoogde stengel-allocatie en hoogte-groei is een plastische respons die soorten een voordeel geeft bij de concurrentie voor licht. Bovendien is de respons verschillend tussen inheemse en uitheemse *C. odorata* populaties, wat suggereert dat er selectie kan hebben plaatsgevonden tijdens het invasieproces voor individuen met een verhoogde stengel-allocatie. Uiteindelijk zal dit de uitheemse *C. odorata* in staat stellen om beter om licht te concurreren met de inheemse soorten.

Een andere belangrijke hypothese in de invasie-ecologie heeft te maken met de weerstand die de inheemse gemeenschap uitoefent om invasies tegen te gaan, dit wordt de 'biotic resistance' hypothese genoemd. Samen met de 'enemy release' hypothese, is dit een van de belangrijkste hypothesen die geformuleerd zijn om het succes of falen van uitheemse invasieve soorten te verklaren. Biotische weerstand wordt gedefinieerd als de vermindering van het invasie-succes veroorzaakt door de inheemse gemeenschap. Succesvolle invasieve soorten moeten, naast het hebben van soort-specifieke eigenschappen die hun concurrentiepositie kunnen versterken, altijd de biotische weerstand van de inheemse gemeenschap overwinnen. Inheemse soorten kunnen koloniserende invasieve soorten op verschillende manieren negatief beïnvloeden, bijvoorbeeld door concurrentie, predatie en/of herbivorie. Talrijke studies hebben aangetoond dat het succes van uitheemse invasieve planten vermindert wordt door concurrentie met de inheemse soorten. De onderliggende mechanismen hiervan zijn echter vaak slecht begrepen, bijv. voor welke voedselbronnen (nutrienten, water en licht) wordt er geconcurrerd, en in welke levensfase is concurrentie het meest effectief? Ook het samenspel van concurrentie met natuurlijke verstoringen (bijvoorbeeld door grote herbivoren of brand) is vaak onduidelijk, worden invasies juist bevorderd of afgeremd door verstoring? In hoofdstuk 4 heb ik onderzocht in welke mate ongestoorde savanne graslanden de invasie van *C. odorata* kunnen weerstaan en of deze biotische weerstand verminderd wordt door natuurlijke verstoringen van savannes, zoals brand en vertrapping en begrazing door herbivoren. We hebben twee veldexperimenten uitgevoerd in graslanden die sterk bedreigd werden door invasie met *C. odorata*, maar die nog niet in hoge mate geïnvadeerd waren. In een transplantatie experiment met zaailingen heb ik aangetoond dat overleving van *C. odorata* zaailingen ernstig werd belemmerd in onverstoorde

savanne graslanden, met mortaliteit tot 80% in ongebrande graslanden en tot 95% in gebrande graslanden. Wanneer de bodem verstoord werd (gesimuleerde vertrap-ping door herbivoren) nam de overleving sterk toe, terwijl gras knippen (gesimu-leerde begrazing) de overleving niet beïnvloedde. De overleving van *C. odorata* zaailingen was het hoogst wanneer bodemverstoring en gras knippen werden gecombineerd, zowel in de gebrande als de ongebrande graslanden. Uit deze resul-taten blijkt dat verstoringen door grote herbivoren de invasie van *C. odorata* in savanne graslanden kunnen vergemakkelijken, zowel direct doordat zaailingen beter presteren in aanwezigheid van verstoring, maar ook indirect door een hogere overle-vingskans na brand. In een transplantatie experiment met volgroeide *C. odorata* struiken heb ik aangetoond dat ook de groei van deze grote struiken (> 1m) ernstig werd belemmerd door concurrentie met inheemse grassen. De totale biomassa van de struiken werd gereduceerd met meer dan 50% in de concurrentie behandelingen. Ook de reproductie van *C. odorata* bleek sterk verminderd door de concurrentie met inheemse grassen. Echter, de concurrentie met inheemse grassen leidde niet tot hogere mortaliteit van *C. odorata*. Dit belangrijke resultaat geeft aan dat, hoewel de groei en de reproductie worden vertraagd, volgroeide *C. odorata* struiken prima in staat zijn te volharden in graslanden zodra zij zich gevestigd hebben. Uit deze twee studies blijkt dat het belangrijkste knelpunt voor *C. odorata* invasie in savanne gras-landen de vestiging van zaailingen is. Verstoringen zijn essentieel voor succesvolle zaailingenvestiging, omdat door verstoringen de concurrentie met de inheemse grasses tijdelijk opgeheven wordt en zaailingen kunnen ontsnappen naar het volgende levensstadium. Dus, hoewel de biotische weerstand van de natuurlijke graslanden *C. odorata* vestiging, groei en voortplanting vertraagt, is het niet voldoende om de *C. odorata* invasie die op dit moment de biodiversiteit van de Afri-kaanse savannes in gevaar brengt, volledig af te remmen. Als volgroeide struik kan *C. odorata*, weliswaar gehinderd in groei en reproductie, volharden in grasslanden en uiteindelijk zal deze soort beetje bij beetje de grassen uitschaduw en zo het concurrentie-evenwicht om laten slaan in zijn eigen voordeel.

Het controleren van invasieve planten door directe controlemaatregelen die gericht zijn op individuele soorten is uiterst moeilijk en vaak niet succesvol in de lange termijn. Echter, een aanpak gericht op het veranderen van ecosysteem-processen door bijvoorbeeld het verstoringregime, heeft veelbelovende resultaten laten zien in eerdere studies. De conventionele methode om *C. odorata* te contro-leren bestaat uit het kappen van de struiken en vervolgens de de resterende stomp en te vergiftigen. Deze methode is zeer arbeidsintensief en voortdurende nabehandeling is nodig vanwege de snelle hergroei vanuit de wortelstokken. In hoofdstuk 5 heb ik onderzocht of een integratie van de conventionele manuele en chemische methode met een ecosysteembenadering, gebaseerd manipulatie van het vuurregime, kan bijdragen tot de controle van de soort. *Chromolaena odorata* is een zeer licht ontvlambare, maar vuur-tolerante soort. Hoe *C. odorata* reageert op vuur, en vuur beïnvloedt is echter slecht begrepen. Wij hebben een grootschalig, volledig factorieel

veldexperiment uitgevoerd in een hevig geïnvadeerd savannebos. Onze resultaten lieten zien dat de combinatie van vuur met de conventionele controle methode zeer effectief bleek te zijn bij de controle van *C. odorata*. Deze behandeling bewerkstelligde een ecosysteem omschakeling van savannebos-gedomineerd habitat naar grasland-gedomineerd habitat. De behandeling waar alleen vuur werd toegepast, bleek niet succesvol in het terugdringen van *C. odorata* dichtheden. Juist het tegenovergestelde vond plaats. Na een jaar bleek de *C. odorata* dichtheid hoger dan bij aanvang van de studie. Vooral de oude struiken bleek zeer vuurresistent en veerkrachtig te zijn en groeiden binnen enkele weken weer uit vanuit de overlevende wortels, onafhankelijk van de intensiteit van het vuur. Vuurintensiteit bleek wel een effect te hebben op de jonge *C. odorata* struiken en zaailingen, deze werden effectiever gecontroleerd bij hogere vuurintensiteit. Maar ook hier bleek dat nog steeds een significant percentage van de planten uit kon groeien na vuur. Wanneer de conventionele controle methode (kappen en vergiftiging) als enige behandeling werd toegepast, verminderden *C. odorata* dichtheden in eerste instantie, maar de soort groeide wederom snel uit uit de (gemiste) wortelstokken en regelmatige nabehandeling zal nodig blijven voor meerdere opeenvolgende jaren om *C. odorata* dichtheden te kunnen verminderen. Concluderend, de gecombineerde aanpak van de directe controle van *C. odorata* via kappen en vergiftigen, en tegelijkertijd het manipuleren van het natuurlijke verstoringsregime door gecontroleerde branden, is succesvol in het verminderen van *C. odorata* dichtheden in dicht geïnvadeerd savannebos. Bovendien kunnen *C. odorata* struiken, vooral onder droge omstandigheden, worden gebruikt als brandstof om de ongewenste verdichting van inheemse struiken, zogenoemde ‘woody encroachment’ te beheersen en om dichte struwelen te herstellen in graslanden. Deze aanpak moet echter alleen gebruikt worden in ongewenste struwelen en geïnvadeerde savanna-bossen, die redelijk vuur-tolerant zijn. Te allen tijde moet worden voorkomen dat intensieve ‘Chromolaena-vuren’ ontsnappen naar waardevolle en zeldzame vuur-gevoelige habitats, zoals rivierbos, duinbos en de hoogland-bossen die het noorden van het Hluhluwe-iMfolozi Park bedekken. Deze habitats worden ernstig bedreigd door *C. odorata*, vooral vanwege de verandering van het vuurregime die deze soort teweeg brengt, *i.e.* het omhoogbrengen van oppervlakte-vuren naar het kronendak. Wanneer een vuur dat aangewakkerd wordt door *C. odorata* deze bos-habitats bereikt, is ernstige habitat vernietiging en het verlies van vele soorten het gevolg. Talrijke voorbeelden van dergelijke aangetaste hoogland-bossen kunnen worden gevonden in het park en haar directe omgeving.

Savannes worden gekenmerkt door de aanwezigheid van twee systeem-toestanden: savannebossen en graslanden. Er zijn verschillende mechanismen die de invasie van *C. odorata* in savannebossen en graslanden bepalen. Terwijl in het savannebos de hoge groeisnelheid en de specifieke groeivorm van *C. odorata* deze soort tot een superieure concurrent maken ten opzichte van de andere soorten, kan *C. odorata* in graslanden alleen invaderen in de aanwezigheid van verstoringen. In de graslanden vertoont *C. odorata* een ‘grootteafhankelijke concurrerende omkering’: *C. odorata* is

minder concurrerend in de zaailingenfase als de planten klein zijn en meer concurrerend als de planten zijn uitgegroeid tot volgroeide struiken en in staat zijn om de grassen uit te schaduwen. Vanwege het feit dat graslanden moeilijker te invaderen zijn dan savannebossen, zou een mogelijke controle strategie die gericht is op het verschuiven van de bos-gras verhoudingen naar een groter aandeel van graslandgedomineerde habitats met behulp van vuur en gekapte *C. odorata* struiken als brandstof waardevol kunnen blijken. In de praktijk zal deze aanpak echter zeer risicovol en moeilijk te realiseren zijn, omdat het vrijwel onmogelijk is dergelijke hoge-intensiteit vuren te controleren. In savannes kunnen dichte *C. odorata* monocultures beschouwd worden als een derde systeem-toestand naast savannebossen en graslanden, vanwege de volledig veranderde vegetatiedynamiek. Echter, eerdere studies hebben laten zien dat in afwezigheid van verstoringen, dichte *C. odorata* infestaties na 10–15 jaar verouderen en zich niet meer reproduceren, waardoor inheemse soorten zich weer kunnen vestigen. Hieruit blijkt dat dichte *C. odorata* monocultures een (verlengd) successiestadium vormen, maar geen climax. Mechanismen die de invasie van *C. odorata* in de hoogland-bossen met een volledig gesloten kronendak bepalen, zijn waarschijnlijk vergelijkbaar met die in tropische bossen. In deze systemen kan *C. odorata* alleen invaderen wanneer het kronendak verstoord is en zal het uiteindelijk weggeconcurrerd (uitgeschaduwd) worden zodra het kronendak zich weer sluit.

Uit mijn proefschrift blijkt dat *C. odorata* in staat is om zijn omgeving te transformeren naar zijn eigen voordeel (positieve terugkoppeling) en zodoende het normale functioneren van savanne systemen verstoort. Eén voorbeeld is de positieve terugkoppeling tussen *C. odorata* en bodemorganismen. Bodemorganismen in het uitheemse verspreidingsgebied stimuleren de uitheemse populaties van *C. odorata* tot een hogere investering in hoogte en stengelgroei. Hierdoor kan de soort succesvoller concurreren om licht met de lokale inheemse soorten. Een andere voorbeeld is het veranderen van het vuurregime. Door het induceren van een hoge vuurintensiteit en door het omhoogbrengen van oppervlakte-vuren naar het kronendak, vermindert *C. odorata* de concurrentie met inheemse bomen. Vanwege zijn vermogen om snel te kunnen hergroeien uit de wortelstokken, zal de soort vervolgens dominant worden voordat de inheemse soorten kunnen terugkomen. Deze positieve terugkoppeling-interacties geven een beter inzicht in het functioneren van *C. odorata* in savannes en geven een antwoord op de vraag waarom deze soort zo dominant kan worden. Tegelijkertijd geeft het ons handvaten om deze zeer invasieve soort effectiever te kunnen controleren.

