

Natuur.focus

Afgiftekantoor
Antwerpen X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER – SEPTEMBER 2009 – JAARGANG 8 – NUMMER 3
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



**Stikstof en fosfor in
heischrale graslanden**



**Voortplanting bij
Kleine zonnedauw**



**Natuurdoelen Europese
habitats en soorten**



Langeafstands- verbreiding van de Maasraket langs de Grensmaas

Exoot lift mee met rivierdynamiek

Hans Jacquemyn, Kris Van Looy, Peter Breyne & Olivier Honnay

Langeafstandsverbreiding bepaalt in belangrijke mate de snelheid waarmee planten- en dierenpopulaties zich ruimtelijk uitbreiden en vormt een belangrijke component in de areaaluitbreiding van exotische soorten. Nochtans is het niet eenvoudig om de frequentie en de afstanden waarover organismen zich over lange afstanden verbreiden te bepalen. Dit geldt in het bijzonder voor planten. In deze bijdrage presenteren we gegevens die duidelijk weergeven dat langeafstandsverbreiding heeft bijgedragen tot de recente areaaluitbreiding van de exotische plantensoort Maasraket (*Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum*) langs de Grensmaas.



Grindbanken langs de Grensmaas (foto: Vilda/Yves Adams)

Nederlandstalige naam	Wetenschappelijke naam	Habitat
Amerikaanse asters	<i>Aster americ.</i>	Vochtige tot natte ruigten
Canadese waterpest	<i>Elodea canadensis</i>	Matig tot zeer voedselrijk water
Smalle waterpest	<i>Elodea nutallii</i>	Matig tot zeer voedselrijk water
Japanse duizendknoop	<i>Fallopia japonica*</i>	Voedselrijke vochtige ruigten en struweel
Aardpeer	<i>Helianthus tuberosus*</i>	Voedselrijke natte tot vochtige ruigten
Kaukasische berenklaauw	<i>Heracleum mantegazzianum*</i>	Voedselrijke vochtige tot droge ruigten
Reuzenbalsemien	<i>Impatiens glandulifera*</i>	Voedselrijke natte tot vochtige ruigten
Mahonia	<i>Mahonia aquifolium</i>	Struwelen en jonge bossen op droge grond
Amerikaanse vogelkers	<i>Prunus serotina*</i>	Voedselarme, (matig) zure, vochtige tot droge bossen
Canadese guldenroede	<i>Solidago canadensis</i>	Grasland en braakland
Late guldenroede	<i>Solidago gigantea</i>	Grasland en braakland

Tabel 1. Overzicht van plantensoorten die in Vlaanderen als invasief worden beschouwd (bron: Harmonia database 2009). Soorten met een * werden in het studiegebied aangetroffen.

Exotische soorten: vreemde eenden in de bijt

Steeds meer planten- en diersoorten slagen erin om zich buiten hun natuurlijk verspreidingsgebied te vestigen en zo hun areaal uit te breiden. Als soorten zich in een bepaald gebied buiten hun natuurlijk verspreidingsgebied vestigen doordat ze door menselijk handelen aangevoerd worden, worden ze als exoten bestempeld. Sommige van deze soorten kunnen bijzonder snel grote oppervlakten innemen en zelfs een bedreiging vormen voor de inheemse biodiversiteit (Parker & Reichard 1998). In deze context spreekt men wel eens van invasieve soorten. Het is echter niet zo dat alle soorten die in een gebied geïntroduceerd worden, er ook daadwerkelijk in slagen om zich te vestigen en levensvatbare populaties op te bouwen. Men schat dat ongeveer een tiende van alle plantensoorten die in een gebied geïntroduceerd worden sporadisch opduikt, maar na verloop van tijd spontaan terug verdwijnt. Eén tiende hiervan (1 op 100 soorten) kan zich echter wel vestigen en levensvatbare populaties opbouwen en hiervan blijkt een tiende (1 op 1000 soorten) invasief te zijn (Williamson & Brown 1986). In België worden thans een 11-tal plantensoorten als invasief en een bedreiging voor de inheemse biodiversiteit beschouwd (Tabel 1, Harmonia database 2009).

Niet alle habitats zijn bovendien even gevoelig voor introductie en vestiging van exotische soorten. Het blijken vooral habitats die een hoge graad van verstoring kennen die bijzonder gevoelig zijn. Rivieroevers zijn in deze context ideaal (Pyšek & Prach 1993, Stohlgren et al. 1998, Hood & Naiman 2000, Richardson et al. 2007) en veel invasieve soorten worden dan ook vaak langsheen rivieren teruggevonden (Tabel 1). Tot de best gekende voorbeelden die ook in Vlaanderen kunnen teruggevonden worden, behoren

Reuzenbalsemien *Impatiens glandulifera* (Figuur 1, Pyšek & Prach 1995) en de Reuzenberenklaauw *Heracleum mantegazzianum* (Walker et al. 2003), hoewel deze laatste in Vlaanderen helemaal niet langs rivieren voorkomt.

Rivieroevers zijn ideale habitats voor exotische plantensoorten omdat door de wisselende waterstanden constant open plekken worden gecreëerd die gemakkelijk kunnen worden gekoloniseerd. Verder wordt aangenomen dat de snelle uitbreiding van soorten langs rivieroevers mee in de hand wordt gewerkt door het feit dat zaden of andere plantendelen (wortels, stengels met vruchten, ...) gemakkelijk over grote afstanden door het water langsheen rivieren verspreid kunnen worden (Boedeltje et al. 2004). Nochtans zijn er maar weinig empirische gegevens voorhanden die langeafstandsverbreding van plantensoorten langsheen rivieren aantonen.

Langeafstandsverbreding: zoeken naar een speld in een hooiberg

Dit houdt voornamelijk verband met het feit dat het in de praktijk niet zo eenvoudig blijkt te zijn om de frequentie en de afstand van deze verbredingsgebeurtenissen over grote afstanden in kaart te brengen. Vooral omdat het bijzonder moeilijk is gebleken om de uiteinden van de verbredingscurve in kaart te brengen. De meeste zaden landen immers in de onmiddellijke nabijheid van de moederplant en slechts een beperkt aantal wordt over grotere afstanden verspreid. Het spreekt voor zich dat het detecteren van deze gebeurtenissen steeds moeilijker wordt naarmate hun frequentie afneemt.

Met de opkomst van genetische technieken en nieuwe statistische methoden is het echter wel mogelijk geworden om sporadische verbreding van zaden of plantendelen over grotere afstanden waar te nemen (Ouborg et al. 1999, Wang & Smith 2002, Nathan et al. 2003). Zo toonden Australische onderzoekers onlangs aan dat zaden van de struik *Daviesia triflora*, die normaal gezien door mieren worden verspreid, sporadisch over afstanden van enkele honderden meters tot zelfs een kilometer worden verspreid (He et al. 2009a). Op een gelijkaardige manier toonden dezelfde onderzoekers aan dat zaden van twee *Banksia*-soorten eveneens over veel grotere afstanden verspreid werden dan tot op heden werd aangenomen (He et al. 2004, 2009b). Deze studies maakten gebruik van zogenaamde genetische toewijzingsanalyses (E: *assignment analyses*), waarbij de genetische eigenschappen van een individu vergeleken worden met de genetische eigenschappen van populaties. De methode bestaat er uiteindelijk in dat individuen toegewezen worden aan populaties waarmee



Figuur 1. Reuzenbalsemien is een invasieve soort die zich gemakkelijk over grote afstanden langsheen rivieren verspreidt (foto: Rein Brys)



Figuur 2. Maasraket is van oorsprong een alpiene soort van de Pyreneeën, die zich de afgelopen decennia echter vlot verspreid heeft langs de Maas. Het is een meerjarige pioniersoort van grindig-zandige afzettingen die aanwezig blijft tot in de graslandfase. (foto: Kris Van Looy)



Figuur 3. Grootschalig rivierherstel van de Maas tussen Maastricht en Maaseik (foto: Kris Van Looy)

hun genetische kenmerken het meest in overeenstemming zijn. In deze studie gebruikten we gelijkaardige moleculaire technieken om de verbreiding van de Maasraket *Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum* langs de Grensmaas in kaart te brengen.

Maasraket in de Maasvallei: een voorbeeld van een recente kolonisatie

Maasraket *Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum* is een kleine, kortlevende plantensoort die oorspronkelijk inheems is in een klein gebied in de Pyreneeën (Hegi 1986). Hoewel de eerste populaties van Maasraket al voor 1972 in het gebied van de Grensmaas waargenomen werden (van Rompaey & Delvosalle 1978), werden ze hoofdzakelijk als niet standhoudend omschreven. Het is pas met de hoogwaters van midden jaren '90 dat de eerste min of meer continue populaties van enige omvang zich vormden (Jacquemyn et al. 2006). Thans wordt de soort hoofdzakelijk teruggevonden op de stenen oeverbeschoeiingen en in mindere mate op de lagere grindstranden en soms ook in de uiterwaarden (Verloove 2002) (**Figuur 2**). Vermoedelijk werd de soort uit Spanje in ons land geïntroduceerd met de import van wol voor de plaatselijke textielindustrie (Verloove 2002). De eerste meldingen van de soort dateren van 1824, waarbij vindplaatsen langsheen de Vesder werden gerapporteerd. Nadien is de soort langzaam stroomafwaarts gemigreerd, en werd ze ongeveer 40 jaar geleden voor het eerst langsheen de Maas geobserveerd.

Om een beter zicht te krijgen op de verspreiding en ruimtelijke verbreiding van Maasraket langs de Grensmaas werd getracht alle huidige populaties tussen Maastricht en Maaseik in kaart te brengen. In dit gebied wordt in het kader van een grootschalig natuur- en rivierherstelproject de natuurlijke dynamiek van de rivier in ere hersteld (**Figuur 3**), waarbij de dijken grotendeels verwijderd worden en natuurlijke overstromingen terug kunnen plaatsvinden. De hoeveelheid water die doorheen de Maas stroomt, vertoont grote schommelingen, gaande van 10 m³ per seconde gedurende droge periodes tot meer dan 3.000 m³ per seconde gedurende periodes van hevige neerslag. In de periode 1980-2009 waren er vijf grote overstromingen (1982, 1993, 1995, 2000 en 2002) waarbij de waterafvoer meer dan 2.200 m³ per seconde bedroeg. Tijdens deze overstromingen werden zandige sedimenten en grindbanken afgezet, die al snel door Maasraket gekoloniseerd werden en lange tijd standhielden (**Figuur 4**). Daarnaast zijn er een aantal populaties terug te vinden op de grindbanken in de onmiddellijke nabijheid van de rivier.

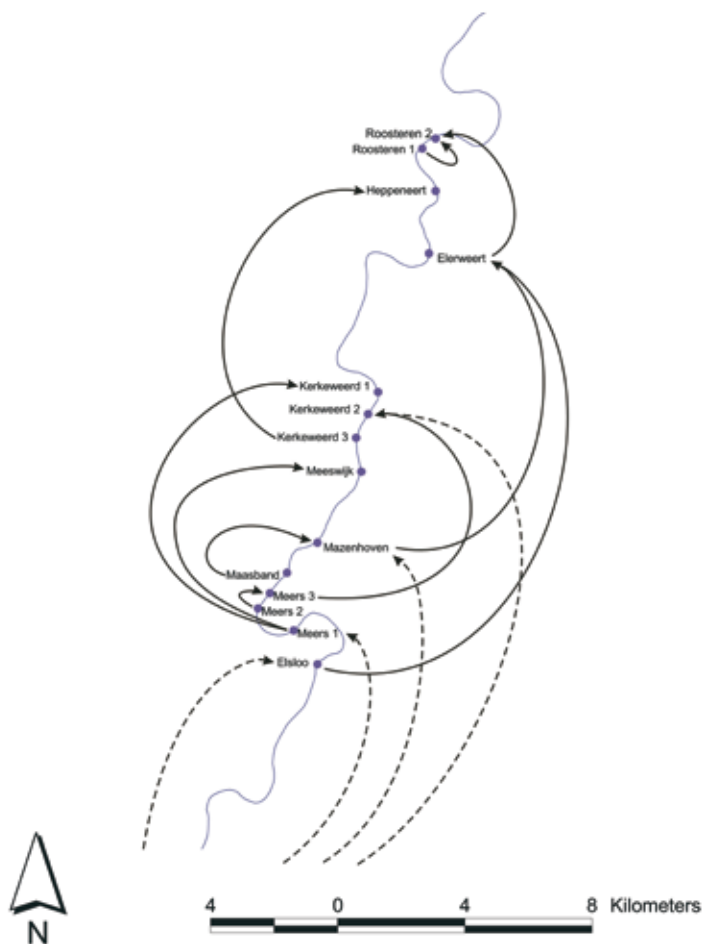
In 2004 werden alle populaties van Maasraket die in het studiegebied teruggevonden werden bemonsterd (**Figuur 5**). Het gaat in totaal om 14 populaties die verspreid liggen tussen Elsloo in het zuiden en Maaseik in het noorden. De afstand tussen de verschillende populaties varieert daarbij van 0,56 km tot 25,6 km (gemiddelde: 9,8 km). In elke populatie bepaalden we de populatiegrootte door het aantal bloeiende individuen te tellen. Van twintig individuen werd een bladstaal verzameld voor genetische analyses. Dit bladmateriaal werd meteen ingevroren in vloeibare stikstof en naar het labo gebracht voor verder analyse.

Genetische analyses

We gebruikten de AFLP techniek om de genetische structuur van de onderzochte populaties in kaart te brengen. Hierbij wordt het totale genoom in kleinere fragmenten opgedeeld met behulp van bepaalde enzymen (restrictie-enzymen), waarna een deel (meerdere honderden) van de fragmenten vermeerderd worden door middel van PCR amplificatie. Deze fragmenten worden dan



Figuur 4. Zandige afzetting na de hoogwaterstand van 2000 die gekoloniseerd werd door Maasraket (foto: Kris Van Looy)

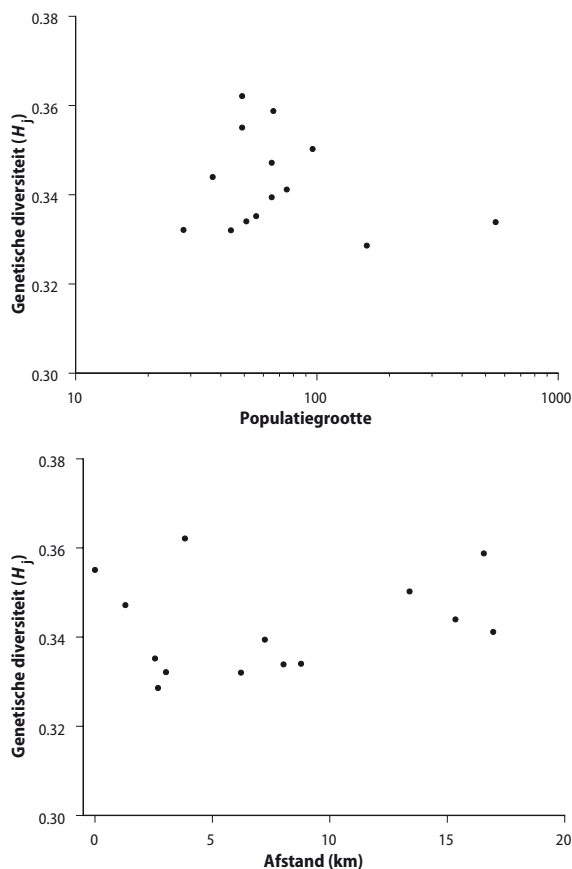


Figuur 5. Vastgestelde verbreiding van zaden tussen populaties van Maasraket in het studiegebied op basis van de statistische toewijzing van individuen aan populaties op basis van AFLP markers. Volle lijnen duiden op toewijzing aan een populatie binnen het studiegebied, terwijl stippellijnen toewijzing aan een populatie buiten het studiegebied aangeeft.

gemerkt en nadien gescheiden volgens grootte door middel van gelelectroforese, een scheidingstechniek waarbij DNA-fragmenten onder invloed van een elektrisch veld bewegen in een gel. Dit levert voor elk individu een bandenpatroon (ook wel genetische vingerafdruk genoemd) op. Hoe nauwer verwant twee individuen zijn, hoe gelijkaardiger het bandenpatroon. Ten slotte wordt voor elk individu de aan- of afwezigheid van de gemerkte DNA fragmenten bepaald. Het resultaat is een matrix waarin per individu aangeduid is of het DNA-fragment aanwezig (1) of afwezig (0) is. Voor meer details verwijzen we naar Jacquemyn et al. (2009).

Op basis van de bekomen matrices berekenden we voor elke populatie de genetische diversiteit. We berekenden ook een maat van genetische differentiatie tussen de onderzochte populaties. Deze geeft de genetische afstand tussen een reeks ruimtelijk gescheiden populaties weer. Hoe hoger de genetische differentiatie, hoe meer twee populaties verschillen in hun genetische samenstelling. Genetische differentiatie wordt meestal voorgesteld door het symbool F_{ST} . F_{ST} -waarden variëren tussen 0 (de populaties zijn genetisch identiek) en 1 (de populaties zijn genetisch volledig verschillend). Om na te gaan of populaties die dicht bij elkaar gelegen zijn genetisch meer op elkaar lijken dan populaties die verder uit elkaar liggen, zetten we ook de geografische afstanden uit ten opzichte van genetische afstanden.

Doordat populaties in mindere of meerdere mate genetisch van elkaar verschillen, bijvoorbeeld als een gevolg van genetische drift of een beperkte uitwisseling van zaden en/of pollen, bezit elke populatie specifieke genetische kenmerken. Dat impliceert dat op basis van de genetische kenmerken van een populatie in zijn geheel kan nagegaan worden of een individu beantwoordt aan de kenmerken van de populatie waarin ze bemonsterd werd, of eerder aan kenmerken van een andere populatie in het studiegebied. In het laatste geval kunnen we ervan uitgaan dat we te maken hebben met een migrant. Aangezien de overdracht van genetisch materiaal in planten kan gebeuren via pollen of via zaden, kan migratie het gevolg zijn van zaadverbreiding of pollen-

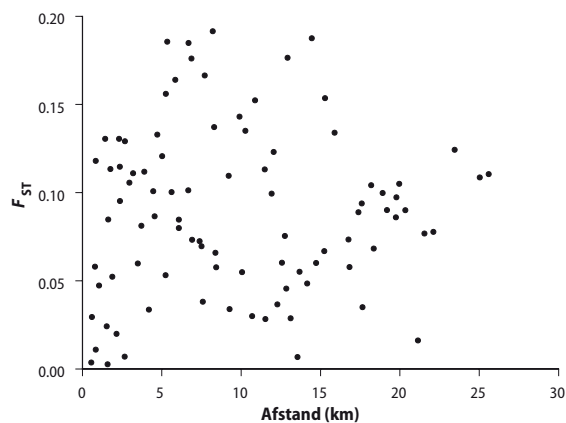


Figuur 6. Relatie tussen (a) populatiegrootte en (b) afstand langs de rivier en genetische diversiteit in 16 populaties van Maasraket langsheen de Grensmaas.

verbreding. In ons geval gingen we ervan uit dat de migratie het resultaat is van zaadverbreding en niet van de verbreding van pollen. De reden hiervoor is dat de gemiddelde afstand tussen de bemonsterde populaties ongeveer 9 km bedraagt, en Maasraket voornamelijk bestoven wordt door kleine vliegjes die zelden dergelijke grote afstanden overbruggen. Vermits we voor elke migrant op basis van statistische testen met een zekere graad van waarschijnlijkheid ook de populatie van herkomst kunnen bepalen, laat dat ons ook toe de afstand te berekenen die het individu afgelegd heeft om de populatie te bereiken, en op die manier dus een beeld te verkrijgen van de frequentie en de afstanden waarover zaden over lange afstanden verbreed worden.

Voornaamste resultaten

De 14 onderzochte populaties varieerden in populatiegrootte tussen 37 en 551 bloeiende individuen. Onderzoek naar de genetische structuur van deze populaties toonde aan dat de populaties op de hoger gelegen zandige afzettingen genetisch verschilden van de lager gelegen populaties (Jacquemyn et al. 2006). Vermoedelijk zijn deze populaties ontstaan na de grote hoogwatergolven van 2000, toen tal van nieuwe populaties zich vestigden in het gebied. De lager gelegen populaties zijn meer recente uitbreidingen, die zich in de onmiddellijke nabijheid van de rivier bevinden. De gemiddelde genetische diversiteit binnen populaties was zeer groot, en niet gerelateerd aan populatiegrootte (Figuur 6a) of positie langs de rivier (Figuur 6b). De genetische differentiatie was bovendien niet bijzonder groot ($F_{ST} = 0,08$), wat aangeeft dat er regelmatig uitwisseling van genetisch materiaal tussen populaties plaatsvindt. Deze gegevens worden bevestigd wanneer we



Figuur 7. De relatie tussen paarsgewijze genetische afstanden en geografische afstanden voor 16 populaties van Maasraket langsheen de Grensmaas.

geografische afstanden uitzetten ten opzichte van genetische afstanden (Figuur 7). Uit de figuur blijkt zeer duidelijk dat naburige populaties niet meer op elkaar lijken dan ver uit elkaar gelegen populaties, wat eveneens suggereert dat binnen het studiegebied de uitwisseling van genetisch materiaal ook over grotere afstanden plaatsvindt.

Deze gegevens worden verder bevestigd wanneer we migratiepatronen onderzoeken. Niet minder dan 13 van de 242 (5,4%) bemonsterde individuen konden niet toegewezen worden aan de populatie waaruit ze bemonsterd werden en kunnen dus als migranten beschouwd worden. Negen (3,7%) daarvan konden toegewezen worden aan een andere populatie binnen het studiegebied. In al deze gevallen gaat het om stroomopwaarts gelegen populaties, wat aangeeft dat verbreding enkel in stroomafwaartse richting gebeurde (Figuur 5). De afstanden die daarbij overbrugd werden, varieerden van 0,56 km tot meer dan 21 km (gemiddelde: 6,94 km; mediaan: 6,91 km). Vier individuen waren genetisch zo verschillend dat ze aan geen enkele populatie binnen het studiegebied konden toegewezen worden en dus vermoedelijk van buiten het studiegebied afkomstig waren. Vermits er op het ogenblik van de bemonstering geen andere stroomafwaartse populaties voorkwamen, kunnen we ervan uitgaan dat er nog continu instroom van genetisch materiaal van stroomopwaarts gelegen populaties buiten het studiegebied optreedt.

Bespreking

De eerste populaties van Maasraket werden al voor 1972 in de Maasvallei beschreven, zij het als 'niet standhoudend' (van Rompaey & Delvosalle 1978). Er kan dus van uitgegaan worden dat het toen om sporadische vondsten ging van populaties van geringe grootte. In 2004 vonden we echter veertien min of meer permanente populaties in het gebied tussen Elsloo en Maaseik. Sommige van deze populaties hadden bovendien reeds een aanzienlijke populatiegrootte bereikt. In de meest omvangrijke populatie telden we niet minder dan 551 bloeiende individuen. Deze gegevens geven dus duidelijk weer dat Maasraket zich op relatief korte tijd uitgebreid heeft en verschillende permanente populaties heeft weten te vestigen. Op dit moment kan de soort echter niet als invasief beschouwd worden, aangezien ze de vegetatie nooit volledig domineert.

Uit onze gegevens blijkt verder dat de plant handig gebruik heeft gemaakt van de rivierdynamiek om op relatief korte tijd grote afstanden te overbruggen. Op basis van genetische merkers stelden

we vast dat Maarsraket zich regelmatig over grote afstanden weet te verbreiden, in het meest extreme geval zelfs meer dan 20 km. Niet minder dan 6% van alle bemonsterde individuen kon toegewezen worden aan een andere populatie dan degene waarin ze bemonsterd werd. Bovendien gaven onze resultaten duidelijk weer dat transport van zaden enkel in stroomafwaartse richting gebeurde. Het is vooralsnog niet duidelijk hoe transport van zaden precies plaatsgrijpt. Het zou kunnen dat hele plantendelen (bv. takken met hauwtjes) losgerukt worden bij extreme waterdebieten (> 2.000 m³ per seconde) en zo over grote afstanden worden verspreid. Deze manier van verbreiding werd ook aangetoond bij de Hemelboom *Ailanthus altissima* (Kowarik & Säumel 2008). Maar het zou ook kunnen dat zaden in het snelstromende water vallen, gedurende een bepaalde periode blijven drijven en zo over grotere afstanden meegevoerd worden. Daarnaast vonden we dat er nog steeds zaden van hoger gelegen populaties buiten het studiegebied in het studiegebied binnenstromen. Deze gegevens worden bevestigd wanneer we naar de

patronen van genetische diversiteit kijken. Indien er geen influx van genetisch materiaal van stroomopwaartse populaties zou optreden, en er is constante stroomafwaartse verplaatsing van genetisch materiaal, dan zouden stroomopwaartse populaties een lagere genetische diversiteit moeten vertonen dan stroomafwaartse populaties waar zich een constante accumulatie van allelen voordoet. Dit was duidelijk niet het geval.

Besluit

Onze gegevens tonen duidelijk aan dat langeafstandsverbreiding van zaden van Maarsraket sporadisch plaatsgevonden heeft, wat meteen ook suggereert dat het meer dan waarschijnlijk heeft bijgedragen tot de recente areaaluitbreiding van Maarsraket langs de Grensmaas. Deze resultaten bevestigen dus eerdere studies die aantoonde dat exotische plantensoorten dankbaar gebruik maken van riviersystemen om zich snel over grote afstanden te verplaatsen en er op die manier in slagen om op korte tijd hun areaal gevoelig uit te breiden.

Summary:

JACQUEMYN H., VAN LOOY K., BREYNE P. & HONNAY O. 2009. Long-distance seed dispersal and range expansion of the exotic plant species *Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum* along the River Meuse. *Natuur.focus* 8(3): 84-89. [in Dutch]

Riparian habitats are particularly prone to invasion of non-indigenous plant species and several species have been shown to rapidly expand their range along river networks. Long-distance seed dispersal is an important factor determining spatial spread and range expansion rates of plant populations. Although river systems may facilitate the transport of seeds, there is still relatively little empirical evidence for long-distance seed dispersal along river networks and most studies to date are inconclusive with regards to the direction (upstream vs. downstream) of seed movement. In this study, we provide empirical evidence that downstream long-distance seed dispersal has facilitated range expansion

of the exotic plant *Sisymbrium austriacum* located along a dynamic river system. Using assignment analyses, we show that more than 6% of the sampled individuals were allocated to a population other than the one from which it was sampled. Of these, 9 individuals were assigned to a known population within the area, the furthest being more than 20 km away from the population from which it was sampled. Another 4 individuals were allocated to populations outside the range of sampled populations, indicating continuing influx of propagules. All source populations were located upstream, thus providing strong evidence for downstream migration of propagules. However, there was no relationship between the proportion of polymorphic loci and geographic distance along the river course, suggesting replenishment of alleles lost due to dispersal. These results support the general view that river systems may serve as efficient transport agencies of plant species and thus may play an important role in increasing the spatial spread and range expansion rates of both native and exotic plant species.

DANK

De gegevens voor deze studie werden verzameld in het kader van FWO project G.0310.05N, dat in onderlinge samenwerking werd uitgevoerd door de Katholieke Universiteit Leuven en het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.

AUTEURS:

Hans Jacquemyn is postdoctoraal onderzoeker en Olivier Honnay is professor Ecologie aan de Katholieke Universiteit Leuven. Kris Van Looy is onderzoeker aan het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO) en bestudeert reeds gedurende vele jaren de evolutie van het riviersysteem in het gebied van de Grensmaas. Peter Breyne is onderzoeker genetische diversiteit aan het INBO.

CONTACT:

Hans Jacquemyn, Afdeling Plantenecologie en Systematiek, Departement Biologie, Katholieke Universiteit Leuven, Kasteelpark Arenberg 31, 3001 Heverlee. E-mail: hans.jacquemyn@bio.kuleuven.be

Referenties

- Boedeltje G., Bakker J.P., Ten Brinke A., van Groenendael J.M. & Soesbergen M. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786-796.
- Harmonia database. 2009. Belgian Forum on Invasive Species. URL: <http://ias.biodiversity.be>, accessed on 10 augustus 2009.
- He T.H., Krauss S.L., Lamont B.B., Miller B.P. & Enright N.J. 2004. Long-distance seed dispersal in a metapopulation of *Banksia hookeriana* inferred from a population allocation analysis of amplified fragment length polymorphism data. *Molecular Ecology* 13: 1099-1109.
- He T., Lamont B.B., Krauss S.L., Enright N.J., Miller B.P. & Gove A.D. 2009a. Ants cannot account for interpopulation dispersal of the arillate pea *Daviesia triflora*. *New Phytologist* 181: 725-733.
- He T., Lamont B.B., Krauss S.L., Enright N.J. & Miller B.P. 2009b. Long-distance dispersal of seeds in the fire-tolerant shrub *Banksia attenuata*. *Ecography*, in druk.
- Hegi G. 1986. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, Band IV, Teil 1. P. Parey, Berlin.
- Hood W.G. & Naiman, R.J. 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology* 148: 105-114.
- Jacquemyn H., Honnay O., Van Looy K. & Breyne P. 2006. Spatiotemporal structure of genetic variation of a spreading plant metapopulation on dynamic riverbanks along the Meuse River. *Heredity* 96: 471-478.
- Jacquemyn H., Van Looy K., Breyne P. & Honnay O. 2009. The Meuse river as a corridor for range expansion of the exotic plant species *Sisymbrium austriacum*: evidence for long-distance seed dispersal. *Biological Invasions*, in druk.
- Kowarik I. & Säumel I. 2008. Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*. *Plant Ecology* 198: 241-252.
- Nathan R., Perry G., Cronin J.T., Strand A.E. & Cain M.L. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103: 261-273.
- Ouborg N.J., Piquot Y. & van Groenendael J.M. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87: 551-568.
- Parker I.M. & Reichard S.H. 1998. Critical issues in invasion biology for conservation science. In: Fiedler P.L. & Kareiva P.M. (eds.) *Conservation Biology for the Coming Decade*. Chapman & Hall, pp. 283-305.
- Pyšek P. & Prach P. 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats – a comparison of four species alien to Central Europe. *Journal of Biogeography* 20: 413-420.
- Pyšek P. & Prach P. 1995. Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – a century of spreading reconstructed. *Biological Conservation* 74: 41-48.
- Richardson D.M., Holmes P.M., Esler K.J., Galatowitsch S.M., Stromberg J.C., Kirkman S.P., Pyšek P. & Hobbs R. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration projects. *Diversity and Distributions* 13: 126-139.
- Stohlgren T.J., Bull K.A., Otsuki Y., Villa C.A. & Lee M. 1998. Riparian zones as havens for exotic plant species in the central grasslands. *Plant Ecology* 138: 113-125.
- van Rompaey E. & Delvosalle L. 1979. Atlas van de Belgische en Luxemburgse flora. Pteridofyten en Spermatofyten. 2e uitgave. Domein van Bouchout, Meise.
- Verloove F. 2002. Ingeburgerde plantensoorten in Vlaanderen. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud nr. 20, Brussel.
- Walker N.F., Hulme P.E. & Hoelzel A.R. 2003. Population genetics of an invasive species: implications for the role of life history, demographics and independent introductions. *Molecular Ecology* 12: 1747-1756.
- Wang B.C. & Smith T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-386.
- Williamson M. & Brown K. 1986. The analysis and modelling of British Invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 314: 505-522.