

An Vanden Broeck
& Sven de Vries



Foto 1. Ooibos met Europese zwarte populier als indicatorsoort (Donau, Kroatië) (foto: An Vanden Broeck).

Spontaan herstel van zachthout-ooibos: complicaties door verspreiding en vermenging van genen bij populieren

Langs de oevers van grote rivieren, zoals de Maas en de Waal, worden regelmatig kiemplanten en jonge boompjes van de populier aangetroffen. Natuurontwikkelingsprojecten in het rivierengebied, zoals het project langs de Gemeenschappelijke Maas, creëren nog meer geschikte kiemplaatsen voor de populier. Deze jonge populieren vormen de aanzet voor spontaan herstel van rivierbos. Maar hoe zit het met hun identiteit? Zijn ze afkomstig van de Europese zwarte populier, van de alom aangeplante cultuurpopulier of van een vermenging tussen beiden? Op basis van morfologische kenmerken is dit moeilijk te achterhalen. DNA-technieken laten toe om de genetische identiteit van de jonge populieren te ontrafelen en processen, zoals kruisen en genetische vervuiling of introgressie, te bestuderen. Via inzicht in deze processen kunnen we ons een beeld vormen van hoe spontaan ontwikkeld rivierbos er in de toekomst zou kunnen uitzien.

Ooibossen

Ooibossen behoren tot één van de meest diverse ecosystemen wereldwijd (foto 1). Ze vormen het leefgebied van talrijke planten en dieren, en zijn daarom ook opgenomen in de lijst van prioritair te beschermen habitats in Europa (Vochtige alluviale bossen, Code H91Eo). Bovendien leveren ooibossen belangrijke ecosystemediensten; ze breken de kracht van het water, verhinderen grondverzakkingen en bodemerrosie en beschermen zo omliggende bewoonde gebieden tegen de grillen van de rivier. De Europese zwarte populier (*Populus nigra*) speelt een sleutelrol in dit proces. Deze soort is uitstekend aangepast aan hoge stroomsnelheden en overstromingen. Op plaatsen waar andere soorten het laten afweten, is de Europese zwarte populier in staat zich te

vestigen en houdt hij zand- en grindafzetting vast. Hierdoor hoogt het terrein op en wordt de kracht van de rivier getemperd. Deze wijzigingen maken de vestiging van andere soorten mogelijk, zoals Schietwilg (*Salix alba*), Kraakwilg (*Salix fragilis*) en Zwarte els (*Alnus glutinosa*). In Vlaanderen en in grote gebieden van Nederland is de Europese zwarte populier uiterst zeldzaam. In deze gebieden is een spontane kolonisatie van de Europese zwarte populier langs rivieren met een herstelde rivierdynamiek, zo goed als uitgesloten. Zowel in Nederland als in Vlaanderen zijn herintroducties gebeurd waarbij aanplantingen van de Europese zwarte populier moeten dienen als bronpopulaties met als doel de productie van zaden voor spontane kolonisatie van geschikte standplaatsen. In

dit opzicht is het belangrijk te weten of en hoe deze bronpopulaties en de nakomelingen ervan, zich zullen vermengen met de Canadapopulier (*Populus x canadensis*). Ook is het belangrijk te kunnen inschatten of de alom aanwezige Canadapopulier zich kan voortplanten en in competitie kan treden met de verwante, Europese zwarte populier en zo de plaats van de inheemse populier langs onze rivieren zou kunnen innemen.

Cultuurpopulieren

In grote delen van Vlaanderen en Nederland is de populier de meest aangeplante boomsoort en bepaalt hij het landschappelijk karakter. Er bestaan verschillende soorten en variëteiten populier, maar het is vooral de Euramerikaanse of Canadapopulier die sinds het eind van de 19e eeuw frequent wordt aangeplant voor houtproductie. De Canadapopulier is een verzamelnaam voor een reeks hybriden die ontstaan zijn uit spontane of kunstmatige kruisingen tussen de Amerikaanse zwarte populier, (*Populus deltoides*) en de Europese zwarte populier. De eerstgenoemde boomsoort is omstreeks 1700 geïmporteerd uit het oosten van Noord-Amerika, maar is tegenwoordig nauwelijks nog aanwezig in onze contreien (Houtzagers, 1937). Naast Canadapopulieren worden ook Westamerikaanse balsempopulieren (*Populus trichocarpa*) en balsemhybriden (bv. *P. deltoides* x *P. trichocarpa*) aange-

plant. De Italiaanse populier (*P. nigra* cv. *Italica*) is ook een cultuurpopulier, te herkennen aan de smalle kroonvorm, die in Vlaanderen ook wel kaarspopulier wordt genoemd. Deze mannelijke kloon of variëteit die veel wordt aangeplant als windscherm is waarschijnlijk een mutant van een Europese zwarte populier afkomstig uit de Balkan regio. In Nederland zijn nog enkele andere cultuurvariëteiten van Europese zwarte populier in de handel. In België worden, met uitzondering van de Italiaanse populier, geen Europese zwarte populieren verhandeld.

Cultuurvariëteiten van populier worden vegetatief vermeerderd via stek en zijn dus klonen. In Nederland en België worden ongeveer 20 verschillende klonen gebruikt voor aanplant (Beringen, 1998). Vele hiervan zijn genetisch verwant. Aanplantingen van populier bestaan doorgaans uit één variëteit of kloon en bevatten dus een heel beperkte genetische diversiteit.

Inheemse populieren

Een soort is inheems in een bepaald gebied wanneer dat gebied behoort tot het natuurlijk verspreidingsareaal van die soort. Drie populierensoorten worden in West-Europa als inheems beschouwd: de Tril- of Ratelpopulier (syn. esp) (*Populus tremula*), de Grauwe abeel (*P. x canescens*) en de Europese zwarte populier. Het inheems karakter van deze laatste heeft vroeger nog even ter discussie gestaan (o.a. De Lange, 1983), maar met behulp van huidige DNA-technieken heeft men aanwijzingen die het vermoeden van het inheems karakter ondersteunen (Cottrell et al., 2004 ; Vanden Broeck et al., 2003). Nederland en België behoren bijgevolg tot het natuurlijk verspreidingsgebied van de Europese zwarte populier, ook wel zwarte populier genoemd. De Grauwe abeel is vermoedelijk ontstaan in prehistorische tijden uit een spontane kruising (syn. hybridisatie) tussen de Trilpopulier en de Witte abeel (*Populus alba*). In die periode was de Witte abeel vermoedelijk wel in West-Europa aanwezig. Toen de klimatologische omstandigheden ongunstig werden voor de Witte abeel, is deze verdwenen. De Grauwe abeel, beter aangepast aan het nieuwe klimaat, kon vermoedelijk wel standhouden (Koster in Van Slycken, 1998). In de loop van de 18e en 19e eeuw, werden inheemse populieren vervangen door productievere cultuurpopulieren. Inheemse populieren zijn hierdoor een zeldzaamheid geworden.



Foto 2. Mannelijke bloem (katje) van de zwarte populier (bron: EUFORGEN Populus nigra Network).

Als sleutelsoort van zachthout-ooibossen komt de Europese zwarte populier van nature voor langs de oevers van grote rivieren in Europa en delen van Azië, in dezelfde valleigebieden waar cultuurpopulier veel wordt aangeplant. Met de toenemende aandacht van het beleid voor het herstel van de dynamiek van grote rivieren, wordt ook de natuurlijke habitat van de Europese zwarte populier hersteld. Bij het wegwerken van dijken ontstaan vochtige, onbegroeide oevers die uiterst geschikte kiemplaatsen vormen voor populier. Op deze plaatsen wordt regelmatig verjonging van populier waargenomen. Over het voorkomen van kruisingen tussen de cultuurpopulier en de Europese zwarte populier, het kolonisatiepotentieel van beide soorten en hun concurrentie op de groeiplaats is nog maar weinig bekend.

Hybridisatie en introgressie

Het kruisen van een cultuurvariëteit met een wilde, verwante soort kan ertoe leiden dat het DNA van de cultuurvariëteit blijvend wordt opgenomen in het DNA van de wilde soort: zogenaamd introgressie of genetische vervuiling. Het kruisen tussen de Canadapopulier en de zwarte populier kan leiden tot het verlies van de zwarte populier als 'zuivere soort' en tot een sterke reductie van de genetische diversiteit met een verminderend aanpassingspotentieel voor de zwarte populier als gevolg. Hybridisatie of kruising tussen twee soorten hoeft niet noodzakelijk tot overdracht van genen te leiden. Indien dat wel gebeurt, spreekt men van introgressie of genetische vervuiling. Genetische vervuiling van de Europese zwarte populier treedt op wanneer in het natuurlijke habitat individuen terug te vinden zijn die genen van zowel de Europese als de Amerikaanse zwarte populier bevatten.

Foto 3. De twijgen met vrouwelijke bloemen zijn hier geënt op een onderstam die de twijg voorziet van voedingsstoffen voor de ontwikkeling van de zaden (foto: André Meersman).

Hybridisatie of kruisen kan ook plaatsvinden zonder dat genetische vervuiling optreedt. In dit geval kan kruisen leiden tot bevruchten van een zaadbeginsel, maar komt de ontwikkeling van het embryo in het gedrang, meestal omwille van één of andere vorm van genetische incompatibiliteit. De plant komt dan wel tot zaadzetting, maar de zaden bevatten geen leefbaar embryo en komen daarom niet tot kieming.

Via een combinatie van jarenlange veldwaarnemingen, gecontroleerde kruisingsexperimenten en ouderschapsanalyses via DNA-technieken, werd getracht meer inzicht te krijgen in hybridisatie en introgressie bij de Europese zwarte populier.

De Canadapopulier: fertil of steriel?

Populieren zijn tweehuizig: een boom draagt ofwel mannelijke (foto 2) ofwel vrouwelijke bloemen (foto 3). Er zijn dus steeds twee bomen nodig voor de voortplanting. Een eerste vereiste opdat een mannelijke en vrouwelijke populier met elkaar zouden kunnen kruisen, is een overlap in bloeitijdstip. Overlap in bloeitijdstip tussen de Canadapopulier en de Europese

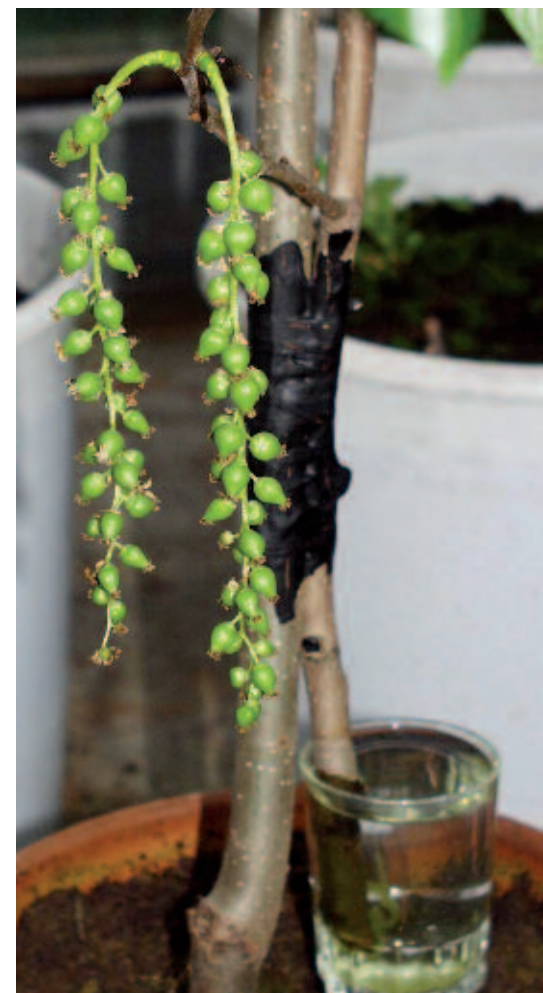


Foto 4. Gecontroleerde kruisingen met populier uitgevoerd in de kas. Stuifmeel wordt verzameld van enkele twijgen met katjes afkomstig van een mannelijke kloon en nadien overgebracht naar vrouwelijke bloemen van een vrouwelijke kloon (foto: André Meersman).



zwarte populier is vastgesteld in Centraal en West-Europa, zodat bloeitijdstip geen barrière vormt voor hybridisatie in onze contreien (Vanden Broeck et al., 2003). Bij de Canadapopulier zijn de meeste klonen afkomstig van een kruising tussen een vrouwelijke boom van de Amerikaanse zwarte populier en een mannelijke boom van de Europese zwarte populier. Het zijn eerste-generatie hybriden of F1-hybriden. De kruising in de omgekeerde richting, met een Amerikaanse zwarte populier als de mannelijke kruisingspartner, is niet mogelijk of genetisch incompatibel. De F1-hybriden vertonen een versterkte groei-kracht in vergelijking met hun ouders en zijn daarom erg gewenst voor houtproductie. Een ander typisch kenmerk van F1-hybriden bij planten, naast een sterke groei, is een verminderde vruchtbaarheid. De vruchtbaarheid van enkele veel aangeplante klonen van de Canadapopulier werd onderzocht in experimenten in de kas en in het laboratorium (kader 1; foto 3 & 4). Bij het vergelijken van de kiemkracht van pollen (dit is de mogelijkheid om een pollenbuis te vormen in de stijl) van klonen van de Canadapopulier t.o.v. deze van de Europese zwarte populier in het laboratorium werd zoals verwacht een beduidend lagere gemiddelde kiemkracht vastgesteld bij de Canadapopulier (32 % t.o.v. 68 % voor telkens 12 klonen). Mannelijke klonen van de Canadapopulier produceren over het algemeen ook veel minder stuifmeel dan deze van de Europese zwarte populier. Verschillende pogingen tot het kruisen van twee F1-hybriden in gecontroleerde

omstandigheden in de kas resulteerden in geen of beperkte zaadzetting. Na het bestuiven van 72 vrouwelijke bloemen van de Canadapopulier met soortseigen stuifmeel werden gemiddeld slechts 5 zaadjes per bestoven bloem verkregen. Van de in totaal 331 zaden die uit deze kruising voortkwamen, kwam geen enkel zaadje tot kieming (fig. 1, kruisingstype DN x DN). Deze resultaten ondersteunen het vermoeden dat klonen van de Canadapopulier (F1-hybriden) relatief onvruchtbaar of steriel zijn.

Vermenging van genen: voornamelijk éénrichtingsverkeer

In Europa is de Canadapopulier in bijna elke riviervallei aanwezig. Genetische vervuiling werd vastgesteld bij de Europese zwarte populier langs verschillende Europese, dynamische rivieren; rivieren die nog geregeld sterk wisselen van bedding bij

hoge waterstanden. Afhankelijk van de specifieke locatie, werden genen van de Canadapopulier teruggevonden in 10% (langs de Donau in Oostenrijk) tot 50% (langs de Rijn in Nederland) van de jonge, spontaan gekiemde populieren langs de rivieroever (foto 5). De mate van genetische vervuiling lijkt heel sterk af te hangen van lokale omstandigheden. Wanneer nog grote, oorspronkelijke populaties voorkomen van de Europese zwarte populier langs dynamische rivieren, zoals langs de Loire en de Drôme in Frankrijk en de Mura in Slovenië, lijkt genetische vervuiling zo goed als uitgesloten (Imbert & Lefèvre,

Kader 1. Kruisingsexperiment in de kas

Over een periode van vijf jaar werden regelmatig kruisingen uitgevoerd in de kas, waarbij gewerkt werd met mengsels van pollen van Europese zwarte populier en van de Canadapopulier voor het bestuiven van individuen van zowel de Europese zwarte populier als de Canadapopulier (foto 3 & 4). De experimenten werden uitgevoerd met genetisch verschillende individuen en herhaald over verschillende jaren. Voorafgaand aan de bestuivingen werd de vitaliteit van de pollen getest in het laboratorium, waarbij via microscopisch onderzoek het percentage pollen met kiemende pollenbuis werd bepaald (het kiemingspercentage van de pollen). Pollenmengsels werden daarna samengesteld op basis van gelijk gewicht, maar gecorrigeerd voor het kiemingspercentage van de pollen. In tegenstelling tot de mentorteknik gebruikt in veredelingsprogramma's werden geen pollen onleefbaar gemaakt; bestuivingen werden uitgevoerd met vers geogoste pollen zonder voorbehandeling. Van de gekiemde zaden die uit deze kruisingen voortkwamen, werd een vaderschapsanalyse uitgevoerd op basis van DNA-analyse. Op deze manier werd achterhaald in welke mate de pollen van de Canadapopulier uit het pollenmengsel bijdroegen tot succesvolle bestuiving. Als vorm van controle werden gelijktijdig kruisingen uitgevoerd tussen dezelfde individuen, maar met enkel pollen van één soort: ofwel van de Canadapopulier of van de Europese zwarte populier.

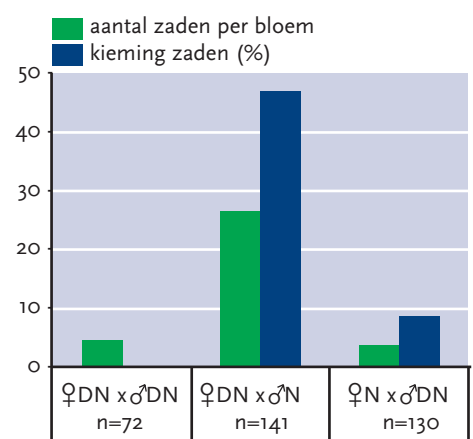


Fig. 1. Resultaten van gecontroleerde kruisingsexperimenten met populier uitgevoerd in de kas waarbij één soort pollen werd gebruikt. Per kruisingstype is het aantal zaden per bestoven bloem en het kiemingspercentage van de zaden weergegeven.

DN: *Populus x canadensis*,
N = *Populus nigra*,
n = aantal bestoven bloemen.

2003). In meer verstoorde habitats waar populaties van de Europese zwarte populier zeer sterk gereduceerd zijn, treedt genetische vervuiling wel frequent op. Zo werden genen van de Amerikaanse zwarte populier (verspreid via de Canadapopulier) gedetecteerd in spontane verjonging van populier langs de rivieren Maas, Waal en Rijn in Nederland (Arens et al., 1998; Smulders et al., 2008), langs de Maas in België (Vanden Broeck et al., 2004), de Elbe in Duitsland (Ziegenhagen et al., 2008) en de Donau in Oostenrijk (Heinze, 2008)

Wanneer we deze veldwaarnemingen combineren met de resultaten van de kruisingsexperimenten in de kas, zien we dat vermenging van genen voornamelijk in één richting optreedt: door kruising met de Canadapopulier als vrouwelijke boom. In tegenstelling tot pollen van de Canadapopulier blijken pollen van de Europese zwarte populier duidelijk wel in staat te zijn om vrouwelijke bloemen van de Cana-

Kader 2. Mentortechniek

Een kruisingsbarrière tussen twee individuen populier die van nature niet met elkaar kruisen omdat ze genetisch niet compatibel zijn, kan in sommige gevallen kunstmatig overkomen worden door gebruik te maken van mentorpollen in pollenmengsels (Stettler, 1968). Mentorpollen zijn genetisch compatibele pollen die kunstmatig onleefbaar worden gemaakt, bijvoorbeeld door herhaalde cycli van extreme temperatuurschommelingen (-196 °C / +40 °C). Wanneer de onleefbare, maar genetisch compatibele mentorpollen samen met leefbare, niet-compatibele pollen worden aangewend bij de bestuiving, kan de kruisingsbarrière in sommige gevallen kunstmatig doorbroken worden. De mentorpollen helpen de pollen van de niet-compatibele soort bij de bestuiving via de interactie met het vrouwelijk plantenweefsel. De mentortechniek is bedacht in de jaren '60 in het kader van veredelingsprogramma's. De exacte biochemische mechanismen die hier een rol spelen zijn nog niet volledig opgehelderd. Moleculaire en biochemische herkenningssignalen tussen pollen en stijl die nodig zijn voor de groei van de pollenbuis, spelen hier waarschijnlijk een belangrijke rol in. Wel is duidelijk dat een kruising tussen twee populierensoorten die van nature onmogelijk is (genetisch incompatibel) in het laboratorium soms wel lukt wanneer de mentortechniek wordt toegepast.

dapopulier succesvol te bestuiven (fig. 1; foto 6). Genetische vervuiling lijkt dus voornamelijk te gebeuren via zaadproductie van de Canadapopulier, waarbij de pollen die bijdragen aan de zaadproductie voornamelijk afkomstig zijn van de Europese zwarte populier. Maar evenzeer werden in het veld jonge populieren gevonden die het resultaat waren van succesvolle,

spontane kruisingen tussen twee Canadapopulieren onderling (Ziegenhagen et al., 2008). In het veld blijken Canadapopulieren zich dus toch succesvol te kunnen voortplanten via pollen en zaden. Dit is verrassend en lijkt de bevindingen van het experimenteel kas-onderzoek, namelijk dat klonen van de Canadapopulier relatief onvruchtbaar zijn, tegen te spreken. Een mogelijke verklaring ligt in de interactie tussen pollen, waarbij pollen van de ene soort in staat zijn pollenbuizen te vormen, waarlangs de pollen van de andere soort het zaadbeginsel kunnen bereiken (Stettler, 1968). Die 'wegbereiders' worden dan mentorpollen genoemd.

Het is mogelijk dat mechanismen die lijken op de mentortechniek (kader 2) ook in het veld een rol spelen bij de voortplanting van de Canadapopulier. Wanneer in het veld Canadapopulieren en Europese zwarte populieren gelijktijdig bloeien, ontstaan pollenwolken waar pollen van beide soorten samen voorkomen. Door interactie met pollen van de Europese zwarte populier zou het kunnen dat pollen van de Canadapopulier toch in staat zijn om tot bestuiving over te gaan wanneer beide soorten pollen aanwezig zijn op de stijl. Deze hypothese werd onderzocht door experimentele kruisingen met pollenmengsels (kader 1). De resultaten van deze experimenten waren opmerkelijk: in aanwezigheid van pollen van de Europese zwarte populier blijken de anders weinig vitale pollen van de Canadapopulier toch in staat te zijn vrouwelijke Canadapopulieren succesvol te bevruchten (fig. 2). Meer nog: ze zijn nog succesvoller in het bestuiven van hun vrouwelijke soortgenoten dan pollen van de Europese zwarte populier. Uit de controle-experimenten blijkt dat pollen van Europese zwarte populier wel degelijk nodig zijn om bestuiving mogelijk te maken. Pollen van Europese zwarte

Foto 5. Jonge populier op de grindbank van de Maas (foto: An Vanden Broeck).



populier kunnen Canadapopulieren (ondanks hun relatieve onvruchtbaarheid) helpen in het verspreiden van hun genen. Vermoedelijk spelen soortgelijke moleculaire en biochemische interacties tussen de pollen onderling en tussen pollen en stijl als waargenomen in de mentor-techniek.

Het mentoreffect in het veld

Het mentoreffect verklaart waarom er in het veld regelmatig toch jonge zaailingen van populier worden gevonden (foto 5) waarvan genetisch onderzoek uitwijst dat ze afkomstig zijn van een kruising tussen twee Canadapopulieren (o.a. Ziegenhagen et al., 2008). Een ander deel van de jonge populierenzaailingen langs de rivieroeveren zijn afkomstig van kruisingen tussen een vrouwelijke Canadapopulier en een mannelijke Europese zwarte populier. De kruising in de andere richting, met de Europese zwarte populier als vrouwelijke boom, komt ook af en toe voor, maar lijkt veel zeldzamer te zijn. We kunnen dus besluiten dat vrouwelijke klonen van de Canadapopulier aangeplant in valleien van grote rivieren, de grootste bron vormen voor genetische vervuiling van de Europese zwarte populier.

Mannelijke klonen van de Canadapopulier zorgen in veel mindere mate voor genetische vervuiling. Toch hebben ze heel waarschijnlijk ook een impact op de zaadproductie van hun inheemse wilde verwant, de Europese zwarte populier, via bestuiving van zaadbeginsels gevolgd door het uitblijven van normale zaadvorming. Uit de kruit-

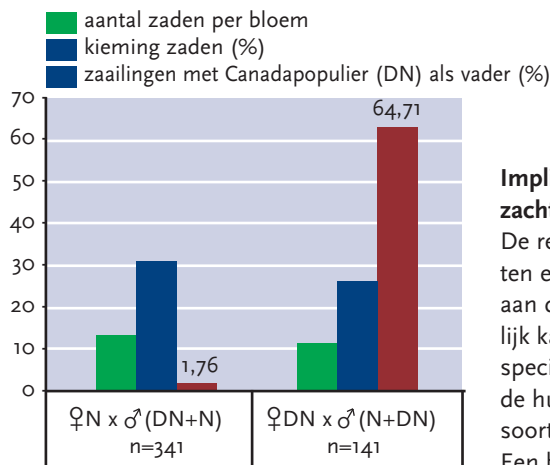


Fig. 2. Resultaten van gecontroleerde kruisingsexperimenten met populier uitgevoerd in de kas waarbij een mengsel van pollen van zowel pollen van de Europese zwarte populier als pollen van de Canadapopulier werd gebruikt bij de bestuivingen. Per kruisingstype is het aantal zaden per bestoven bloem, het kiemingspercentage van de zaden en het aantal zaailingen met Canadapopulier als vader, weergegeven. DN: *Populus x canadensis*, N = *Populus nigra*, n = aantal bestoven bloemen.

singsexperimenten bleek dat, wanneer pollen van de Canadapopulier in het pollennmengsel aanwezig waren, de zaadzetting bij de Europese zwarte populier veel lager was dan in het geval enkel pollen van deze laatste werden aangewend. Mannelijke bomen van de Canadapopulier kunnen op die manier het reproductiepotentieel van de Europese zwarte populier negatief beïnvloeden. Dus ook wanneer kruisen niet leidt tot genetische vervuiling, kan er een belangrijke impact zijn op de vitaliteit van de inheemse soort.

Implicaties voor het herstel van zachthout-oobos

De resultaten van de kruisingsexperimenten en de waarnemingen in het veld tonen aan dat de Canadapopulier zich wel degelijk kan voortplanten, maar enkel onder specifieke omstandigheden en vooral met de hulp van zijn inheemse wilde verwante soortgenoot.

Een beheerder van een riviergebied waar geen inheemse Zwarte populier voorkomt, hoeft dus weinig te vrezen van naburige aanplantingen van Canadapopulier. De kans dat deze exoten zich onderling voortplanten, rivieroeveren en grindbanken koloniseren en de aanzet geven tot een 'exotisch' oobos, is uiterst klein.

Wanneer de beheerder via het herstel van de rivierdynamiek ook het spontaan herstel van oobos met inheemse soorten nastreeft, is het uiteraard een eerste vereiste dat die inheemse soorten in de buurt aanwezig zijn. Wegens de grote zeldzaamheid van de Europese zwarte populier in Vlaanderen en grote delen van Nederland, is een herintroductie in vele gevallen de enige mogelijkheid om herstel van oobos met inheemse populier te realiseren. Richtlijnen omtrent het herstel en de hertintroductie van Zwarte populier worden uitvoerig weergegeven in Lefèvre et al. (2001). Bij herintroducties fungeren de aangeplante bomen als een zaadbron waardoor spontane kolonisatie van geschikte locaties in de buurt mogelijk wordt. In dit geval liggen de kansen voor voortplanting van de Canadapopulier helemaal anders. Wanneer de



Foto 6. Zaadzetting bij de zwarte populier (bron: EUFORGEN Populus nigra Network).

inheemse Zwarte populier op de locatie aanwezig is, is de kans op genetische vervuiling reëel. Vooral de vrouwelijke klonen van de Canadapopulier vormen dan een mogelijke bron van genetische vervuiling want ze kunnen zaden vormen zowel via pollen van de zwarte populier als via soort-eigen pollen met hulp van pollen van de zwarte populier (die als mentorpollen fungeren). Maar ook mannelijke klonen van de Canadapopulier kunnen een negatieve impact uitoefenen op het voortplantingsucces en de zaadzetting van de inheemse, verwante soort. Pollen en zaden van populier kunnen zich over lange afstanden verbreiden. Toch gebeurt de verbreiding bij populier voornamelijk (voor 70 %) over een afstand kleiner dan 1 km (Rathmacher et al., 2010). Wanneer de zwarte populier op de locatie voorkomt, is het verwijderen van de Canadapopulieren binnen een straal van 1 km daarom een zinvolle beheermaatregel. Dit onderzoek toont aan dat genenwisseling bij populier zeer complex is. De kans op genetische vervuiling wordt, naast genetische compatibiliteit, ook bepaald door een reeks omgevingsfactoren zoals de nabijheid van andere, verwante soorten, de mate van overlap in bloeitijdstip tussen individuen, de hoeveelheid pollen en de samenstelling van de pollenwolk, de zaadproductie, de aanwezigheid van geschikte kiemingscondities, de competitie tussen de gevestigde kiemplantjes, enz. De kansen op genenvermenging zullen daarom sterk afhangen van lokale condities. Tot slot dient te worden opgemerkt dat we het in dit artikel voornamelijk hebben over genenverspreiding van de Canadapopulier. West-Amerikaanse balsempopulieren (*P. trichocarpa*) en voornamelijk balsemhybriden (*P. trichocarpa* x *P. deltoides*) worden ook frequent aangeplant als cultuurpopulier (dit is overigens in Vlaanderen meer het geval dan in Nederland). Ze zijn niet direct verwant met de Europese zwarte populier en het is nog onduidelijk in welke mate zij onderling kunnen kruisen. Zeker is wel dat in sommige gebieden, zoals rond de haven van Antwerpen en ook langs de Gemeenschappelijke Maas, regelmatig ook jonge populierenzaailingen worden waargenomen afkomstig van balsempopulier. De impact van balsempopulieren op spontane natuurontwikkeling is momenteel nog een onontgonnen onderzoeksgebied.

Literatuur

- Arens, P., H. Coops, J. Jansen & B. Vosman, 1998.** Molecular genetic analysis of black poplar (*Populus nigra* L.) along Dutch rivers. *Molecular Ecology* 7: 11-18.
- Beringen, R., 1998.** Natuurlijke verjonging en hybridisatie bij populieren. *Gorteria* 24: 139-147
- Broeck, A. Vanden, K. Cox, P. Quataert, E. Van Bockstaele & J. Van Slycken, 2003.** Flowering phenology of *Populus nigra* L., *P. nigra* cv. *italica* and *P. x canadensis* Moench. and the potential for natural hybridisation in Belgium. *Silvae Genetica* 52: 280-283.
- Broeck, A. Vanden, V. Storme, J.E. Cottrell, W. Boerjan, E. Van Bockstaele, P. Quataert & J. Van Slycken, 2004.** Gene flow between cultivated poplars and native black poplar (*Populus nigra* L.): A case study along the river Meuse on the Dutch-Belgian border. *Forest Ecology and Management* 197: 307-310.
- Cottrell, J., V. Krystufek, H. Tabbener, A. Milner, T. Connolly, L. Sing, S. Fluch, K. Burg, F. Lefèvre, P. Achard, S. Bordács, K. Gebhardt, B. Vornam, M.J.M. Smulders, A. Vanden Broeck, J. Van Slycken, V. Storme, W. Boerjan, S. Castiglione, T. Fossati, N. Alba, D. Agúndez, C. Maestro, E. Notivol, J. Bovenschen & B. van Dam, 2004.** Postglacial migration of *Populus nigra* L.: lessons learnt from chloroplast DNA. *Forest Ecology and Management* 206: 71-90.
- Heinze, B., 2008.** Genetic traces of cultivated hybrid poplars in the offspring of native *Populus nigra* in Austria. *Preslia* 80: 365-374.
- Houtzagers, G., 1937.** Het geslacht *Populus* in verband met zijn betekenis voor de houtteelt. H. Veenman & Zonen, Wageningen, Nederland.
- Imbert, E. & F. Lefèvre, 2003.** Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system. *Journal of Ecology* 91: 447-456.
- Lange, J.E. De, 1983.** Flora van België, het Groot-hertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden. Nationale Plantentuin Meise.
- Lefèvre, F., N. Barsoum, B. Heinze, D. Kajba, P. Rotach, S.M.G. de Vries & J. Turok, 2001.** EUFORGEN Technical Bulletin: In situ conservation of *Populus nigra*. IPGRI, Rome, Italy.
- Rathmacher, G., M. Niggermann, M. Köhnen & B. Ziegenhagen, 2010.** Short-distance gene flow in *Populus nigra* L. accounts for small-scale spatial genetic structures: implications for in situ conservation measures. *Conserv. Genet.* 11:1327-1338.
- Slycken, J. Van, 1998.** Populier. *Boskrant* 2: 16-20.
- Smulders, M.J.M., R. Beringen, R. Volosyan-chuk, A. Vanden Broeck, J. van der Schoot, P. Arens & B. Vosman, 2008.** Natural hybridisation between *Populus nigra* L. and *P. x cana-*

densis Moench. Hybrid offspring competes for niches along the Rhine river in the Netherlands. *Tree Genetics & Genomes* 4: 663-675.

Stettler, R.F., 1968. Irradiated mentor pollen: its use in remote hybridization of Black cottonwood. *Nature* 219: 746-747.

Ziegenhagen, B., S. Gneuss, G. Rathmacher, I. Leyer, R. Bialozyt, B. Heinze & S. Liepelt, 2008. A fast and simple genetic survey reveals the spread of poplar hybrids at a natural Elbe river site. *Conserv. Genet.* 9: 373-379.

Summary

Hybridisation and gene flow in poplar: implications for the restoration of floodplain forests

It is recognized that introgressive hybridization and gene flow from domesticated species into their wild relatives can have a profound effect on the persistence and evolution of wild populations. Poplar is one of the most planted tree species worldwide. Hybridization and genetic swamping by planted exotic *Populus* taxa is supposed to threaten native resources of *Populus* species. We investigated the cross-compatibility relationship between exotic *Populus x canadensis* and its wild relative, the European black poplar (*Populus nigra*), by analyzing the outcome of a series of hand-pollination cross experiments carried out in the greenhouse. The results of this study suggest that mixed pollen loads could break down the incompatibility system of *P. x canadensis*. In the wild, where mixed pollen loads are common, mentor effects could play a critical role in determining hybridization frequencies and may enhance the invasiveness of exotic *P. x canadensis*. Threat and possible consequences of gene flow from cultivated poplars are discussed in order to finally suggest conservation strategies for the restoration of floodplain forests.

Dr.ir. A. Vanden Broeck
Onderzoeksgroep Genetische Diversiteit,
Afdeling Biodiversiteit en Natuurlijk milieu
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
(INBO)
Gaverstraat 4
9500 Geraardsbergen
België
An.vandenbroeck@inbo.be

Ir. S.M.G. de Vries
Team Bosesystemen, Centrum Ecosystemen
Alterra
Postbus 47
6700 AA Wageningen
Nederland
Sven.devries@wur.nl