

Ingeburgerde bomen in klimaatslim bos

SAMENVATTING

Met 'klimaatslim bosbeheer' proberen beheerders de soortenrijkdom en ecosysteemdiensten, zoals koolstofvastlegging en houtproductie, te behouden of te versterken in een veranderend klimaat. In dat klimaatslimme beheer verdienen 'ingeburgerde' boomsoorten extra aandacht. Vaak worden die als tweederangs bomen beschouwd, die weinig bijdragen aan het functioneren van het bos. Recent onderzoek toont aan dat zij wel degelijk een rol kunnen spelen in de klimaatadaptatie van bossen. Misschien kunnen we beter de vooroordelen achter ons laten en de ingeburgerde soorten slim benutten in plaats van te bestrijden.

Tekst: **Bart Nyssen, Jan den Ouden, Étienne Thomassen, Kris Verheyen & Bart Muys**

Veel boomsoorten die in Nederland en Vlaanderen voorkomen, zijn hier ooit geïntroduceerd en hebben zich gedurende meerdere generaties weten te handhaven; zij zijn ingeburgerd en maken nu onderdeel uit van onze flora. Door hun uitheemse afkomst en daarmee hun vermeende beperkte bijdrage aan de biodiversiteit zien natuurbeheerders deze bomen vaak als minderwaardig. Maar dikwijls zijn het uitgerekend die ingeburgerde soorten die goed aangepast blijken aan het veranderend klimaat.

Alle in Nederland en Vlaanderen aanwezige boomsoorten hebben zich sinds de laatste ijstijd (circa 12.000 jaren geleden) gevestigd in bosesystemen. Tussenkoms van de mens is meestal het criterium voor onderscheid tussen inheems (op eigen houtje) of ingeburgerd (geïntroduceerd), maar ook vele inheemse soorten zijn door mensen hiernaartoe geholpen. Al in de middensteentijd, vanaf 10.500 v.Chr., hielp de mens de hazelaar noordwaarts [5] en deed hetzelfde met de beuk in de jonge steentijd (rond 4.000 v.Chr.) [6, 7]. Vanaf de Romeinse tijd zorgden mensen voor het verspreiden van walnoot en tamme kastanje¹ en tegelijkertijd remden ze door versnippering van het bos de migratie van esdoorn [8]. Daarmee is het

¹ Verjonging van Amerikaanse vogelkers uit vossenkots (Foto: Jan den Ouden).



onderscheid tussen ingeburgerd en inheems lang niet altijd eenduidig. Hier laten we deze tweedeling achterwege en onderzoeken we de effecten van meer recent ingeburgerde boomsoorten met de vraag of, en in welke mate, we van die boomsoorten gebruik kunnen maken bij het versterken van de veerkracht van bossen. Dit artikel baseert zich op recent literatuuronderzoek in het kader van *LIFE Resilias* [9] en op jarenlange waarnemingen van de auteurs in het bos [10].

Niet alleen exoten zijn invasief

Ingeburgerde boomsoorten gedragen zich meestal onopvallend en spelen hun rol in het bosesysteem net als inheemse boomsoorten. Sommige boomsoorten vallen echter op door hun snelle verbreiding en worden dan invasief genoemd. In het spraakgebruik is de gewoonte gegroeid om invasief te verbinden met exoten. De meest bekende voorbeelden daarbij zijn Amerikaanse vogelkers, robinia, Amerikaanse eik en, meer recent, de hemelboom. Daarbij wordt dan voor het gemak voorbijgegaan aan het invasieve karakter van inheemse boomsoorten zoals ruwe berk, grove den en ratelpopulier. Het ecologische begrip invasiviteit zegt iets over de snelheid en de mate waarin boomsoorten zich weten te vestigen en uit te breiden [11]. Zulke pio-

Boomsoort	Oudste bekende waarneming (eeuw)	Aanwezigheid (jaren)
walnoot	-1ste	2100
tamme kastanje	1ste	2000
mispel*	13de	800
robinia	17de	400
Amerikaanse vogelkers	17de	350
Amerikaanse eik	18de	300
zwarte den	18de	250
zeeden	18de	250
douglasspar	19de	200
japanse lariks	19de	200

2 Geïntroduceerde en ingeburgerde boomsoorten [1-3] *Over de eerste introductie van de mispel bestaat nog onduidelijkheid. In het Meerdaalwoud (BE) worden mispels gelinkt aan Romeinse villa's [4].

3 Spontane inheemse bosverjonging onder hemelboom: veldiep, ruwe iep, hazelaar, haagbeuk, meidoorn, beuk, oosterse beuk, zomerlinde, winterlinde, zilverlinde, moseik, zomereik, rode kornoelje, kamperfoelie, gewone esdoorn, Noorse esdoorn, montpellieresdoorn, Spaanse aak, es, pluimes, walnoot, zwarte els, kardinaalsmuts, boskers, sleedoorn, vlier. Parc National Potile de Fier, Roemenië. (Foto: Bart Nyssen)



niers kennen vroege zaadsetting, makkelijke verbreiding en snelle jeugdgroei [12, 13]. Pionierboomsoorten hebben meestal een hoge lichtbehoefte bij vestiging [14] (zie tabel 1 in online appendix).

Gemeten langs deze lat zijn Amerikaanse vogelkers en ruwe berk invasief en tamme kastanje en zomereik niet. Wanneer we in dit artikel het woord invasief gebruiken, hanteren we de ecologische definitie: soorten die in staat zijn snel uit te breiden [11]. Invasieve ingeburgerde boomsoorten gedragen zich niet structureel anders dan inheemse pionierboomsoorten. In goed ontwikkelde heidevegetatie zijn grove den en ruwe berk bijvoorbeeld invasiever dan Amerikaanse vogelkers of robinia.

In het pionierstadium zijn grove den of berk vaak invasief in een bos, waarna de bossuccessie op gang komt. Pionierboomsoorten, zowel inheems als ingeburgerd, creëren de omstandigheden waaronder het bos geleidelijk aan overgenomen kan worden door opvolgersoorten als beuk, esdoorn en haagbeuk. Dit is het uit (voornamelijk tropisch) bosecologisch onderzoek bekende 'nurse tree effect' [15-23]. We kennen dit effect ook van Amerikaanse vogelkers [24-29], robinia [30-33] en hemelboom [34]. Zij dragen bij aan de vorming van het bosklimaat doordat zij snel open plekken innemen en openingen in het kronendak sluiten.

We hebben lang gedacht dat invasieve ingeburgerde boomsoorten de bosontwikkeling langdurig blokkeren. Dat komt omdat we invasiviteit vaststelden in jonge bossen, aangelegd als gelijkjarige monoculturen van lichtboomsoorten als grove den en zomereik. Dit zijn lichte bossen en daardoor gunstig voor de verbreiding van pionierboomsoorten. De ontwikkeling naar gemengde structuurrijke bossen die in het bosbeheer in de jaren '80 werd ingezet, heeft ervoor gezorgd dat de bossen meer weerstand bieden aan dominantie door invasieve boomsoorten. Ook een beperkte boomsoortensamenstelling vergroot de kansen van invasieve boomsoorten. Zowel pionierboomsoorten als ratelpopulier en boswilg, die in lichtrijke situaties zouden kunnen concurreren, als opvolgersoorten als beuk, gewone esdoorn en winterlinde, die zich onder de meestal sterk lichtdoorlatende kronen van invasieve boomsoorten kunnen vestigen, zijn vaak beperkt aanwezig [25, 35-40]. De gevoeligheid van onze bossen voor invasies kan verder verkleind worden door deze soorten aan te planten [12, 13, 27].

Invloed van ingeburgerde bomen

Boomsoorten beïnvloeden de habitat van andere boomsoorten. Hierbij spelen verschillende processen een rol, zoals beschaduwing, facilitatie (het bevorderen van vestiging en groei) en ook allelopathie (de productie van stoffen die andere soorten hinderen).

Bij sommige ingeburgerde boomsoorten - bv. Amerikaanse vogelkers, robinia en hemelboom - is allelopathie aantoonbaar onder laboratorium-omstandigheden [41-43], maar dit heeft in de praktijk weinig gevolgen voor de verjonging van boomsoorten [29, 33, 34]. Bij facilitatie is rijk strooisel van belang, wat bijdraagt aan de vestiging van opvolgersoorten [44, 45]. Dit kan in de praktijk allelopathie compenseren [34].

Een verandering in boomsoortensamenstelling beïnvloedt ook de lokale soortenrijkdom van de kruidlaag. Onderzoek naar het effect van ingeburgerde boomsoorten op de kruidlaag laat uiteenlopende resultaten zien. Afhankelijk van de onderzochte boomsoort en de lokale omstandigheden neemt de soortenrijkdom toe of af of er verandert weinig [46]. In de vele structuurarme Nederlandse en Vlaamse bossen is het effect van de vestiging van ingeburgerde boomsoorten in de struiklaag voornamelijk beschaduwing [47], met een verschuiving van lichtbehoevende naar schaduwtolerante soorten tot gevolg. En, in het geval van boomsoorten met rijk strooisel⁴, zoals Amerikaanse vogelkers, robinia en hemelboom, naar soorten die gebonden zijn aan een rijkere bosbodem. De combinatie van beschaduwing en rijk strooisel bevordert doorgaans de ontwikkeling naar echte bossoorten [48]. In tegenstelling tot wat vaak wordt aangenomen, blijken ingeburgerde boomsoorten ook waardplanten te zijn voor heel wat andere organismen [47-50]. Onderzoek naar de ecologische relaties van ingeburgerde soorten staat nog in de kinderschoenen en een grondige analyse van hun biodiversiteitseffecten op verschillende schaalniveaus (boom, opstand, landschap) dringt zich op. Niettemin werden er al interessante resultaten waargenomen. Hoewel algemeen werd aangenomen dat er weinig soorten samenleven met de Amerikaanse eik of met de douglasspar, geeft recent onderzoek in drie Beierse bossen (D) een

⁴ Nutriëntenrijk strooisel wordt door bodemfauna sneller afgebroken waardoor de nutriëntenbeschikbaarheid vergroot. vlnr: bodemprofielen onder zomereik, ruwe berk en Amerikaanse vogelkers. Schaijk, Nederland. (Foto: Bart Nyssen)



ander beeld (zie fig 1 en 2 in de online appendix).

Daar blijken op Amerikaanse eik en douglasspar respectievelijk 67 en 71 soorten kevers, en 37 en 47 soorten wantsen voor te komen, nog los van de andere insectensoorten. Het zijn waarden die niet sterk afwijken van de in het onderzoeksgebied inheemse zomereik, beuk, fijnspar en zilverspar [49, 50]. Uit een Duits onderzoek naar het voorkomen van dood-houtkevers op 42 verschillende boomsoorten (zie fig 3 in de online appendix) bleek weinig verschil tussen het aantal soorten op dood hout van ingeburgerde en inheemse boomsoorten. Dood hout van de ingeburgerde soorten was soms zelfs soortenrijker dan dat van inheemse bomen uit hetzelfde geslacht.

Deze onderzoeken kunnen model staan voor onbevooroordeeld onderzoek naar biodiversiteitseffecten van ingeburgerde boomsoorten. In Nederland en Vlaanderen blijkt dat de bosgebonden soortenrijkdom op Amerikaanse vogelkers vergelijkbaar is met die op inheemse boomsoorten [26]. Verschillende onderzoekers tonen aan dat dit ook geldt voor douglasspar [51], robinia [52], Japanse lariks, en hybride populier [53]. Daarmee wordt het beeld doorbroken dat recent ingeburgerde boomsoorten geen relaties met andere aanwezige soorten zouden hebben [67, 68] [54, 55].

De ecologische inburgering van bomen blijkt ook snel te verlopen. Zo werden meer insectensoorten waargenomen, zowel generalisten als specialisten, vretend van de bladeren van Amerikaanse vogelkers (64 soorten) dan van de Europese (39 soorten) [54]. Deze integratie in het voedselweb blijkt in de afgelopen 150 jaren gegroeid. De totale vraat aan Amerikaanse vogelkersbladeren was in de negentiende eeuw nog maar de helft van die aan Europese vogelkersbladeren, terwijl deze momenteel groter is [54]. De integratie van ingeburgerde boomsoorten lijkt het gevolg te zijn van een relatief lange aanwezigheid [54] over een groot geografisch gebied [56], waarbij de aanwezigheid van inheemse boomsoorten van hetzelfde geslacht ook blijkt te helpen. In Europa zijn Amerikaanse eik, Amerikaanse vogelkers en ingeburgerde dennensoorten waardplant voor meer herbivore insecten dan ingeburgerde soorten zonder inheemse verwanten. Uitzonderingen op deze regel zijn de reuzenlebensboom, robinia en vooral de douglasspar die wel door vele herbivore insecten gegeten worden [70]. Bij een hoge concentratie ingeburgerde boomsoorten zijn mogelijke negatieve effecten groter dan wanneer (groepen van) deze boomsoorten individueel voorkomen [20]. Door het aantal boomsoorten in bossen te vergroten, neemt de concentratie aan ingeburgerde boomsoorten af en daarmee ook hun effect op de bosgebonden soortenrijkdom [21, 57, 58]. Biodiversiteitseffecten zijn ook sterk afhankelijk van de successiefase, aangezien eventuele dominantie van ingeburgerde boomsoorten op de tijdschaal van de bosontwikkeling



een tijdelijke (pionier-)fase is die verdwijnt wanneer opvolgersoorten zich vestigen [21, 37, 59]. Samenvattend concluderen we dat grootschalige negatieve of positieve effecten van ingeburgerde boomsoorten zich na verloop van tijd oplossen in de bossuccessie, terwijl de diversiteitseffecten van kleinschalige aanwezigheid blijven bestaan, door de diversiteit aan voedselaanbod en habitats [57].

Ingeburgerde bomen en klimaatadaptatie

De jonge bomen die nu in het bos opgroeien zullen over een eeuw waarschijnlijk te maken krijgen met twee tot vier graden hogere temperatuur en met twintig tot dertig procent minder neerslag in het groeiseizoen [60]. Bovendien zorgen klimaatverandering en globalisering waarschijnlijk voor ziekten en plagen op een schaal die we nog niet overzien. Het is daardoor nog grotendeels onduidelijk welke boomsoorten het moeilijk gaan krijgen en welke zullen uitvallen door de combinatie van veranderende weersomstandigheden en ziekten en plagen [60]. Fijnspar raken we grotendeels kwijt, terwijl voor de toekomst van grove den [61] wordt gevreesd. Ook zomereik en beuk worden volgens sommige onderzoeken bedreigd, al bestaat ook daar nog veel onzekerheid over. Van andere boomsoorten, zowel de inheemse winterlinde, haagbeuk, zoete kers en ratelpopulier, als ingeburgerde zwarte den [62, 63], zeeden [64], robinia [33, 65, 66], tamme kastanje [67, 68], Amerikaanse vogelkers [28, 69] en Amerikaanse eik [70, 71], wordt een hoge mate van robuustheid verwacht. Bossen staan hoe dan ook onder druk van stressoren. In overeenstemming met recente literatuur, definiëren wij veerkracht als het vermogen van een boscoco-

5 Tweede boomlaag van winterlinde, gewone esdoorn, haagbeuk en walnoot onder robinia (Foto: Bart Nyssen).

6 Illustratie van functionele diversiteit en redundantie binnen twee opstanden. **a** De bovenste opstand bestaat uit slechts twee boomsoorten maar heeft een hoge functionele diversiteit omdat zij zeer verschillende eigenschappen hebben: de ene soort is bijvoorbeeld een loofboom, de andere een naaldboom. Wegens het grote verschil tussen de twee soorten is de functionele redundantie echter zwak; als één soort verdwijnt, gaan specifieke functionele eigenschappen verloren. **b** De onderste opstand heeft ook een hoge functionele diversiteit. Die bestaat uit twee naaldboomsoorten en vier loofboomsoorten met relatief vergelijkbare kenmerken. De functionele redundantie is groot. Als één soort verdwijnt, blijft de variatie in functionele eigenschappen in de opstand behouden (naar [82]).



a. Soortenrijkdom: 2
Functionele diversiteit: hoog
Functionele redundantie: laag



b. Soortenrijkdom: 6
Functionele diversiteit: hoog
Functionele redundantie: hoog

systeem om verstoringen te absorberen en veranderingen op te vangen zonder verlies van structuur en functionaliteit, terwijl het boscysteem zich aanpast aan de veranderende milieuomstandigheden [72-74]. Versterken van de veerkracht van bossen tegen klimaatverandering betekent dat we de inrichting en beheer van het bos aanpassen, gericht op het optimaliseren van de ecosysteemprocessen onder de plaatselijke omstandigheden (nutriëntencyclus, watercyclus, primaire productie en gemeenschapsdynamiek). Op die manier wordt de functionaliteit – en dus de levering van ecosysteemdiensten – gewaarborgd [44, 60, 75-78]. Beheerders versterken de veerkracht van het bos door het vergroten van de functionele diversiteit: de variatie in soortensamenstelling, genetisch materiaal en functionele eigenschappen van boomsoorten. De laatste beïnvloeden de prestaties van een boom in termen van groei, overleving of voortplanting van de soort [79]. Een grotere variatie in boomsoorten verkleint de impact van een veranderend klimaat op het bos, wanneer boomsoorten uitvallen door droogte, hitte, ziekten en plagen [60, 80-82] en zorgt voor een groter aanpassingsvermogen [83] ^{6a}. Naast deze variatie aan boomsoorten is het voor de veerkracht van het boscysteem ook belangrijk dat meerdere boomsoorten met vergelijkbare eigenschappen voorkomen voor het geval een boomsoort door effecten van de klimaatverandering uitvalt. Dit wordt functionele redundantie genoemd [82, 84, 85] ^{6b}. Ingeburgerde boomsoorten vergroten de functionele diversiteit. Belangrijker is echter de toename aan functionele redundantie. Zo kunnen de zwarte den en de zeeden de grove den vervangen wanneer deze soort in de problemen komt, de robinia en Amerikaanse vogelkers kan de ruwe berk vervangen, en de Amerikaanse eik kan een alternatief zijn voor de zomer- en wintereik. Voor de overleving van veel typische bosplanten en diersoorten is behoud van bos noodzakelijk omdat zij afhankelijk zijn van het microklimaat dat in bossen heerst. Door beschaduwning en verdamping zorgt het gesloten kronendak voor lagere maximumtemperaturen in de zomer en hogere minima in de winter, en zijn lucht- en bodemvochtigheid in het bos hoger [86, 87]. Deze bosgebonden soorten hebben er dan ook baat bij dat het kronendak snel sluit na verstoringen zoals storm, brand of grootschalige sterfte van boomsoorten. Inheemse en ingeburgerde boomsoorten die de functionele diversiteit en functionele redundantie versterken kunnen daarmee bijdragen aan het behoud van de levensvoorwaarden van deze bosgebonden soorten [26, 88].

Aanbevelingen

In het licht van de snelle klimaatverandering kunnen we de ingeburgerde boomsoorten in boscystemen

maar beter accepteren. Ingeburgerde boomsoorten zouden we niet moeten beoordelen op hun herkomst maar op hun bijdrage aan de diversiteit en het functioneren van het bos. Ingeburgerde boomsoorten, invasief of niet, blijken een grotere bijdrage te leveren aan bosgebonden biodiversiteit dan vaak aangenomen. Deze bijdrage verschilt tussen boomsoorten, en alle ingeburgerde boomsoorten over een kam scheren, heeft weinig zin. Soms hebben we veel tijd en kosten besteed aan het bestrijden van die boomsoorten, zonder al te veel succes. We weten nu dat deze boomsoorten hier zijn om te blijven. Ingeburgerde boomsoorten gebruiken bij het realiseren van bosdoelen is dan ook (klimaat)slimmer dan voortdurende bestrijding. Droogte- en hittebestendige ingeburgerde boomsoorten kunnen een aanvulling zijn in klimaatslim bosbeheer door hun bijdrage aan een versterkte veerkracht tegen de effecten van klimaatverandering. Er is grote behoefte aan meer onderzoek naar het ecologisch functioneren van ingeburgerde boomsoorten en hun bijdrage aan de veerkracht van boscystemen, evenals naar hun effect op geassocieerde bosgebonden biodiversiteit. ■

Vanwege de lengte van de literatuurlijst zijn de referenties opgenomen als nummers [1] die corresponderen met de literatuurlijst die in ons online magazine is opgenomen. Scan hiervoor de QR-code van het artikel. Hier treft u ook de online appendix.

Bart Nyssen
Bosgroepen
b.nyssen@bosgroepen.nl

Jan den Ouden
WUR

Etiënne Thomassen
Bosgroepen

Kris Verheyen
Universiteit Gent

Bart Muys
KU Leuven

SUMMARY

Introduced tree species play an important role in climate-smart forest

Climate-smart forest management aims to adapt forests and forest management to preserve species diversity while maintaining or strengthening ecosystem services like carbon sequestration and wood production. Our current tree species either reached us through natural migration or have been introduced. As new tree species are being considered in climate-smart forest management, the question arises as to what we can learn from previously introduced tree species. These introduced tree species are often considered second-class trees that contribute little or negatively to forest functioning. However, recent research shows that in addition to their originally intended function, they can also play an important role in forest climate adaptation and even in conservation of forest-associated species.

Literatuur en online appendix

De complete literatuurlijst van dit artikel en de online appendix vindt u door deze QR-code te scannen, of bij de online versie van dit artikel, die te vinden is op <https://delevendenatuurmagazine.nl/de-levende-natuur-nummer-02-2023/samenvatting-ingeburgerde-bomen/>.



Nyssen, B., et al., 2023. Ingeburgerde bomen in klimaatslim bos *De Levende Natuur* 124 (2), 57-61.

SUMMARY

Introduced tree species play an important role in climate-smart forest

Climate-smart forest management aims to adapt forests and forest management to preserve species diversity while maintaining or strengthening ecosystem services like carbon sequestration and wood production. Our current tree species either reached us through natural migration or have been introduced. As new tree species are being considered in climate-smart forest management, the question arises as to what we can learn from previously introduced tree species. These introduced tree species are often considered second-class trees that contribute little or negatively to forest functioning. However, recent research shows that in addition to their originally intended function, they can also play an important role in forest climate adaptation and even in conservation of forest-associated species.

Elektronisch supplement: <https://delevendenatuurmagazine.nl/de-levende-natuur-nummer-02-2023/samenvatting-ingeburgerde-bomen/>

Literatuurlijst

1. Nyssen, B., et al., *The history of introduced tree species in Europe in a nutshell*, in *Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges*. 2016: European Forest Institute. p. 44 – 55.
2. Verheyen, K., A.V. Broeck, and J. den Ouden, *De verspreiding van boomsoorten*, in *Bosecologie en Bosbeheer*. 2010, Acco. p. 93-101.
3. San-Miguel-Ayanz, J., et al., *The European Atlas of Forest Tree Species*, ed. P.O.o.t.E. Union. 2016, Luxembourg: Publication Office of the European Union.
4. Baeté, H., et al., *Miradal, Erfgoed in Meerdaalwoud en Heverleebos*. 2009.
5. Zagwijn, W., *Reconstruction of climate change during the Holocene in western and central Europe based on pollen records of indicator species*. *Vegetation History and Archaeobotany*, 1994. **3**(2): p. 65-88.
6. Giesecke, T., et al., *Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L.* *Journal of biogeography*, 2007. **34**(1): p. 118-131.
7. Bolte, A., T. Czajkowski, and T. Kompa, *The north-eastern distribution range of European beech—a review*. *Forestry*, 2007. **80**(4): p. 413-429.
8. Peters, R., *Inheemse boomsoorten?* *Nederlands Bosbouw tijdschrift*, 1995. **67**(3): p. 119-123.
9. www.Resilias.eu. 30 januari 2023].
10. Nyssen, B., et al., *Established invasive trees and forest resilience – addressing the Dual Resilience Approach to exotic species and climate change*. *Current Forestry Papers*, 2023. **In voorbereiding**.
11. Richardson, D.M., P. Pyšek, and J.T. Carlton, *A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology*. *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*, 2011: p. 409-420.
12. Vor, T., et al., *Potenziële und Risiken eingeführter Baumarten*. *Göttinger Forstwissenschaften*. Vol. 7. 2015. 150.

13. Wohlgemuth, T., et al., *Impact of non-native tree species in Europe on soil properties and biodiversity: a review*. NeoBiota, 2022. **78**: p. 45-69.
14. Niinemets, Ü. and F. Valladares, *Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs (main article and app A and B)*. Ecological Monographs, 2006. **76**(4): p. 521-547.
15. Parrotta, J.A., *The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems*. Agriculture, ecosystems & environment, 1992. **41**(2): p. 115-133.
16. Parrotta, J.A., J.W. Turnbull, and N. Jones, *Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands*. Forest Ecology and Management, 1997. **99**(1-2): p. 1-7.
17. Geldenhuys, C.J., *Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa*. Forest Ecology and Management, 1997. **99**(1-2): p. 101-115.
18. Senbeta, F., E. Beck, and U. Lüttge, *Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests*. Trees, 2002. **16**(4): p. 245-249.
19. Lamb, D., *Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations*. Restoration ecology, 1998. **6**(3): p. 271-279.
20. Brockhoff, E.G., et al., *Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in Pinus radiata plantation forests in New Zealand*. Forest Ecology and Management, 2003. **185**(3): p. 307-326.
21. Forbes, A.S., D.A. Norton, and F.E. Carswell, *Opportunities and limitations of exotic Pinus radiata as a facilitative nurse for New Zealand indigenous forest restoration*. New Zealand journal of forestry science, 2019. **49**.
22. Kremer, K., A. Promis, and J. Bauhus, *Natural Advance Regeneration of Native Tree Species in Pinus radiata Plantations of South-Central Chile Suggests Potential for a Passive Restoration Approach*. Ecosystems, 2022. **25**(5): p. 1096-1116.
23. Lugo, A.E., *The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico*. Frontiers in Ecology and the Environment, 2004. **2**(5): p. 265-273.
24. Nyssen, B., *Le cerisier tardif, nuisance ou espèce au potentiel intéressant ?* Silva belgica, 2018. **125**(2): p. 18 – 27.
25. Nyssen, B., et al., *Spätblühende Traubenkirsche: Waldpest oder Waldbaum, je nach Waldbaukontext*. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 2018. **169**(2): p. 93-101.
26. Nyssen, B., J. Den Ouden, and K. Verheyen, *Amerikaanse vogelkers, van Bospest tot Bosboom*. Natuur ontdekken en beleven, ed. KNNV. 2013, Zeist: KNNV Uitgeverij.
27. Annighöfer, P., et al., *Managing an invasive tree species—silvicultural recommendations for black cherry (Prunus serotina Ehrh)*. Forstarchiv, 2015. **86**(5): p. 139-152.
28. Petersen, R., et al., *Spätblühende Traubenkirsche (Prunus serotina Ehrh.), in Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung*, T. Vor, et al., Editors. 2015, Göttinger Forstwissenschaften: Göttingen.
29. Vanhessche, D., *De potentie van Amerikaanse vogelkers als overgangsfase naar veerkrachtig bos*, in *Faculteit Bio-Ingenieurswetenschappen*. 2020, KU Leuven: Leuven.
30. Kou, M., et al., *The effect of Robinia pseudoacacia afforestation on soil and vegetation properties in the Loess Plateau (China): A chronosequence approach*. Forest Ecology and Management, 2016. **375**: p. 146-158.

31. Von Holle, B., et al., *Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, Robinia pseudoacacia, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of Cape Cod, MA*. Biodiversity & Conservation, 2006. **15**(7): p. 2197-2215.
32. Meyer-Münzer, B., H. Grotehusmann, and T. Vor, *4.15 Robinie (Robinia pseudoacacia L.)*. 2015.
33. Vítková, M., et al., *Black locust (Robinia pseudoacacia) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe*. Forest Ecology and Management, 2017. **384**: p. 287-302.
34. Gómez-Aparicio, L. and C.D. Canham, *Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree Ailanthus altissima in temperate forests*. Journal of Ecology, 2008. **96**(3): p. 447-458.
35. Forrest Meekins, J. and B.C. McCarthy, *Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb*. Ecological Applications, 2001. **11**(5): p. 1336-1348.
36. Dyderski, M.K. and A.M. Jagodziński, *Drivers of invasive tree and shrub natural regeneration in temperate forests*. Biological Invasions, 2018: p. 1-17.
37. Nyssen, B., et al., *Integrating black cherry in forest management in the Netherlands and Belgium*, in *Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges*. 2016, European Forest Institute. p. 362-372.
38. Koch, J., et al., *Restoration of Landscapes and Habitats Affected by Established Invasive Species*. In: Poland, Therese M.; Patel-Weynand, Toral; Finch, Deborah M.; Ford Miniati, Chelcy; Hayes, Deborah C.; Lopez, Vanessa M., eds. *Invasive Species in Forests and Rangelands of the United States: A Comprehensive Science Synthesis for the United States Forest Sector*. Heidelberg, Germany: Springer International Publishing: 185-202. Chapter 8., 2021: p. 185-202.
39. Milanović, M., et al., *Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices*. Ecosystem Services, 2020. **42**: p. 101072.
40. Jagodziński, A.M., et al., *Light and propagule pressure affect invasion intensity of Prunus serotina in a 14-tree species forest common garden experiment*. NeoBiota, 2019. **46**: p. 1.
41. Boer, E., *Risk assessment Robinia pseudoacacia L.* Risk assessment Robinia pseudoacacia L., 2013.
42. Bączek, P. and A. Halarewicz, *Effect of black cherry (Prunus serotina) litter extracts on germination and growth of Scots pine (Pinus sylvestris) seedlings*. Polish Journal of Ecology, 2019. **67**(2): p. 137-147.
43. Kowarik, I. and I. Säumel, *Biological flora of central Europe: Ailanthus altissima (Mill.) swingle*. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2007. **8**(4): p. 207-237.
44. Falk, D.A., et al., *Mechanisms of forest resilience*. Forest Ecology and Management, 2022. **512**: p. 120129.
45. Xiong, S. and C. Nilsson, *The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis*. Journal of Ecology, 1999. **87**(6): p. 984-994.
46. Denking, P. and G. Wiegand, *Diversität der Krautschicht in Roteichen-Ökosystemen (Quercus rubra L.) der Niederlausitzer Bergbaufolgelandschaft*, in *Biodiversität und Sukzession in der Bergbaufolgelandschaft*. 2006, Books on Demand. p. 1-21.

47. Simmelink, M., *Het effect van struiklagen van Prunus serotina op de ondergroei vergeleken met inheemse loofboomsoorten: dichtheids- of soorteffect? (BSc scriptie)*. 2011.
48. Hermy, M., et al., *An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation*. Biological conservation, 1999. **91**(1): p. 9-22.
49. Goßner, M.M., et al., *Native fauna on exotic trees: phylogenetic conservatism and geographic contingency in two lineages of phytophages on two lineages of trees*. The American Naturalist, 2009. **173**(5): p. 599-614.
50. Goßner, M., *Diversität und Struktur arborikoler Arthropodenzönosen fremdländischer und einheimischer Baumarten*. 2004, Technische Universität München: München.
51. Bertheau, C., et al., *Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France*. Forest Ecology and Management, 2009. **258**(7): p. 1619-1628.
52. Della Rocca, F., S. Stefanelli, and G. Bogliani, *Robinia pseudoacacia as a surrogate for native tree species for saproxylic beetles inhabiting the riparian mixed forests of northern Italy*. Agricultural and Forest Entomology, 2016. **18**(3): p. 250-259.
53. Andringa, J.I., et al., *Combining tree species and decay stages to increase invertebrate diversity in dead wood*. Forest Ecology and Management, 2019. **441**: p. 80-88.
54. Schilthuizen, M., et al., *Incorporation of an invasive plant into a native insect herbivore food web*. PeerJ, 2016. **4**: p. e1954.
55. Meijer, K., et al., *Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice?* Entomologische Berichten, 2012. **72**(6): p. 288-293.
56. Branco, M., et al., *Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees*. Journal of Applied Ecology, 2015. **52**(1): p. 69-77.
57. Wohlgemuth, T., et al., *Impact of Douglas-fir on forests and open land habitats, in Douglas-fir-An option for Europe*. 2019. p. 57-62.
58. Amazonas, N.T., et al., *High diversity mixed plantations of Eucalyptus and native trees: An interface between production and restoration for the tropics*. Forest Ecology and Management, 2018. **417**: p. 247-256.
59. Brancalion, P.H., et al., *Exotic eucalypts: From demonized trees to allies of tropical forest restoration?* Journal of Applied Ecology, 2020. **57**(1): p. 55-66.
60. Mina, M., et al., *Managing for the unexpected: Building resilient forest landscapes to cope with global change*. Global Change Biology, 2022.
61. Thomassen, E. and B. Nyssen, *Verzwakte den is prooi voor Sphaeropsis?* Vakblad natuur bos en landschap, 2022. **19**(184).
62. Thiel, D., et al., *Uniform drought and warming responses in Pinus nigra provenances despite specific overall performances*. Forest Ecology and Management, 2012. **270**: p. 200-208.
63. Huber, G., *Neue Tests für Schwarzkiefern-Herkünfte in Bayern im Hinblick auf den Klimawandel*. Forstarchiv, 2011. **82**(4): p. 134-141.
64. Viñas, R.A., et al., *Pinus pinaster in Europe: distribution, habitat, usage and threats*. European atlas of forest tree species, 2016: p. 204.
65. Nicolescu, V.-N., et al., *Ecology, growth and management of black locust (Robinia pseudoacacia L.), a non-native species integrated into European forests*. Journal of Forestry Research, 2020. **31**(4): p. 1081-1101.

66. Rigling, A., et al., *Introduced of native tree species to maintain forest ecosystem services in a hotter and drier future*, in *Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges*. 2016. p. 236-246.
67. Roloff, A. and B. Grundmann, *Waldbaumarten und ihre Verwendung im Klimawandel*. Archiv f. Forstw. u. Ldsch. ökol, 2008. **42**: p. 97-109.
68. de Avila, A.L., et al., *Artensteckbriefe 2.0: alternative Baumarten im Klimawandel: eine Stoffsammlung*. 2021: Forstliche Versuchs-und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.
69. Starfinger, U., *NOBANIS Invasive Alien Species Fact Sheet Prunus serotina*. 2010, From: Online Database of the North European and Baltic Network on Alien Species–NOBANIS (www. nobanis. org).
70. Nicolescu, V.-N., et al., *Ecology and management of northern red oak (Quercus rubra L. syn. Q. borealis F. Michx.) in Europe: a review*. Forestry: An International Journal of Forest Research, 2020. **93**(4): p. 481-494.
71. Nagel, R.-V., *4.13 Roteiche (Quercus rubra L.)*. Potentiale und Risiken Eingeführter Baumarten. Baumartenportraits mit Naturschutzfachlicher Bewertung, 1st ed.; Vor, T., Spellmann, H., Bolte, A., Ammer, C., Eds, 2015: p. 166-205.
72. Folke, C., et al., *Resilience thinking: Integrating resilience, adaptability and transformability*. Ecology & society, 2010. **15**(4).
73. Gladstone-Gallagher, R.V., et al., *Linking traits across ecological scales determines functional resilience*. Trends in Ecology & Evolution, 2019. **34**(12): p. 1080-1091.
74. Nikinmaa, L., et al., *Reviewing the use of resilience concepts in forest sciences*. Current Forestry Reports, 2020: p. 1-20.
75. Lindner, M., et al., *Enhancing resilience to address challenges in forest management*, in *How to balance forestry and biodiversity conservation – A view across Europe*. 2020.
76. Lindner, M., et al., *Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?* Journal of environmental management, 2014. **146**: p. 69-83.
77. Messier, C., et al., *From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world*. Conservation Letters, 2015. **8**(5): p. 368-377.
78. Messier, C., K.J. Puettmann, and K.D. Coates, *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*. 2013: Routledge.
79. Violle, C., et al., *Let the concept of trait be functional!* Oikos, 2007. **116**(5): p. 882-892.
80. Puettmann, K.J., et al., *Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management-what limits global adoption?* Forest Ecosystems, 2015. **2**(1): p. 1-16.
81. Bauhus, J., D.I. Forrester, and H. Pretzsch, *Mixed-species forests: the development of a forest management paradigm*, in *Mixed-species forests*. 2017, Springer. p. 1-25.
82. Messier, C., et al., *The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes*. Forest Ecosystems, 2019. **6**(1): p. 1-16.
83. Pretzsch, H., D.I. Forrester, and J. Bauhus, *Mixed-species forests*. Ecology and management. Springer, Berlin, 2017. **653**.
84. Aubin, I., et al., *How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach*. Ecoscience, 2007. **14**(2): p. 259-271.

85. Laughlin, D.C., et al., *Using trait-based ecology to restore resilient ecosystems: historical conditions and the future of montane forests in western North America*. Restoration Ecology, 2017. **25**: p. S135-S146.
86. De Frenne, P., et al., *Global buffering of temperatures under forest canopies*. Nature Ecology & Evolution, 2019. **3**(5): p. 744-749.
87. De Frenne, P., et al., *Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda*. Global Change Biology, 2021. **27**(11): p. 2279-2297.
88. Brang, P., et al., *Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change*. Forestry: An International Journal of Forest Research, 2014. **87**(4): p. 492-503.