

Beheerdoelstellingen realiseren in aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers

januari 2012



Agentschap voor
Natuur en Bos



Buyse, Wim. 2012. Beheerdoelstellingen realiseren in aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers. Brussel, Agentschap voor Natuur en Bos. 106 pp.

Review door: Margot Vanhellemont, Laboratorium voor Bosbouw, Universiteit Gent

Met dank aan volgende personen voor hun opmerkingen: Sus Willems, Jan Mampaey, Eddy Hubrechts, Johan Agten, Patrick Engels, Kris Verheyen, Norbert Martens, Marc Missoorten, Ronald Grobben en Jeroen Franssen. Een speciale dank gaat uit naar Bart Nyssen voor de wel zéér intensieve discussies.

D / 2012 / 3241 / 102

NUR 944

SISO 636.1

© Creative Commons Naamsvermelding-NietCommercieel-GelijkDelen 3.0 Unported licentie



Agentschap voor Natuur en Bos
Koning Albert II-laan 20 bus 8
B-1000 Brussel
Tel. 02 553 81 02
Fax 02 553 81 05
E-mail anb@vlaanderen.be
www.natuurenbos.be

1. Leeswijzer.....	- 1 -
2. Recente ontwikkelingen en daaruit voortvloeiende beleidsvragen.....	- 3 -
2.1. Recente beleidsvragen	- 3 -
2.2. Wat is de beste manier om Amerikaanse vogelkers aan te pakken?.....	- 4 -
2.3. Kunnen we chemische bestrijdingsmiddelen gebruiken?.....	- 4 -
3. Waarom is Amerikaanse vogelkers invasief in het dekzandgebied?.....	- 7 -
3.1. De oorzaak van de invasie waren de massale aanplantingen.....	- 8 -
3.1.1. Massale aanplanting gebeurde in Vlaanderen vooral tussen eind 1940 en eind 1960	- 8 -
3.1.2. Massale en herhaalde introductie is de belangrijkste oorzaak van het succes van invasieve boomsoorten.....	- 9 -
3.1.3. Samen met de overvloedige zaadproductie en verspreiding door dieren ontstond een uitdeinend invasiefront	- 11 -
3.1.4. De soort kan daarenboven lang overleven bij weinig licht.....	- 22 -
3.2. Beheer heeft de soort de afgelopen decennia steeds bevoordeeld.....	- 35 -
3.2.1. De invasie gebeurt doorheen open invasievensters	- 35 -
3.2.2. Beheer zorgde voor licht en lichtboomsoorten	- 38 -
3.2.3. Bij veel licht groeit de soort zeer snel en produceert ze al vroeg zaad	- 39 -
3.2.4. De schaduwtolerantie van de meest voorkomende inheemse soorten is lager.....	- 41 -
3.3. Een hoge wilddruk leidt tot blijvende dominantie.....	- 45 -
3.4. Buiten het dekzandgebied stellen zich minder problemen	- 48 -
4. Hoe zou een spontane bosevolutie eruitzien met Amerikaanse vogelkers?-	49 -
4.1. Op welke leeftijd wordt de dominantie doorbroken?.....	- 49 -
4.2. Hoe evolueren bossen met den op zandgronden indien geen Amerikaanse vogelkers voorkomt?.....	- 50 -
4.3. En in aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers?.....	- 53 -
5. Zonder ingrijpen verhindert Amerikaanse vogelkers het realiseren van beheer-doelstellingen	- 54 -
5.1. Beheerdoelstellingen voor bos en open natuur in Vlaanderen	- 54 -
5.1.1. Beheervisie openbare bossen	- 54 -
5.1.2. Criteria Duurzaam Bosbeheer.....	- 55 -
5.1.3. Beheerplannen en kapvergunningen	- 56 -
5.1.4. Instandhoudingsdoelstellingen.....	- 56 -

5.2. Beheerdoelstellingen kunnen niet gehaald worden binnen een maatschappelijk aanvaardbare termijn	- 57 -
5.2.1. Open natuur groeit dicht	- 57 -
5.2.2. Het standstill-principe en enkele IHD's komen in het gedrang.....	- 58 -
5.2.3. Omvorming wordt moeilijk en duurt veel langer	- 58 -
6. Bestrijden is niet hetzelfde als uitroeien: twee zinvolle strategieën met telkens twee varianten.....	- 61 -
6.1. De zaaddruk zeer sterk beperken.....	- 62 -
6.1.1. Variant 1: grote oppervlakte in beheer en belangrijk aandeel open natuur als beheerdoelstelling	- 62 -
6.1.2. Variant 2: kleine oppervlakte ingebed in een boscomplex met veel Amerikaanse vogelkers.....	- 63 -
6.2. Invasievensters zeer lang gesloten houden.....	- 64 -
6.2.1. Variant 1: ontwikkel een structuurrijk bos indien er weinig Amerikaanse vogelkers aanwezig is.....	- 64 -
6.2.2. Variant 2: breng actief boomsoorten in met een hoge schaduwtolerantie.....	- 65 -
6.3. Strategieën en methoden.....	- 66 -
7. Begrippen en afkortingen	- 67 -
8. Niet-technische samenvatting.....	- 69 -
9. Bijlage I. De kosten van de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in Vlaanderen 1994 - 2010	- 75 -
9.1. Openbare domeinen – grote projecten	- 75 -
9.1.1. Pilootproject 1994 - 1996	- 75 -
9.1.2. Life DANA 2003 - 2009	- 78 -
9.1.3. Grote projecten: conclusie.....	- 79 -
9.2. Op ANB-domeinen - uitbesteed	- 80 -
9.3. Op ANB-domeinen - eigen regie.....	- 82 -
9.4. Buiten ANB-domeinen – subsidies Vlaamse Overheid	- 84 -
9.5. De kosten van de blijvende nazorg.....	- 86 -
10. Bijlage II. Verbetert Amerikaanse vogelkers de bodem?.....	- 89 -
11. Literatuuropgave.....	- 93 -

1. Leeswijzer

Dit rapport is geschreven voor beheerders en beleidsmedewerkers met een zekere achtergrond in bosbeheer en ecologie. Dit zijn mensen die het zeer druk hebben en er vaak niet in slagen dergelijk rapport volledig te lezen. Daarom werd het rapport zo opgebouwd dat een lezer snel de verhaallijn en hoofdboodschappen meekrijgt en voor specifieke onderwerpen rustig kan afdalen naar details.

Je krijgt de kern van het verhaal in zijn meest beknopte vorm door gewoon de inhoudstafel te lezen. In elk hoofdstukje geven de gekleurde tekstblokken dan een samenvatting van wat er in de tekst daaronder volgt. Die tekst geeft verdere details of argumenten uit de wetenschappelijke literatuur die een stelling onderbouwen. Te gedetailleerde informatie werd in de bijlagen gestoken. Een aantal verwarrende of moeilijke termen werd verduidelijkt in voetnoten of in hoofdstuk 7 .

De niet-technische samenvatting in hoofdstuk 8 is een samenvatting van de gekleurde tekstblokjes.

2. Recente ontwikkelingen en daaruit voortvloeiende beleidsvragen

Amerikaanse vogelkers werd op heel veel plaatsen in Europa massaal aangeplant omwille van een reeks vermeende voordelen. In Vlaanderen situeerde het hoogtepunt van de aanplantingen zich tussen het eind van de jaren 1940 en het eind van de jaren 1960. De belangrijkste redenen waren de bodembedekkende en –verbeterende rol van de soort in de onderetage van de eerste generatie dennenbossen op doorgaans arme zandige bodems. Vanuit die dennenbossen verbrreide¹ de soort zich verder doorheen het landschap.

Toen de eerste eindkappen werden uitgevoerd in die bossen werd de aanwezigheid van de soort als een probleem ervaren. De dichte laag struiken en boompjes bemoeilijkt de exploitatie en de verjonging. In Vlaanderen werd de soort vanaf de tweede helft van de jaren 1980 sporadisch op beperkte schaal bestreden gedurende de periode voorafgaand aan de eindkap van een bestand.

Ook nu wordt het massaal voorkomen van Amerikaanse vogelkers als een probleem ervaren omdat ze het realiseren van de beleidsdoelstellingen voor bos en open natuur, en de beheerdoelstellingen die daaruit voortvloeien, verhindert. In 1994 startte de planmatige bestrijding van Amerikaanse vogelkers in domeinbossen van voldoende oppervlakte (minstens een paar honderd hectare).

Vanaf 2004 gebeurde er ook meer bestrijding in natuurreservaten en privébossen omdat het toen mogelijk werd verschillende subsidies te combineren (groenjobs, eenmalige inrichtingswerken in natuurreservaten, projectsubsidies voor bosgroepen in privébossen). De groenjobsubsidies leidden ertoe dat een aantal bedrijfjes uit de sector van de sociale tewerkstelling ook actief werden in het beheer van bos- en natuurgebieden. Vanaf 2004 wordt dan ook heel wat bestrijding van Amerikaanse vogelkers op terreinen in beheer door ANB uitbesteed via de wetgeving op overheidsopdrachten. Rond dezelfde periode startte ook het Life DANAH project waarbij Amerikaanse vogelkers werd bestreden op 1.351,5 ha militair domein.

In professionele bos- en natuurmiddens in Vlaanderen leefde de belangstelling voor Amerikaanse vogelkers recent opnieuw op. In drie verschillende rapporten gaan we dieper in op de vragen die uit deze discussie voortkwamen. Dit rapport is er een van.

2.1. Recente beleidsvragen

Tussen 1994 en 2010 werd € 4,6 miljoen uitgegeven aan de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in 7.253 ha domeinbossen, Vlaamse natuurreservaten, erkende natuurreservaten en privébossen aangesloten bij bosgroepen (zie hoofdstuk 9). Specifiek bij de bosgroepen neemt bestrijding van Amerikaanse vogelkers een belangrijk aandeel in van de uitgaven die door projectsubsidies worden gesubsidieerd. De toekomst van de projectsubsidies onder de huidige vorm wordt in vraag gesteld. Onrechtstreeks stelt zich dus ook de vraag over de financiering van de bestrijding of zelfs over het nut van de bestrijding.

¹ Met “verbreiding” wordt de manier bedoeld waarop de soort zich doorheen het landschap verplaatst, hoe ze op een nieuwe standplaats terechtkomt,...

Deze vraagstelling wordt ook beïnvloed door ervaringen in Nederland, waar er al sinds de jaren 1970 veel subsidies werden gegeven voor de bestrijding maar de aanpak op het terrein niet overal de gewenste resultaten opleverde. Anderzijds werden er recent ook ervaringen van een succesvolle planmatige grootschalige aanpak in Nederland gepubliceerd (Bos, 2011) die goed overeenkomen met de Vlaamse ervaringen.

Verder is de kennis over Amerikaanse vogelkers de laatste 20 jaar sterk toegenomen. Onder andere experimenten met alternatieve bestrijdingsmethoden in versnipperde privébossen (Willems, 2009), onderzoek aan Vlaamse universiteiten (Deckers, 2005b, Verheyen et al., 2007, Vanhellemont, 2009) met afgeleide artikels in toegankelijke Nederlandstalige vakliteratuur (Vanhellemont et al., 2008, Geudens et al., 2009, Vanhellemont, Baeten, De Keersmaeker, et al., 2009) en een Europees Interreg-project IV A waaraan 24 partners uit Vlaanderen en Zuid-Nederland deelnemen (2009) zorgden er recent voor dat de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in professionele bos- en natuurmiddens in Vlaanderen opnieuw in de belangstelling kwam.

Dit leidt tot een eerste groep beleidsvragen: Moet Amerikaanse vogelkers altijd en overal bestreden worden? Kunnen de kosten voor het bestrijden van Amerikaanse vogelkers verantwoord worden? Moet dit gesubsidieerd worden? Om deze vragen te kunnen beantwoorden denken we best eerst fundamenteel na over de reden van de bestrijding. M.a.w. de eerste beleidsvraag luidt: **Waarom bestrijden we Amerikaanse vogelkers?**

Op deze vraag wordt ingegaan in voorliggend rapport.

2.2. Wat is de beste manier om Amerikaanse vogelkers aan te pakken?

De laatste 20 jaar is de kennis over de ecologie en verbreiding van de soort toegenomen. Uit een recente enquête blijkt dat beheerders wensen dat informatie uit de wetenschappelijke literatuur toegankelijk wordt gemaakt (Calle et al., 2008). Hieraan werd tegemoet gekomen door voorafgaand een uitgebreide literatuurstudie uit te voeren. Er werd enerzijds gezocht naar de meest recente studies. Anderzijds werd ook zoveel mogelijk naar de oorsprong van citaten gezocht. In de literatuur over Amerikaanse vogelkers van de afgelopen 120 jaar zijn namelijk af en toe tegenstrijdigheden te ontdekken.

Beheerders hebben de afgelopen 20 jaar ook heel wat praktische terreinervaring opgedaan en technieken verfijnd. Uit dezelfde enquête blijkt nochtans dat er nog steeds een grote vraag is naar kennisuitwisseling over bestrijdingstechnieken en te verwachten resultaten

De tweede beleidsvraag luidt dan ook: **Wat zijn de meest aangewezen strategieën en methoden om met Amerikaanse vogelkers om te gaan?**

Op deze vraag wordt ingegaan in het rapport: "Strategieën en methoden ten aanzien van Amerikaanse vogelkers".

2.3. Kunnen we chemische bestrijdingsmiddelen gebruiken?

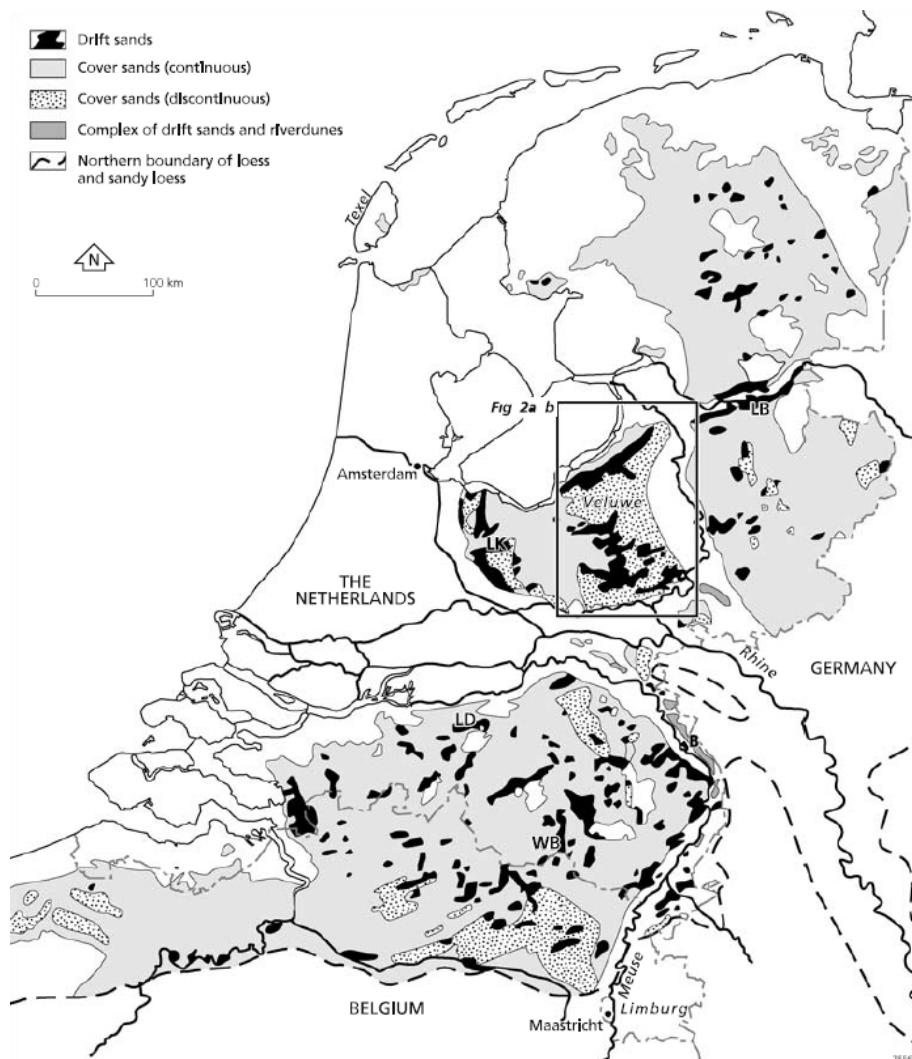
Bij de bestrijding wordt vaak gebruik gemaakt van herbiciden op basis van glyfosaat. In Vlaanderen streven openbare instellingen ernaar het gebruik van bestrijdingsmiddelen te verminderen (2001, 2004, 2008). In natuur- en bosgebieden of kwetsbare gebieden

zoals vallei- of brongebieden en in openbare parken en plantsoenen is het gebruik van bestrijdingsmiddelen door openbare diensten sinds 1 januari 2004 zelfs verboden. Er kan van het verbod worden afgeweken tot 31 december 2014 door het indienen van een reductieprogramma. Of steeds tijdelijk in geval van acute en redelijkerwijze niet te voorzien plagen. Zolang er geen ecologisch beter verantwoord product of verantwoorde methode met dezelfde efficiëntie beschikbaar is kan ook voor de bestrijding van Amerikaanse vogelkers en andere invasieve exoten tot dan nog glyfosaat gebruikt worden. De toelichting van het decreet (Malcorps et al., 2001) samen met criterium 4.3.4 van de criteria voor duurzaam bosbeheer (2003) laat dit gebruik enkel toe in een planmatige en gecombineerde mechanisch-chemische bestrijding. Ondertussen is een nieuw decreet in opmaak waarmee de Richtlijn Duurzaam gebruik van Pesticiden RL 2009/128/EG in de Vlaamse wetgeving zal worden omgezet.

Over de effecten van glyfosaat op mens en milieu is nog niet alles geweten. Sporadisch verschijnen gemediatiseerde rapporten die voor de effecten waarschuwen (Antoniou et al., 2011, Riley et al., 2011). Maar in die rapporten wordt nauwelijks onderscheid gemaakt tussen bijvoorbeeld effecten als gevolg van het sproeien vanuit vliegtuigen van honderden hectare Roundup Ready Soja of het spuiten van een sterk verdunde oplossing vanuit een rugsproeier met regelbare sproeikop op een stobbe van 5 cm doorsnede. Toch is het raadzaam voorzichtig te blijven. Over de mogelijke schadelijke effecten van glyfosaat op mens en milieu **op de manier zoals die in Vlaanderen wordt toegepast** bij de bestrijding van Amerikaanse vogelkers en andere invasieve exoten zal worden ingegaan in een later te verschijnen rapport.

3. Waarom is Amerikaanse vogelkers invasief in het dekzandgebied?

In onze regio komt Amerikaanse vogelkers massaal voor op de laat-tertiaire en quataire dekzanden (figuur 1). De soort werd er massaal aangeplant, het beheer heeft ze de afgelopen honderd jaar bevoordeeld en de wilddruk ligt er doorgaans vrij hoog. Dit alles leidde tot invasie. Buiten het dekzandgebied staat Amerikaanse vogelkers het realiseren van de beheerdoelstellingen minder in de weg.



Figuur 1 Eolische dekzanden komen in onze regio voor ongeveer ten noorden van de lijn Gent – Mechelen - Hasselt. Figuur overgenomen uit Koster (2009).

Figuur 2 geeft de verspreiding van de derivaatgemeenschap met Amerikaanse vogelkers van het Dennen-Eikenbos. Naast Amerikaanse vogelkers is grove den er een aspectbepalende soort. Amerikaanse vogelkers komt er voor in kruidlaag, struiklaag en boomlaag. Verjonging van Amerikaanse vogelkers kwam in de eerste bosinventarisatie voor in 724 van de 2.664 opgemeten proefvlakken (27 %) (Waterinckx en Roelandt, 2001).



Figuur 2 Ligging van de 182 opnamen uit de eerste Vlaamse bosinventaris met het bostype “Dennen-Eikenbos met Amerikaanse vogelkers”. Figuur overgenomen uit Cornelis et al. (2007)

3.1. De oorzaak van de invasie waren de massale aanplantingen

3.1.1. Massale aanplanting gebeurde in Vlaanderen vooral tussen eind 1940 en eind 1960

Amerikaanse vogelkers werd massaal aangeplant in dennenbossen op arme zandgronden tussen de late jaren 1940 en de late jaren 1960 omwille van zijn bodembedekkende en vermeende bodemverbeterende eigenschappen.

Prunus serotina was samen met *Thuja occidentalis* en *Robinia pseudoacacia* een van de eerste Noord-Amerikaanse boomsoorten die in Europa werd ingevoerd. Eerst werd de soort als sierboom gebruikt (1623 aangeplant nabij Parijs, 1629 aangeplant in Kew Gardens, 1685 in Duitsland) (Starfinger, 1990, Nyssen, 2010).

Vanaf de tweede helft van de 19e eeuw wordt geëxperimenteerd met houtproductie in bosverband met deze Noord-Amerikaanse boomsoorten. In 1892 is er sprake van een proefbestand in België (Berger, 1892, Starfinger, 1990). In 1894 wordt Amerikaanse vogelkers vermeld als soort in een arboretum in Peer. In 1898 worden in het domeinbos Op 't Stort te Lommel 17.000 stuks aangeplant. De planten kwamen uit de kwekerij Neyens te Schoten (Martens, 1991). Ook werden tussen 1902 en 1910 in het arboretum van Tervuren 5 groepen Amerikaanse vogelkers aangeplant van telkens 5 à 25 stuks (Nyssen, 2010).

Het is aannemelijk te veronderstellen dat het zaad dat gebruikt werd in de kwekerij in Schoten uit Nederland kwam. Een kleine 50 kilometer van Schoten, in het Mastbos in Breda werd Amerikaanse vogelkers in 1898 als begeleidende boomsoort aangeplant. De eerste aanplanting in bosverband in Nederland gebeurde mogelijks in de duinen van Walcheren en Scheveningen in 1873 (Martens, 1991).

Na 1930 en zeker na WO II trad de bodembedekkende en -verbeterende rol in de onderetage van dennenbossen op de voorgrond en werd de soort massaal en systematisch aangeplant. De redenering was dat “naarmate de hoogtegroeï van dennen toeneemt, hun lichtbehoefte stijgt en hun scherm ijler wordt zodat de bodem onvoldoende wordt beschut en gekoloniseerd wordt door een acidofiele flora van

heidekruid, bosbessen en varens, vooral op arme gronden. Dan is het nodig grove den te mengen met soorten die de bodemeigenschappen in stand houden en groepsgewijze een onderetage aan te brengen die het uitgangspunt zal vormen van een gemengd hooghout.” (Bestuur van Waters en Bossen, 1958)

Dit gemengd hooghout werd in 1958 anders geïnterpreteerd dan nu: *“De gewone den en de Corsicaden die in de meeste gevallen de hoofdboomsoorten uitmaken, kunnen gemengd worden met groepjes Amerikaanse eik, late troskers² en bodemverbeterende soorten als de witte els en de acacia. Rondom de percelen kan men ook brede stroken loofhout aanbrengen samengesteld uit de zoëven genoemde soorten die later in de dennenbestanden zullen verspreid geraken. Aldus zal er vlug een gunstige gemengde humus gevormd worden die het zal mogelijk maken duurzame bestanden aan te leggen.”* (1958 - p. 104-105) Men was vooral bang voor verdere podzolizatie. Dit systeem van inbrengen van loofhout in dennenbestanden werd in de periode na WO II vooral gepromoot door G. Bodeux die woudmeester was in Limburg tussen 1948 en 1964 (Dufrane, 1985). Zijn invloed bleef niet beperkt tot de staatsbossen. Hij keurde bijvoorbeeld systematisch bestekken voor aanplantingen in bossen van gemeenten en openbare instellingen af indien er geen Amerikaanse vogelkers was opgenomen en zetelde in de adviescommissies voor het beheer van de bossen op de terreinen van de mijn van Zwartberg (Martens, 2011). Zaad voor de kweek van nieuw plantgoed werd regelmatig uit de domeinbossen gehaald. In het Pijnven bijvoorbeeld werden in de periode na WO II zaden van Amerikaanse vogelkers geoogst om te gebruiken in bossen “langs de Maaskant” (Agten, 2010).

Hoewel er reeds vanaf het begin van het gebruik van de soort in de bosbouw stemmen waren die tot voorzichtigheid aanmaanden bij het promoten van de soort (zie de referenties in Muys en Maddelein, 1993), kwam de omslag pas ergens in de late jaren 1950. De eerste generatie dennenbossen werden kaalgekapt en de Amerikaanse vogelkers maakte dit lastig en duur. De Amerikaanse vogelkers kreeg zijn bijnaam “bospest” (Leclercq, 1960).

De overgang binnen het toenmalige Bestuur van Waters en Bossen heeft enkele jaren geduurd. In het hierboven vermelde verslag uit 1958 werd de soort nog gepromoot. Vanaf 1964 werd de soort zeker niet meer door het Bestuur van Waters en Bossen in Limburg aangeplant (Martens, 2011). Wel gebeurden er nog sporadisch aanplantingen door andere diensten, zoals het toenmalige Bruggen en Wegen (Martens, 1991). Later gold de richtlijn: *“De Amerikaanse vogelkers zal nergens nog aangeplant worden en kan beter vervangen worden door andere bodemverplegende houtsoorten zoals lijsterbes, vuilboom en andere”* (Dufrane, 1985).

3.1.2. Massale en herhaalde introductie is de belangrijkste oorzaak van het succes van invasieve boomsoorten

Amerikaanse vogelkers werd gedurende een paar decennia massaal aangeplant. Het zaad dat gebruikt werd voor het kweken van het plantgoed werd herhaaldelijk vers ingevoerd uit het oorsprongsgebied. Deze massale en herhaalde introductie legde de basis voor een invasie van Amerikaanse vogelkers.

Hoewel de soort al langer in onze regio was geïntroduceerd waren het vooral de massale aanplantingen in de periode van ongeveer twintig jaar na WO II die voor een voldoende kritische massa van zaadbomen en zaailingenbanken zorgde. Er was al veel eerder door enkelingen gewaarschuwd voor het woekerend vermogen van de soort (Rouffignon,

² Het is duidelijk dat het verslag eerst in het Frans werd geschreven. *Late troskers* is een letterlijke vertaling van *Cerisier tardif*.

1899), maar pas rond de jaren 1960 werd de soort algemeen als invasief beschouwd. De verandering in perceptie heeft enerzijds te maken met het feit dat rond die periode de eerste generatie dennenaanplantingen werden kaalgeslagen en verjongd. Massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers deed de exploitatiekosten oplopen.



Figuur 3 “Black cherry” op het Allegheny plateau komt genetisch bijna volledig overeen met “onze” Amerikaanse vogelkers. Figuur overgenomen uit Auchmoody en Rexrode (1984)

Maar er is ook een ecologische reden waarom de soort pas decennia na zijn introductie een invasief karakter kreeg. Het duurt namelijk bij elke soort een zekere tijd na de introductie tot de verdere verspreiding spontaan gebeurt. Deze periode wordt *lag phase* genoemd (Theoharides en Dukes, 2007). De duur van die periode hangt af van een aantal factoren, onder andere het feit of een soort herhaaldelijk wordt geïntroduceerd en de uitwisseling van genetisch materiaal tussen de verschillende plaatsen waar de soort werd aangeplant. De lag phase van de Amerikaanse vogelkers in Vlaanderen duurde een kleine twintig jaar.

In principe treedt bij introducties ook het zogenaamde *founder effect* op. Er is een verlies aan genetische diversiteit in het nieuwe gebied doordat uiteraard maar een beperkt aantal zaden uit het oorsprongsgebied wordt overgebracht. Maar doordat er regelmatig vers zaad werd ingevoerd om plantgoed op te kweken is dit effect grotendeels teniet gedaan. De genetische diversiteit van Amerikaanse vogelkers in Nederland, België, Duitsland en Denemarken is dan ook nog altijd zeer hoog, het aantal waargenomen

allelen in deze populaties is 73 % van de populaties uit het oorspronggebied (Petitpierre, 2008, Pairon et al., 2010). Het oorspronggebied van de Vlaamse Amerikaanse vogelkers ligt in het oosten van het Allegheny plateau, in het bijzonder het deel dat in Pennsylvania ligt (Petitpierre, 2008). Dit is de regio die bekend staat voor de uitstekende houtkwaliteit van Amerikaanse vogelkers.

De combinatie van het aantal individuen dat tijdens één introductie wordt geplant en van het aantal introducties dat plaats vindt is de *introduction effort*³. Meer en meer wordt deze massale en herhaalde introductie als belangrijkste oorzaak van het succes van invasieve soorten gezien (Holle en Simberloff, 2005, Lockwood et al., 2005, Richardson en Pyšek, 2006, Sol et al., 2008, Bucharova en Van Kleunen, 2009). Dit geldt in het bijzonder voor houtige gewassen (Bucharova en Van Kleunen, 2009) en voor het schaalniveau van landschappen en levensgemeenschappen (Levine, 2000). Uit enquêtes en inventarisaties in Niedersachsen bijvoorbeeld blijkt dat praktisch alle populaties van Amerikaanse vogelkers die problematisch zijn voor het realiseren van bos- en natuurbeheerdoelstellingen gegroeid zijn vanuit bosbestanden waar de soort ooit was aangeplant (Kowarik, 2003).

3.1.3. Samen met de overvloedige zaadproductie en verspreiding door dieren ontstond een uitdeinend invasiefront

Veel zaad bij veel licht

De zaadproductie van Amerikaanse vogelkers is variabel. Maar bomen die opgroeien bij veel licht en oudere bomen brengen doorgaans een overvloed aan zaad voort.

De bloei is meestal overvloedig en bestuiving gebeurt door heel veel verschillende soorten insecten (Boucalt, 2009), doorgaans generalisten. De honingbij wordt regelmatig vermeld als belangrijke bestuiver (Hough, 1960, Forbes, 1969, 1973, Boucalt, 2009). Heel uitzonderlijk wordt het tegendeel beweerd (Cosijn et al., 1983). Maar bijen zijn algemeen de meest belangrijke bestuivers ter wereld, specifiek zeker voor de Rosaceae (Cane, 2008).

De zaadproductie is echter zeer variabel (Grisez, 1975). Uit anekdotische veldwaarnemingen blijkt dat de temperatuur en het aantal uren zonneschijn tijdens de eerste dagen van de bloei een grote invloed hebben op de zaadzetting. Dan is er immers veel activiteit van bestuivende insecten (Forbes, 1969, 1973). Bomen die het ene jaar veel zaad voortbrengen doen dit doorgaans ook jaarlijks. Maar er komen ook bomen voor, zelfs vrijstaand, die nauwelijks zaad produceren. De grootste variabiliteit zit dus in de grote individuele diversiteit. We kunnen dit vermoedelijk verklaren door de hoge mate van genetische diversiteit. *Prunus serotina* is (allo-)tetraploïd (Pairon en Jacquemart, 2005, Pairon, 2007).

Licht heeft een belangrijke invloed op zaadproductie. Er zijn nauwelijks bloeiende bomen te vinden die opgroeien in de schaduw (Staatsbosbeheer, 1984, Starfinger, 1990, Closset-Kopp et al., 2007). En er is een sterk negatief verband tussen afstand van jonge boompjes met omringende bomen en zaadproductie (Vanhellemont, Baeten, Hermý, et al., 2009), wat uiteraard opnieuw vooral te maken heeft met de hoeveelheid beschikbaar licht.

³ Meestal wordt de term *propagule pressure* gebruikt. Een logische Nederlandse vertaling “zaaddruk” zou echter verwarring scheppen met de situatie waarin ergens veel zaaddragende bomen groeien.



Figuur 4 Bloeiende bloemtrossen

Algemeen brengen dikkere bomen meer zaad voort (Deckers et al., 2008, Vanhellemont, Baeten, Hermy, et al., 2009). Dit is een leeftijdseffect. In een studie van een jonge populatie in lineaire landschapselementen (gemiddelde leeftijd van 2,9 jaar, het oudste exemplaar was 35 jaar oud) was er een zeer sterk verband tussen leeftijd en volume (Deckers, Maddens, et al., 2005). In het oorsprongsgebied gebeurt goede zaadproductie vooral tussen de leeftijd van 30 tot 100 jaar (Hough, 1960). Ook neemt daar de zaadproductie toe bij stijgend bestandsgrondvlak (Grisez, 1975, Bjorkbom, 1979). Voor een gegeven soort en boniteit is het grondvlak een functie van densiteit van de moederbomen en van de leeftijd ervan.

De hoeveelheid bloemtrossen en zaadproductie wordt niet beïnvloed door bodemrijkdom. Wel ligt op armere bodemtypes (podzolen) en op een aantal ondiepe vochtige bodems (dystric cambisols) het percentage steenvruchten waarin zich geen embryo ontwikkelt hoger (Closset-Kopp et al., 2007).

Tabel 1 geeft een overzicht van cijfers uit de literatuur. Merk op dat de standaardfout doorgaans hoog is wat wijst op een hoge variabiliteit. We zien een trend dat er per boom een duizendtal bloemtrossen bloeien. Per bloemtros bevinden zich een dertigtal bloemen. Het duurt 2–5 dagen na de bloei van de eerste bloem in een tros vooraleer alle bloemen in de tros bloeien. Het duurt een kleine 2 weken vooraleer de laatste bloemtros aan een bepaalde boom in bloei staat (Forbes, 1973). De periode van maximale bloei is ook het moment wanneer de bladeren hun maximale oppervlakte bereiken (Mulligan en Munro, 1981). Als ruw gemiddelde groeien per bloemtros een drietal bloemen uit tot steenvruchten. Gezien de variabiliteit is het zeer moeilijk om een getal te plakken op het gemiddeld aantal vruchten per boom en zo'n gemiddelde heeft dan ook weinig praktisch nut. Maar indien er toch een getal moet opgeplakt worden dan komen we aan ruwweg

7.000 vruchten per boom voor bomen die opgroeien in licht. De auteurs vermeld in tabel 1 rapporteren maximum cijfers van 10.253 (Pairon, Chabrerie, et al., 2006), 39.000 (Starfinger, 1990) en 53.048 (Deckers et al., 2008) vruchten per boom. Minima waren 0 (Pairon, Chabrerie, et al., 2006, Deckers et al., 2008) en 16 (Starfinger, 1990).



Figuur 5 Rijpe vruchten (foto Sus Willems)

Tabel 1 Overzicht van cijfers over bloei en zaadzetting

Aantal bloemtrossen per boom					
Gemiddeld aantal	Standaard-fout	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
806	122,1	23 aselekt gekozen bomen langs bosrand	Compiègne	Closset-Kopp et al., 2007	2003
548	125,9	10 aselekt gekozen bomen op open plek in bos	Compiègne	Closset-Kopp et al., 2007	2003
228	182,5	2 aselekt gekozen bomen in onderetage	Compiègne	Closset-Kopp et al., 2007	2003
1.880		6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2004
1.216		6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2005
Aantal bloemen per bloemtros					
Gemiddeld aantal	Standaard-fout	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
50-70(*)			Tennessee	Donovan C. Forbes, 1973	1973
25,3	3,6	6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2004
33,5	4,3	6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2005
Aantal vruchten per bloemtros					
Gemiddeld aantal	Standaard-fout	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
4,2	-	1 bloeiende boom in proefvlak met 24 bomen	Oost-Allegheny	Bjorkbom et al., 1979	1974
3	-	7 bloeiende bomen in proefvlak met 24 bomen	Oost-Allegheny	Bjorkbom et al., 1979	1975
4,8	0,06	10 bomen, vrijstaand of in halfschaduw	divers, Berlijn	Starfinger, 1990	1986
2,2	0,22	3 bomen in onderetage	divers, Berlijn	Starfinger, 1990	1986
8,6 (**)		122 aselekt gekozen bomen in open plekken	Compiègne, Frankrijk	Closset-Kopp et al., 2007	2003
3,2	1,2	6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2004
2,5	0,43	31 bomen aselekt gekozen uit stratificatie	bocagelandschap	Deckers et al., 2008	2004
1	0,5	6 aselekt gekozen bomen	oud dennenbestand	Pairon et al., 2006a	2005
Aantal vruchten per boom					
Gemiddeld aantal	Standaard-fout	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
8.911	1.526	8 vrijstaande bomen	divers, Berlijn	Starfinger, 1990	1986
455	167	3 bomen in onderetage (schaduw)	divers, Berlijn	Starfinger, 1990	1986
6.011		berekend uit totaal aantal bloemtrossen en het gemiddeld aantal vruchten per bloemtros	Compiègne, Frankrijk	Closset-Kopp et al., 2007	2003
5.354	1.451	6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2004
7.814	2.516	31 bomen aselekt gekozen uit stratificatie	bocagelandschap	Deckers et al., 2008	2004
1.387	1.079	6 aselekt gekozen bomen	bestand met grove den van ong. 70 jaar	Pairon et al., 2006a	2005
0 tot 493		6 proefvlakken met 12 zaadvallen	Kempen	Vanhellemont et al., 2009b	2006
481 tot 5.245		7 proefvlakken met 12 zaadvallen	Kempen	Vanhellemont et al., 2009b	2007
46 tot 134		7 proefvlakken met 12 zaadvallen	Kempen	Vanhellemont et al., 2009b	2008

(*) Schattingen uit een beperkte studie van 2 populaties. Door de USDA Forest Service wordt een bloei als goed of uitstekend beschouwd als er minstens 33 bloemen per bloemtros voorkomen en minstens 3 bloemtrossen per twijg (Bjorkbom et al., 1979).

(**) In deze studie werd vanaf juni een zakje rond de trossen bevestigd om de vruchten te beschermen tegen vogelvaart.

Bij veel licht al zaadproductie vanaf 5 jaar

Jonge boompjes die opgroeien bij veel licht brengen al zaad voort vanaf een leeftijd van ongeveer 5 jaar.

Bij zo'n 10 % van de bomen die opgroeien onder vol daglicht worden al vruchten gevormd vanaf een leeftijd van 4 jaar. Het aandeel neemt nadien systematisch toe en bijna alle bomen die opgroeien in vol licht of halfschaduw vertonen zaadproductie als ze ouder zijn dan 7 jaar (Deckers, Maddens, et al., 2005). Ook in zijn oorsprongsgebied is de minimum leeftijd waarop vruchten worden gevormd ongeveer 5 jaar (Spinner en Ostrom, 1945, Grisez et al., 2008). In een bemeste zaadboomgaard werd bloei vastgesteld vanaf het 5de groeiseizoen na het uitplanten van 1-jarige zaailingen (Dorn en Auchmoody, 1974). In een proefaanplanting in de zuidelijke Appalachen bloeiden een aantal bomen afkomstig uit lage hoogteligging (275 - 425 m) reeds in het derde groeiseizoen en tot de helft van de bomen in het vierde groeiseizoen (Barnett en Farmer, 1980). Hough (1960) vermeldt dat alleen vruchten van bomen van minstens 10 jaar oud kiemkrachtig zijn, maar dit wordt door geen enkele andere auteur onafhankelijk bevestigd. Bij bomen die opgroeien in de schaduw is er vaak geen zaadproductie.

De fenologie van de soort is in Vlaanderen niet systematisch bijgehouden, maar uit terreinwaarnemingen blijkt dat de bloei gebeurt rond eind mei – begin juni. Vanaf begin juli vormen zich groene steenvruchten. Gedurende een periode van 2-3 weken na begin augustus verkleuren de vruchten, van donkergroen over rood tot zwartrood en uiteindelijk zwart. Dan zijn de vruchten rijp. Dit gebeurt 66 tot 81 dagen (Swain, Elisabeth et al., 1992) of gemiddeld 75 dagen (Phartyal et al., 2009) na de anthese⁴. Dit tijdstip hangt wel af van klimatologische omstandigheden en kan van jaar tot jaar verschillen (Swain, Elisabeth et al., 1992). Fysiologisch is dit het tijdstip waarop de afname van het vochtgehalte van het vruchtvlees stabiliseert tot iets boven 50 % en de toename van het drogestofgehalte stabiliseert tot iets onder 50 % (Phartyal et al., 2009). Er worden dan ook volop suikers en andere stoffen gevormd. Tegelijk is het vochtgehalte van het endocarp, het harde omhulsel rondom het eigenlijke zaad, onder een kritische waarde van ongeveer 30 % gedaald. De vruchten beginnen af te vallen vanaf half augustus, maar er is een piek eind september-begin oktober. Een klein deel valt later af, tot in december. Die piek, ongeveer 105 dagen na de anthese, komt overeen met het tijdstip waarop het vochtgehalte van het endocarp is gedaald tot 13 – 14 % (Phartyal et al., 2009). Ervaring met het bewaren van het zaad leerde al eerder dat voor optimale kiemingspercentages het vochtgehalte van het endocarp bij het begin van de kiemrust tussen 12 en 15 % moet liggen en dat het drogen geleidelijk aan moet gebeuren.

De fenologie in Vlaanderen lijkt goed overeen te komen met de fenologie in Noord-Pennsylvania (Grisez et al., 2008) waar zich het Allegheny plateau bevindt (een onderdeel van het Appalachian plateau) en waar zich de zaadbronnen bevinden van het zaad dat gebruikt werd bij de introducties in onze regio (Pairon et al., 2010).

⁴ Het tijdstip waarop de bloemen zich volledig openen.

Minstens de helft van de steenvruchten niet kiemkrachtig of beschadigd

Minstens de helft van de steenvruchten die op de bodem terechtkomen zijn niet kiemkrachtig of worden beschadigd. Ze ontwikkelen geen embryo, worden kapot gebeten door knaagdieren, worden aangetast door insecten of schimmels, of gaan kapot in de krop van vogelsoorten zoals fazant of boomklever.

Opnieuw blijkt de impact van de massale aanplantingen uit het verleden. Waar veel moederbomen staan vallen er jaarlijks een tiental tot meer dan honderd vruchten per m² op de bodem. De helft van meer dan honderd vruchten per m² blijft natuurlijk nog altijd een massa kiemkrachtig zaad.

De densiteit van de moederbomen is uiteraard van invloed op het aantal vruchten dat op de bodem valt (Grisez, 1975, Reader et al., 1995). Zoals hierboven vermeld wordt de zaadproductie ook sterk bepaald door de hoeveelheid licht waarin de moederbomen opgroeien. Het is dus niet mogelijk om algemeen geldende schattingen te maken van het gemiddeld aantal vruchten dat op de bosbodem terechtkomt. Tabel 2 somt een aantal cijfers op van de hoeveelheid verse vruchten die jaarlijks op de bosbodem terechtkomt onder verschillende omstandigheden.

Tabel 2 Aantal nieuwe vruchten per m² (op de bodem gevallen tijdens het afgelopen seizoen)

Gemiddeld aantal (standaardfout)	Minimum (standaardfout)	Maximum (standaardfout)	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
	9,7 (3,6)	188,4 (69,7)	19 clusters van 15 zaadvallen in een proefvlak van 1,6 ha	<u>oost-Allegheny</u>	Bjorkbom, 1979	1971-1975
	29,1 (18,6)	116,3 (39,2)	100 zaadvallen van 1 m ²	<u>Pinus banksiana</u> aanplanting in <u>Illinois</u>	Smith, 1975	1970-1971
	0 (-)	Ongeveer 50 (-)	Afgelezen van figuur 4.2 (**)	7 bestanden met grove den van 50- 70 jaar oud	Vanhellemont, 2009	2006-2008
120 (-)			(*)	<u>Pijnven, Hechtel- Eksel</u>	Maddelein et al., 1991	1990
336 (-)			62 zaadvallen	in een bestand met grove den van ongeveer 70 jaar, <u>Hamme-Mille</u>	Pairon et al., 2006b	2004
(*) Het aandeel vruchten in de strooiselvallen bedroeg in september 6,74 g en in oktober 4,94 g. Het gemiddeld gewicht van vrucht zonder vruchtvlees bedroeg 0,097 g. Dit komt dus neer op 120 vruchten per m ² die op de bodem terechtkomen gedurende de maanden september en oktober.						
(**) Eén uitschieter van meer dan 500 vruchten per m ²						

Omdat er jaarlijks vruchten vallen en ze een paar jaar hun kiemkracht behouden zitten in typisch overwoekerde bestanden al snel meer dan 200 vruchten per m² in de bodem.

Tabel 3 Aantal vruchten per m² die in het strooisel werden geteld, m.a.w. gedurende verschillende afgelopen jaren afgevallen

Gemiddeld aantal (standaardfout)	Minimum (standaardfout)	Maximum (standaardfout)	Aantal waarnemingen	Land, regio of habitat	Bron	Jaar van veldwerk
208 (-)	6 (-)	1.876 (-)	?	proefterrein bij Papendal, Nederland	Eijsackers en van de Ham, 1990	voor 1990
247 (-)			60 litter plots van 0,4 x 0,4 m	Ossenbos, Nederland	Vanhellemont, 2009	2003
611 (113,9)			53 zaadvallen - enkel vruchten die gedurende 1 jaar vielen	bestand met grove den van ongeveer 70 jaar te Hamme-Mille	Pairon, 2007	2004

Minstens de helft van de steenvruchten die op de bodem terechtkomen zijn niet kiemkrachtig of worden beschadigd. In één studie bleek slechts 7 % van de vruchten verzameld in een bos op vochtige standplaats kiemkrachtig. In twee drogere bossen waren 39 % en 55 % kiemkrachtig (Boucault, 2009). In een andere kiemproef bleken gemiddeld 40 % van de steenvruchten kiemkrachtig (Closset-Kopp et al., 2007). Uit kiemproeven bleek dat op de verschillende bodemtypes minimum 23 % en maximum 55 % kiemde.

Hiervoor zijn verschillende redenen. Ze ontwikkelen geen embryo, worden kapot gebeten door knaagdieren, worden aangetast door insecten of schimmels, of volledig verteerd door fazant of boomklever.

In het bos van Compiègne bleek gemiddeld 18 % van de op de bodem gevonden vruchten geen embryo te bevatten (Closset-Kopp et al., 2007). Dit percentage varieerde naargelang het bodemtype (minimum 4,5 %, maximum 30 %). In een 70 jarig dennenbestand in Hamme-Mille was dit 25,3 % (Pairon, Chabrerie, et al., 2006).

In Compiègne bleek 20 % van de op de grond gevonden steenvruchten kapot gebeten door knaagdieren, in Fontainebleau 11 % (Boucault, 2009). Een bezaaiingsproef in Nederland mislukte doordat muizen (waarschijnlijk juveniele bosmuizen) tientallen zaden bij elkaar sleepten en leegaten (Eijsackers en van de Ham, 1990). In de boomkwekerijen in het oorsprongsgebied wordt gelijkaardige of meer schade vastgesteld (Huntzinger, 1964, 1967). In bossen in het oorsprongsgebied blijkt er meer vraat door muizen te gebeuren naarmate de strooisellaag dunner is en de densiteit van vruchten op de grond toeneemt (Smith, 1975). In South Carolina bleek er meer vraatschade door muizen te gebeuren in door corridors verbonden bosjes dan in geïsoleerde bosrestanten (Orrock en Damschen, 2005).

Een deel van de steenvruchten wordt aangetast door insecten. In de bossen die Boucault (2009) onderzocht bleken 1 % tot 17 % aangetast door insecten. Hij weet dit vooral toe aan de kersenpitkever (*Furcuspis rectirostris*). In een 70-jarig dennenbestand in Hamme-Mille was 3,3 % van de vruchten aangetast door de kersenpitkever (Pairon, Chabrerie, et al., 2006). In 7 dennenbestanden verspreid over de Kempen schommelde het gemiddeld percentage aangetaste zaden van jaar tot jaar tussen 7 en 23 %. Tussen bestanden varieerde dit percentage van 2 tot 21 % (Vanhellemont, Baeten, Hermy, et al., 2009). De kersenpitkever komt zowel voor op Amerikaanse vogelkers in bosverband als op geïsoleerde vrijstaande bomen (Nowakowska en Halarewicz, 2006).



Figuur 6 De kersenpitkever (*Furcuspis rectirostris* L.) (foto Danny Minne www.natuurfotoalbum.eu)

In de lege endocarpen⁵ op vochtige standplaatsen worden vaak schimmeldraden aangetroffen. Dit suggereert dat de steenvruchten daar worden aangetast door schimmels (Boucault, 2009). De steenvruchten kiemen pas na een vochtige maar niet te natte koude stratificatie. Verblijven ze te lang in te natte omgeving dan kiemen ze niet en sterven af (Huntzinger, 1968). De schimmels in lege endocarpen op vochtige standplaatsen zijn dus mogelijks secundaire infecties.

Van een aantal vogelsoorten wordt verondersteld dat ze de inhoud van het endocarp opeten en zo de zaden vernietigen. Dit zijn boomklever (*Sitta europaea*) en fazant (*Phasianus colchicus*) (Boucault, 2009). Van *Prunus virginiana* werd eerder al vastgesteld dat veel zaden in de krop van fazanten beschadigd worden zodat de inhoud van het endocarp kan verteerd worden (Krefting en Roe, 1949).

Amerikaanse vogelkers heeft niet alleen een (beperkt) aantal natuurlijke vijanden. Mogelijks worden knoppen en jonge bladeren in zijn Europees verspreidingsgebied beschermd tegen vraat van insecten. Boucault (2009) vermeldt dat in sommige bestanden heel wat mieren op Amerikaanse vogelkers werden gezien. Dit lijkt op wat werd vastgesteld in een studie in Michigan (Tilman, 1978). Daar wordt een mierensoort (*Formica obscuripes* Forel) de eerste drie weken na het uitlopen van de knoppen aangetrokken door de nectar uit klieren van jonge blaadjes van bomen tot 20 m van het mierennest. Daardoor werd de vraatschade door een rups (*Malacosoma americanum* Fabricus) sterk beperkt.

⁵ Het endocarp is de stenige wand van de kersenpit.



Figuur 7 Linksboven: in het opengebroken harde endocarp van een gezonde pit is het eigenlijke zaad te zien. Rechtsboven: een deel van de steenvruchten ontwikkelt geen embryo. Linksonder: vraatschade van muizen. Rechtsonder: schade veroorzaakt door een boorkever (foto's Jean Boucault)

Verbreiding rondom de moederboom

90 – 95 % van de vruchten valt niet verder dan 5 - 6 m van de moederboom. In gesloten bosbestanden wordt ongeveer een vijfde van alle vruchten verbreid tot 25 m ver door vooral houtduif en merel. De vogels deponeren de pitten vooral onder randbomen of rond roestplaatsen in kleine open plekken. In boscomplexen met veel open plekken halen vogels de vruchten dus vooral van zaadbomen die tot 25 m van de bosrand groeien. In halfopen landschappen verbreiden vogels de pitten tot ongeveer 100 m van de moederbomen. Dit leidt tot een gestaag uitdeinend invasiefront met tentakels die zich het snelst ontwikkelen in de richting van hoge structuurdiversiteit.

De overgrote meerderheid van de vruchten valt niet verder dan 5-6 m in rondom de stam van de moederboom. In twee studies in Illinois bleek telkens 90 % van de vruchten minder dan 6 m van de moederboom gevallen te zijn (Smith, 1975, Hoppes, 1988). In een Belgische studie bleek 95 % van de steenvruchten met het vruchtvlees er nog aan en dus niet opgegeten door vogels minder dan 5 m ver gevallen te zijn (Pairon, Jonard, et al., 2006). In alle drie de studies lag de mediaan rond 2,5 m. De helft van de vruchten was dus minder dan 2,5 m ver gevallen, de andere helft verder. Door het zwiepen van de kronen tijdens windstoten waren de verste vruchten op 9 m (Hoppes, 1988) en 11,3 m (Pairon, Jonard, et al., 2006) beland.

In de Belgische studie was 17 % van de steenvruchten die op de bodem werden teruggevonden door vogels gegeten (Pairon, Jonard, et al., 2006). Houtduif en merel zorgen voor het leeuwenaandeel van de verbreiding, maar er zijn in Vlaanderen nog minstens 16 andere vogelsoorten die regelmatig de steenvruchten eten (Deckers et al., 2008). Vogels worden vooral aangetrokken door bomen met een overvloedige

zaadzetting⁶ en dan vooral als de bessen rijp zijn (Deckers, 2005a). Een deel van de pitten worden verbreid via uitwerpselen. De meerderheid van de pitten wordt terug uitgebraakt nadat de vogels het vruchtvlees hebben ingeslikt.

Zowel in de Belgische studie als in één van de studies in Illinois werd 95 % van de door vogels gegeten vruchten tot 25 m van de moederboom gevonden (Smith, 1975, Pairon, Jonard, et al., 2006), telkens in gesloten dennenbestanden. Maar in niet homogene bestanden is het patroon van de verbreiding door vogels niet meer concentrisch. De pitten worden langs grote open plekken of bosranden vooral gevonden onder de randbomen. In gesloten bosbestanden worden dan weer meer pitten gevonden in kleine open plekken die ontstonden doordat één boom was omgevallen of gekapt. Zowel de randbomen van grote open plekken als de stobben of omgevallen bomen in de kleine open plekken fungeren namelijk als roestplaatsen.



Figuur 8 De houtduif speelt een belangrijke rol in de verbreiding van de vruchten in bosranden (foto Leander De Ceulaer)

Dit impliceert ook dat vogels de vruchten van moederbomen in de bosrand tot 25 m in gesloten bosbestanden kunnen brengen.

Het is al langer geweten dat Amerikaanse vogelkers zich vlot vestigt in houtkanten en akkerranden (Eijsackers en Oldenkamp, 1976, Mulligan en Munro, 1981). In landschappen met hagen en houtkanten maar ook in bossen dooraderd met open natuur kunnen vogels de pitten tot 100 m van de moederboom verbreiden (Deckers, Maddens, et al., 2005). Specifiek, in een landschap met gemiddeld 150 m houtkant per hectare, daalde de kans dat er door verbreiding zaad terechtkomt op meer dan 100 m van de moederboom zeer snel en was die nihil vanaf ongeveer 300 m. Pitten werden vooral gedeponeerd langs knooppunten van houtkanten en onder roestbomen (Deckers,

⁶ Volgens de zogenaamde “fruit crop size hypothesis” SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113, 194-202, ORTIZ-PULIDO, R. & RICO-GRAY, V. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*, 91, 523-527..

Verheyen, et al., 2005). In het gebied tussen Bonheiden en Lier (Honnay et al., 1999) vestigde Amerikaanse vogelkers zich vooral in kleine bosfragmentjes.

Verspreiding op deze middellange afstand (25 – 100 m) gebeurt dus vooral in de richting van hogere structuurdiversiteit. De kans op kieming van zaden die eerst door vogels zijn gegeten is hoger (zie verder).

Zoogdieren zorgen voor langeafstandssprongen

Vossen en andere zoogdieren verbreiden vruchten op langere afstand, tussen 500 m en enkele kilometers. Dit gebeurt weliswaar met een beperkt deel van de vruchten maar de kans op kieming van dergelijke vruchten ligt hoger. Op landschapsschaal zorgen deze onregelmatige “langeafstandssprongen” ervoor dat het gestaag uitdeinend invasiefront exponentieel wordt versterkt met infectiehaarden op nieuwe plaatsen, in eerste instantie vooral in halfnatuurlijke landschappen.

Ten slotte wordt een beperkt deel van de vruchten over nog langere afstand verspreid. Een aantal zoogdieren (vos, everzwijn, boommarters, kleine knaagdieren) is verzot op de vruchten (Hamilton, 1935, Hough, 1960, Starfinger, 1990) en verspreiden de pitten via hun uitwerpselen. In het bos van Compiègne werd vastgesteld dat de uitwerpselen van vossen tussen 15 augustus en november vol zitten met pitten van Amerikaanse vogelkers; in een bepaald uitwerpsel werden zelfs 143 pitten gevonden (Boucault, 2009). Volgens schattingen van het Franse Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage bedraagt het gemiddeld territorium van een vos een 300 tot 400 hectare en gebeurt het frequent dat een vos 's nachts 10 tot 15 km aflegt. Dit betekent een verbreiding over 500 m tot enkele kilometers ver. In een Franse doctoraatsstudie wordt 918 m als gemiddelde afstand van de verbreiding door vossen genomen (Sebert-Cuvillier, 2008). Daarnaast komen ook nog rondzwervende vossen voor die nog verder gaan.



Figuur 9 Vossen zijn verzot op de vruchten en verbreiden de pitten via hun uitwerpselen tot kilometers ver. (foto Tom Linster)

Naar analogie met het hierboven vermelde patroon van verbreiding door vogels en met de verbreiding van *Prunus avium* in de omgeving van Mainz (Grünwald et al., 2010) kunnen we ook verwachten dat ook op dit schaalniveau (een straal van verschillende kilometers), verbreiding toeneemt naarmate het aandeel van halfnatuurlijke landschappen toeneemt. Ook steenmarters verspreiden de vruchten van Amerikaanse vogelkers (Schaumann en Heinken, 2002). Er kan verwacht worden dat ook reeën en everzwijnen de vruchten verspreiden, hoewel dit in Compiègne niet werd vastgesteld (Boucault, 2009). De reeënpopulatie is er vrij klein en everzwijnen worden er met maïs bijgevoerd. We kunnen verwachten dat ook das, bunzing en egel de vruchten verspreiden (Hernández, 2008), gezien hun biotoopvoorkeur zal dit vooral in gevarieerde halfnatuurlijke landschappen zijn.

Het aantal vruchten dat op deze lange afstand wordt verbreid is weliswaar beperkt, maar de kans op kieming van vruchten die doorheen het spijsverteringskanaal van vogels of zoogdieren zijn gegaan ligt algemeen hoger.



Figuur 10 Uit één vossenkeutel kiemden een twintigtal plantjes (foto Jean Boucault)

3.1.4. De soort kan daarenboven lang overleven bij weinig licht

Het percentage vruchten dat kiemt ligt meestal onder de 50 % en de overgrote meerderheid van de vruchten worden niet verder dan 5 m van de moederboom verbreid. Zijn er weinig moederbomen voorhanden dan krijgen we in theorie vooral een pleksgewijze uitbreiding rondom de moederboom. Maar onder het dichte bladerdak van Amerikaanse vogelkers is het vrij donker. Dit is geen ideale plek voor jonge plantjes om op te groeien.

Maar de ecologie van de soort leidt ertoe dat ze lang aanwezig kan blijven op plaatsen met ongunstige milieufactoren, voornamelijk weinig licht. Vanaf er weer voldoende licht aanwezig is brengen boompjes en struiken opnieuw veel zaad voort en krijgen we opnieuw snel groeiende exemplaren die zoveel mogelijk beschikbare groei ruimte

innemen. Dit gebeurt op drie manieren. Zaden kunnen kiemen en kiemplantjes kunnen een paar jaar overleven bij zeer weinig licht. De soort is in staat een dichte zaailingenbank te vormen. En de soort heeft een enorm opslagvermogen.

Maximum 1 op 14 vruchten kiemt maar dan ook op niet geschikte plaatsen

Als vuistregel kiemt 1 op 7 onbeschadigde en kiemkrachtige zaden. Het vochtgehalte van de pit moet eerst tot 12 – 15 % zakken en vervolgens is een rustperiode nodig gevolgd door een vochtige, maar niet te natte, koude stratificatie van minstens 4 maanden. Dit verklaart waarschijnlijk ook de lage kiemingspercentages op vochtige standplaatsen en het feit dat de soort nauwelijks voorkomt op natte bodems. En het verklaart waarom er minder vruchten kiemen op plaatsen waar ze gemakkelijk uitdrogen zoals naakte, gecompacteerd bodem en plekken in volle zon.

Zoals hierboven vermeld is minstens de helft van de vruchten die op de bodem terechtkomen niet kiemkrachtig of worden ze beschadigd. Combineren we deze cijfers dan komen we tot een heel ruwe vuistregel dat van alle steenvruchten die op de bodem terechtkomen er maximum 1 op 14 kiemen.

Maar ze kiemen dan zelfs op plaatsen waar er nauwelijks licht valt.

De kieming gebeurt vooral eind mei, maar ook continu tussen eind april en half september.

De meeste steenvruchten kiemen het eerste of tweede jaar. Een heel beperkt percentage kan nog het derde jaar kiemen. Uitzonderlijk kiemen nog een heel beperkt aantal vruchten het vierde jaar.

We zien een strategie die erop gericht is dat voldoende vruchten kunnen kiemen op plaatsen waar de lichtomstandigheden (nog) niet optimaal zijn voor de zaailingen.

Onder laboratoriumomstandigheden kan een beperkt deel groene vruchten kiemen (Forbes, 1972), maar de tendens is dat hoe later de vruchten geoogst worden, hoe groter het kiemingspercentage (Phartyal et al., 2009). Zoals hierboven al vermeld dient het vochtgehalte van het endocarp onder de 15 % te zakken. In de natuur gebeurt dit doordat de vruchten nog een tijd aan de boom blijven hangen drogen. Onder laboratoriumomstandigheden droogt men tot een vochtgehalte van 4–6 % (Huntzinger, 1968, 1971, Grisez et al., 2008) zodat de zaden nadien lang kunnen worden bewaard in de diepvries.

De tweede vereiste voor kieming is een rustperiode (warm of koud) gevolgd door een koudebehandeling (Esen et al., 2007, Phartyal et al., 2009). De koude stratificatie moet minstens 4 maanden duren en plaatsvinden in een vochtige maar niet te natte omgeving. In de natuur gebeurt dit doordat de vallende herfstbladeren rondom de afgevallen vruchten een vochtig medium creëren waarna een koudebehandeling volgt door de wintertemperaturen (Hough, 1960).

Onder laboratoriumomstandigheden moeten de gekuiste en gedroogde vruchten 4 maanden bij een temperatuur van 0,5–5°C in een vochtig medium worden opgeslagen (Huntzinger, 1968, Schultz et al., 2002). Na 3 maanden doorbreekt slechts een beperkt percentage de kiemrust (Huntzinger, 1968, Phartyal et al., 2009). Gekuiste en luchtgedroogde vruchten (vochtgehalte 11–13 %) kunnen bij een temperatuur van 0,5–5°C ongeveer drie jaar kiemkrachtig blijven (kiemingspercentage 77 %). Van kunstmatig gedroogde vruchten (vochtgehalte 4–6 %) die bewaard blijven aan die temperaturen of in de diepvries zal na 8 jaar nog meer dan de helft kiemen (Grisez et al., 2008). Vruchten die een paar maanden te nat worden bewaard verliezen hun kiemkracht (Huntzinger,

1968), vandaar waarschijnlijk het lage kiemingspercentage op de vochtige standplaats in de studie van Boucault (2009) en het feit dat de soort nauwelijks voorkomt op natte bodems (Godefroid et al., 2005).

Vruchten die eerst door vogels of zoogdieren zijn ingeslikt hebben systematisch een hoger kiemingspercentage (Smith, 1975, Boucault, 2009, Phartyal et al., 2009). Bij vogels wordt het vluchtvlees verwijderd en wordt de harde wand van het endocarp licht geschuurd in de krop. Ofwel wordt het endocarp terug uitgebraakt. Ofwel gaan de vruchten zoals bij zoogdieren doorheen het volledige spijsverteringskanaal en komen ze op de bodem terecht ingekapseld in uitwerpselen. Ze krijgen zo een dosis bemesting toegediend. Maar vruchten die gegeten werden door runderen in de Nederlandse kustduinen kiemden totaal niet meer (Ehrenburg et al., 2008).

Er zijn verschillen in kiemingspercentage naargelang de herkomst (hoogteligging, breedtegraad) van de moederboom (Farmer en Barnett, 1972, Pitcher, 1982). Dit is voor de in onze regio aanwezige planten niet relevant aangezien de meeste van de hier aanwezige zaadbronnen oorspronkelijk van een beperkt gebied in het oosten van het Allegheny-plateau afkomstig zijn.

Onder kunstmatige omstandigheden (gekuiste en gedroogde vruchten, opslag, koude stratificatie, ...) kan het aandeel vruchten dat uiteindelijk kiemt zeer hoog zijn: tot meer dan 90 % (Eijsackers en van den Ham, 1984, Grisez et al., 2008).

Om de omstandigheden in de vrije natuur na te bootsen werd een kiemingsproef uitgevoerd in een tuinkooi (Eijsackers en van den Ham, 1984). Het eerste jaar kiemde gemiddeld 13 % van de vruchten van alle locaties samen, het maximum kiemingspercentage van één bepaalde locatie bedroeg 56 %. Het tweede jaar kiemde gemiddeld 1,6 % en was het maximum kiemingspercentage van één bepaalde locatie 34 %. Het derde jaar kiemde gemiddeld 0,2 % met een maximum van 4 %. Het vierde jaar kiemde geen enkele vrucht meer. Van de onbeschadigde en kiemkrachtige vruchten die in Compiègne werden verzameld kiemde 20–68 % (Closset-Kopp et al., 2007) na een voorbereidende behandeling in het labo. Er is dus opnieuw heel wat individuele variatie en in de vrije natuur kan het aandeel gezonde vruchten van een bepaald “oogstjaar” dat effectief kiemt dus heel beperkt tot onbestaande zijn. De combinatie van dit kiemingspercentage met vraatschade maakt dat men in zijn natuurlijk verspreidingsgebied schat dat er uit elke 6 gezonde zaden aan een boom gemiddeld 1 zaailing groeit (Bjorkbom, 1979). Het cumulatief gemiddelde uit de hierboven vermelde Nederlandse proef in de tuinkooi ligt eerder bij 1 zaailing op 7 gezonde zaden.

Kieming gebeurt vooral eind mei maar ook continu tussen eind april en half september (Eijsackers en van den Ham, 1984).

In het endocarp wordt het grootste volume ingenomen door de cotylen. Er zit een kleine hoeveelheid endosperm rondom het embryo (Swain, Elisabeth et al., 1992). Tijdens de kieming zwelt dit alles op en de steenvrucht splitst in twee (Hough, 1960). De zaadlobben blijven onder de grond (“hypogeïsche kieming”) in het gebroken omhulsel van het endocarp en doen niet aan fotosynthese. De energie voor de initiële groei komt dus volledig uit de in de cotyledonen en het endosperm opgeslagen zetmeel, vetten en proteïnen. Opgeslagen zetmeel wordt omgezet in suikers, vetten in glycerol en vetzuren die dan weer in suikers worden omgezet en eiwitten worden omgezet in een oplossing rijk aan vloeibare stikstof.

Er is dus in principe geen licht nodig om de kieming te starten. Tijdens kiemingsproeven werd bijvoorbeeld al vastgesteld dat de zaden kunnen kiemen in volledige duisternis na een zeer lange opslag bij 3°C (Farmer en Barnett, 1972). Cruciaal voor een goede kieming is een continu vochtig microklimaat rond de zaden. Vandaar dat er onder scherm gemiddeld meer zaden kiemen dan in vol licht (Marquis, 1990, O'Hanlon-Manners en

Kotanen, 2006), dat er meer zaden kiemen in bewerkte, luchtige, bodem dan in onbewerkte bodem waar ze onvoldoende bedekt worden en gemakkelijk uitdrogen (Huntzinger, 1964) en dat er weinig zaden kiemen op naakte en gecompacteerd bodem (Hough, 1960).

Het bodemtype heeft geen directe invloed op de kiemingspercentages van gezonde zaden (Eijsackers en van den Ham, 1984, Closset-Kopp et al., 2007). Wel worden op rijkere bodems doorgaans minder vruchten zonder embryo gevormd (Closset-Kopp et al., 2007)..

In de cotyledonen bevinden zich ook cyanoglycosiden, o.a. amygdaline. Tijdens de kieming wordt dit door enzymen omgezet in suikers, carbonylgroepen en HCN, het zeer giftige waterstofcyanide of blauwzuurgas. De belangrijkste functie hiervan is om de plant te beschermen tegen vraat, maar in de kiemende plantjes wordt het HCN verder omgezet tot een aminozuur (L-asparagine), wordt zo getransporteerd naar het groeiend weefsel en brengt daar extra stikstof ter beschikking (Swain, E. en Poulton, 1994). Dit is dus nog een bijkomende hulp tijdens de kieming.

Het kiemworteltje groeit uit tot een penwortel met veel zijworteltjes die na één groeiseizoen 15 tot 40 cm diep in de bodem dringen, afhankelijk van de penetreerbaarheid van de bodem (Hough, 1960). In een bezaaiingsproef in een kwekerij op lemige zandbodem bedroeg de gemiddelde wortellengte van éénjarige zaailingen 25,4 cm (Bieniek en Kawecki, 2005). Na een aantal jaar ontwikkelen de wortels zich tot een oppervlakkig wortelstelsel (Hough, 1960), dat gemiddeld tot maximum 60 cm diep de bodem indringt (Mulligan en Munro, 1981).

Zaailingen die hun vierde levensjaar overleven zijn gevestigd

De eerste drie jaar kunnen zaailingen blijven overleven op plaatsen met zeer weinig licht. Maar jaarlijks sterven zeer veel zaailingen af. Zaailingen die hun vierde levensjaar overleven zijn gevestigd. Hun overlevingskansen zijn hoog.

We zagen hierboven dat de zaden ook kunnen kiemen op plaatsen waar er (nog) onvoldoende licht is opdat de kiemplantjes goed kunnen overleven. Eenzelfde trend zien we bij de vestiging van zaailingen tot ze de leeftijd van ongeveer 3 jaar bereikt hebben: afgestorven zaailingen worden steeds vervangen door nieuwe exemplaren, ook op plaatsen waar de omstandigheden (nog) niet gunstig genoeg zijn voor verdere groei. Het feit of een microklimaat al dan niet gunstig is wordt bepaald door de beschikbare hoeveelheid licht en water. Slaagkans vermindert sterk als de standplaats te droog is (vol licht of uitdrogen op gecompacteerd, naakte bodem), te vochtig is (bodemschimmels) of te donker is (onvoldoende zetmeelreserve in de worteltjes, aantasting door bodemschimmels als secundaire oorzaak).

De sterfte onder zaailingen gedurende hun eerste drie levensjaren is zeer hoog. In een bestand met 70-jarige grove den bleken drie jaar na de kieming slechts $7,8 \pm 0,1$ % van de zaailingen van Amerikaanse vogelkers het overleefd te hebben (Pairon, Chabrierie, et al., 2006). Na het 4^{de} jaar schoot de overlevingskans de hoogte in (86 ± 6 %). In dit bestand stonden er 13.200 (± 5200) zaailingen van 4 jaar of ouder per ha, dus ongeveer 1 zaailing per m². Nochtans hadden meer dan 95 % van de in de bodem aanwezige vruchten hun vierde levensjaar na de kieming niet gehaald. In 7 dennenbestanden in de Kempen (Vanhellemont, 2009, Vanhellemont, Baeten, Hermy, et al., 2009) zien we een gelijkaardig patroon. Er is heel wat variabiliteit in de jaarlijkse sterfte van zaailingen en ook variabiliteit tussen bestanden. Vanaf het moment dat de zaailingen hoger zijn dan 20 cm is de overlevingskans hoog en stabiel. In deze studie kwam een hoogte van 20 cm overeen met een leeftijd van meer dan 6 jaar. Er stonden gemiddeld 1.253 (± 481) zaailingen per hectare (minimum 25/ha, maximum 5.775/ ha). Op het Allegheny-plateau

volgde men zaailingen 3 jaar op en stelde men ook vast dat de variabiliteit in mortaliteit jaar na jaar afneemt, dit ongeacht de grootte van de opening die in de kroonlaag werd gemaakt (Collins, B. S. en Pickett, 1988). De overlevingskans na vrijstelling neemt er sterk toe vanaf de zaailingen groter zijn dan 15 cm (Marquis, 1982), wat in de schaduw overeenkomt met een leeftijd van ongeveer 4 jaar.

Op een andere locatie overleefden jonge zaailingen gedurende 3–4 jaar onder dicht scherm bij een hoeveelheid licht die boven de zaailingen ongeveer 5 % van vol daglicht bedraagt en onder de zaailingen ongeveer 2 % (Hough, 1960, Marquis, 1990). Onder varens, waar de beschikbare hoeveelheid licht slechts ongeveer 0,5 % van vol daglicht bedraagt, stierf de meerderheid van de zaailingen af na 2 jaar (Horsley, 1993). Er werd vastgesteld dat dit uitsluitend te wijten is aan de hoeveelheid licht, niet aan de kwaliteit van het licht (onder de varens is er bijvoorbeeld meer ver-rood licht) (Horsley en Gottschalk, 1993) noch aan de vermeende allelopatische werking van die varens (Drew, 1988).

Hoe kunnen we die trends verklaren? De eerste twee jaar teert de zaailing nog bijna volledig op voedselreserves in de cotylen. De hoeveelheid licht waarin ze opgroeien is dan eigenlijk nog niet belangrijk (Kays en Canham, 1991). Vandaar dat ze bijvoorbeeld twee jaar onder varens kunnen overleven. Dan volgt een periode van acclimatisering aan hun groeiplaats en schakelen ze volledig over op fotosynthese en opname van water en nutriënten door de wortels. Tijdens die aanpassingsperiode, doorgaans tussen het tweede en derde groei-jaar, valt de groei van de zaailingen sterk terug (Closset-Kopp et al., 2007). Een half procent van vol daglicht is duidelijk te weinig voor een minimum aan fotosynthese en ze sterven af.



Figuur 11 Kiemplant (foto Hans Deschryver)

Als zaailingen opgroeien in een omgeving met 5 % van vol daglicht komen nog altijd sporadisch wat vlekjes zon tot op de bodem. Dat geeft ze genoeg energie om te overleven. De bladeren van zaailingen die opgroeien in de schaduw kunnen immers veel efficiënter omgaan met energie dan bladeren van planten die opgroeien in vol zonlicht

(zie verder). Maar de planten kunnen onvoldoende reserve opbouwen om de concurrentie aan te gaan met andere plantjes in hun onmiddellijke omgeving. In een studie in Illinois werd bijvoorbeeld vastgesteld dat 65,5 % van 3-jarige zaailingen die na een vrijstelling zijn opgegroeid in vol licht overleefden. In de schaduw overleefde 46,1 % (Smith, 1975). Sterk beschaduwde plaatsen hebben doorgaans ook een vochtiger microklimaat. De plant kan niet alleen minder zetmeel produceren maar ook minder afweerstoffen, zodat er meer schimmelaantastingen optreden (Vaartaja, 1952, Horsley, 1993). Zaailingen van Amerikaanse vogelkers zijn gevoelig voor bepaalde stammen van de bodemschimmel *Pythium*. Die komt vooral voor nabij andere bomen van Amerikaanse vogelkers, dus in de schaduw onder het kronendak, in het bijzonder op een vochtige standplaats.

Is er meer dan ongeveer 10 % van vol daglicht beschikbaar voor de zaailingen, dan bepaalt niet alleen de hoeveelheid beschikbaar licht maar ook de beschikbare hoeveelheid bodemvocht hoe ze die periode van acclimatisering doorkomen (Niinemets en Valladares, 2006). Huidmondjes van jonge zaailingen geleiden beter dan die van oudere planten vanwege de hogere (minder negatieve) waterpotentiaal in hun xyleem. Dit simpelweg omdat de afstand waarover het water moet vervoerd worden veel korter is in vergelijkbaar met oudere, grotere bomen (Fredericksen, Skelly, et al., 1996). Door die verhoogde geleiding zijn die jonge zaailingen gevoelig voor droogte en hitte. Te hoge lichtintensiteit leidt tot foto-inhibitie (beschadiging van het fotosysteem II van het fotosynthese apparaat) waardoor het plantje minder zetmeel kan aanmaken (Juhász et al., 2009). Tegelijk ondergaan zaailingen een zeer hoge wortelconcurrentie door de massa andere aanwezige zaailingen. Of is er wortelconcurrentie van andere vegetatie, zoals bijvoorbeeld een dichte mat van bochtige smeie (Eijsackers en van de Ham, 1990).

We zagen hierboven al dat de zaden ook kunnen kiemen op plaatsen waar er (nog) onvoldoende licht is opdat de kiemplantjes goed kunnen overleven. Eenzelfde trend zien we bij de vestiging van zaailingen tot ze de leeftijd van ongeveer 3 jaar bereikt hebben: afgestorven zaailingen worden steeds vervangen door nieuwe exemplaren, ook op plaatsen waar de omstandigheden (nog) niet gunstig genoeg zijn voor verdere groei. Het feit of een microklimaat al dan niet gunstig is wordt bepaald door de beschikbare hoeveelheid licht en water. Slaagkans vermindert sterk als de standplaats te droog is (vol licht of uitdrogen op gecompacteerd, naakte bodem), te vochtig is (bodemschimmels) of te donker is (onvoldoende zetmeelreserve in de worteltjes, aantasting door bodemschimmels als secundaire oorzaak).

In een studie vond men geen significant verschil in jaarringbreedte, hoogtegroeï en dikte vastgesteld tussen zaailingen die opgroeien in vol licht en onder scherm (Closset-Kopp et al., 2007), tot die zaailingen ongeveer vier jaar oud zijn. Vanaf ongeveer die leeftijd verloopt de verdere ontwikkeling anders naargelang de lichtpositie.

Oskarstrategie: wachten op meer licht

Zaailingen vanaf ongeveer 4 jaar oud die opgroeien bij weinig licht volgen een "Oskarstrategie". Ze overleven maar groeien nauwelijks. Ze vormen een zaailingenbank die staat te wachten tot er meer licht beschikbaar komt, bijvoorbeeld doordat bomen omver waaien of worden gekapt.

Dit Oskargedrag kan vooral worden verklaard door de zeer efficiënte manier waarop de soort reserves aanlegt. De bladknoppen lopen vroeg uit (tweede helft van maart) en de bladeren zijn volledig uitgelopen rond half mei. De soort kan dus volop van het voorjaarslicht gebruik maken vooraleer de bomen in de kroonlaag in blad komen. Bladeren die in de schaduw opgroeien kunnen zeer efficiënt aan fotosynthese doen. Maar onderdrukte zaailingen groeien niet snel in de hoogte. Ze investeren eerst in het aanleggen van wortelbiomassa en van een zetmeelvoorraad, vooral in de wortels. Die zetmeelvoorraad is maximaal begin september. Die reserve wordt dan in het voorjaar gebruikt om de bladeren vlug te laten uitlopen.

Verder groeit de centrale as licht gebogen om zelfbeschaduwing te vermijden. Die as groeit zo doordat het hout vrij buigzaam is.

Bij iets meer dan 10 % van vol daglicht kunnen de planten zo een 10 – 15 jaar overleven, maar uiteindelijk kwijnen ze weg.

Is er iets meer dan 10 % van vol daglicht beschikbaar in de onderetage (Auclair en Cottam, 1971, Starfinger, 1990), dan overleven de zaailingen hun 4de levensjaar maar valt de groei bijna stil. Ze volgen een zogenaamde "*Oskar strategie*" (Silvertown, 1982), genoemd naar een figuur uit een roman van Günter Grass. De gemiddelde diametergroei van zaailingen tussen 6 en 10 jaar onder dicht scherm in Compiègne bedroeg 0,4 mm per jaar, de hoogtegroeï een 5-tal cm (Closset-Kopp et al., 2007). Typische hoogte van de Oskars, onderdrukte zaailingen van ongeveer 5 jaar oud, is zowel hier als in het oorsprongsgebied tussen de 10 en 25 cm (Marquis, 1990, Closset-Kopp et al., 2007, Sebert-Cuvillier et al., 2007, Vanhellemont, Baeten, Hermy, et al., 2009).



Figuur 12 Oskar in de roman *Die Blechtrommel* van Günter Grass is een jongetje dat op 3-jarige leeftijd besluit niet meer verder te groeien uit onvrede met de wereld (foto www.ritscape.be)

De Oskars vormen een zaailingenbank die staat te wachten op een moment dat er meer licht beschikbaar komt. Dit Oskargedrag kan vooral worden verklaard door de zeer efficiënte manier waarop de soort reserves aanlegt. Verder groeit de centrale as licht gebogen om zelfbeschaduwing te vermijden.

De hoogtegroeï en de ontwikkeling van de bladeren van de zaailingen onder scherm in het natuurlijk verspreidingsgebied gebeurt bijna uitsluitend tijdens de paar weken tussen het uitlopen van de knoppen van Amerikaanse vogelkers en die van het bovenscherm. De bladeren van zaailingen van Amerikaanse vogelkers hebben zich hieraan aangepast. Er wordt al een maximale netto fotosynthese bereikt nog vooraleer (2-3 plastochronen⁷ vroeger) de bladeren volledig zijn uitgelopen zodat ze al heel snel een maximale hoeveelheid zetmeel kunnen aanmaken. Van dat zetmeel wordt in vergelijking met andere soorten een proportioneel grote hoeveelheid gebruikt om de verdere

⁷ de tijdsduur tussen het begin van de ontwikkeling van twee opeenvolgende bladknoppen aan groeiende twijgen

bladontwikkeling zo snel mogelijk te laten verlopen (Horsley en Gottschalk, 1993). In domeinbos De Inslag in Brasschaat begonnen in 1997 de knoppen uit te lopen op 20 maart en was de maximale bladoppervlakte-index (Leaf Area Index, LAI) bereikt rond half mei (Gond et al., 1999).

Bladeren van onderdrukte zaailingen kennen een uitgesproken morfologische plasticiteit. De bovenste bladeren zijn tot dubbel zo groot als de onderste. In bladeren die in de schaduw groeien is het palissadeparenchym maar 1 cellaag dik, bij bladeren die in de zon groeien is dit 2 cellagen en bladeren die in de schaduw groeien zijn dunner (Jackson, 1967). De verhouding van de hoeveelheid droge stof per bladoppervlakte is dan ook hoger bij bladeren die hoger in de boom groeien (Urban et al., 2009).

Beschaduwde bladeren zijn niet alleen kleiner en dunner maar hebben ook hun gasuitwisseling aangepast om zo zuinig om te springen met de beschikbare energie (Horsley en Gottschalk, 1993, Walters en Reich, 1999). Ze beschikken namelijk over iets minder huidmondjes. De sluitcellen van die huidmondjes zijn ook langer dan die van niet-beschaduwde bladeren waardoor de huidmondjes moeilijker openen (Abrams et al., 1992). In beschaduwde bladeren is de koppeling tussen geleiding van gassen doorheen de huidmondjes en fotosynthese veel zwakker dan in niet-beschaduwde bladeren (Fredericksen, Kolb, et al., 1996). Fotosynthese reageert m.a.w. heel snel (seconden) op een verandering in de hoeveelheid licht, huidmondjes doen er minuten over. Er wordt al zetmeel aangemaakt als de huidmondjes nog gesloten zijn. Bij bladeren die in vol licht opgroeien of bij bladeren van oudere bomen is dat minder uitgesproken.

Die geringere gasuitwisseling in de schaduw beperkt niet alleen het energieverlies maar ook de groei. Onderdrukte zaailingen groeien niet alleen minder snel in de hoogte omdat ze minder zonne-energie ter beschikking hebben en er een geringere gasuitwisseling plaatsvindt, maar vooral omdat ze eerst investeren in het aanleggen in wortelbiomassa en in een zetmeelvoorraad. Bij zaailingen bevindt zich ongeveer 50 % (Maddelein et al., 1991) tot 60 % (DeLucia et al., 1998, Canham et al., 1999) van de nieuw-aangemaakte biomassa in de wortels. Wanneer er weinig licht beschikbaar is kost het minder energie om zetmeel op te slaan dan om te groeien (Kobe, 1997). Die zetmeel wordt vooral opgeslagen in de penwortel, die ongeveer 88 % van de ondergrondse biomassa uitmaakt, de zijworteltjes en pas in derde instantie in de stammetjes (DeLucia et al., 1998).

Die zetmeelvoorraad is maximaal op het eind van het groeiseizoen, begin september. In het begin van het groeiseizoen wordt die aangesproken om zeer snel nieuwe bladeren en scheuten aan te maken, een strategie die nog andere schaduwtolerante soorten van gematigde streken volgen (Kays en Canham, 1991, Walters en Reich, 1999). De zetmeelvoorraad is laagst ongeveer een maand na het begin van uitlopen van de bladeren. Er is over het algemeen een redelijk lineair verband tussen de zetmeelvoorraad in de wortels en de overlevingskans van een plant (Canham et al., 1999).

Een andere aanpassing in de strijd om licht is hoe de centrale as van een zaailing van Amerikaanse vogelkers groeit. Die groeit namelijk niet perfect recht omhoog maar wel licht gebogen (DeLucia et al., 1998). Enerzijds is dit een extra kenmerk om zelfbeschaduwing te vermijden (Umeki et al., 2010). Anderzijds heeft het te maken met de eigenschappen van het hout van Amerikaanse vogelkers. Het buigt gemakkelijk door.

De dichtheid van het hout varieert naargelang de bron tussen 470 en 530 kg/m³ bij een referentievochtgehalte van 12 % (DeLucia et al., 1998, Glass en Zelinka, 2010). Met een elasticiteitsmodulus 10.300 MPa (bij 12 % vochtgehalte) zit de soort eerder bij de groep houtsoorten met geringe stijfheid (Kretschmann, 2010). Dit betekent dat de vervorming bij doorbuiging onder een bepaalde spanning relatief groot is. In zijn natuurlijk verspreidingsgebied heeft Amerikaanse vogelkers dan ook regelmatig last van doorbuigen onder het gewicht van sneeuw of ijzel (Marquis, 1990). Ook in Duitsland

heeft men gelijkaardige ervaringen. Jonge boompjes van meer dan 4 m hoog buigen door als gevolg van onweersbuien en ijzel en komen nadien niet meer recht (Haag en Wilhelm, 1998). Tijdens mastjaren buigt de top van vrijstaande boompjes ook door onder het gewicht van de trossen vruchten, maar boompjes lager dan 4 m richten zich na het vallen van de bessen meestal wel opnieuw op (Nyssen, 1998).

Er zijn voorbeelden gevonden van exemplaren die meer dan 60 jaar onderdrukt bleven (Auclair en Cottam, 1971), maar doorgaans beginnen ze hun groeikracht te verliezen rond de leeftijd van 10–15 jaar (Husch, 1954, Auclair en Cottam, 1971). Het verschil in leeftijd tussen zaailingen en jonge boompjes van ongeveer dezelfde hoogte en diameter die opgroeiden onder dicht scherm of in vol licht kan vele jaren bedragen. In een studie uitgevoerd in Compiègne wordt een maximaal leeftijdsverschil van 16 jaar vermeld tussen boompjes van 159 cm hoog of van 0,7 cm dik (Closset-Kopp et al., 2007).



Figuur 13 Een uitgetrokken 8-jarig boompje van ongeveer 4 m hoog. Bemerkt het typisch oppervlakkig wortelstelsel (foto Wim Buysse)

Vrijstelling heeft effect op zaadproductie, weinig op groei

Zaailingen en bomen die worden vrijgesteld herstellen zich moeilijk en halen nooit meer de groeisnelheid van planten die in vol daglicht zijn opgegroeid. Hun ecologische rol is om na de vrijstelling veel zaad te produceren en de ontstane opening met nieuwe zaailingen op te vullen.

Eens de overschaduwende kroonlaag doorbroken wordt (mortaliteit, windval, kaalslag, dunning, ...) reageren de onderdrukte zaailingen en jonge boompjes niet onmiddellijk door energie te investeren in hun hoogtegroeï (Collins, B. S. en Pickett, 1988).

Bijkomende energie wordt altijd eerst geïnvesteerd in het aanvullen van hun zetmeelreserve, vooral in de wortels (DeLucia et al., 1998). Hun volgende reactie is om hun architectuur aan te passen. De zaailingen groeien algemeen, onafhankelijk van de hoeveelheid licht, vooral in de breedte; de verhouding tussen de jaarlijkse scheutlengte en de gemiddelde lengte van vertakkingen van de tweede orde (de zijtakken van de zijtakken) is 0,9 (Paquette et al., 2007). Na vrijstelling neemt de grove vertakking af, terwijl de fijne vertakking toeneemt. Ook de lengte van de bladstelen van nieuwe bladeren neemt toe zodat die bladeren iets verder van de takken staan en van elkaar waardoor de kans op zelfbeschaduwing afneemt. De nieuwe bladeren die bij veel licht opgroeien zijn groter dan bladeren die in de schaduw groeien, zodat dus ook de totale bladoppervlakte toeneemt (Paquette et al., 2007).

De toename aan beschikbaar licht na een vrijstelling leidt uiteindelijk wel tot een toename in de hoogte- en diktegroei van zaailingen, maar deze groei is beperkt



Figuur 14 Nog een uitgetrokken 8-jarig boompje van ongeveer 4 m hoog. Op zeer jonge leeftijd werd de plant beschadigd maar overleefde door opslag te vormen. Twee van de drie stammen zijn nog zichtbaar. Een aantal wortels zijn zeer dik, een reactie op vrijstelling en de vorming van opslag. (foto Wim Buysse)

In een studie in Oost-Canada werd éénjarig plantsoen geplant onder scherm en 3 jaar later vrijgesteld (Paquette et al., 2006). De beschikbare hoeveelheid licht op 1 m hoogte steeg van 10 % vol daglicht naar 22 % vol daglicht. Bij 10 % licht begon de groei van de controle groep het 4de jaar stil te vallen. De vrijstelling had een effect, hoogte- en diametergroei nam toe, maar dit effect was beperkt. De vrijgestelde planten waren 3 jaar later gemiddeld 5 tot 12 cm hoger en de toename in diameter was ongeveer drie maal die van de controle groep.

Na vrijstelling of dunning werd bij 13- en 40-jarige bomen vastgesteld dat ze nauwelijks sneller groeien dan bomen in controlebestanden (Hough en Taylor, 1946, Hough, 1960).

Alice strategie: overleven als opslag

Onderdrukte bomen passen een andere strategie toe om opnieuw mee te concurreren als er weer voldoende licht is. Ze vormen opslag. Daardoor kan de plant haar dood uitstellen en zichzelf veel langer in stand houden in de onderetage. Eens er voldoende licht beschikbaar is groeit die opslag veel sneller dan zaailingen en boompjes. Ook de zaadzetting vindt vroeger plaats.

Onderdrukte bomen reageren heel beperkt op vrijstelling maar passen een andere strategie toe om opnieuw mee te concurreren als er weer voldoende licht is. Ze maken zich klein, net zoals Alice in het boek van Lewis Carroll, vandaar de naam "Alice strategie" (Closset-Kopp et al., 2007). Daardoor kan de plant haar dood uitstellen en zichzelf veel langer in stand houden in de onderetage. Onder voldoende licht is opslag bovendien zeer competitief. Zaailingen kunnen het groeitempo vanaf ongeveer 2 jaar (Hough, 1960) tot 3 jaar na de vrijstelling niet meer bijhouden en halen de volgende 15 jaar slechts 30 tot 60 % van de hoogte van de hoogste scheuten uit opslag (Ristau en Horsley, 1999). Opslag produceert ook vlugger zaad, er is zelfs een geval bekend van 2 jaar oude scheuten die al vruchten droegen (Allard, 1944).



Figuur 15 Alice drinkt van een flesje en wordt zeer klein zodat ze door een deurtje in de konijnenpijp naar een andere kamer kan. Tekeningen door John Tenniel uit een 1866 editie van "Alice's adventures in Wonderland" van Lewis Carroll.

Opslag ontstaat spontaan als stammetjes worden afgebroken. Stammetjes breken gemakkelijk door als gevolg van wind, ijzel, exploitatie, of zelfs wildvraat. Maar het is vooral een reactie op onderdrukking. Wanneer een spinaziebed van kiemplantjes van enkel Amerikaanse vogelkers opgroeit, treedt er op het moment dat ze ongeveer 3,5 m hoog zijn (in vol licht kunnen ze deze hoogte bereiken op 7 jarige leeftijd), een piek op

van extreme competitie (Sebert-Cuvillier et al., 2007). Topscheuten en volledige kronen van de onderdrukte exemplaren sterven dan af maar de planten herrijzen als opslag. In zulke pure bestanden van Amerikaanse vogelkers in Compiègne bedroeg het aandeel jonge boompjes dat uit opslag was ontstaan $73 \pm 5,8 \%$ (Sebert-Cuvillier et al., 2007, Sebert-Cuvillier, 2008).



Figuur 16 De stam werd ooit afgezet maar de opslag groeit vitaal weer uit (foto Wim Buysse)

Een belangrijk aandeel van jonge boompjes zijn afkomstig uit stam- of wortelopslag. In een aantal bossen in Pennsylvania bleek gemiddeld 28 % (minimum 11 %, maximum 51 %) van de 15-jarige bomen afkomstig uit opslag (Ristau en Horsley, 1999). In Zuid-Wisconsin was dit gemiddeld 35 % (dbh > 10 cm), 80 % (dbh 10–20 cm), en 72 % (dbh > 20 cm) met telkens een range tussen 0 en bijna 100 % (Auclair en Cottam, 1971). Van de boompjes tot 5,5 m hoog die in open plekken in het bos van Compiègne groeiden was er over alle leeftijdsklassen heen gemiddeld 10 % opslag (Sebert-Cuvillier et al., 2007). In een andere studie (niet enkel open plekken en inclusief boompjes hoger dan 7 m) was dit gemiddeld 17,5 % (Closset-Kopp et al., 2007); 26 % bij niet-bloeiende zaailingen hoger dan 20 cm en 52 % bij bloeiende boompjes van doorgaans meer dan 7 m hoog.

De fysiologisch oorzaak van het opslagvermogen heeft te maken met de hormonen die de apicale controle van de plant regelen. De apex⁸ bevat een hoge concentratie aan

⁸ de groeitop van de plant

indool-3-azijnzuur (IAA), een enzym dat de apicale groei stimuleert en de groei van slapende knoppen tegenwerkt. Wordt de apex verwijderd, dan wordt de dormantie van de slapende knoppen doorbroken. Wordt meer dan alleen de topscheut verwijderd, bijvoorbeeld de volledige kroon en een stuk van de stam, dan groeit uit de slapende knoppen een secundaire stam (Del Tredici, 2001).

In de natuur kan de apex verwijderd worden door fysische beschadiging (storm, wildvraat, ...), maar algemeen ook door elke andere verandering in het microklimaat die ertoe leidt dat de kroon afsterft (beschaduwning, zonnebrand). Ten slotte wordt de vorming van opslag ook nog gestimuleerd als de stam uit zijn verticale positie scheef wordt geduwd.

Eens de slapende knoppen zijn ontwaakt, worden de opgeslagen zetmeelreserves in de wortels en overblijvende stronk gemobiliseerd en krijgen we een explosieve bovengrondse groei zodat er opnieuw een gunstige verhouding tussen hoeveelheid bovengrondse scheuten en ondergrondse wortelmassa ontstaat (Auclair en Cottam, 1971, Del Tredici, 2001).

3.2. Beheer heeft de soort de afgelopen decennia steeds bevoordeeld

3.2.1. De invasie gebeurt doorheen open invasievensters

De invasie van Amerikaanse vogelkers kan ruimtelijk worden voorgesteld als een traag maar continu uitdeinende vlek met lange tentakels in de richting van plaatsen met hoge structuurdiversiteit. Volgen we de invasie doorheen de tijd dan breidt de soort zich uit gedurende perioden tijdens dewelke de omstandigheden voor vestiging, voornamelijk de beschikbare hoeveelheid licht die tot de kruidlaag doordringt, gunstig zijn. Dit kan voorgesteld worden als perioden met open invasievensters.

Op landschapsschaal kan er rondom het traag maar continu uitdeinend invasiefront ook een exponentieel groeiend aantal nieuwe vindplaatsen worden vastgesteld. De soort maakt als het ware langeafstandssprongen doorheen het landschap. Die kunnen na verloop van tijd nieuwe invasiefrontjes vormen.

Vanuit de plaatsen waar Amerikaanse vogelkers massaal werd aangeplant verbreidde de soort zich na een *lag phase* (zie 3.1.2) doorheen het landschap. Dit gebeurde via gestaag uitdeinende invasiefronten (zie 3.1.3) met lange tentakels in de richting van hogere structuurdiversiteit. Toevallige langeafstandssprongen zorgden voor nieuwe infectiehaarden. De invasie van Amerikaanse vogelkers gaat nu nog altijd verder (Verheyen et al., 2007). Niet alleen het aantal zaadbronnen neemt daardoor toe maar gezien het leeftijdseffect op de zaadproductie (zie 3.1.3) zal ook de omvang van de zaadproductie van reeds gevestigde bomen toenemen.

Een groot boscomplex kan virtueel worden opgedeeld in cellen met eigen ecologische eigenschappen (Scherzinger, 1999). Verbreiding van Amerikaanse vogelkers naar aanpalende cellen gebeurt traag (de meeste vruchten vallen niet verder dan 5 m van de moederboom), maar continu (elk jaar komen er nieuwe vruchten en zaailingen bij). De patroon van de verbreiding lijkt op een traag maar continu uitdeinende vlek. In sommige cellen gebeurt de verbreiding sneller (bij voldoende licht brengen struiken en boompjes al zaden voort vanaf de leeftijd van 5 jaar en in halfopen landschappen verbreiden vogels de vruchten tot gemiddeld 100 m ver). In Compiègne gebeurde de verbreiding bijvoorbeeld het snelst in dennenbestanden op podzol (Chabrerie et al., 2007).

In andere cellen is er dan weer nauwelijks vestiging. Dit is het geval op vochtige groeiplaatsen. Amerikaanse vogelkers kiemt er niet goed (zie 3.1.4), zaailingen worden er vaak aangetast door bodemschimmels (zie 3.1.3) en Prunussoorten zijn over het algemeen gevoelig aan slechte drainage van de bodem (Ranney, 1994). De soort vestigt zich ook moeilijk op te droge standplaatsen zoals stuifduinen, vooral omdat jonge zaailingen gevoelig zijn aan droogtestress (zie 3.1.4). De soort houdt waarschijnlijk niet van een kalkrijke bodem, maar mogelijks spelen andere effecten een rol. In een kiemingsexperiment werden te weinig stalen van kalkhoudend zand onderzocht (Eijsackers en van den Ham, 1984). In een bekalkingsproef (22,4 ton dolomiet per hectare) werd na elf jaar een hogere sterfte vastgesteld maar het verschil met de niet-bekalkte proefvlakken was niet significant (Long et al., 1999). Amerikaanse vogelkers vestigt zich moeilijker in de kalkrijke buitenduinen van de Amsterdamse Waterleidingduinen, maar dit zijn meestal ook plaatsen met hoge dichtheden van konijn, minder neerslag en meer inwaai van zout (Ehrenburg et al., 2008, Oosterbaan en Esselaar, 2008).

Amerikaanse vogelkers verbreidt zich moeilijk doorheen donkere bossen. In jonge dennenbestanden (waarvan de kroonlaag nog gesloten is en er dus weinig licht tot op de

bodem doordringt), in groepen met schaduwboomsoorten zoals beuk en op plekken met rijkere bodems en een hogere competitie van de inheemse struik- en kruidlaag, is de kans op invasie laag. Maar Amerikaanse vogelkers kan zich toch nog doorheen een gordel van donkere bestanden verder verbreiden via bosranden en randen van brede boswegen. Algemeen is het risico op invasie het hoogst op plaatsen waar Amerikaanse vogelkers tot in de boomlaag is doorgedrongen. We zien dit laatste ook terug in andere modelsimulaties waaruit blijkt dat bestrijding van Amerikaanse vogelkers geen blijvende invloed heeft op de verdere ontwikkeling van de populatie indien de zaadbomen niet bestreden worden (Wauters, 2008).

Het invasiefront groeit dus niet gelijkmatig in concentrische cirkels maar groeit sneller langsheen tentakels.

Volgen we zo'n boscomplex gedurende lange tijd dan speelt niet alleen een ruimtelijk proces maar blijkt dat elk van de cellen een cyclus doorloopt als gevolg van de continue ontwikkelingsdynamiek. Onder invloed van standplaatsverschillen, door wijzigingen in microklimaat, waterhuishouding en energiestromen en door endogene verstoring (onderlinge concurrentie, sluiting van het kronendak, bomen die afsterven) en exogene verstoring (storm, wildschade, ...) ontstaat in natuurlijke bossen een mozaïek van cellen met al dan niet verschillende boomsoorten die zich in verschillende leeftijdsfasen bevinden. Die cellen kunnen ook gedurende een korte of lange tijd boomvrij zijn.

Het idee van een mozaïeksgewijs opgebouwd bos met een cyclische, vlaksgewijze diversifiëring in cellen ligt aan de basis van het mozaïekcyclus concept (Aubréville, 1938, Pickett en White, 1985, Remmert, 1991) en is een belangrijk uitgangspunt bij het natuurgericht bosbeheer (Buysse et al., 2001).



Figuur 17 Ontbossing voor verheiding naast zaadbron. Amerikaanse vogelkers breidt zich sterk uit in het open invasievenster. (foto Wim Buysse)

Voor een soort als Amerikaanse vogelkers zijn er in die langetermijnscyclus perioden waarin er heel veel kansen zijn om zich te vestigen, perioden waarin ze zich nauwelijks kan vestigen en perioden waarin de aanwezige bomen wegwijnen of zelfs uit de cel verdwijnen. We kunnen dit voorstellen als “invasievensters” (*windows of opportunity* (Johnstone, 1986)) die zich een aantal jaren tot decennia openen, dan weer een tijd gesloten zijn, dan weer een tijd open.

Het invasieve karakter van Amerikaanse vogelkers is niet alleen te wijten aan de massale zaaddruk maar ook aan de kenmerken van het ecosysteem waarin het zich bevindt. De soort groeit bijvoorbeeld niet goed bij weinig licht (maar kan er wel redelijk lang overleven). Ze groeit daarentegen zeer snel en brengt al vanaf zeer jonge leeftijd veel zaad voort als ze opgroeit bij veel licht. Dit kunnen we voorstellen als plaatsen waar het invasievenster open of gesloten is.



Figuur 18 Gevarieerde struiklaag onder den met o.a. hazelaar, hulst, lijsterbes en bramen. Het invasievenster is gesloten. Een eenzame Amerikaanse vogelkers werd geknakt maar zaailingen zouden zich hier maar beperkt kunnen hebben verbreiden. (foto Wim Buysse)

Een dalende grondwatertafel kan ertoe leiden dat de soort zich wel uitbreidt op een standplaats die voordien te vochtig was (Walraven en van Loon, 1982). Maar het zijn vooral de stochastische processen die voor meer licht in bossen zorgen, zoals zware stormen, die invasievensters openen. In Vlaanderen komt gemiddeld om de 10 jaar een zware storm voor (Schelhaas en de Vos, 2010). De laatste twee zware stormen met veel windval tot gevolg vonden plaats in 1990 en 2007. In Frankrijk gaat men uit van 20 stormen per eeuw met belangrijke windval in bossen (Sebert-Cuvillier, 2008). Op heel het Europees continent telde men de afgelopen 60 jaar gemiddeld 2 zware stormen per jaar (Gardiner et al., 2010). Momenteel wordt aangenomen dat voor onze regio de natuurlijke variaties in het stormklimaat groter zijn dan de veranderingen die door het broeikas effect worden veroorzaakt (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 2009). De klimaatsverandering zal dus niet onmiddellijk tot meer stormen leiden. Maar

alleen al de huidige frequentie van zware stormen maakt het moeilijk om bossen te sturen naar een fase met veel andere soorten in de kroon- en struiklaag die Amerikaanse vogelkers volledig wegconcurreren. Uit een specifiek model ("stage-classified matrix population" model of Lefkovitch matrix (Leslie, 1945, 1948, Lefkovitch, 1965)) waarin parameters van het bos van Compiègne werden ingevoerd, blijkt dat Amerikaanse vogelkers lokaal (op bestandsniveau) zou uitsterven indien het bos zich 100 jaar zonder enige verstoring kan ontwikkelen (Sebert-Cuvillier et al., 2007). Eén opening in het kronendak per eeuw blijkt voldoende om lokaal opnieuw een sterke uitbreiding te krijgen.

Op landschapsschaal versnellen de onregelmatige langeafstandssprongen de invasie. Zaaillingen kiemen uit de steenvruchten in uitwerpselen van vossen en andere zoogdieren die vruchten hebben gegeten. Die uitwerpselen worden tot een paar kilometer ver gedeponeerd. Komen die uitwerpselen in een voor de Amerikaanse vogelkers gunstig microklimaat terecht, dan staan er 5 jaar later al boompjes die nieuw zaad produceren. Het resultaat op landschapsniveau is een exponentieel groeiend aantal fragmentjes die na verloop van voldoende tijd nieuwe invasiefrontjes vormen die dan verder continu uitdeinen.

De nieuwe fragmentjes ontstaan vooral in halfnatuurlijke landschappen (zie 3.1.3). De tentakels van een invasiefront zijn het langst in de richting van plaatsen met hoge structuurdiversiteit. Vogels deponeren hun uitwerpselen op roestplaatsen. In gesloten bestanden gebruiken ze stobben of omgevallen bomen in kleine open plekken, in halfopen landschappen gebruiken ze randbomen of grote bomen in hagen en houtkanten. Daardoor treedt een soort Matteüseffect⁹ (Stohlgren et al., 2003) op. Structuurrijke, biodiverse habitats worden rijker aan exoten (Stohlgren et al., 2003, Fridley et al., 2007, Parker et al., 2010).

3.2.2. Beheer zorgde voor licht en lichtboomsoorten

Zowel hier als in het oorsprongsgebied hebben beheerders steeds gezorgd voor omstandigheden die de uitbreiding van invasiefronten mogelijk maakt: het periodisch creëren van kaalvlaktes, het ijl houden van bossen of de keuze voor bossen met veel lichtboomsoorten.

Het vroegere en huidige beheer van bossen op arme zandgronden kan gezien worden als deterministische processen die de invasie in de hand werkte.

Het vroegere beheer van bossen op arme zandgronden paste vooral kaalslagsystemen toe. Bij elke kaalslag openden de beheerders een invasievenster. Ook de huidige beheerdoelstellingen zorgen ervoor dat invasievensters worden geopend. Dennenbossen worden omgevormd via groepenkap of schermslag of door het toepassen van een selectieve hoogduinning over grotere oppervlaktes zodat het scherm van ouder wordende grove dennen geleidelijk ijler wordt. Naast grove den en Corsikaanse den komen er vooral berk en zomereik voor. Tegelijk wordt in die bossen veel aandacht besteed aan open plekken en bosranden en liggen de bossen ingebed in een landschap met veel heidegebieden en andere open natuur.

Ook in zijn oorsprongsgebied heeft Amerikaanse vogelkers zich sterk uitgebreid door menselijk ingrijpen. Ze was nooit massaal aanwezig in het oorspronkelijk bos. Ze breidde enkel plaatselijk sterk uit na verstoring (Hough, 1936, Hough en Forbes, 1943) zoals windval (Canham en Loucks, 1984), brand en insectenschade. Voor 1800 bestond het stamtal in de bossen op het Allegheny plateau voor minder dan 1 % uit Amerikaanse vogelkers. Na 1880 toen er grootschalige exploitaties startten in die bossen nam het

⁹ Genoemd naar de bijbelse parabel van de talenten: "Want wie heeft zal nog meer krijgen, en wel in overvloed, maar wie niets heeft, hem zal zelfs wat hij heeft nog worden ontnomen." (Matteüs 25:29)

aandeel kapvlaktes sterk toe. Door het invoeren van een jachtwetgeving nam de wilddruk sterk toe vanaf 1930. De combinatie van meer licht en concurrerende soorten die worden weggegeten leidde ertoe dat het aandeel van de soort in het stamtal tot meer dan 22 % toenam (Whitney, G. G., 1990). Hetzelfde patroon was zichtbaar in het noordwesten van Pennsylvania (Whitney, Gordon G. en DeCant, 2003) en het zuiden van Wisconsin (Auclair en Cottam, 1971). In het westen van Massachusetts breidde de soort zich sterk uit op verlaten landbouwgronden op plaatsen die eerst ontbost waren ten behoeve van landbouw (Bellemare et al., 2002). Aan de westelijke rand van zijn natuurlijk verspreidingsgebied, in Nebraska, begint de soort zich invasief te gedragen langs bosranden en in open grazige vegetatie (mondelinge mededeling R. B. Kaul in: Petitpierre, 2008). In het noordwesten van de staat New York breidt de soort sterk uit in dennenbossen op verlaten landbouwgronden op zandgronden waar weinig of geen zaadbomen van schaduwboomsoorten voorkomen (Nyssen, 2011).

3.2.3. Bij veel licht groeit de soort zeer snel en produceert ze al vroeg zaad

Boompjes die opgroeien in vol licht brengen al zaad voort vanaf een gemiddelde leeftijd van 5 jaar. Vanaf de leeftijd van ongeveer 4 – 5 jaar groeien boompjes in vol licht significant sneller, met een gemiddelde jaarlijkse hoogtegroeï van 40 – 50 cm. Op oudere leeftijd kennen de dominante bomen de snelste hoogte- en diktegroeï.

Bomen die in vol daglicht groeien presteren het best op rijke bodems of na stikstofbemesting.

In 3.1.3 zagen we al dat bomen die veel zonlicht ontvangen doorgaans ook veel zaad produceren. Jonge boompjes die opgroeien bij veel licht brengen al zaad voort vanaf een leeftijd van ongeveer 5 jaar, opslag soms nog vroeger.

Zaailingen die opgroeien bij weinig licht groeien niet snel maar kunnen lang overleven (zie 3.1.4). Tot ongeveer 4-jarige leeftijd is er geen significant verschil in gemiddelde hoogte- en diktegroeï tussen planten die opgroeien bij veel licht en bij weinig licht. Vanaf ongeveer vijfjarige leeftijd is er een duidelijk significant verschil in gemiddelden. Het verschil tussen individuen kan groot zijn. Er is bijvoorbeeld een 3-jarige zaailing beschreven van 1,59 m hoog die opgroeide in vol daglicht en een 10-jarige zaailing van 40 cm hoog die opgroeide onder scherm (Closset-Kopp et al., 2007).

Hoeveel is nu “veel licht”? De hoeveelheid licht waarbij de groei snel verloopt blijkt aanwezig te zijn in openingen met een breedte van minstens de hoogte van de omringende bomen (Hough, 1960). In het oorsprongsgebied steekt Amerikaanse vogelkers dan zaailingen van andere soorten op een paar jaar tijd voorbij. Uit een studie in Zoniën blijkt dat jonge boompjes een lichtintensiteit van meer dan ongeveer 60 % van vol daglicht (gemeten op 120 cm hoogte in april) (Godefroid et al., 2005) nodig hebben. De bladeren van Amerikaanse vogelkers zijn dan al volop aan het uitlopen terwijl bladeren van zomereik of beuk nog maar net begonnen zijn. Uit occasionele terreinwaarnemingen in de Limburgse Kempen blijken jonge bomen onder dergelijke omstandigheden een gemiddelde jaarlijkse hoogtegroeï van 40 – 50 cm te halen.

Op oudere leeftijd zijn het vooral de dominante bomen die een snelle hoogte- en diktegroeï kennen. Dunning verandert de sociale positie van een boom nauwelijks (vrijgestelde jonge boompjes halen de groeisnelheid niet meer in, zie 3.1.4). In een 60-jarig bestand in West-Virginia had de sterkste dunning (tot 44 % van het oorspronkelijk stamtal) waarbij vooral dominante en codominante bomen overbleven een sterkere diametertoename tot gevolg (Miller, 1997). Op 10 jaar tijd steeg de dbh van bomen van ongeveer 30 cm dbh met 4,7 cm (s.e. 0,11) na dunning terwijl de controlebomen met

2,7 cm toenamen (s.e. 0,08). Toch groeit de kroon maar beperkt uit om de vrijgekomen ruimte terug in te nemen (Ellis, 1979). De centrale as heeft bovendien de neiging om in de richting van het meeste licht te groeien. Ongelijkmatig dunnen rondom de boom leidt tot kromme bomen. Bij houtproductie met Amerikaanse vogelkers in het oorspronggebied wordt voor maximale toename van volume op bestandsniveau een zwakke dunning aanbevolen (tot ongeveer 70 % van het oorspronkelijk stamtal) waarbij dominante en codominante bomen overblijven (Roach, 1977, Nowak, 1996).

Het verschil in dikte- en hoogtegroeï van zaailingen en bomen die in vol daglicht opgroeien wordt veroorzaakt door verschillen in klimaat en bodemrijkdom. Bomen worden dikker op plaatsen met koele zomers en veel neerslag in zomer en herfst (Pan et al., 1997). De groeiverschillen naargelang de bodemrijkdom hebben vooral te maken met de plasticiteit van de wortels en de efficiëntie waarmee met stikstof wordt omgegaan.

Zaailingen die opgroeiden onder een scherm met een bedekking van 73–86 % ontwikkelden een grotere massa aan wortels en een grotere oppervlakte van de wortels per biomassa van de wortels op rijkere bodems in vergelijking met arme bodems (Schreeg et al., 2005), vooral vanwege een hoger aandeel aan fijne wortels in de totale biomassa van de plant. Bij zaailingen die opgroeiden onder een schermbedekking van 90–97 % was er geen verschil in wortelmassa tussen arme en rijke bodems.

In een bemestingsproef stelde men vast dat de diktegroeï van bemeste zaailingen van 50–150 cm hoogte die opgroeiden onder 50 % van vol daglicht significant hoger lag in vergelijking met zaailingen die opgroeiden onder 10 % van vol daglicht (Tripler et al., 2002). Enkel in de stam van de bemeste zaailingen die opgroeiden onder 10 % van vol daglicht werd een hogere hoeveelheid stikstof gevonden (36 % hoger in vergelijking met niet-bemeste zaailingen). De gemiddelde stikstofconcentratie in de stam van die zaailingen was hoger dan 2 %, wat zeer hoog is voor houtige planten (zie ook: DeLucia et al., 1998). Bij voldoende licht gebruiken zaailingen stikstof voor de groei. Onder schaduw nemen ze extra stikstof op¹⁰ (van den Driessche, 1974). Die extra stikstof wordt opgeslagen in de stam en wortels en helpt het vroeg uitlopen van de bladeren in het voorjaar, vroeger dan de andere aanwezige soorten (zie 3.1.4).

Dergelijke stikstofrijke zaailingen worden wel meer aangevreten door wild (in het oorsprongsgebied door het witstaarthert) (Tripler et al., 2002). En er wordt ook meer insectenvraat vastgesteld. In één studie werd bijvoorbeeld meer vraat door de nachtvlinder *Callosamia promethea* vastgesteld (Osier en Jennings, 2007). Het ging weliswaar om bladeren die opgroeiden in volle zon. Die zijn rijker aan stikstof dan bladeren die opgroeien in de schaduw. Stikstofconcentraties in bladeren van bemeste bomen liggen nog hoger (Ellis, 1979, Auchmoody, 1982).

Dunning gecombineerd met een bemesting van een 12-jaar oud bestand gaf na 3 jaar een diametertoeename die 2,5 maal hoger lag dan bij niet gedunde en niet bemeste bomen (Auchmoody, 1982). Maar er was nauwelijks effect op de hoogtegroeï. Bij oudere bomen (35–85 jaar) had vooral een stikstofbemesting een invloed op de diametergroeï (Ellis, 1979).

¹⁰ “luxury N consumption”

3.2.4. De schaduwtolerantie van de meest voorkomende inheemse soorten is lager

Een aantal inheemse boomsoorten als Europese vogelkers, hazelaar, gewone esdoorn, hulst, haagbeuk, winterlinde, taxus en beuk hebben een hogere schaduwtolerantie. Groeien de zaailingen van die soorten samen op met zaailingen van Amerikaanse vogelkers bij weinig licht, dan verliest Amerikaanse vogelkers de concurrentie.

De schaduwtolerantie van de zaailingen van frequente boomsoorten op arme zandgronden zoals grove den en berk is lager dan die van Amerikaanse vogelkers. Onder scherm wint Amerikaanse vogelkers.

De schaduwtolerantie van zomereik, wilde lijsterbes en spork is gelijkaardig. Maar bij veel licht groeit Amerikaanse vogelkers doorgaans sneller.

Vanaf de zaailingen van Amerikaanse vogelkers opgroeien bij meer dan 50 – 60 % van vol daglicht groeien ze zeer snel (40 – 50 cm per jaar). In ijle bestanden of in kapvlaktes zijn er maar weinig soorten waarvan de zaailingen die snelheid halen. Amerikaanse vogelkers neemt er in de jeugd een voorsprong. Onder het dichte kronendak van Amerikaanse vogelkers zitten de meeste soorten aan de bovengrens van hun schaduwtolerantie. Soorten onderaan de lijst in figuur 19 kunnen dan wel nog overleven en halen Amerikaanse vogelkers zeer traag in, vaak na ongeveer 90 jaar als Amerikaanse vogelkers begint af te takelen. Treden er in tussentijd grote verstoringen op (stormen, kaalslagen,) dan breidt Amerikaanse vogelkers terug uit.

In een bestand dat volledig bezet is met Amerikaanse vogelkers hebben andere soorten nauwelijks kans om te overleven. Uit theoretische berekeningen blijkt dat er in dergelijk bestand iets minder dan 6.300 exemplaren per hectare staan, alle leeftijdsklassen (tot 50 jaar) door elkaar (Sebert-Cuvillier et al., 2007)¹¹.

Maar er komen wel degelijk andere zaailingen voor in een zaailingenbank van Amerikaanse vogelkers onder scherm van andere boomsoorten. In een aantal onderzochte Kempische bestanden waren $7 \pm 2\%$ van de kiemplanten inheems. Van zaailingen (hoogte tussen 20 en 100 cm, ongeveer 6 jaar oud) was dit $68 \pm 8\%$ (Vanhellemont, Baeten, Hermy, et al., 2009). In de struiklaag was dit niet duidelijk te zien, de densiteit van Amerikaanse vogelkers was er plaatselijk zeer hoog.

De hoge densiteit aan kiemplanten van Amerikaanse vogelkers kan verklaard worden door de hoge zaadproductie en het feit dat zaden zelfs bij weinig licht kunnen kiemen (zie 3.1.4). Zaailingen ouder dan ongeveer 4 jaar zijn gevestigd. Dan bepaalt vooral de hoeveelheid beschikbaar licht hoe snel ze groeien en de standplaats innemen. Bij weinig licht volgen ze de Oskarstrategie. Bij voldoende licht kunnen ook andere soorten zich vestigen, maar die moeten het meestal in groeisnelheid afleggen. Amerikaanse vogelkers heeft een zeer dichte kroon. De bladoppervlakteindex¹² van een onderetage in een bestand in domeinbos De Inslag te Brasschaat bedroeg bijvoorbeeld 5,1 terwijl dit voor het scherm van grove den tussen 1,5 en 3 schommelde en voor een nabije onderetage van rododendron 1,25 bedroeg (Urban et al., 2009). Eens Amerikaanse vogelkers tot in de struiklaag is doorgegroeid kunnen maar weinig andere soorten onder zijn kroon overleven. Dit zou kunnen verklaren dat er in het hierboven vermelde voorbeeld vrij veel inheemse zaailingen worden gevonden terwijl in de struiklaag geen duidelijk patroon van de vestiging van inheemse soorten meer zichtbaar is.

¹¹ Het gaat om een bestand van uitsluitend Amerikaanse vogelkers in kruid-, struik- en boomlaag van alle leeftijdsklassen. Bomen zijn tot ongeveer 50 jaar.

¹² De bladoppervlakte-index (LAI = leaf area index) wordt berekend door de totale bladoppervlakte van een vegetatie te delen door de bodemoppervlakte onder die vegetatie. Een LAI van 5,1 betekent dat er boven 1 m² bodem 5,1 m² bladeren hangen.

Het feit dat inheemse soorten ontbreken in de struiklaag kan nog meer in detail worden verklaard met behulp van de schaduwtolerantie van zaailingen van boomsoorten (Niinemets en Valladares, 2006). Schaduwtolerantie wordt gedefinieerd als de minimum hoeveelheid licht waarbij een soort in staat is om te groeien en werd afgeleid van de Ellenbergwaarden (Ellenberg et al., 1991). In figuur 19 wordt de gemiddelde schaduwtolerantie samen met een betrouwbaarheidsinterval rond dit gemiddelde weergegeven van een reeks boomsoorten die samen met Amerikaanse vogelkers voorkwamen in proefvlakken van de eerste Vlaamse bosinventarisatie. De waarden op de schaal komen ongeveer overeen met een percentage van vol daglicht zoals gegeven in tabel 4.

Tabel 4 Schaduwtolerantieklassen

Klasse	Tolerantie	Percentage van vol daglicht
1	Zeer intolerant	> 50 %
2	Intolerant	50 - 25 %
3	Gematigd tolerant	25 – 10 %
4	Tolerant	10 - 5 %
5	Zeer tolerant	5 – 2 %
Bron: (Niinemets en Valladares, 2006)		

Deze waarden gelden voor zaailingen en jonge boompjes. De schaduwtolerantie van oudere bomen is doorgaans lager maar de relatieve ordening t.o.v. andere soorten verandert doorgaans niet. Dus indien we de schaduwtolerantie van oude bomen zouden voorstellen, zouden de balken in figuur 19 naar links opschuiven maar aan de ordening van boven naar onder zou weinig veranderen.

De gemiddelde schaduwtolerantie van Amerikaanse vogelkers in figuur 19 is 2,5 wat ruwweg overeenkomt met ongeveer 25 % van vol daglicht. De bovengrens van het betrouwbaarheidsinterval ligt op 3,1 of een goeie 10 % van vol daglicht. Dit is ongeveer de hoeveelheid licht waarop de plant de Oskarstrategie toepast: de groei verloopt enorm traag en uiteindelijk kwijnen de planten weg na 10 – 15 jaar (zie 3.1.4). De ondergrens van het betrouwbaarheidsinterval ligt op 1,8 of ruwweg 50 % van vol daglicht. Vanaf die hoeveelheid beschikbaar licht kent de soort in de jeugdfase (vanaf ongeveer 4 jaar) een hoogtegroeï van 40 – 50 cm per jaar (zie 3.2.3).

Bij een aantal boomsoorten ligt de ondergrens van het betrouwbaarheidsinterval op of boven 3,1. Dit is het geval bij een aantal inheemse boomsoorten als Europese vogelkers, hazelaar, gewone esdoorn, hult, haagbeuk, winterlinde, taxus en beuk. Groeit Amerikaanse vogelkers samen met die soorten op bij een goeie 10 % van vol daglicht, dan kan ze de concurrentie helemaal niet aan. Ze blijft achter in de onderetage en kwijnt uiteindelijk weg. Maar groeien zaailingen van Amerikaanse vogelkers met zaailingen van die soorten op bij meer dan 50 % van vol daglicht, dan neemt ze in haar jeugd een enorme voorsprong die de andere soorten ofwel niet meer ofwel pas na vele decennia inhalen.

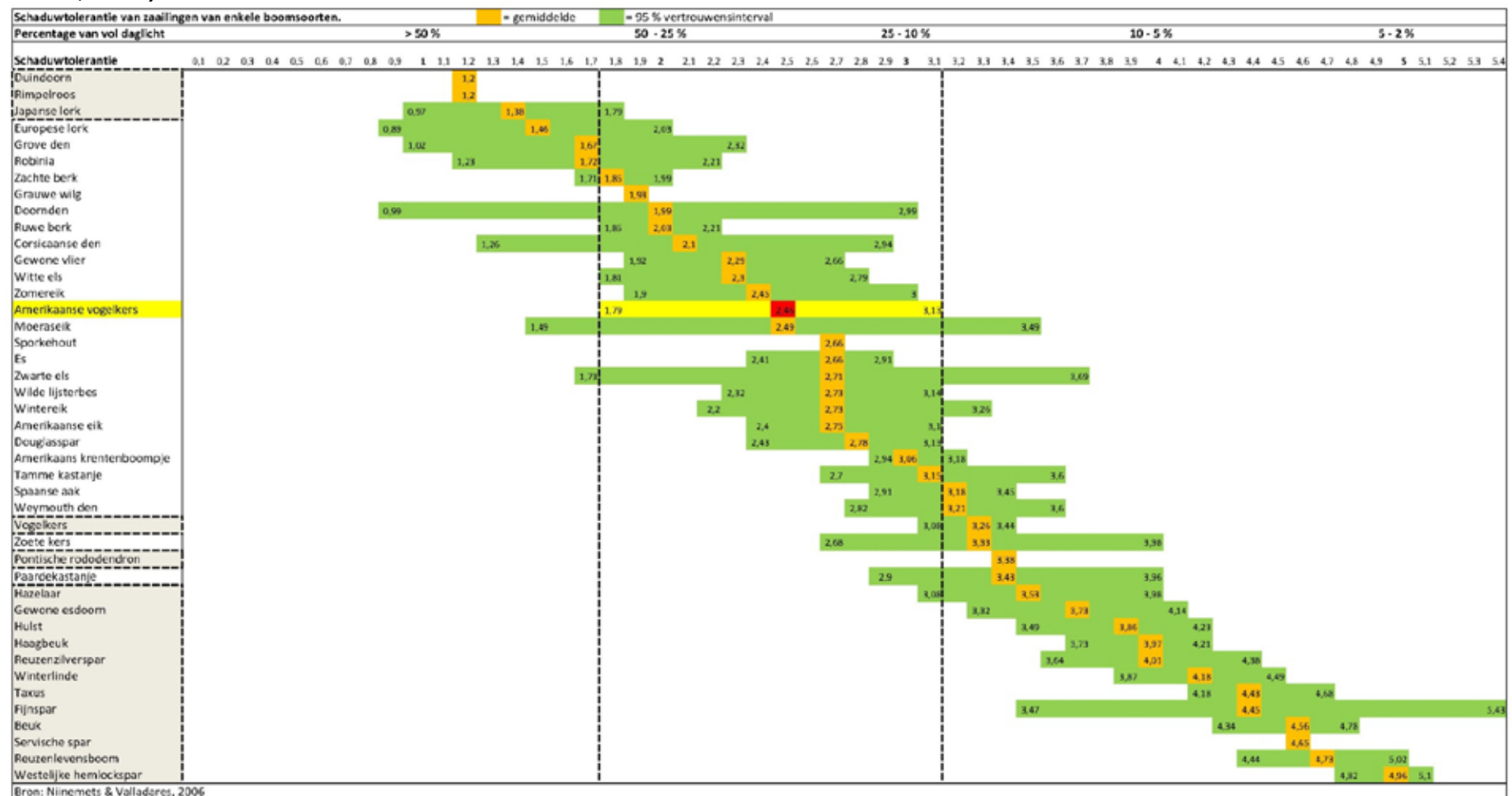
Dit verklaart waarom de strategie die de beheerders van het Käfertaler Wald (Mannheim) wilden toepassen om Amerikaanse vogelkers terug te dringen mislukte. De strategie was om de ouder wordende dennenbestanden onder te planten met schaduwboomsoorten (beuk, linde en haagbeuk). Daardoor zou Amerikaanse vogelkers geleidelijk wegwijnen (Haag en Wilhelm, 1998). Maar de storm Wiebke (nacht van 28 februari op 1 maart 1990) veroorzaakte een grote hoeveelheid stormvlaktes. Er werden dus invasievensters

geopend en de Amerikaanse vogelkers kon zich verder uitbreiden, ondanks de aanwezigheid van schaduwboomsoorten.

Bij zaailingen van een aantal soorten in figuur 19 ligt de gemiddelde schaduwtolerantie boven of op 3,1 (de bovengrens van het betrouwbaarheidsinterval van Amerikaanse vogelkers) maar ligt de ondergrens van hun betrouwbaarheidsinterval hoger dan de ondergrens van het betrouwbaarheidsinterval van Amerikaanse vogelkers. Hun schaduwtolerantie overlapt dus met de rechterkant van de schaduwtolerantie van Amerikaanse vogelkers. Dit is het geval bij onder andere zoete kers, tamme kastanje en Amerikaanse eik. Bij een goeie 10 % van vol daglicht zal Amerikaanse vogelkers het afleggen tegen die andere soorten. Is er een goeie 25 % van vol daglicht beschikbaar, dan zal Amerikaanse vogelkers goed overleven, maar de andere soorten zitten boven hun absolute minimumbehoefte aan licht. De gemiddelde jaarlijkse hoogtegroeï van Amerikaanse vogelkers ligt dan een stuk lager dan de 40 – 50 cm die het haalt in vol daglicht. De andere soorten zullen doorgaans de concurrentie om licht winnen. Maar heeft een zaailing meer dan 50 % van vol daglicht beschikbaar, dan is voor geen van de vermelde soorten licht een beperkende factor en wint de soort met de snelste jeugdgroeï.

De schaduwtolerantie van de zaailingen van frequente boomsoorten op arme zandgronden zoals grove den en berk is lager dan die van Amerikaanse vogelkers. Iets van een 25 % van vol daglicht is voor die soorten te weinig om goed te overleven. Voor Amerikaanse vogelkers niet. Onder scherm wint Amerikaanse vogelkers de concurrentie. Het betrouwbaarheidsinterval van zomereik, wilde lijsterbes en spork overlapt grotendeels met dat van Amerikaanse vogelkers. Een afgestorven boom in het bovenscherm of andere kleine verschillen waardoor er meer licht die tot op de bodem doordringt maakt dat Amerikaanse vogelkers sneller groeit dan die andere soorten. Eenmaal Amerikaanse vogelkers boven zijn concurrenten zit werpt zijn uitgebreid kronendak een donkere schaduw af waardoor de hoeveelheid beschikbaar licht voor de concurrenten vermindert. Maar op plaatsen waar weinig Amerikaanse vogelkers voorkomt kunnen veel exemplaren van soorten als zomereik, lijsterbes en spork doorgroeien tot in de struiklaag en kroonlaag. Geleidelijk aan sluiten ze het invasievenster. Pleksgewijs blijven groepen zaadbomen van Amerikaanse vogelkers aanwezig en zaailingen blijven zich vestigen, maar niet zo massaal als in ijle bossen.

Figuur 19 Gemiddelde en 95 % betrouwbaarheidsinterval van de schaduwtolerantie van zaailingen van enkele boomsoorten (Niinemets en Valladares, 2006)



De boomsoorten die in de figuur worden vermeld komen in proefvlakken van de eerste Vlaamse bosinventarisatie voor samen met Amerikaanse vogelkers (Waterinckx en Roelandt, 2001). Werd voor die boomsoorten in Niinemets en Valladares (2006) een standaardfout vermeld, dan werd een 95 % betrouwbaarheidsinterval berekend en in de figuur als horizontale balk voorgesteld. Een betrouwbaarheidsinterval omvat in principe met zeer hoge waarschijnlijkheid (95 % kans) het gemiddelde en is smaller naargelang er meer gegevens beschikbaar zijn. Aangezien we de aannames over hoe de gegevens verdeeld zijn en de brongegevens niet kennen, zijn zowel de grenzen als de waarschijnlijkheid (de “95 %”) niet absoluut correct. We krijgen wel nog steeds een goede indruk van de relatieve positie en de overlapping. In praktijk is de schaduwtolerantie daarenboven lager indien andere stressfactoren (droogtes, ziektes, ...) van invloed zijn en hoger op rijkere bodems.

3.3. Een hoge wilddruk leidt tot blijvende dominantie

De meeste onderdelen van Amerikaanse vogelkers zijn giftig voor zoogdieren. Grazers knabbelen weliswaar aan knoppen, jonge twijgjes en blaadjes van Amerikaanse vogelkers. Maar ze eten vooral andere soorten.

Een hoge wilddruk heeft algemeen een belangrijke invloed op de verjonging van boomsoorten. Als vuistregel voor bossen op arme zandgronden geldt dat een reedichtheid van meer dan 0,06 tot 0,12 stuks per hectare een negatieve invloed heeft op de verjonging van bomen.

Uit modelsimulaties blijkt dat bossen op arme zandgrond met vooral grove den, zomereik en berk op lange termijn evolueren naar volledig door Amerikaanse vogelkers gedomineerde bossen indien de wilddruk hoog is. In praktijk zal er veel lokale variatie optreden afhankelijk van de aanwezigheid van open plekken en de voedingswaarde van grazige vegetatie.

Omvorming van grove dennenbestanden naar gemengde bossen met veel inheems loofhout zal enkel vlot verlopen indien de wilddruk 10 – 15 jaar wordt laag gehouden.

Grote grazers zoals reeën en kleine grazers zoals konijnen verkiezen vooral andere soorten, in het bijzonder zaailingen van zomereik en grazige vegetatie. De meeste onderdelen van Amerikaanse vogelkers zijn immers giftig voor zoogdieren. Bladeren, knoppen, twijgen en het endocarp bevatten het monoglucoside prunasine en het diglucoside amygdaline (Santamour, 1998). Ze bevatten ook een aantal iso-enzymen¹³. Maar die zitten gescheiden van elkaar op een andere plaats, ofwel in een ander weefsel, ofwel in een ander celcompartiment. Indien de glucosiden en iso-enzymen met elkaar in contact komen in een vochtige omgeving, zoals in de maag, dan ontstaat er een “cyanide bom”: een vlugge hydrolyse vormt suikers, benzaldehyde en HCN, het zeer giftige waterstofcyanide of blauwzuurgas (Li et al., 1992). Ook het mesocarp, het vruchtvlees, bevat amygdaline en prunosine, maar niet de iso-enzymen. Onrijpe vruchten smaken echter zeer bitter (vanwege de amygdaline). In rijpe vruchten zitten meer suikers die de bittere smaak maskeren (Swain, Elisabeth et al., 1992). Indien de bladeren, knoppen etc. worden geplet, afgescheurd of gekauwd krijgen we ook een hydrolyse maar ze verloopt veel trager.

De bittere smaak van amygdaline (zit o.a. in amandelen) en mogelijk ook het vrijkomen van blauwzuurgas (met zoete amandelgeur) en benzaldehyde dat als een soort geurversterker fungeert, bieden doorgaans voldoende garantie dat de plant niet volledig wordt opgevreten. Toch knabbelen grazers wel degelijk aan knoppen, jonge twijgjes en blaadjes van Amerikaanse vogelkers en durven konijnen lokaal veel kiemplantjes van Amerikaanse vogelkers eten (Ehrenburg et al., 2008). Die delen van Amerikaanse vogelkers bevatten namelijk, vooral in het voorjaar, een hoog percentage ruw eiwit. Maar een grazer zal van nature geen te hoge, letale dosis van een giftige plant eten. Dit heeft deels te maken met de natuurlijke neiging om een variatie aan planten te eten (Provenza, 1996), verandering van spijs doet eten als het ware. En het heeft te maken met de individuele ervaring van een dier. Dieren die opgroeien in een omgeving met een ruim en divers voedselaanbod zijn meer geneigd om altijd gevarieerd te eten (Provenza et al., 2003). En tenslotte leren dieren ook van elkaar: van de kudde, ze krijgen een voorkeur voor bepaalde smaken in de baarmoeder en via de moedermelk, ... (Pfister, 1999).

¹³ amygdaline hydrolase (AH), prunasine hydrolase (PH) en mandelonitril lyase (MDL), telkens in verschillende subvormen

Een hoge wilddruk heeft algemeen een belangrijke invloed op de verjonging van boomsoorten. In Staatsdomein Het Loo op de Veluwe werd de wilddruk tot een vijfde teruggebracht (ree, hert, everzwijn, damhert en moeflon), tot 0,2 stuks/ha¹⁴. Dit leidde tot een sterke toename van zaailingen van struiken en bomen in alle vegetatietypes. Maar de hoogtegroeï van vooral eik, maar ook berk en algemeen alle soorten waaraan de grazers een voorkeur geven, werd nog altijd sterk beperkt. De verwachte evolutie was dat onder dergelijke begrazingsdruk vooral beuk en grove den dominant worden (Kuiters en Slim, 2002).

In het Pijnven met een geschatte begrazingsdruk van 0,12 reeën per hectare is de ervaring dat zomereik en andere loofboomsoorten tot in de kroonlaag geraken, ook omdat er slechts sporadisch hazen doortrekken en de wilde konijnen er praktisch verdwenen zijn als gevolg van het VHD virus (Viral Haemorrhagic Disease of RHD Rabbit Haemorrhagic Disease) (Agten, 2011).



Figuur 20 In perceel 52 in domeinbos Ravels werd Amerikaanse vogelkers bestreden in 1993. Het rechterdeel werd toen afgerasterd. Zaadbomen van Amerikaanse eik werden in 1999 geringd. Op de foto is te zien hoe het linkerdeel in 2010 geëvolueerd is tot een dennenbestand met sporadisch wat berk en lijsterbes die sterk in hun hoogtegroeï zijn geremd. Het rechterdeel ontwikkelt naar een gemengd bos met veel berk en zomereik. (foto Wim Buysse)

Indien Amerikaanse vogelkers voorkomt op plaatsen met een hoge wilddruk, dan worden inheemse soorten die bij een bepaalde hoeveelheid licht (zie 3.2.4) de concurrentie met Amerikaanse vogelkers aankunnen systematisch benadeeld. Recent werden een aantal scenario's berekend op basis van een model (Vanhellemont et al., 2011) waarin de

¹⁴ De wilddruk werd gereduceerd tot 500 kg/km². Indien dit allemaal reeën van 25 kg zouden zijn krijgen we 0,2 stuks/ha.

invloed van de wildstand op de ontwikkeling van dennenbossen over lange termijn wordt gesimuleerd. Hieruit blijkt dat Amerikaanse vogelkers in dennenbossen op arme zandgrond op lange termijn (500 jaar) de dominante soort wordt indien er veel grote grazers aanwezig zijn. Is de wildstand laag, dan krijgt zomereik op zeer lange termijn de overhand. Voor dit model werden meetgegevens gebruikt uit het bosreservaat Ossenbos (Nederland) dat een zeer hoge wilddruk kent (1/ha: hert, ree, everzwijn) en waar er de afgelopen 70 jaar nauwelijks beheer werd gevoerd. Amerikaanse vogelkers kon zich spontaan ontwikkelen. Zomereik kan zich dan niet verjongen door de grote graasdruk en grove den krijgt het moeilijk om zich te verjongen in de schaduw onder Amerikaanse vogelkers (Wauters, 2008). Gelijkaardige vaststellingen werden ook in bossen in de omgeving van Berlijn gedaan (Münste en Christoph, 2010). Het lijkt dus aannemelijk om dit scenario te veralgemenen naar bossen op arme droge zandgronden met grove den, zomereik en Amerikaanse vogelkers.

De wilddruk in het Ossenbos is minstens 5 maal hoger dan in de Kempen. In domeinbos Ravels wordt de populatie reeën geschat op 0,2/ha. Uit praktijkervaringen blijkt dat deze wildstand er toch een belangrijke impact heeft op de verjonging van zomereik omdat ook de voedingswaarde van aanwezige grazige vegetatie een rol speelt. Bestaat de grazige vegetatie vooral uit pijpenstrootje, dan is er voldoende voedselaanbod tussen juni en september. Maar in de nazomer, vroege herfst en vroege lente, van september tot mei, bevat pijpenstrootje echter nauwelijks enige voedingswaarde (van der Bilt, 1989). De voedingswaarde van bochtige smeie is hoger dan pijpenstrootje. In bossen met veel bochtige smeie wordt minder schade aan de verjonging van gewenste loofboomsoorten zoals zomereik vastgesteld dan in bossen met overwegend pijpenstrootje zoals Ravels (Engels, 2010). Vooral in het noordelijk deel van Ravels, met veel pijpenstrootje en weinig grazige open plekken, hebben zaailingen van loofbomen nauwelijks kans om te overleven behalve binnen rasters. Bij zaailingen van den, lork en douglas wordt er regelmatig veegschade vastgesteld.

Op basis van deze gevalstudies lijkt het erop dat de omvorming van grove dennenbestanden naar gemengde bossen met veel inheems loofhout na een bestrijding van de Amerikaanse vogelkers enkel vlot zal verlopen mits er gedurende 10 – 15 jaar naar voldoende lage reedensiteiten wordt gestreefd (tabel 5) en ook andere soorten die verjonging van andere boomsoorten eten (konijn, haas, eventueel hert) op te volgen. Het aantal zaailingen van gewenste soorten zal sterk toenemen en de zaailingen zullen de kans hebben om boven de vraathoogte uit te groeien. Een duurder alternatief voor het reguleren van de reedensiteit is rasteren (figuur 20).

Tabel 5 Aanbevolen reedensiteit in functie van de kwaliteit van het biotoop

biotoopkwaliteit	type biotoop	densiteit (aantal/ha)
Arm	zandgrond met naaldbos; heide	0,06 - 0,12
Matig	gemengd naald/loofbos; wei- en akkerland met kleine bosfragmenten	0,13 - 0,20
Goed	gemengd loofbos; rijk bos afgewisseld met ruigtes, akkers; broekbossen, rijke beekvalleivegetatie met veel dekking	0,21 - 0,3
Bron: (Luc Wauters, 1994)		

Ook in het oorsprongsgebied wordt het succes van de Amerikaanse vogelkers in belangrijke mate toegeschreven aan de hoge wilddruk van vooral witstaarthert of Virginiaans hert (*Odocoileus virginianus*) (Whitney, G. G., 1990, Horsley et al., 2003, Rossell et al., 2005, Krueger et al., 2009). De hoge wilddruk ontstond in de periode 1915 – 1935 toen de eerste generatie bossen met hoofdzakelijk Amerikaanse vogelkers massaal werden verjongd via kaalslag in een periode dat de hertenjacht wettelijk sterk werd beperkt (Marquis en Brenneman, 1981). De wilddruk is er op veel plaatsen echter

van die aard dat ook de verjonging en de groei van zaailingen van Amerikaanse vogelkers beïnvloed worden. In aaneengesloten boscomplexen van Allegheny lag de densiteit van herten gedurende de afgelopen 50 jaar tussen 0,12/ha en 0,23/ha (Horsley et al., 2003). Om de dominantie van Amerikaanse vogelkers tegen te gaan raadt men er een wilddruk aan van maximum 0,08/ha, alhoewel er al effecten op de dynamiek en samenstelling van de bossen werden vastgesteld bij densiteiten boven 0,04/ha (Alverson et al., 1988, Krueger et al., 2009). Voor de Europese kolonisatie lag de wilddruk in de oorspronkelijke hemlock-hardwoodbossen¹⁵ waarschijnlijk nog lager, rond 0,02/ha.

3.4. Buiten het dekzandgebied stellen zich minder problemen

Buiten het dekzandgebied stellen zich minder problemen met het realiseren van beheerdoelstellingen in aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers.

De soort werd er nooit massaal aangeplant (zie 3.1) en er komen meer boomsoorten voor met een hogere schaduwtolerantie (zie 3.2.4). Mogelijks speelt ook de invloed van wild een rol. Er komen meer soorten voor in de kruidlaag die als voedselbron dienen.

Het Liedekerkebos is een voorbeeld van een bos met vooral zandlemige en wat lemige bodem waar de soort nooit werd aangeplant. Amerikaanse vogelkers gedroeg zich de afgelopen 15 jaar niet invasief (Vanhellemont, Baeten, De Keersmaeker, et al., 2009, Vanhellemont, Verheyen, et al., 2009, Vanhellemont et al., 2010). De tien jaar ervoor was ze zich wel sterk aan het uitbreiden. Een deel van de aanwezige exemplaren slaagde erin door te groeien tot de kroonlaag en zaad te produceren. Nadien stopte die uitbreiding door concurrentie van andere soorten. Vooral de aanwezigheid van braam maakte het de zaailingen van Amerikaanse vogelkers lastig. Het invasievenster was opnieuw gesloten. In Zoniën breidt de soort zich bijvoorbeeld uit langsheen de bosranden (Godefroid et al., 2005).

De soort kan er zich dus wel verder verbreiden maar kon door het ontbreken van de massale zaaddruk nooit echt invasief worden. Waar ze erin slaagt om pleksgewijs competitief te worden verliest ze vaak de competitie met schaduwboomsoorten.

Op plaatsen met relatief rijke bodems waar Amerikaanse vogelkers veel voorkomt is er mogelijks een impact op de soortendiversiteit. Incidentele waarnemingen van regiobeheerders geven aan, net als destijds al door Staatsbosbeheer (1984) werd opgemerkt, dat daar de soortenrijke struiken- en kruidenvegetatie van inheemse soorten verandert.

¹⁵ Bossen op basis van hemlockspar (*Tsuga canadensis*) en suikeressdoorn (*Acer saccharum*)

4. Hoe zou een spontane bosevolutie eruitzien met Amerikaanse vogelkers?

Indien de (dennen)bossen waar Amerikaanse vogelkers momenteel voorkomt zich volledig spontaan zouden kunnen ontwikkelen, dan zal de soort zelfs op termijn van verschillende eeuwen maar heel plaatselijk een ondergeschikte positie innemen.

Naargelang het beschouwde schaalniveau en uitgangssituatie komen we op basis van modelsimulaties tot een aantal mogelijke ontwikkelingen.

Op niveau Vlaanderen zal de soort zich nog minstens enkele decennia blijven uitbreiden, vooral in de richting van natuur met hoge structuurdiversiteit.

Op het schaalniveau van bossen hangt de ontwikkeling sterk af van de aanwezigheid van schaduwtolerante boomsoorten, de wilddruk en de aanwezigheid van een goed ontwikkelde onderetage.

Dennenbossen met weinig zaadbomen van schaduwtolerante boomsoorten en een hoge wilddruk evolueren naar bossen met vooral Amerikaanse vogelkers. Bij een lage wilddruk krijgt zomereik mogelijks de overhand na ongeveer 500 jaar.

In bossen met veel schaduwtolerante boomsoorten en een lage wilddruk kan Amerikaanse vogelkers na ongeveer 100 jaar verdwenen zijn.

Maar in beide gevallen mag er dan gedurende 500 of 100 jaar geen zware verstoring van de kroonlaag plaatsvinden. In Vlaanderen is er echter gemiddeld om de 10 jaar een zware storm. Zorgt zo'n storm voor grote openingen in het kronendak van een bepaald bestand, dan opent een invasievenster en breidt Amerikaanse vogelkers zich pleksgewijze weer sterk uit. Het zal dan veel langer duren dan de hierboven geschatte 500 of 100 jaar vooraleer de soort verdwenen is.

In bossen waar een gevarieerde onderetage van andere soorten aanwezig is kan Amerikaanse vogelkers zich doorgaans wel vestigen maar nooit massaal. Amerikaanse vogelkers blijft een ondergeschikte rol spelen, tenzij er zware verstoringen optreden.

4.1. Op welke leeftijd wordt de dominantie doorbroken?

Het valt op dat veel oude exemplaren van Amerikaanse vogelkers door tondelzwam en andere paddenstoelen zijn aangetast. Ook in zijn oorsprongsgebied wordt de soort door heel wat schimmels/zwammen aangetast (Marquis, 1990). Men ging er van uit dat de groei van individuele bomen stopt bij een leeftijd van 80 – 100 jaar en het verval zich inzet (Marquis, 1990). Daardoor was men van oordeel dat de soort in Nederland maximum 50 – 80 jaar oud kan worden (Cosijn et al., 1983) en dat de dominantie slechts van tijdelijke aard is: *“Bovendien zijn er aanwijzingen dat deze soorten op lange termijn een veel ondergeschiktere positie zullen innemen in de boslevensgemeenschap. Van de Amerikaanse vogelkers is een dergelijke ontwikkeling bekend.”* (van der Kruis, 1990 - p. 60) Maar die aanwijzingen blijken gebaseerd op extrapolaties uit de literatuur op schaalniveau van een regio en extrapolaties uit incidentele terreinwaarnemingen in één bosje.

In het oorsprongsgebied werd gedacht dat de Amerikaanse vogelkers zou worden weggeconcentreerd tenzij hij wordt bevoordeeld door bosbouwkundige ingrepen (Hough, 1960). Twee auteurs vermeldde in 1976 dat in de tweede generatie loofbos in het

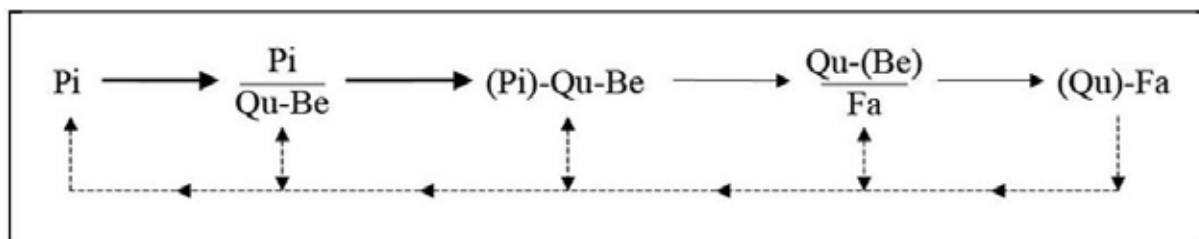
natuurlijke verspreidingsgebied *Prunus serotina* al grotendeels verdrongen is en verwijzen naar verschillende publicaties tussen 1958 en 1968 (Eijsackers en Oldenkamp, 1976). Bij het lezen van de originele publicaties blijkt dat dit vooral projecties zijn van verwachte evoluties, geen beschrijving van ontwikkelingen die hadden plaats gevonden (Merz en Boyce, 1958, Collins, S., 1962, Trimble Jr., 1965, Winget, 1968). En met verdringen bedoelde men terugvallen tot minder dan 20 % van het aantal volwassen bomen per hectare bekeken op schaalniveau van de bossen in de Appalachen, dus niet op niveau van individuele bosbestanden. Alleen het Allegheny National Forest is bijvoorbeeld meer dan 200.000 ha groot.

Een onderzoek naar bossen met oude exemplaren van Amerikaanse vogelkers in Nederland vond in 1982 slechts twee bosjes die min of meer spontaan ontwikkeld waren (Walraven en van Loon, 1982). Uit één mondelinge mededeling verkreeg men de indruk dat het aantal zaailingen op twintig jaar tijd is afgenomen in één van die bosjes (Molenduinen te Norg). De struiklaag met veel Amerikaanse vogelkers bleek er zich ook in slechte conditie te bevinden. Het is geen goede praktijk om dergelijke terreinindruk naar andere bestanden te extrapoleren.

Uit ongepubliceerde gegevens blijkt dat er in Allegheny National Forest ondertussen een belangrijk aandeel Amerikaanse vogelkers rond de 120 jaar oud is. In een reservaat, Tionesta Scenic and Research Natural Area, zijn er belangrijke populaties te vinden die ongeveer 200 jaar oud zijn en die zich spontaan ontwikkelden op kaalvlaktes na tornados in 1808 en 1872 (Stout, 2011). Op betere bodems in het oorspronggebied groeien individuele bomen dus minstens dubbel zo lang door als algemeen wordt aangenomen.

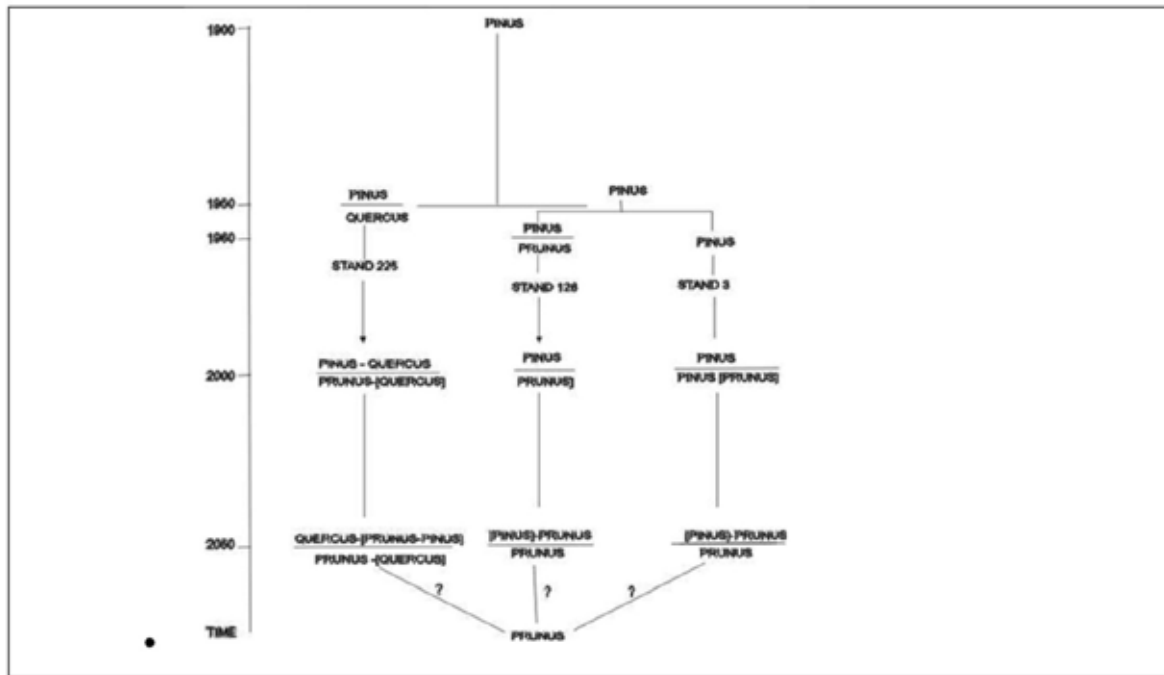
4.2. Hoe evolueren bossen met den op zandgronden indien geen Amerikaanse vogelkers voorkomt?

Uit successiemodellen ontwikkeld in Nederland (Hoge Veluwe) (Fanta, 1982) en Duitsland (Lüneburger Heide) (Leuschner, 1991) bleek dat afhankelijk van het bodemtype de homogene dennenbestanden op lange termijn evolueren tot bossen met overwegend eik en uiteindelijk beuk (figuur 21).



Figuur 21 Schematische voorstelling van de climax van successiemodellen van toepassing in Nederland en Duitsland. De oorspronkelijke homogene aanplantingen van grove den (Pi) worden geleidelijk bijgemengd met eik (Qu) en Berk (Be) en leiden op rijkere bodems op lange termijn tot bossen van voornamelijk Beuk (Fa). Figuur overgenomen uit Kint, 2003.

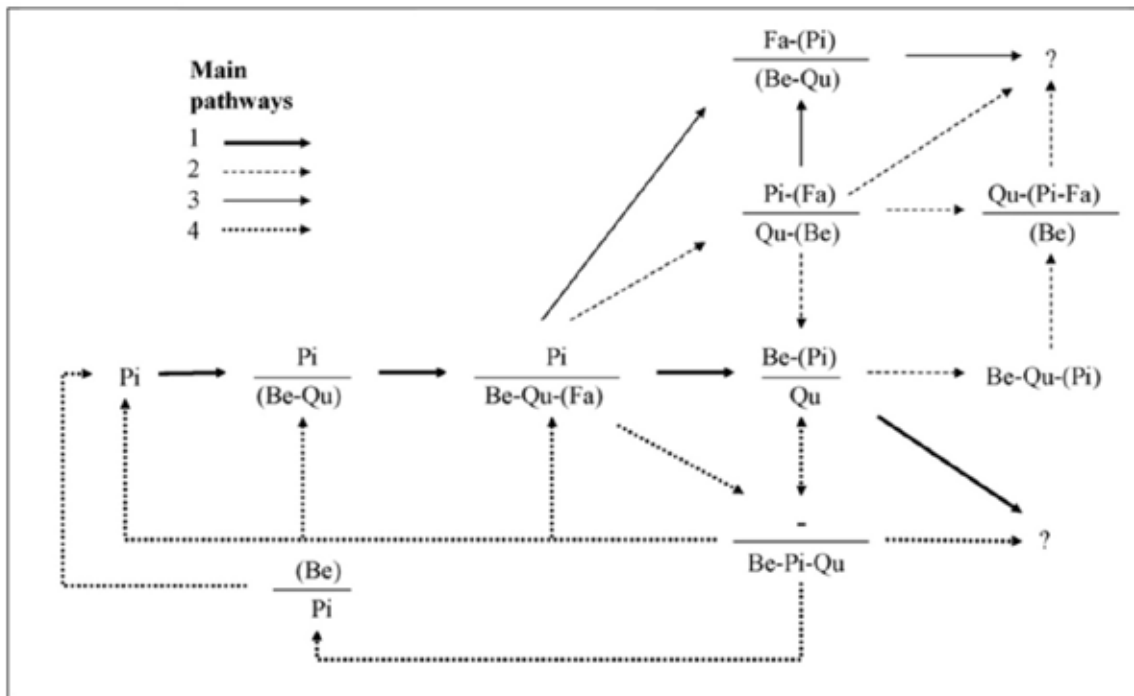
Men dacht dat die evolutie op arme zandgronden in Vlaanderen geblokkeerd wordt door de massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers (Maddelein et al., 1991). Spontane evolutie zou op lange termijn leiden tot bossen gedomineerd door Amerikaanse vogelkers (figuur 22).



Figuur 22 Schematische voorstelling van het climax successiemodel van toepassing op arme zandgronden in Vlaanderen. De aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers (Prunus) blokkeert verdere omvorming van de dennenbossen. (Figuur overgenomen uit Lust et al., 2000)

De successiemodellen van grove den op arme zandgronden waren gebaseerd op het climaxconcept van ecologische successie (Clements, 1916). Volgens dit model ontwikkelt een natuurlijke vegetatie zich na verstoring volgens een vaste reeks van ontwikkelingsfasen tot een stabiele eindfase, de climax. We weten al langer dat dit een al te eenvoudige voorstelling van de werkelijkheid is. Bossen ontwikkelen zich volgens een mozaïekpatroon dat dynamisch is in ruimte en tijd (zie 3.2.1). Op vergelijkbare standplaatsen kan de boomsoortensamenstelling zich dan ook duidelijk verschillend ontwikkelen.

Als deze uitgangspunten in een model worden gegoten krijgen we een idee van de verschillende wegen die zulke mozaïekcellen, of de voor beheertechnische doeleinden ervan afgeleide bosbestanden, kunnen volgen. Voor ouder wordende bestanden van grove den op arme zandgronden werd dergelijk model ("pathways of stand development") ontwikkeld en verder onderbouwd met metingen uit Nederlandse bosreservaten (Kint, 2003). Het model geldt voor situaties waarin de beschikbare hoeveelheid licht de belangrijkste drijvende kracht in de bosontwikkeling is en er geen belangrijke gradiënten in bodemtype voorkomen. Het model resulteerde in een hele reeks ontwikkelingsfasen die op een periode van ongeveer 120 jaar leiden tot 69 verschillende bestandsstructuurklassen ("stand structural classes"). In het model kunnen vier "hoofdwegen" in de bosontwikkeling onderscheiden worden (figuur 23).



Figuur 23 Vier hoofdwegen in het model van de ontwikkeling van bossen met den op zandgronden. De eerste 3 ontwikkelingswegen worden veroorzaakt door een dynamiek als gevolg van het ontstaan van kleine openingen in het kronendak ("gap dynamics"). De vierde weg ontstaat als gevolg van verstoring over grote oppervlakte.

Legende: Pi: grove den, Be: berk; Qu: eik; Fa: beuk; ?: ontwikkelingsfase die niet voorkwam in de opgemeten bosreservaten. Soorten boven een horizontale streep komen voor in de bovenetage, soorten onder een horizontale streep in de onderetage. (Figuur overgenomen uit Kint et al., 2006).

De eerste drie hoofdwegen worden veroorzaakt door een kleinschalige dynamiek als gevolg van het ontstaan van kleine openingen in het kronendak ("gap dynamics"). Het traject verschilt naargelang de hoeveelheid licht die beschikbaar is voor natuurlijke verjonging, m.a.w.: hoe groot is de opening in het kronendak en ontstond die opening op korte tijd of geleidelijk aan over langere tijd? Daarnaast is ook de aanwezigheid van zaadbomen belangrijk. Een eerste hoofdweg leidt naar een bos gedomineerd door berk, met een onderetage van eik. Dit gebeurt vooral als de populatie oudere dennen in elkaar stort nadat een storm verschillende gaten ter grootte van een groep bomen in het kronendak slaat die vlug worden gekoloniseerd door berk. Langs de tweede hoofdweg gebeurt deze overgang geleidelijker doordat de gaten in het kronendak kleiner zijn. Het proces wordt vooral gestuurd door individuele boomsterfte. We krijgen een ijle bovenetage van grove den met een onderetage van eik en in mindere mate berk. De derde hoofdweg leidt naar een groter aandeel beuk en treedt op indien zaadbomen aanwezig zijn.

De vierde hoofdweg is eigenlijk een groep van mogelijke ontwikkelingen na een grote verstoring zoals een zware storm of een zware brand. De ontwikkeling kan dan ofwel in de richting van de reeds drie vermelde hoofdwegen gaan, ofwel in de richting van nog niet gedefinieerde structuren, ofwel naar een nieuwe homogene fase van grove den.

Het model houdt echter geen rekening met verschillende invloeden die de natuurlijke ontwikkeling van oude bestanden van grove den beïnvloeden: een hoge wilddruk, de aanwezigheid van invasieve exoten zoals Amerikaanse vogelkers, dominantie van braam, voorkomen van ziektes, veranderingen in de voedingstoestand van de bodem en meer bepaald de humuslaag en klimaatsverandering.

4.3. En in aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers?

Op het schaalniveau van bossen zal de ontwikkeling sterk afhangen van de aanwezigheid van schaduwtolerante boomsoorten, de wilddruk en de aanwezigheid van een goed ontwikkelde onderetage. Combineren we modelsimulaties van de spontane bousevolutie in afwezigheid van Amerikaanse vogelkers met andere modelsimulaties die wel rekening houden met de aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers (Vanhellemont et al., 2011), dan komen we tot een aantal mogelijke ontwikkelingen. In dergelijke modellen wordt verondersteld dat Amerikaanse vogelkers 100 jaar oud wordt (Sebert-Cuvillier, 2008). Mocht blijken dat de soort bij ons gemiddeld langer leeft (zie 4.1), dan zijn de hieronder vermelde periodes een onderschatting.

Indien geen zaadbomen van schaduwtolerante bomen zoals beuk aanwezig zijn en de wilddruk hoog is dan leiden de ontwikkelingswegen veroorzaakt door gap dynamics (kleine openingen in het kronendak) na ongeveer 500 jaar mogelijks naar bossen met een dominantie van Amerikaanse vogelkers in de kruid-, struik- en boomlaag (zie 3.3). Is de wilddruk daarentegen laag, dan wordt eik de dominante soort. In beide gevallen verdwijnt grove den na ongeveer 200 jaar.

In dennenbossen met veel zaadbomen van schaduwtolerante boomsoorten (zie 3.2.4) en een lage wilddruk wordt Amerikaanse vogelkers generatie na generatie weggeconcentreerd. Uit een simulatie op bestandsniveau blijkt dat Amerikaanse vogelkers na ongeveer 100 jaar volledig zou verdwenen zijn (zie 3.2.1).

Maar in beide gevallen mag er dan gedurende 500 of 100 jaar geen zware verstoring van de kroonlaag plaatsvinden, zoals in de vierde ontwikkelingsweg van figuur 23. Op niveau Vlaanderen komt er gemiddeld om de 10 jaar een zware storm voor (zie 3.2.1). Zorgt één van die stormen voor windval in een bepaald bestand, dan breidt Amerikaanse vogelkers zich pleksgewijs weer uit, ook op plaatsen met veel schaduwtolerante boomsoorten en een lage wilddruk. Het zal dan veel langer duren dan de hierboven geschatte 500 of 100 jaar vooraleer de soort verdwenen is.

In bossen waar een gevarieerde kruid- en struiklaag van andere soorten aanwezig is kan Amerikaanse vogelkers zich doorgaans wel vestigen maar nooit massaal. Amerikaanse vogelkers blijft er een ondergeschikte rol spelen, tenzij er zware verstoringen optreden. In Liedekerkebos werd bijvoorbeeld vastgesteld dat de dichte braamlaag de vestiging van Amerikaanse vogelkers en alle andere boomsoorten verhinderde (Vanhellemont, Verheyen, et al., 2009).

Bekijken we de verbreiding op het schaalniveau Vlaanderen dan is het zeer aannemelijk dat de verbreiding van de soort nog enkele decennia zal toenemen. We zitten met een enorme zaadvoorraad en de invasie is een voldongen feit (Verheyen et al., 2007). De huidige populaties bestaan vooral uit jonge boompjes en struiken. Aangezien de productie van vruchten sterk gecorreleerd is met de leeftijd van de bomen (zie 3.1.3) zal de totale productie van vruchten door de reeds aanwezige populaties pas binnen een kleine dertig jaar haar maximum bereiken. Verbreiding gebeurt vooral in de richting van hogere structuurdiversiteit. Dit zijn vaak plaatsen met de betere natuurwaarden.

5. Zonder ingrijpen verhindert Amerikaanse vogelkers het realiseren van beheer-doelstellingen

We bestrijden Amerikaanse vogelkers omdat het massaal voorkomen van de soort de realisatie verhindert van de beleidsdoelstellingen inzake bos en open natuur en van de beheerdoelstellingen die ze verder invullen, dit binnen een maatschappelijk redelijk aanvaardbare termijn.

Met Amerikaanse vogelkers overwoekerde bossen of natuurterreinen komen niet voor in de beheerdoelstellingen.

5.1. Beheerdoelstellingen voor bos en open natuur in Vlaanderen

Het beheer van bossen en open natuur gebeurt via beheerplannen binnen een wetgevend kader. Beheervisies en natuurdoelen vormen de schakel tussen wetgeving en algemeen natuurbeleid enerzijds en een specifiek beheerplan anderzijds.

Heel kort en vereenvoudigd voorgesteld gelden voor bossen en natuurterreinen in Vlaanderen vier groepen doelstellingen die vrij gedetailleerd uitgewerkt zijn. In openbare bossen geldt de beheervisie openbare bossen¹⁶. In de meeste privébossen gelden de criteria duurzaam bosbeheer¹⁷. Daarbuiten gelden richtlijnen voor beperkte beheerplannen en voor kapmachtigingen. In de speciale beschermingszones van het Natura 2000 netwerk¹⁸ en voor een aantal soorten gelden instandhoudingsdoelstellingen.

Deze doelstellingen zijn een maatschappelijke keuze. Ze volgen uit het afwegen van het belang van verschillende functies binnen de grenzen van wat ecologisch en economisch mogelijk is. Het moet mogelijk zijn ze binnen een maatschappelijk verantwoorde termijn te realiseren. We moeten dus denken in termijnen van enkele decennia maar in het achterhoofd houden dat de levensverwachting van veel boomsoorten een paar honderd jaar is.

Sommige van die doelstellingen situeren zich op het niveau van de strategische beheerplanning. Andere zijn eerder beleidsdoelstellingen die vertaald werden in wetgeving of administratieve richtlijnen. De mate van invulling op het terrein verschilt soms naargelang de eigenaar. We hebben ze gemakshalve gegroepeerd onder de naam "beheerdoelstellingen". We bespreken ze hier kort.

5.1.1. Beheervisie openbare bossen

De beheervisie voor openbare bossen (Buyse et al., 2001) is een praktijkgericht document met principes die toegepast kunnen worden in de openbare bossen. Volgende korte samenvatting is grotendeels overgenomen uit Thomaes en Vandekerckhove (2004).

¹⁶ http://www.natuurenbos.be/nl-BE/Publicaties/2001/Beheervisie_openbare_bossen.aspx

¹⁷ Besluit van de Vlaamse regering van 27 juni 2003 tot vaststelling van de criteria voor duurzaam bosbeheer voor bossen gelegen in het Vlaamse Gewest (B.S. 10 september 2003).

¹⁸ http://www.natuurenbos.be/nl-BE/Natuurbeleid/Natuur/Natura_2000.aspx

Het basisprincipe van de beheervisie bestaat uit het zogenaamde 'duurzaam multifunctioneel bosbeheer'. Onder duurzaam gebruik en beheer wordt algemeen verstaan dat het huidige gebruik of beheer het potentiële gebruik of beheer in de toekomst niet schaadt (de draagkracht niet overschrijden). Multifunctioneel beheer wil zeggen dat er een evenwicht gezocht wordt tussen de sociale, economische en ecologische functie van het bos. Afhankelijk van het gebied kan één van deze functies meer of minder op de voorgrond komen.

Voor het opstellen van de principes van de beheervisie werd veel inspiratie gehaald bij de principes voor natuurgericht bosbouw (hfdst. 2.1.7.2 Principes van een natuurgetrouw bosbeheer in: Buysse et al., 1993, Verlinde en Verbeke, 1995). De principes zijn te beschouwen als natuurgericht bosbeheer waarbij het beheer zo dicht mogelijk tracht aan te sluiten bij de natuurlijke evolutie van het boscossysteem. Hiervoor worden equivalenten van natuurlijke processen zoals de mozaïekcyclus, natuurlijke verjonging, biomassafluctuaties, verstoringdynamiek en natuurlijke boomsoortensamenstelling toegepast in het beheer van de bossen.

De beheervisie haalt ook aan dat, in de kleine en versnipperde bossen van Vlaanderen nood is aan extra aandacht voor Ferrarisbos, oude bomen, inheemse bomen en struiken en open plekken. Anderzijds moeten sommige natuurlijke processen gereguleerd worden (bijvoorbeeld verhogen van de stabiliteit) of tegengegaan worden (bijvoorbeeld het homogeniseren van beukenbossen).

Op het terrein is bosbeheer volgens de beheervisie in essentie een adaptief beheer: kijken welke natuurlijke processen plaatsvinden, nadenken en ingrijpen om die processen te sturen. Indien dit toch in regels moet worden samengevat, dan zijn de belangrijkste criteria:

- 5 tot 15% open plekken creëren en/of behouden
- Per bestand blijven een aantal bomen /ha staan
- Er wordt gestreefd naar voldoende dood hout
- Inheemse soorten kunnen enkel door inheemse soorten vervangen worden, rijke boomsoortensamenstelling wordt niet vervangen door homogene bestanden of door een andere bodemgebruik
- Op lange termijn wordt gestreefd naar een groot aandeel inheemse bestanden
- Natuurlijke verjonging is de regel
- Er worden geen houtoogsten gerealiseerd in waardevolle en kwetsbare vallei- en moerasbossen

Massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers bemoeilijkt vooral de toename van het aandeel inheemse boomsoorten, het werken met natuurlijke verjonging van inheemse boomsoorten en het behoud van open plekken.

5.1.2. Criteria Duurzaam Bosbeheer

De roots van de Criteria Duurzaam Bosbeheer liggen eveneens in de Pro Silva principes (Vlaams Parlement, 1998b), maar het proces waarmee ze tot stand kwamen verliep eerder wetgevingstechnisch. De start werd gegeven door een resolutie van het Vlaams Parlement rond duurzaam bosbeheer (Vlaams Parlement, 1998a) en een advies van de Minaraad over criteria voor duurzaam bosbeheer (Minaraad, 1998). Dit leidde in 2003 tot een uitvoeringsbesluit van het Bosdecreet (2003).

Criteria duurzaam bosbeheer moeten toegepast worden in bossen gelegen in het VEN. Ze worden ook buiten het VEN gestimuleerd door de bosgroepen. De belangrijkste criteria voor bossen die moeten voldoen aan de CDB kunnen als volgt samengevat worden (overgenomen uit Thomaes en Vandekerckhove, 2004):

- Het opstellen van een uitgebreid bosbeheerplan.

- Op 5% van de oppervlakte wordt maximaal rekening gehouden met natuurontwikkeling.
- Bestaande open plekken worden beheerd en behouden.
- Per bestand blijven een aantal bomen /ha staan, bij voorkeur inheemse loofbomen.
- Er wordt gestreefd naar minstens 4% dood hout of een verdubbeling van het aandeel dood hout gedurende de planperiode.
- Inheemse soorten kunnen enkel door inheemse soorten vervangen worden (vb. geen Amerikaanse eik, Douglas of cultuurpopulier na inlandse eik, geen Corsicaanse den na Grove den) en Grove den mag geen inheems loofhout vervangen. Bossen met een rijke boomsoortensamenstelling worden niet vervangen door homogene bestanden of door andere bodemgebruik.
- Ten minste 20% van de totale oppervlakte moet bestaan uit of in omvorming zijn naar inheemse gemengde bestanden.
- Homogene bestanden met exoten worden omgevormd naar bestanden met minstens 30% bijmenging van inheems loofhout. Voor populierenbossen volstaat het om een rijke onderetage aan te leggen en te onderhouden.
- Waar mogelijk en zinvol wordt de natuurlijke verjonging gebruikt.
- Kaalkap is niet toegestaan. De maximale oppervlakte die gekapt kan worden is 1ha. Indien grondig gemotiveerd kan meer dan 1 ha gekapt worden voor omvorming van homogene bestanden en voor Cultuurpopulier.
- Agressieve soorten worden planmatig bestreden.
- Chemische bestrijdingsmiddelen zijn niet toegestaan, uitgezonderd glyfosaat bij bestrijding van agressieve exoten.

Massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers bemoeilijkt ook hier vooral de doelstellingen inzake omvorming, het werken met natuurlijke verjonging van inheemse boomsoorten en het behoud van open plekken.

5.1.3. Beheerplannen en kapvergunningen

In de bossen waar de beheervisie openbare bossen of de criteria duurzaam bosbeheer niet moeten worden toegepast worden voorschriften opgelegd via bosbeheerplannen of kapvergunningen (Agentschap voor Natuur en Bos, 2010). Privébossen groter dan 5 ha hebben een beperkt bosbeheerplan nodig. Zonder bosbeheersplan is er steeds een kapvergunning nodig voor het kappen van bomen in een bos, ook andere ingrijpende werkzaamheden zijn in dat geval vergunningsplichtig.

De nadruk ligt er vooral op het zorgprincipe¹⁹ en het standstill-principe²⁰. In principe wordt waar mogelijk (voldoende kwaliteit en kwantiteit) en zinvol (standplaatsgeschikt, kwalitatief goed uitgangsmateriaal) gekozen voor natuurlijke verjonging. De realisatie op het terrein hangt er vooral af van het engagement van de eigenaar.

5.1.4. Instandhoudingsdoelstellingen

Natura 2000-gebieden zijn gebieden die zijn aangewezen onder de Vogelrichtlijn²¹ en de Habitatrichtlijn²². Binnen Vlaanderen zijn er 23 Vogelrichtlijngebieden en 38

¹⁹ de eigenaar heeft de plicht zijn bos met zorg te beheren

²⁰ vervang geen gemengde bossen door homogene bossen, vervang geen inheemse soorten door exoten, gebruik standplaatsgeschikte soorten en aanbevolen herkomsten, ...

²¹ Richtlijn van de Raad van 2 april 1979 inzake het behoud van de vogelstand (79/409/EEG) (PB L 103 van 25.4.1979, blz. 1)

Habitatrichtlijngebieden voorgesteld. Voor elk Natura 2000 gebied is in het aanwijzingsbesluit bepaald welke natuurwaarden behouden moeten worden.

In de gebieden die vanuit de Habitatrichtlijn zijn aangewezen gaat het om habitats of diersoorten. In de gebieden die vanuit de Vogelrichtlijn zijn aangewezen gaat het om vogelsoorten. De instandhoudingsdoelstelling (synoniem natuurdoel) geeft dan per soort aan voor hoeveel dieren of vegetatietypes een goed leefgebied moet worden behouden of ontwikkeld. Ontwikkelingsdoelen zijn dan bijvoorbeeld de uitbreiding van de oppervlakte of de verbetering van de kwaliteit van het gebied.

Massaal voorkomen van Amerikaanse vogelkers bemoeilijkt in het bijzonder de natuurdoelen van zure tot neutrale beukenbossen, meer specifiek vooral habitattypen 9120 (Atlantische zuurminnende beukenbossen met *Ilex* en soms ook *Taxus* in de ondergroei (*Quercion robur-petraeae* of *Ilici-Fagenion*)) en van oude zuurminnende eikenbossen (habitattype 9190 - Oude zuurminnende eikenbossen op zandvlakten met *Quercus robur*) (Van Uytvanck et al., 2010).

5.2. Beheerdoelstellingen kunnen niet gehaald worden binnen een maatschappelijk aanvaardbare termijn

Massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers bemoeilijkt vooral het behoud van open plekken, de omvorming naar een hoger aandeel inheems loofhout en het werken met natuurlijke verjonging.

In bossen is er een zekere impact op de diversiteit van de kruidlaag. De soort verbreidt zich ook vooral in de richting van natuur met meer structuurdiversiteit. Door niet of verkeerd in te grijpen komt het standstill-principe en het halen van sommige instandhoudingsdoelstellingen in het gedrang.

Aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers beperkt niet alleen in zeer sterke mate de mogelijke strategieën voor de omvorming van ouder wordende dennenbestanden naar gemengde bossen met veel inheems loofhout. Ook de tijdsduur waarbinnen die omvorming kan gebeuren wordt veel langer. Omvorming is niet mogelijk binnen een termijn van enkele decennia, tenzij de beheerder erin slaagt zodanig in te grijpen dat er zich een gevarieerde kruid- en struiklaag van andere soorten kan ontwikkelen.

5.2.1. Open natuur groeit dicht

Waar Amerikaanse vogelkers massaal voorkomt verbreidt ze zich volgens een traag uitdeinend invasiefront. Ze dringt zo open plekken, heiderelicten en andere open natuur binnen, wordt er uiteindelijk dominant en heeft een belangrijke impact op de natuurwaarden. Dit is relatief weinig bestudeerd, het is immers een logische vaststelling. In enkele Nederlandse duingebieden werd het wel grondig onderzocht. Duingraslanden verdwijnen, duindoorn wordt uit de struwelen verdrongen en de soortendiversiteit van de duindoornstruwelen neemt af (Ehrenburg et al., 2008). In de Amsterdamse Waterleidingduinen was de dichtheid van Amerikaanse vogelkers laag tot halfweg de jaren 1990 (Mourik en Ehrenburg, 2007) (behalve in het vegetatietype met Vogelkers-duindoornstruweel). Nadien volgde een periode van veranderend beheer, afname van de konijnenpopulatie en enkele warme en natte zomers waardoor Amerikaanse vogelkers zich sterk begon uit te breiden. Het invasievenster (zie 3.2.1) opende. Onder de zeer

²² Richtlijn 92/43/EEG van de Raad van 21 mei 1992 inzake de instandhouding van de natuurlijke habitats en de wilde flora en fauna (PB L 206 van 22.7.1992, blz. 7)

dichte struwelen met Amerikaanse vogelkers veranderen ook de eigenschappen van de ondiep bewortelde duinbodem waardoor deze op den duur mogelijk ongeschikt wordt voor duinspecifieke plantensoorten en bodemorganismen (Anders, 2005).

5.2.2. Het standstill-principe en enkele IHD's komen in het gedrang.

Massale aanwezigheid heeft een zekere impact op de soortendiversiteit van de kruidlaag. Verbreiding gebeurt vooral in de richting van plaatsen met een hogere structuurdiversiteit. Niet of verkeerd ingrijpen druist eigenlijk in tegen het stand-still principe en bemoeilijkt het halen van sommige instandhoudingsdoelstellingen.

In bossen is er een zekere impact op de soortendiversiteit van de kruidlaag. In de dennen- en eikenbestanden in Zoniën wordt een duidelijk negatieve correlatie vastgesteld tussen soortenrijkdom in de kruidlaag, vooral van stresstolerante plantensoorten, en bedekking van Amerikaanse vogelkers in de struiklaag (Godefroid et al., 2005). In Compiègne werd er bij paarsgewijze vergelijkingen tussen proefvlakken met en zonder Amerikaanse vogelkers net geen significant verschil gevonden in de soortenrijkdom. Het gemiddeld aantal soorten in de kruidlaag en het aantal zeldzame soorten in de proefvlakken met Amerikaanse vogelkers lag wel lager (Chabrierie et al., 2010). Er was wel een significant verschil in de functionele diversiteit, de diversiteit van de kenmerken van verschillende plantensoorten zoals hun lichtbehoefte, manier van voortplanten, ... Uit een analyse van alle proefvlakken uit de eerste Vlaamse bosinventarisatie (opnames in de periode 1997 – 1999) bleek dat er geen significant verschil is in de soortenrijkdom van de kruidlaag van proefvlakken met en zonder Amerikaanse vogelkers (Verheyen et al., 2007), maar dat de soortensamenstelling wel verandert. Het verschil in soortenrijkdom was wel significant op vochtiger bodems. Dit zijn doorgaans bodems die rijker zijn aan voedingsstoffen.

Soortenrijkdom blijkt algemeen, dus ook op de podzolen, af te nemen naarmate de abundantie van Amerikaanse vogelkers toeneemt. De reden dat in bovenvermelde studies net wel of net geen significante verschillen worden gevonden heeft te maken met de sterke natuurlijke variatie. Significantie wordt sterk beïnvloed door o.a. het aantal proefvlakken dat wordt gemeten en de natuurlijke variatie tussen de proefvlakken. In de studie in Compiègne (Chabrierie et al., 2010) wordt het gebrek aan significantie toegeschreven aan de variabiliteit van de bodemkenmerken. Ook in de analyse van de Vlaamse bosinventarisatie (Verheyen et al., 2007) was er zeer veel natuurlijke variatie; de stapsgewijze regressie verklaarde minder dan 30 % van de totale variatie in de dataset.

Het invasiefront heeft niet alleen een effect op de diversiteit van soorten in de kruidlaag, maar ook op andere aspecten van biodiversiteit zoals structuurdiversiteit. In gesloten bestanden deponeren vogels de uitwerpselen met steenvruchten vooral nabij roestplaatsen op open plekken (boomstronken, omgevallen bomen) (zie 3.1.2). In halfopen landschappen gebeurt dit vooral onder randbomen, roestbomen in hagen en houtkanten, ... Zoogdieren verbreiden Amerikaanse vogelkers vooral in halfnatuurlijke landschappen. Verbreiding van Amerikaanse vogelkers door vogels en zoogdieren gebeurt dus meestal in de richting van meer structuurdiversiteit.

5.2.3. Omvorming wordt moeilijk en duurt veel langer

Willen we de dennenbossen omvormen naar bossen met veel inheems loofhout en hoge structuurdiversiteit, dan kan het beheer de spontane bosontwikkeling (figuur 23) versnellen en bijsturen. De vier hoofdwegen in de bosontwikkeling kunnen vertaald worden in drie verschillende beheerstrategieën (tabel 6). In aanwezigheid van

Amerikaanse vogelkers kunnen de verwachte termijnen van de omvorming (> 10 jaar tot > 30 jaar, zie tabel 6) nooit gehaald worden. In theorie blijft maar één omvormingsstrategie over die op een periode van ongeveer 100 jaar kan gerealiseerd worden, namelijk een groepsgewijze omvorming met schaduwtolerante soorten zoals beuk. Overige strategieën vergen veel meer tijd (zie 4.3). Ook op plaatsen met veel schaduwtolerante boomsoorten en een lage wilddruk zal Amerikaanse vogelkers zich pleksgewijs weer uitbreiden na elke zware storm, tenzij er zich in tussentijd een gevarieerde kruid- en struiklaag van andere soorten kon ontwikkelen.

Tabel 6 Beheerstrategieën voor de omvorming van ouder wordende dennenbossen

Doelstelling	Ontwikkelingsweg (figuur 3)	Verwachte verjonging	Type omvorming	Bosbehandeling	Oppervlakte opening	Intensiteit	Omloop (jaar)
Nieuwe generatie grove den met groepjes berk en eik		4 Pi-(Be-Qu)	Vlaksgebijze omvorming op korte termijn (1 - 10 jaar)	Schermslag of kaalslag met behoud van groepen zaadbomen	1 - 2 ha	> 50 % van het grondvlak van grove den	0-(3-6-9)
Berkenbos met een onderetage van eik		1 Be-Qu	Groepsgewijze omvorming op middellange termijn (10 - 30 jaar)	Selectieve hoogdunning en groepenkap	5 - 25 are	Totale oppervlakte groepen initieel 15 - 20 % van de totale oppervlakte tot uiteindelijk 80 - 90 %	0-6-12-18-(24-30)
Eiken- of beukenbos met groepen berk		2 - 3 Qu-Fa-(Be)	Groepsgewijze omvorming op lange termijn (> 30 jaar)	Selectieve hoogdunning en groepenkap; eindvelling van grove den	1 - 10 are	Totale oppervlakte groepen initieel 10 % van de totale oppervlakte tot uiteindelijk 60 - 70 %	0-6-12-18-24-30- (36-42)
Bron: (Tabel 1 in Kint et al., 2006) Legende: Pi: grove den; Be: berk; Qu: eik; Fa: beuk							

6. Bestrijden is niet hetzelfde als uitroeien: twee zinvolle strategieën met telkens twee varianten

Amerikaanse vogelkers is een soort die nooit meer uit Vlaanderen zal verdwijnen. Uitroeien van de soort in Vlaanderen is gewoon onmogelijk.

Om beheerdoelstelling voor bossen en open natuurterreinen toch te kunnen realiseren binnen de maatschappelijk aanvaardbare termijn van enkele decennia is het nodig om de soort gedurende voldoende lange tijd systematisch te benadelen. Op die manier kunnen gewenste soorten zich verjongen en opgroeien tot in de kroonlaag van een nieuwe generatie bos. De soort systematisch benadelen is niet hetzelfde als elk exemplaar van Amerikaanse vogelkers opsporen en elimineren. Wensen we open natuur in de onmiddellijke omgeving van plaatsen waar Amerikaanse vogelkers massaal voorkomt, dan is het wel nodig de soort te elimineren in dit gebied en te blijven opvolgen.

Uit de ecologie van de soort volgt dat als we de soort willen benadelen, we op twee manieren kunnen ingrijpen, namelijk door de zaaddruk zeer sterk te beperken of door de invasievensters zeer lang gesloten te houden.

Telkens kunnen we twee varianten onderscheiden naargelang de Ausgangssituatie. We komen dus tot twee zinvolle strategieën met telkens twee mogelijke varianten:

- De zaaddruk zeer sterk beperken.
 - o Variant 1: grote oppervlakte in beheer en belangrijk aandeel open natuur als beheerdoelstelling: bestrijden door middel van hoofdbehandeling, nabehandeling en regelmatige nazorg. Deze strategie is efficiënt indien de beheerder controle heeft over een oppervlakte van minstens een paar honderd hectare of indien als beheerdoelstelling wordt gekozen voor boomsoorten met een lage schaduwtolerantie en een groot aandeel open natuur.
 - o Variant 2: kleine oppervlakte ingebed in een boscomplex met veel Amerikaanse vogelkers: systematisch alle zaadbomen van Amerikaanse vogelkers benadelen en zaailingen en jonge boompjes van gewenste soorten bevoordelen tot een gevarieerde kruid- en struiklaag van andere soorten is ontwikkeld die het invasievenster sluit. Deze strategie is zinvol indien de beheerder slechts controle heeft over een kleine oppervlakte bos dat ingesloten ligt in een groter complex waar Amerikaanse vogelkers niet wordt bestreden.
- Invasievensters zeer lang gesloten houden.
 - o Variant 1: ontwikkel een structuurrijk bos indien er weinig Amerikaanse vogelkers aanwezig is. Dan kan de soort zich nauwelijks vestigen en blijft ze een ondergeschikte rol spelen.
 - o Variant 2: breng actief boomsoorten in met een hoge schaduwtolerantie. Er kan verwacht worden dat Amerikaanse vogelkers na een goeie 100 jaar is weggeconcentreerd, tenzij er zware verstoring optreedt vooraleer zich een gevarieerde kruid- en struiklaag kan ontwikkelen.

6.1. De zaaddruk zeer sterk beperken

De invasiefronten van Amerikaanse vogelkers vertrokken vanuit de plaatsen waar de soort massaal en herhaaldelijk werd aangeplant (zie 3.1.2). Dergelijke fronten deinden uit vanwege de overvloedige zaadproductie van de soort en de verspreiding door vogels en zoogdieren (zie 3.1.3). De fronten deinen gemakkelijker uit doorheen plaatsen waar er veel licht tot de bodem doordringt en waar de wilddruk hoog is (zie 3.2.2 en 3.3). De soort kent immers een snelle jeugdgroei als ze opgroeit in licht en heeft een hogere schaduwtolerantie dan lichtboomsoorten (zie 3.2.3 en 0) zodat ze er lang in de struiklaag kan overleven. Wild eet vooral andere soorten.

Stel dat die enorme zaaddruk wegvalt, dan zullen er nog altijd wel een paar vergeten exemplaren blijven doorgroeien en nieuw zaad produceren. Ook zullen vogels en zoogdieren nieuwe exemplaren in het gebied binnenbrengen. Maar de abundantie van de soort is dan van een heel andere grootteorde. De overgrote meerderheid van de vruchten kiemt immers nabij moederbomen (zie 3.1.3), een zeer groot aandeel van de vruchten is niet kiemkrachtig of wordt beschadigd (zie 3.1.4) en een belangrijk deel van de zaailingen sterft af voor het vierde levensjaar. Als er maar weinig zaadbomen in een gebied aanwezig zijn is het gedrag van de soort niet invasief. Andere soorten zullen het invasievenster sluiten. De soort blijft wel pleksgewijze competitief op plaatsen waar voldoende licht (meer dan 50 % van vol daglicht) tot op de bodem dringt en ze erin slaagt zich blijvend te vestigen, maar kan daar dan pleksgewijze onder controle gehouden worden.

Op deze strategie zijn twee varianten mogelijk.

6.1.1. Variant 1: grote oppervlakte in beheer en belangrijk aandeel open natuur als beheerdoelstelling

Bij deze variant wordt de zaaddruk beperkt door eerst zoveel mogelijk exemplaren van Amerikaanse vogelkers te verwijderen. In bossen treedt dan vrij snel massale verjonging op van de andere aanwezige soorten. Amerikaanse vogelkers moet ongeveer 20 à 30 jaar worden opgevolgd zodat de andere aanwezige soorten een neven- en onderetage kunnen vormen. Op plaatsen met als doelstelling open natuur kunnen het beperkt aantal exemplaren dat er in slaagt op te groeien pleksgewijs onder controle gehouden worden. De bestrijding verloopt door middel van een hoofdbehandeling gevolgd door een nabehandeling en regelmatige nazorg. Deze strategie is efficiënt indien de beheerder controle heeft over een oppervlakte van minstens een paar honderd hectare of indien als beheerdoelstelling wordt gekozen voor boomsoorten met een lage schaduwtolerantie en een groot aandeel open natuur.

Het beperken van de zaaddruk is zinvol op plaatsen waar als beheerdoelstelling gekozen wordt voor bossen met veel lichtboomsoorten, voor ijle bossen of voor bossen dooraderd met open natuur. Maar dan moet de beheerder volledige controle hebben over een voldoende grote oppervlakte. Dit betekent een gebied met een diameter die veel groter is dan de afstand van 25 of 100 m waarover vogels de vruchten verbreiden, m.a.w. een aaneengesloten stuk van minstens een paar honderd hectare. Zoogdieren als vossen verbreiden de vruchten nog verder, maar het gaat om een heel beperkt aantal.

Deze strategie is niet gevoelig voor eventuele calamiteiten zoals zware stormschade.

Met dergelijke strategie heeft men op het terrein ondertussen bijna twintig jaar ervaring. Ze wordt in Vlaanderen op grote schaal het langst toegepast in de domeinbossen Ravels en Pijnven (sinds 1994) en Gruitroderheide (sinds 1995).

6.1.2. Variant 2: kleine oppervlakte ingebed in een boscomplex met veel Amerikaanse vogelkers

Zaailingen van inheemse soorten als berk en eik vestigen zich wel degelijk in een zaailingenbank van Amerikaanse vogelkers maar kunnen niet overleven onder het dichte kronendak van de sneller groeiende Amerikaanse vogelkers (zie 3.2.4). Als een beheerder enkel controle heeft over kleine snippers bos (< 1 ha tot een tiental ha) ingesloten in een groter boscomplex waar veel Amerikaanse vogelkers aanwezig is, dan is het onmogelijk de zaaddruk te beperken. Er worden jaarlijks nieuwe vruchten aangevoerd.

Het is mogelijk om hier de eerste variant toe te passen maar dit is enkel zinvol indien de beheerdoelstelling een vrij groot aandeel open natuur voorziet of indien op niveau van het boscomplex de stukken waarin Amerikaanse vogelkers wordt bestreden systematisch worden uitgebreid tot de soort in het hele boscomplex sterk teruggedrongen is.

Is uitbreiding van de oppervlakte waarop Amerikaanse vogelkers wordt bestreden niet mogelijk en wil de beheerder vooral verder werken met aanwezige lichtboomsoorten, dan kan de zaaddruk nog op een kleinschalige manier worden beperkt.

Een zinvolle strategie bestaat er dan in om systematisch alle zaadbomen van Amerikaanse vogelkers te benadelen en zoveel mogelijk zaailingen en jonge boompjes van gewenste soorten te bevoordelen. Dit impliceert dat een beheerder regelmatig op het terrein komt en are per are beslist hoe hij onmiddellijk de concurrentie tussen de boomsoorten in het nadeel van Amerikaanse vogelkers kan ombuigen. Dit kan bijvoorbeeld door zaailingen van Amerikaanse vogelkers 1 meter rondom de zaailing van een zomereik te “wieden”, door tussen half mei en half augustus alle bloeiende of zaaddragende twijgen van Amerikaanse vogelkers af te knippen (Willems, 2008), door tijdelijk opslag van Amerikaanse vogelkers te laten uitgroeien tot “pruikenbomen” zodat daaronder geen zaailingenbank kan ontwikkelen, ... Deze strategie moet worden volgehouden tot het zeker is dat voldoende gewenste bomen ongehinderd tot in de kroonlaag kunnen opgroeien en tot zich een goed ontwikkelde struiklaag heeft gevormd zodat het invasievenster zoveel mogelijk gesloten is. Aangezien de overgrote meerderheid van de vruchten van Amerikaanse vogelkers kiemt nabij moederbomen (zie 3.1.3), is het nodig om in de beginfase zoveel mogelijk zaadbomen af te zetten. Anders komen er jaarlijks nieuwe zaailingen bij.

Deze strategie is ideaal voor een kleine boseigenaar die regelmatig in zijn bos komt en zelf actief wil beheren. Aangezien er voortdurend op opportuniteiten wordt ingespeeld valt deze strategie moeilijk te plannen en is dus minder geschikt om toe te passen op grote oppervlaktes.

Aangezien er vrij veel Amerikaanse vogelkers in het bos aanwezig blijft is deze strategie gevoelig voor eventuele calamiteiten zoals zware stormschade. Openingen in het kronendak zullen de bloei en zaadzetting van de aanwezige opslag en struiken stimuleren (zie 3.1.3). Nieuwe zaailingen die zich dan vestigen groeien snel (zie 3.2.3), als er nog geen goed ontwikkelde kruid- en struiklaag met andere soorten aanwezig is.

Er wordt met deze strategie geëxperimenteerd in enkele privébossen in de Antwerpse Kempen sinds 2007 (Willems, 2009). Naar alle waarschijnlijkheid moet dit daar nog een 10-15 jaar worden volgehouden.



Figuur 24 Onder de vijf afgestorven exemplaren van deze “pruikenbomen” kon zich geen verjonging van Amerikaanse vogelkers, noch van andere soorten vestigen. Nu de stobben zijn afgestorven kunnen zich opnieuw zaailingen vestigen. Doordat de bloei en zaadzetting van Amerikaanse vogelkers d.m.v. knippen en knakken sterk werd beperkt krijgen we vooral verjonging van andere boomsoorten. (foto Sus Willems)

6.2. Invasievensters zeer lang gesloten houden

De invasie gebeurt vooral op plaatsen waar de zaaddruk hoog is en invasievensters geopend zijn (zie 3.2.1). In de vorige strategie werken we eerst in op de zaaddruk. Afhankelijk van de uitgangssituatie en beheerdoelstellingen kunnen zo de invasievensters worden gesloten (zie 6.1.2) of wordt de zaaddruk zodanig laag dat de soort zich niet meer invasief gedraagt. We kunnen echter ook eerst invasievensters sluiten. In principe neemt de zaaddruk op termijn af, tenzij er zware verstoring optreedt die het invasievenster weer opent.

6.2.1. Variant 1: ontwikkel een structuurrijk bos indien er weinig Amerikaanse vogelkers aanwezig is

Op plaatsen waar weinig Amerikaanse vogelkers voorkomt en een goed ontwikkelde struik en kruidlaag aanwezig is, is het invasievenster gesloten. Nieuwe zaailingen krijgen nauwelijks de kans om zich te vestigen. Oudere bomen kwijnen uiteindelijk weg. De aanwezigheid van goed ontwikkelde verticale bosstructuren is een van de redenen waarom Amerikaanse vogelkers buiten het dekzandgebied doorgaans weinig problemen oplevert om beheerdoelstellingen te realiseren (zie 3.4).

Deze aanpak is niet zozeer een strategie tegen Amerikaanse vogelkers maar eerder een beheerdoelstelling. Het streven naar ongelijkjarige gemengde bossen is een basisprincipe in zowel de beheervisie voor openbare bossen (zie 5.1.1) als de criteria duurzaam

bosbeheer (zie 5.1.2). Deze beheerdoelstelling heeft dan mede als gevolg dat bossen resistent worden tegen invasie van Amerikaanse vogelkers.

6.2.2. Variant 2: breng actief boomsoorten in met een hoge schaduwtolerantie

Een aantal inheemse boomsoorten als Europese vogelkers, hazelaar, gewone esdoorn, hulst, haagbeuk, winterlinde, taxus en beuk hebben een hogere schaduwtolerantie dan Amerikaanse vogelkers. Groeien de zaailingen van die soorten samen op met zaailingen van Amerikaanse vogelkers bij weinig licht, dan verliest Amerikaanse vogelkers de concurrentie (zie 3.2.4).

Een logische conclusie is dan ook om waar de beheerdoelstellingen of natuurdoelen dit toelaten schaduwboomsoorten in te planten. Volgens modelsimulaties is dan ongeveer 100 jaar later alle Amerikaanse vogelkers uit de onder- en nevenetage weggeconcentreerd en blijven enkel nog aftakelende exemplaren van Amerikaanse vogelkers over in de kroonlaag. Mocht Amerikaanse vogelkers hier gemiddeld ouder worden dan tot nu toe aangenomen (zie 4.1), dan zal die periode langer dan 100 jaar duren.

Amerikaanse vogelkers blijft zich wel verbreiden langsheen bosranden, brede boswegen en eventuele open plekken. De strategie is gevoelig voor eventuele calamiteiten zoals zware stormschade zolang er nog geen goed ontwikkelde struiklaag en nevenetage aanwezig is. Een variant op deze strategie, het aanleggen van een gordel met schaduwboomsoorten rondom een bosgebied met hoog aandeel Amerikaanse vogelkers, werd in 1990 gepland voor het Käfertaler Wald in Mannheim (Haag en Wilhelm, 1998). Maar een zware storm en een engerlingenplaag deed het plan vanaf de start mislukken.

Deze strategie is zinvol indien als beheerdoelstelling wordt gekozen voor bossen met schaduwtolerante soorten en de beheerder deze soorten actief inbrengt. Beheerders moeten dan wel gedurende vele decennia een vrij hoog aandeel Amerikaanse vogelkers accepteren.

Deze strategie zit nog grotendeels in een conceptuele fase en wordt uitgetest door de bosgroep Zuid Nederland (<http://www.vogelkers.nl/>).

6.3. Strategieën en methoden

De hierboven vermelde strategieën werden samengevat in onderstaand schema en aangevuld met een korte beschrijving van o.a. doelen en methoden. Ze zijn verder in detail uitgewerkt in het rapport "Strategieën en methoden ten aanzien van Amerikaanse vogelkers".

Strategie	Zaaddruk Variant 1	Zaaddruk Variant 1	Zaaddruk Variant 2	Invasievenster variant 1	Invasievenster variant 2
Oppervlakte	Beheerder heeft volledige controle over aaneengesloten stuk van minstens een paar honderd ha	Beheerder heeft controle over aaneengesloten stuk van enkele tientallen ha, ingesloten in groter geheel	Beheerder heeft controle over snippers van < 1 ha tot tiental ha, ingesloten in groter geheel	Klein tot groot	Klein tot groot
Uitgangssituatie	"Typisch" Kempens bos: ouder wordende dennenbestanden met beperkt aantal andere zaadbomen in de kroonlaag, vnl. eik, berk en met een wisselend aandeel andere soorten in de struiklaag, vnl. lijsterbes en spork. Vrij hoog aandeel Amerikaanse vogelkers. Verticale bosstructuur nog niet goed ontwikkeld.			Weinig Amerikaanse vogelkers aanwezig, zaadbomen aanwezig van andere boomsoorten	Diverse uitgangssituaties
Doel	Bossen met oude dennen en toenemend aandeel inheems loofhout. Veel open plekken en bosranden.			Structuurrijk gesloten bos met hoog aandeel inheemse soorten	Gesloten bos met hoog aandeel schaduwtolerante soorten
Methode	Hoofdbehandeling, nabehandeling, max. om de 5 jaar nazorg.	Hoofdbehandeling, nabehandeling, max. om de 5 jaar nazorg + samenwerkingsverband opzetten met buren	Systematisch de nabije concurrenten van zaailingen van gewenste boomsoorten terugzetten. Plus systematisch bloeiende exemplaren terugzetten. Alternatief: hoofdbehandeling, nabehandeling, nazorg en uitbreiden naar buren.	Niet echt ingrijpen tegen Amerikaanse vogelkers maar streven naar ongelijkjarige, ongelijkvormige gemengde bossen.	Groepsgewijze kappen, openingen systematisch inplanten met schaduwtolerante soorten (beuk, haagbeuk, esdoorn, winterlinde, hazelaar, ...). Verder sturen via vrijstelling en selectieve hoogdunning.
Ecologische onderbouwing	6.1.1	6.1.1	6.1.2	6.2.1	6.2.2
Hoe lang volhouden?	20 – 30 jaar tot voldoende andere soorten in de kroonlaag zitten. Nadien pleksgewijs ingrijpen waar de soort te competitief wordt.	Duurt langer, afhankelijk van lengte en vorm randen.	Enkele decennia tot voldoende andere soorten in de kroonlaag zitten. Blijven opvolgen bij elke verstoring van het kronendak.		Ongeveer 100 jaar. Blijven opvolgen bij elke verstoring van het kronendak.

7. Begrippen en afkortingen

allelen	verschillende vormen van hetzelfde gen, gelokaliseerd op een specifieke plaats op een specifieke chromosoom
ANB	Agentschap voor Natuur en Bos. Het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB) is een agentschap van de Vlaamse overheid. Het beheert 42.300 hectare eigen bossen, natuurgebieden en domeinen en voert beleidsvoorbereidend en beleidsuitvoerend werk uit.
boniteit	Een maat voor de groei van een bosbestand van een bepaalde boomsoort. Meestal wordt de boniteit bepaald op basis van de hoogte van de bomen bij een bepaalde leeftijd. De boniteit is o.a. afhankelijk van boomsoort, standplaats, eventuele ziektes en het feit of standplaatsgeschikt genetisch materiaal werd gebruikt
CEC	Cation Exchange Capacity of kationenomwisselingscapaciteit
erkend natuurreserveaat	een natuurgebied dat beheerd wordt door één of meerdere natuurverenigingen (eventueel i.s.m. met de Vlaamse overheid) en gesubsidieerd wordt door de overheid
groenjobs	Een project waarbij gestreefd wordt naar duurzame tewerkstelling van personen met beperkte kansen op de arbeidsmarkt door hen in te schakelen voor onrendabele natuurwerken met een duidelijke meerwaarde voor het natuurlijk milieu. ANB kan hiervoor subsidies verstrekken op basis van het Besluit van de Vlaamse Regering van 24 oktober 2003 houdende toekenning van een subsidie aan uiteenlopende actoren voor het natuur-, bos- en groenbeheer via groene, duurzame jobs toegankelijk voor doelgroepwerknemers (B.S. 16.01.2004). De subsidies worden toegekend aan (natuur)verenigingen, lokale overheden en organisaties die werkuren inkopen bij, invoegbedrijven en -afdelingen of sociale werkplaatsen om de doelgroepwerknemers in te schakelen.
massale en herhaalde introductie	We gebruiken dit hier als vertaling voor de Engelse term "propagule pressure" of "introduction effort"
morfologische plasticiteit	Vorm en bouw van organismen of delen van organismen zijn zeer variabel naargelang leeftijd, positie, ...
reductieprogramma	Een stapsgewijze afbouw van het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen.
standaardfout	Een maat voor de nauwkeurigheid van een schatting. Hoe kleiner de standaardfout, hoe nauwkeuriger de steekproefschatting, hoe dichter het steekproefgemiddelde bij het populatiegemiddelde aansluit.
steenvrucht	Vlezige vrucht waarvan de binnenwand, het endocarp, uit een stenige wand bestaat. In deze stenige "pit" zit het eigenlijke zaad. Het vlezige gedeelte rondom het endocarp is het mesocarp. Dat wordt op zijn beurt omgeven door het exocarp, de vruchtschil.
(allo-)tetraploïd	Een tetraploïde soort is een soort waarvan in de celkern vier exemplaren van elk chromosoom aanwezig zijn. Bij een allotetraploïde soort kwamen de chromosomen op een bepaald moment in de evolutie van meer dan 1 soort.
Vlaams natuurreserveaat	een natuurgebied dat beheerd wordt door de Vlaamse Overheid, meer bepaald door het ANB
VTE	VolTijds Equivalent = het aantal gepresteerde werkdagen en – uren uitgedrukt als het aantal voltijdse dagen dat ermee overeenstemt

Zaaddruk	Massale aanwezigheid van zaaddragende bomen en struiken. Of van bomen en struiken die bij meer licht zaad zullen dragen
----------	---

8. Niet-technische samenvatting

Beheerdoelstellingen voor bos en natuur

Heel kort en vereenvoudigd voorgesteld gelden voor bossen en natuurterreinen in Vlaanderen vier groepen doelstellingen. Ze zijn telkens vrij gedetailleerd uitgewerkt. In openbare bossen geldt de beheervisie openbare bossen. In de meeste privébossen gelden de criteria duurzaam bosbeheer. Daarbuiten gelden richtlijnen voor beperkte beheerplannen en voor kapmachtigingen. In de speciale beschermingszones van het Natura 2000 netwerk en voor een aantal soorten gelden instandhoudingsdoelstellingen.

Massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers bemoeilijkt het realiseren van belangrijke delen van die beheerdoelstellingen binnen een maatschappelijk aanvaardbare termijn. In het bijzonder wordt vooral het streven naar een hoger aandeel inheemse boomsoorten, het werken met natuurlijke verjonging van inheemse boomsoorten en het behoud van open plekken verhinderd. In bossen is er een zekere impact op de diversiteit van de kruidlaag. Mogelijke beheeropties voor de omvorming van ouder wordende dennenbestanden naar gemengde bossen met veel inheems loofhout worden beperkt. Ook de tijdsduur waarbinnen die omvorming kan gebeuren wordt veel langer.

Hoe komt het dat massale aanwezigheid van Amerikaanse vogelkers dit verhindert?

De belangrijkste oorzaak van de invasie waren de massale aanplantingen.

Amerikaanse vogelkers werd massaal aangeplant in dennenbossen op arme zandgronden tussen de late jaren 1940 en de late jaren 1960 omwille van zijn bodembedekkende en vermeende bodemverbeterende eigenschappen. Het herhaaldelijk introduceren van telkens heel veel exemplaren, zorgde voor kernen met veel zaadbomen van waaruit de invasie vertrok.

Herhaalde introductie, overvloedige zaadproductie en verbreiding door dieren zorgen voor een uitdeinend invasiefront.

De zaadproductie van Amerikaanse vogelkers is variabel en minstens de helft van de steenvruchten die op de bodem terechtkomen zijn niet kiemkrachtig of worden beschadigd. Maar waar veel moederbomen staan vallen er jaarlijks een tiental tot meer dan honderd vruchten per m² op de bodem. Amerikaanse vogelkers gedraagt zich dan ook invasief op plaatsen waar ze massaal voorkomt over grote oppervlaktes. Komen maar een beperkt aantal exemplaren voor, dan gedraagt de soort zich eerder competitief ten aanzien van een aantal andere soorten en dus niet invasief.

Bomen die opgroeien bij veel licht en oudere bomen brengen doorgaans een overvloed aan zaad voort. Jonge boompjes die opgroeien bij veel licht brengen al zaad voort vanaf een leeftijd van ongeveer 5 jaar.

Negentig tot 95 % van de vruchten valt niet verder dan 5 - 6 m van de moederboom. In gesloten bosbestanden wordt ongeveer een vijfde van alle vruchten verbreid tot 25 m ver door vooral houtduif en merel. De vogels deponeren de pitten vooral onder randbomen of rond roestplaatsen in kleine open plekken. In boscomplexen met veel open plekken halen vogels de vruchten vooral

van zaadbomen die tot 25 m van de bosrand groeien. In halfopen landschappen verbreiden vogels de pitten tot ongeveer 100 m van de moederbomen. Dit leidt tot een gestaag uitdeinend invasiefront met tentakels die zich het snelst ontwikkelen in de richting van plaatsen met een hogere structuurdiversiteit.

Vossen en andere zoogdieren verbreiden vruchten op langere afstand, tussen 500 m en enkele kilometers. Dit gebeurt weliswaar met een beperkt deel van de vruchten maar de kans op kieming van dergelijke vruchten en de daaropvolgende vestiging van zaailingen ligt hoger. Op landschapsschaal zorgen deze onregelmatige “langeafstandssprongen” ervoor dat het gestaag uitdeinend invasiefront exponentieel wordt versterkt met infectiehaarden op nieuwe plaatsen, in eerste instantie vooral in halfnatuurlijke landschappen.

De invasie gebeurt in open invasievensters.

De soort breidt zich vooral uit op plaatsen waar de omstandigheden voor vestiging gunstig zijn. Dit zijn vooral die plaatsen waar er een voldoende hoeveelheid licht tot de kruidlaag doordringt. Dit kan voorgesteld worden als een plaats waar het invasievenster open staat. De structuur van bossen verandert doorheen de tijd. Bomen groeien en werpen meer schaduw af. Of een storm slaat gaten in het kronendak. Op een bepaalde plaats in het bos wisselen perioden zich af waarin het invasievenster open staat en waarin het gesloten is.

De kieming gebeurt vooral eind mei, maar ook continu tussen eind april en half september. De meeste steenvruchten kiemen het eerste of tweede jaar. Een heel beperkt percentage kan nog het derde jaar kiemen. Uitzonderlijk kiemen nog een heel beperkt aantal vruchten het vierde jaar.

Als vuistregel kiemt 1 op 7 onbeschadigde en kiemkrachtige steenvruchten. Ze kiemen niet goed op vochtige groeiplaatsen en gecompacteerd bodems. Maar ze kiemen zelfs op plaatsen waar er nauwelijks licht valt. We zien dus een strategie die erop gericht is dat voldoende vruchten kunnen kiemen op plaatsen waar de lichtomstandigheden (nog) niet optimaal zijn voor de zaailingen. De eerste drie jaar kunnen zaailingen blijven overleven op plaatsen met zeer weinig licht. Maar jaarlijks sterven zeer veel zaailingen af. Zaailingen die hun vierde levensjaar overleven zijn gevestigd. Hun overlevingskansen zijn hoog.

Zaailingen vanaf ongeveer 4 jaar oud die opgroeien bij weinig licht volgen een “Oskarstrategie” genoemd naar Oskar, het jongetje dat niet wou opgroeien uit Die Blechtrommel van Günter Grass. Ze overleven maar groeien nauwelijks. Ze vormen een zaailingenbank die staat te wachten tot er meer licht beschikbaar komt, bijvoorbeeld doordat bomen omver waaien of worden gekapt. Bij iets meer dan 10 % van vol daglicht kunnen de planten zo een 10 – 15 jaar overleven, maar uiteindelijk kwijnen ze weg. Worden ze vrijgesteld dan herstellen ze zich moeilijk en halen nooit meer de groeisnelheid van planten die in vol daglicht zijn opgegroeid. Hun ecologische rol is om na de vrijstelling veel zaad te produceren en de ontstane opening met nieuwe zaailingen op te vullen.

Onderdrukte bomen passen een andere strategie toe om opnieuw mee te concurreren als er weer voldoende licht is. Ze volgen een “Alice strategie”. Als de kroon of stam afbreekt of afsterft dan gaat de plant niet dood maar overleeft ze door het vormen van opslag. Net zoals Alice in Wonderland maakt ze zich terug klein. Eens er voldoende licht beschikbaar is groeit die opslag veel sneller dan zaailingen en boompjes. Ook de zaadzetting vindt vroeger plaats.

Beheer heeft de invasie de afgelopen decennia steeds in de hand gewerkt door te zorgen voor licht en lichtboomsoorten.

Zowel hier als in het oorsprongsgebied hebben beheerders steeds gezorgd voor omstandigheden die de uitbreiding van invasiefronten mogelijk maakt: het periodisch creëren van kaalvlaktes, het ijl houden van bossen of de keuze voor bossen met veel lichtboomsoorten. Niet alleen brengen de jonge bomen in vol licht al zaad voort vanaf een gemiddelde leeftijd van 5 jaar, maar ze groeien ook zeer snel met een gemiddelde jaarlijkse hoogtegroeï van 40 – 50 cm. Op oudere leeftijd kennen de dominante bomen de snelste hoogte- en diktegroeï.

De schaduwtolerantie van de meest voorkomende inheemse soorten is lager.

Een aantal inheemse boomsoorten als Europese vogelkers, hazelaar, gewone esdoorn, hultst, haagbeuk, winterlinde, taxus en beuk hebben een hogere schaduwtolerantie dan Amerikaanse vogelkers. Groeien zaailingen van die soorten samen op met zaailingen van Amerikaanse vogelkers bij weinig licht, dan verliest Amerikaanse vogelkers de concurrentie.

De schaduwtolerantie van de zaailingen van frequente boomsoorten op arme zandgronden zoals grove den en berk is lager dan die van Amerikaanse vogelkers. Onder scherm wint Amerikaanse vogelkers.

De schaduwtolerantie van zomereik, wilde lijsterbes en spork is gelijkaardig aan die van Amerikaanse vogelkers. In principe gaat de competitie om licht gelijk op. Maar bij veel licht is de jeugdgroeï van Amerikaanse vogelkers sneller. Pleksgewijze heterogeniteit in de hoeveelheid licht die tot op de bodem doordringt, zoals een afgestorven boom in het bovenscherm, bepalen welke soort de concurrentie wint. Komt Amerikaanse vogelkers massaal voor dan geraken veel exemplaren sneller dan andere soorten in de struiklaag en beperken ze sterk de hoeveelheid licht die nog tot de kruidlaag kan doordringen. Een groot aandeel van de zaailingen, ook van Amerikaanse vogelkers, kwijnt uiteindelijk weg. Maar door het numerieke overwicht in aantal zaailingen wordt Amerikaanse vogelkers geleidelijk aan de dominante soort.

Vanaf de zaailingen van Amerikaanse vogelkers opgroeien bij meer dan 50 – 60 % van vol daglicht groeien ze zeer snel (40 – 50 cm per jaar). In ijle bestanden of op kapvlaktes zijn er maar weinig soorten waarvan de zaailingen die snelheid halen. Amerikaanse vogelkers neemt er in de jeugd een voorsprong. Onder het dichte kronendak van Amerikaanse vogelkers zitten de meeste soorten aan de bovengrens van hun schaduwtolerantie. Meer schaduwtolerante soorten kunnen dan wel nog overleven en halen Amerikaanse vogelkers zeer traag in, vaak na ongeveer 90 jaar als Amerikaanse vogelkers begint af te takelen. Treden er in tussentijd grote verstoringen op (stormen, kaalslagen, ...) dan breidt Amerikaanse vogelkers terug uit.

Een hoge wilddruk leidt tot blijvende dominantie.

De meeste onderdelen van Amerikaanse vogelkers zijn giftig voor zoogdieren. Grazers knabbelen weliswaar aan knoppen, jonge twijgjes en blaadjes van Amerikaanse vogelkers. Maar ze eten vooral andere soorten en bevoordelen zo Amerikaanse vogelkers. Een hoge wilddruk heeft algemeen een belangrijke invloed op de verjonging van boomsoorten. Als vuistregel voor bossen op arme zandgronden geldt dat een reedichtheid van meer dan 0,06 tot 0,12 stuks per hectare een negatieve invloed heeft op de verjonging van bomen.

Uit modelsimulaties blijkt dat bossen op arme zandgrond met vooral grove den, zomereik en berk op lange termijn evolueren naar volledig door Amerikaanse

vogelkers gedomineerde bossen indien de wilddruk hoog is. In praktijk zal er veel lokale variatie optreden afhankelijk van de aanwezigheid van open plekken en de voedingswaarde van grazige vegetatie, maar de omvorming van dennenbossen naar gemengde bossen met veel inheems loofhout verloopt enkel vlot verlopen indien de wilddruk 10 – 15 jaar wordt laag gehouden.

Wat zou er gebeuren als er in bossen en open natuur alleen maar spontane evolutie plaatsvindt ?

Indien bossen zich volledig spontaan zouden kunnen ontwikkelen, dan zal de soort zelfs op termijn van verschillende eeuwen maar heel plaatselijk een ondergeschikte positie innemen.

Op niveau Vlaanderen zal de soort zich nog minstens enkele decennia blijven uitbreiden, vooral in de richting van natuur met hoge structuurdiversiteit.

Dennenbossen met weinig zaadbomen van schaduwtolerante boomsoorten en een hoge wilddruk evolueren naar bossen met vooral Amerikaanse vogelkers zowel in de kruidlaag, struiklaag als de kroonlaag. Is de wilddruk laag dan kunnen we op basis van modelsimulaties aannemen dat uiteindelijk, na ongeveer 500 jaar, zomereik de overhand krijgt. In bossen met veel schaduwtolerante boomsoorten en een lage wilddruk zal Amerikaanse vogelkers na ongeveer 100 jaar verdwenen zijn. Maar dan mag er wel gedurende 500 of 100 jaar geen zware verstoring van de kroonlaag plaatsvinden. In Vlaanderen is er echter gemiddeld om de 10 jaar een zware storm. Zorgt zo'n storm voor grote openingen in het kronendak van een bepaald bestand, dan opent een invasievenster en breidt Amerikaanse vogelkers zich pleksgewijze weer sterk uit. Indien er na zo'n zware storm nog een goed ontwikkelde struiklaag overblijft dan blijft het invasievenster gesloten. Het aandeel zaailingen van Amerikaanse vogelkers zal dan wel toenemen, maar die uitbreiding zal dan meestal niet het karakter van een invasie hebben.

Bestrijden is niet hetzelfde als uitroeien: twee zinvolle strategieën met telkens twee varianten.

Amerikaanse vogelkers is een soort die nooit meer uit Vlaanderen zal verdwijnen. Uitroeien van de soort in Vlaanderen is gewoon onmogelijk.

Om beheerdoelstellingen voor bossen en open natuurterreinen toch te kunnen realiseren binnen een maatschappelijk aanvaardbare termijn van enkele decennia is het nodig om de soort gedurende voldoende lange tijd systematisch te benadelen. Op die manier kunnen andere aanwezige soorten zich verjongen en opgroeien tot in de kroonlaag van een nieuwe generatie bos. De soort systematisch benadelen is niet hetzelfde als elk exemplaar van Amerikaanse vogelkers opspeuren en elimineren. Wensen we open natuur in de onmiddellijke omgeving van plaatsen waar Amerikaanse vogelkers massaal voorkomt, dan is het wel nodig de soort te elimineren in dit gebied en te blijven opvolgen.

Uit de ecologie van de soort volgt dat als we de soort willen benadelen, we kunnen inwerken op twee zaken. Telkens kunnen we twee varianten onderscheiden naargelang de Ausgangssituatie. We komen dus tot twee zinvolle strategieën met telkens twee mogelijke varianten.

Strategie: de zaaddruk zeer sterk beperken (zie 6.1).

- Variant 1: grote oppervlakte in beheer en belangrijk aandeel open natuur als beheerdoelstelling.

De beheerder heeft een aaneengesloten oppervlakte van minstens een paar honderd hectare in beheer en dit zal ook de volgende 20 – 30 jaar het geval zijn.

Als specifieke beheerdoelstellingen wordt gekozen voor boomsoorten met een lage schaduwtolerantie of een groot aandeel open natuur.

Bij deze variant wordt de zaaddruk beperkt door eerst zoveel mogelijk exemplaren van Amerikaanse vogelkers te verwijderen. In bossen treedt dan vrij snel massale verjonging op van de andere aanwezige soorten. Amerikaanse vogelkers moet ongeveer 20 à 30 jaar worden opgevolgd zodat de andere aanwezige soorten een neven- en onderetage kunnen vormen. Op plaatsen met als doelstelling open natuur kunnen het beperkt aantal exemplaren dat er in slaagt op te groeien pleksgewijs onder controle gehouden worden.

Er is ondertussen bijna twintig jaar terreinervaring met het toepassen van deze strategie.

- Variant 2: kleine oppervlakte ingebed in een boscomplex met veel Amerikaanse vogelkers.

De beheerder heeft slechts een kleine oppervlakte (< 1 ha tot een tiental ha) effectief in beheer en wil weinig investeren in het inbrengen van bijkomende boomsoorten, maar wil dus vooral verder werken met de aanwezige andere boomsoorten. Het bos ligt ingesloten in een groter boscomplex waar veel Amerikaanse vogelkers voorkomt. Het is mogelijk om hier de eerste variant toe te passen maar dit is enkel zinvol indien op niveau van het boscomplex de stukken waarin Amerikaanse vogelkers wordt bestreden systematisch uitbreiden tot de soort in het hele boscomplex sterk teruggedrongen is.

Is uitbreiding van de oppervlakte waarop Amerikaanse vogelkers wordt bestreden niet mogelijk, dan bestaat een zinvolle strategie erin om systematisch alle zaadbomen van Amerikaanse vogelkers te benadelen en zoveel mogelijk zaailingen en jonge boompjes van gewenste soorten te bevoordelen. Dit impliceert dat een beheerder regelmatig op het terrein komt en are per are beslist hoe hij onmiddellijk de concurrentie tussen de boomsoorten in het nadeel van Amerikaanse vogelkers kan ombuigen. Deze strategie moet worden volgehouden tot het zeker is dat voldoende gewenste bomen ongehinderd tot in de kroonlaag kunnen opgroeien en tot zich een goed ontwikkelde struiklaag heeft gevormd zodat het invasievenster zoveel mogelijk gesloten is.

Deze strategie is ideaal voor een kleine boseigenaar die regelmatig in zijn bos komt en zelf actief wil beheren. Aangezien er voortdurend op opportuniteiten wordt ingespeeld valt deze strategie moeilijk te plannen en is dus minder geschikt om toe te passen op grote oppervlaktes.

Er wordt met deze strategie geëxperimenteerd in enkele privébossen in de Antwerpse Kempen sinds 2007. Naar alle waarschijnlijkheid moet dit daar nog een 10-15 jaar worden volgehouden.

Strategie: Invasievensters zeer lang gesloten houden.

In plaats van eerst op de zaaddruk in te werken sluiten we hier eerst de invasievensters. In principe neemt de zaaddruk dan op termijn af, tenzij er zware verstoring optreedt.

- Variant 1: ontwikkel een structuurrijk bos indien er weinig Amerikaanse vogelkers aanwezig is.

Deze aanpak is niet zozeer een strategie tegen Amerikaanse vogelkers. Streven naar ongelijkjarige, ongelijkvormige gemengde bossen met een hoog aandeel inheemse boomsoorten is in veel bossen een beheerdoelstelling. Een bijkomend gevolg is dat het invasievenster wordt gesloten.

- Variant 2: breng actief boomsoorten in met een hoge schaduwtolerantie
Deze strategie is zinvol indien als beheerdoelstelling wordt gekozen voor bossen met schaduwtolerante soorten en de beheerder deze soorten actief inbrengt. Beheerders moeten dan wel gedurende vele decennia een vrij hoog aandeel Amerikaanse vogelkers accepteren.

Deze strategie zit nog grotendeels in een conceptuele fase en wordt uitgetest door de bosgroep Zuid Nederland.

De hierboven vermelde strategieën worden op basis van praktijkervaringen verder uitgewerkt in het rapport “Strategieën en methoden ten aanzien van Amerikaanse vogelkers”.

9. Bijlage I. De kosten van de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in Vlaanderen 1994 - 2010

Tussen 1994 en 2010 werd € 4,6 miljoen uitgegeven aan de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in 7.253 ha domeinbossen, Vlaamse natuurreservaten, erkende natuurreservaten en privébossen aangesloten bij bosgroepen. Gedurende die 17 jaar komt dit neer op € 37,3 per hectare per jaar. Voor ongeveer 90 % van die oppervlakte omvat dit bedrag zowel de hoofdbehandeling als de eerste nabehandeling.

Dit bedrag is een optelsom van de kosten van de bestrijding bestrijding in het kader van grote projecten, de uitbestede werken op ANB-domeinen en de subsidies in het kader van uitzonderlijke eenmalige inrichtingswerken van de kosten van groenjobs subsidies en projectsubsidies van bosgroepen. De kosten van de laatste twee subsidies kunnen niet exact gereconstrueerd worden en werden geschat. De overige kosten konden zeer exact berekend worden en zijn een overschatting omdat ze ook een deel bestrijding van andere exoten omvatten. Het totaalbedrag is een overschatting.

Daarnaast werd op ANB-domeinen gedurende die periode ook nog Amerikaanse vogelkers in eigen regie bestreden. Er worden hieronder wel enkele gemiddelden vermeld, maar er werd niet naar een totale som van de kosten gezocht. Die cijfers zijn namelijk enkel te vinden in allerlei verspreide lokale niet-digitale archieven.

In deze bijlage wordt dieper ingegaan op de kosten van de bestrijding:

- op openbare domeinen, via grote projecten
- op ANB-domeinen, via uitbesteding
- op andere domeinen, met subsidies van de Vlaamse Overheid

En er wordt een overzicht gegeven van gemiddelde kosten bij:

- bestrijding op ANB-domeinen via eigen regie
- nazorg nadat een hoofd- en nabehandeling is uitgevoerd

9.1. Openbare domeinen – grote projecten

9.1.1. Pilootproject 1994 - 1996

Tot ongeveer 1990 vond in de toenmalige Staatsbossen sporadisch bestrijding van Amerikaanse vogelkers plaats in dennenbossen. Dit gebeurde op schaal van bosbestanden rond het tijdstip waarop een eindkap was gepland.

Binnen de toenmalige Dienst Waters en Bossen begon men na te denken over een systematische aanpak. Zo werd in september 1990 de bedekking van Amerikaanse vogelkers in domeinbos Pijnven geïnventariseerd en in oktober 1992 gebeurde dit voor alle openbare bossen in de houtvesterij Hechtel. Telkens werden ook de kosten van een grootschalige verwijdering berekend. De eerste ideeën voor een systematische bestrijding in Vlaanderen verschenen ook in de wetenschappelijke literatuur (Muys et al., 1992) en werden overgenomen in de voorbereiding van een beleidsdocument rond bosbouw (Buysse et al., 1993, Janssens et al., 1993). Deze ideeën werden dan eind 1993 binnen de toenmalige Dienst Waters en Bossen verder uitgewerkt in een concreet projectvoorstel en voorgelegd ter goedkeuring aan de Vlaamse regering door de toenmalige minister van leefmilieu Norbert De Batselier (De Batselier, 1993). Het project

kreeg de naam “Kansen voor natuurontwikkeling in bossen op arme zandgronden”, maar meestal werd ernaar verwezen als “het vogelkersproject”.

Het was de eerste keer dat de administratie een project van dergelijke omvang indiende, voordien werd het terreinbeheer uitsluitend uitgevoerd binnen het jaarlijks vastgelegd beschikbaar budget. Het project was ook van een tot dan toe ongeziene ambitieuze aard, met een prijskaartje van 1.753.000 €, en dat voor een weinig sexy onderwerp dat politiek niet hoog scoorde. Maar er deed zich een opportuniteit voor doordat een belangrijk aandeel van het budget op het MINA-fonds voor het uitvoeren van het Natuurontwikkelingsplan nog beschikbaar was.

Strategisch werd het voorstel gekoppeld aan het toenmalige jeugdwerkgarantieplan (Detiège, 1994), de voorloper van de huidige groenjobs, wat vooral in de Limburgse Kempen (relatief hoge werkloosheid, reconversie na de sluiting van steenkoolmijnen) gevoelig lag. Beleidsmatig paste het project ook goed in de tijdsgeest met o.a. het Verdrag inzake biologische diversiteit (juni 1992) - de “Rio conventie” – in het bijzonder art. 8 h. (“Prevent the introduction of, control or eradicate those alien species which threaten ecosystems, habitats or species”), de nadruk op inheemse soorten in de Pro Silva principes (op papier gezet tijdens een vergadering op 14 mei 1992), en resolutie H1 van de tweede ministeriële conferentie over de bescherming van de bossen in Europa (juni 1993 – Helsinki). Het project werd dan ook goedgekeurd door de Vlaamse Regering op 15 december 1993.

Het project omvatte 5 luiken:

- terugdringen van Amerikaanse vogelkers in grote blokken aaneengesloten domeinbossen (samen ongeveer 2000 ha): Pijnven, Hoge Vijvers, Lusthoven en Ravels door 30 arbeiders gedurende twee jaar
- voorlichting
Een brochure en regionale voorlichtingsavonden leggen de problematiek uit aan openbare en private boscijenaars in de Kempen.
- wetenschappelijke en bedrijfstechnische ondersteuning
Dit omvat o.a. een synthese van bestaande gegevens, planvergelijkende proeven tussen verschillende technieken, onderzoek naar ergonomische aspecten en een kosten-batenanalyse
- beleidsmatige en juridische ondersteuning
Tegelijk worden mogelijkheden onderzocht om het terugdringen van Amerikaanse vogelkers in de wetgeving en het beleid op te nemen (o.a. door middel van de beheerplannen, bosgroepen, ...).
- opvolging in projectgebieden en eindevaluatie

Doelstellingen en verwachtingen, min of meer uitgedrukt als objectief verifieerbare indicatoren, zoals vermeld in het projectdocument waren:

- boscomplexen zijn volledig vrijgemaakt zodat de nazorg door reguliere beheeractiviteiten kan worden opgevangen
- praktische en wetenschappelijke ervaring worden nadien toegepast in andere gebieden
- scheppen van mogelijkheden tot herstel en ontwikkeling van inheemse kruid- en struikvegetatie
- scheppen van mogelijkheden om loofhout in te brengen in naaldhoutbestanden
- vrijwaren van open plekken, heide, ...
- kosten voor regulier beheer zijn gedaald
- betere ingang van bosbeleid in privébossen en ervaring met externe communicatie
- tewerkstelling in een gebied met hoge werkloosheid

Met de technische ervaring die dit project opleverde werd de Amerikaanse vogelkers nadien systematisch verder bestreden in bossen en natuurreservaten in beheer van ANB en zijn voorlopers.

Van de € 1.753.103 die voor het project werden vastgelegd ging ongeveer 1,5 miljoen naar het eigenlijke terreinwerk. De rest werd gebruikt voor voorlichting, wetenschappelijke ondersteuning en investeringsgoederen om de 30 extra arbeiders aan het werk te kunnen zetten (tabel 7).

Tabel 7 Vastgelegd budget voor het project “Kansen voor natuurontwikkeling in bossen op arme zandgronden”

Categorie	Omschrijving	Budget (€)
Beheeraspecten	vnl. loon van 30 arbeiders en 2 administratieve medewerkers	(*) 1.527.024
Voorlichting	50.000 folders en 3.000 brochures (Van Den Meersschaut, 1996)	10.412
Wetenschappelijke en bedrijfstechnische ondersteuning	Dit resulteerde in Van Den Meersschaut en Lust (1996).	91.720
Kapitaaluitgaven	aankoop dienstwagens, werfketen, aanhangwagens, kettingzagen, bosmaaiers	123.947
(*) 955.000 € werd vastgelegd op het MINA-fonds, de rest werd gebruikt door de VDAB om de zogenaamde jongerenpremie te betalen. Maar uiteindelijk werd van het vastgelegde bedrag ongeveer € 600.000 effectief gebruikt (“geordonanceerd”).		
Bron: De Batselier, 1993		

De strategische koppeling aan het jeugdwerkgarantieplan was goed bedoeld, maar leidde tot vertraging. De eerste arbeiders konden pas 8,5 maand na de goedkeuring van het project worden aangeworven. Kandidaten moesten jonger zijn dan 25 jaar en minstens 2 jaar werkloos. Hun contract liep af na 12 maanden en kon niet verlengd worden. Die combinatie zorgde ervoor dat er ook nog onvoldoende kandidaten opdaagden. Van de 720 voorziene manmaanden werden er slechts 310 uitgevoerd.

De combinatie van weinig ervaring, motivering en vooruitzichten leidde ertoe dat de arbeiders ongeveer 30 % van de tijd afwezig waren wegens ziekte, ongeval of andere oorzaken.

Er werd uiteindelijk op 560 ha een hoofdbehandeling uitgevoerd, 28 % van de geplande 2.000 ha. Dit betekent een efficiëntie van 12,1 mandagen per ha of een kost van ongeveer 1.050 €/ha, enkel voor hoofdbehandeling. Per hectare werd dus 70 % langer gewerkt dan de ANB normkosten (tabel 16) of 140 % langer dan wat momenteel in eigen regie gebruikelijk is. Er dient mee rekening gehouden worden dat er zeker in de beginmaanden van dit project nog veel tijd besteed werd aan het zoeken naar de meest efficiënte manier van werken en enkele vergelijkende proeven werden opgezet. Toch zien we hier al dat de mogelijkheid om werken in eigen regie te laten uitvoeren door gemotiveerde en ervaren arbeiders betere resultaten oplevert.

Ook kreeg de buitenwereld een idee dat de kosten verbonden aan het bestrijden van Amerikaanse vogelkers veel hoger lagen. Krantenberichten spraken over de € 1,75 miljoen (BW, 1993, Sourbron, 1993). Het bedrag dat uiteindelijk effectief voor de eigenlijke bestrijding werd gebruikt bedroeg ongeveer € 600.000 of bijna één derde.

Na afloop van het project werd de verdere hoofd- en nabehandeling van de resterende oppervlakte de daaropvolgende jaren systematisch in eigen regie uitgevoerd. Voor een groot deel van Ravels werd de hoofdbestrijding aan omwonenden die in ruil het brandhout mochten meenemen (Geudens, 2000), wat de kosten aanzienlijk drukte.

9.1.2.Life DANAH 2003 - 2009

In 2003 werd het project Life DANAH opgestart. Dit letterwoord staat voor **D**efensie + **A**gentschap voor Natuur en Bos = **N**atuur**H**erstel. Het doel was natuurherstel, vooral heideherstel, op militaire domeinen. Er was cofinanciering van het Europese Life-fonds. De planmatige bestrijding binnen de actie C 10 van het LIFE-project DANAH is een maatregel die moet toelaten om door een intensieve en maximale aanpak binnen de timing van het project de basis te leggen voor een beheer op lange termijn gericht op het behoud en de ontwikkeling van waardevolle gemengde bossen zoals oude zuurminnende eikenbossen op zandvlakten met *Quercus robur* en elzen-essenbossen langs beken.

Oorspronkelijk werd aangenomen dat 855 hectare moest behandeld worden aan de geraamde prijs van 1000 euro per hectare. Bij de opmaak van de bestekken en de daaraan gekoppelde terreincontroles door de houtvesterijen bleek dat op de militaire domeinen meer oppervlakte te behandelen was dan aanvankelijk aangenomen (ca. 1600 ha).

Een eerste openbare aanbesteding voor aanneming van werken werd gelanceerd in 2004: "Heideherstel 2004 in militaire domeinen in het kader van het Life-project geïntegreerd natuurherstel op militaire domeinen in Natura2000" (bestek LIN/AMINAL//ANILIM/2004/14). Vier firma's deden een bod maar de geboden prijs lag 70 – 150 % boven de raming. Waarschijnlijk leefde bij een aantal aannemers het idee dat gezien Europa de helft van de kosten financiert de vraagprijs omhoog kon. De opdracht werd niet gegund.

De opdracht werd heraanbesteed in 2005: "Hechtel - Leopoldsburg - Meeuwen-Gruitrode Bestrijding Amerikaanse Vogelkers in een aantal militaire domeinen te Limburg" (bestek B&G/05/Life/Actie C10). De vijf loten werden toegewezen aan twee firma's. In twee loten verliepen de werken vlot, in drie loten waren er problemen en trad er vertraging op. De gemiddelde kostprijs bedroeg 790 €/ha voor een hoofdbehandeling en 385 €/ha voor een nabehandeling (tabel 8). De prijs werd beïnvloed door het feit dat de toegang op sommige militaire domeinen beperkt was waardoor er enkel in het weekend kon gewerkt worden.

Tabel 8 Life DANAH Bestek 2005

Lot	Oppervlakte (ha)	Totale kost incl. BTW (€)	Hoofdbehandeling per ha incl. BTW (€/ha)	Nabehandeling per ha incl. BTW (€/ha)	Kost hoofd- en nabehandeling per ha incl. BTW (€/ha)
1	86,5	109.499	849	417	1.266
2	41,5	45.445	738	357	1.095
3	84,5	110.936	877	436	1.313
4	61	63.846	708	339	1.047
5	65	68.032	708	339	1.047
Totaal	338,5	397.757	790	385	1.175
Bron: budgetopvolging ANB					

Voor de resterende oppervlakte werd in 2006 een nieuwe openbare aanbesteding voor aanneming van werken gelanceerd. (bestek 03/NAT/B/000024/Actie C10). Ook hier kon 1 lot niet worden toegekend. De overige loten werden via de sociale clausule uitgevoerd door Natuur en Landschapszorg vzw. De lage gemiddelde prijs over de totale oppervlakte (tabel 9) is vooral te wijten aan de lage bedekking in de 2 grootste loten en doordat voor bedrijven uit de sociale economie slechts 6 % BTW wordt aangerekend.

Maar ook hier waren er vertragingen. Door de grootte van de te behandelen oppervlakte was er een periode tijdens welke onvoldoende arbeiders en onderaannemers beschikbaar

waren. Naar het einde toe kon wel voldoende personeel worden ingezet maar door de tijdsdruk werd op de kwaliteit ingeboet.

Tabel 9 Life DANA Bestek 2006

Lot	Oppervlakte (ha)	Totale kost incl. BTW (€)	Kost hoofd- en nabehandeling per ha incl. BTW (€/ha)
1	55	39.220	713
3	22	37.524	1.706
4	109	175.112	1.607
5	31	69.377	2.238
6	31	49.608	1.600
7	314	97.519	311
8	451	167.458	371
Totaal	1013	635.818	628
Bron: budgetopvolging ANB - merk op: BTW-voet = 6 %			

Daardoor was het nodig bijkomende aanbestedingen te lanceren (tabel 10) om enkele percelen volledig opnieuw te behandelen.

Tabel 10 “Afterlife” bestekken

Plaats	Opnieuw uitvoeren van delen van bestek 2006	Bestek	Oppervlakte (ha)	Totale kost incl. BTW (€)
Kamp van Beverlo	lot 7 en 8	ANB/08/LK/AVK/Beverlo	50	75.625
Klein Schietveld	lot 4 en 5	ANB-ANT 09-003160	21,5	12.153
Bron: budgetopvolging ANB - merk op: BTW voet = 21 %				

Voegen we dit toe aan tabel 9 en rekenen we om naar een BTW-voet van 21 % dan komen we tot een gemiddelde kost per ha voor hoofd- en nabehandeling van 815 €/ha. Kijken we enkel naar de 240 ha met een dichte bezetting dan is de gemiddelde prijs 1.707 €/ha.

9.1.3. Grote projecten: conclusie

Samenvattend zien we dat in kader van de grote projecten 1,7 miljoen € werd uitgegeven aan het eigenlijke terreinwerk en dat hiermee 1.912 ha werd behandeld.

Tabel 11 Samenvatting kosten van “grote projecten”

Behandeling	Oppervlakte (ha)	Totale kost incl. BTW (€)	Kost per ha incl. BTW (€/ha)
Enkel hoofdbehandeling	560	600.000	1.071
Hoofd- en nabehandeling	1.351	1.121.353	830
Bron: budgetopvolging ANB			

Grote projecten hebben vooral strategische voordelen, politici zien bos en natuur bijvoorbeeld ook als een potentiële bron van tewerkstelling voor mensen die anders niet in het arbeidscircuit geraken.

Nadeel van de grote projecten is dat er stevast allerlei administratieve problemen opduiken. Dit betekent dus dat ANB-personeel heel wat extra tijd in die grote projecten

moet steken terwijl die grote projecten eigenlijk bedoeld zijn om de werkdruk te verminderen. Dit betekent dat de transactiekosten, alle kosten verbonden aan het onderhandelen over en het bekrachtigen van overeenkomsten (Williamson, 1985), zeer hoog liggen. Ondanks de administratieve overlast worden met dergelijke projecten toch verwezenlijkingen op het terrein gerealiseerd. Maar het zou goedkoper, efficiënter en effectiever zijn indien budgetten voor dergelijke projecten konden gebruikt worden om extra eigen arbeiders aan te werven.

9.2. Op ANB-domeinen - uitbesteed

Tussen 2004 en 2010 werden 25 bestekken opgesteld en offerteaanvragen gelanceerd voor de bestrijding van Amerikaanse vogelkers in domeinbossen of Vlaamse natuurreservaten. Er werd slechts 1 ontwerpbestek van voor 2004 gevonden (houtvesterij Turnhout, 1996 – geen cijfers gevonden). Deze toename van het werken via uitbesteding heeft vermoedelijk te maken met een combinatie van factoren: het Life Danah project bracht deze manier van werken opnieuw onder de aandacht, de mogelijkheid om een sociale clausule in te lassen in combinatie met groenjobsubsidies maakte dat meer bedrijfjes dit soort werk konden aanbieden, en de toename aan te beheren oppervlakte bij gelijkblijvend aantal arbeiders maakt dat eigen arbeiders vooral ingezet worden voor specialistisch werk.

Een aantal bestekken omvatte ook loten waar andere exoten, vooral rododendron, dienden bestreden te worden. Dit alles voor een bedrag van net geen 1,4 miljoen € en een totale oppervlakte van 2.168 ha. Loten waar enkel en alleen Amerikaanse vogelkers werd bestreden besloegen een oppervlakte van 1.038 ha. Daar werd gedurende 7 jaar in totaal 437.857 € gespendeerd (tabel 12).

Tabel 12 Goedgekeurde offertes exotenbestrijding op domeinen in beheer door ANB 2004 - 2010

	Bestrijding exoten	Loten of percelen met ook andere exoten	Loten of percelen met enkel Amerikaanse vogelkers	Loten of percelen met enkel rododendron
Aantal loten/percelen	75	29	41	5
Totale kost incl. BTW (€)	1.384.070	835.610	437.857	110.603
Oppervlakte (ha)	2.168	1.006	1.038	125
Bron: budgetopvolging ANB				

De gemiddelde kost per ha in tabel 13 is de totale kost van alle bestekken gedeeld door de totale behandelde oppervlakte. De gemiddelde eenheidsprijs is het gemiddelde van de door de aannemers geboden prijs per hectare. In het eerste getal hebben extreme waarden (lotten met een grote oppervlakte, extreem hoge of lage prijzen, ...) iets meer invloed. Het laatste houdt iets beter rekening met de terreinomstandigheden en concurrentie op de markt.

Tabel 13 Gemiddelde prijzen van diverse behandelingen van loten met enkel Amerikaanse vogelkers in toegewezen offertes. Periode 2004 - 2010

	Aantal loten/percelen	Oppervlakte (ha)	Totale kost (€)	Gemiddelde kost/ha (€/ha)	Gemiddelde eenheidsprijs (€/ha)
Hoofdbehandeling	14	208	125.240	602	647
Nabehandeling	16	505	172.932	342	367
Hoofd- en nabehandeling	11	324	139.685	431	906
Bron: ANB budgetopvolging					

Tabel 14 geeft hetzelfde voor loten waar samen met Amerikaanse vogelkers ook andere exoten werden verwijderd. De hogere bedragen worden verklaard doordat hier ook enkele dure ontbossingen ten behoeve van heideherstel mee werden opgenomen. Dit omvat bijvoorbeeld een lot waar het kappen van vliegdennen, afzetten van exoten en behandelen van de stobben met glyfosaat 6.292 €/ha kost.

Tabel 14 Gemiddelde prijzen van diverse behandelingen van Amerikaanse vogelkers gemengd met andere exoten in toegewezen offertes. Periode 2004 - 2010

	Aantal loten/percelen	Oppervlakte (ha)	Totale kost (€)	Gemiddelde kost/ha (€/ha)	Gemiddelde eenheidsprijs (€/ha)
Hoofdbehandeling	15	227	239.274	1.054	1.999
Nabehandeling	6	375	186.533	497	1.426
Hoofd- en nabehandeling	7	330	400.082	1.212	1.393
Bron: ANB budgetopvolging					

In tabel 15 wordt de gemiddelde toegewezen prijs per hectare gegeven naargelang de initiële bedekkingsgraad van Amerikaanse vogelkers al dan niet gemengd met andere exoten. Deze gegevens waren slechts voor een beperkt aantal loten beschikbaar.

Tabel 15 Gemiddelde eenheidsprijzen (€/ha) exotenbestrijding naargelang initiële bedekking. Het cijfer tussen haakjes geeft het aantal loten/percelen weer waarvoor cijfers beschikbaar waren.

Bedekkingsgraad (%)	0-25	25-50	50-75	75-100
Hoofdbehandeling			866 (2)	949 (4)
Nabehandeling	369 (6)	137 (1)	613 (2)	
Hoofd- en nabehandeling		818 (2)	2.014 (2)	
Bron: ANB budgetopvolging. Periode 2004 - 2010				

Uit tabel 12 blijkt dat in de periode 2004 – 2010 gemiddeld 638 €/ha werd gespendeerd over een totale oppervlakte van een goeie 2.000 ha. Algemeen moet de nodige voorzichtigheid aan de dag gelegd worden om deze cijfers zomaar als richtcijfers te gebruiken. Gemiddelden worden beïnvloed door extreme waarden en aantal waarnemingen. Plus we hebben hier ook te maken met een marktmechanisme. Aannemers gebruiken soms andere criteria bij het bieden van een prijs, zoals personeel aan het werk kunnen houden, de concurrentie voor zijn, de oppervlakte waarop kan gewerkt worden, ...

9.3. Op ANB-domeinen - eigen regie

In 2000 was binnen de toenmalige Afdeling Bos en Groen een werkgroep aan de slag met het opstellen van allerlei normen. Doel was een personeelsbehoefteplan te kunnen opmaken. Voor Prunusbestrijding kwam men tot de tijdsnormen in tabel 16. Die tijdsbesteding werd omgerekend tot kost per hectare op twee manieren. Voor de "cijfers ANB 2010" werd het gemiddeld brutoloon van een contractuele groenarbeider genomen (rang D12), inclusief vakantiegeld, eindejaarspremie, maaltijdcheques, haard- en standplaatstoelage, jaarlijkse onkosten voor werkkledij,... Dit komt neer op 22,8 €/uur. In praktijk ligt dit nog wat hoger als met glyfosaat wordt gewerkt omdat dan ook een premie voor risicovol werk wordt uitgekeerd. Voor de "cijfers privé 2010" werd 40,7 €/uur genomen. Dit is het gemiddelde van 31 eenheidsprijzen "arbeider met lichte mechanisatie" uit toegewezen bestekken van de afgelopen 3 jaar. Dit cijfer is dan wel inclusief verplaatsingskosten, licht materiaal (bosmaaier, kettingzaag), werkkledij, overheadkosten voor de werkplanning, BTW van 21 % en een zekere winstmarge.

Tabel 16 ANB normkosten voor Prunusbestrijding in 2000.

Werkcode	Omschrijving	Investering (€/ha)	Mandagen/ha	Totale kost – cijfers ANB 2010 (€/ha)	Totale kost – cijfers privé 2010 (€/ha)
210	Hoofdbehandeling (*)	75	7	1.288	2.165
211	Nabehandeling (*)	37,5	4	731	1.237
212	Niet chemisch (vnl. uittrekken)		100	17.328	30.932
Bron: ANB archief					

We gingen na of die normen met de realiteit overeenkomen door in de archieven de tijdsbesteding van eigen arbeiders aan bestrijding van Amerikaanse vogelkers op te zoeken.

Sinds 1996 zijn er vooral in domeinbossen in de regio's Turnhoutse kempen en in de provincie Limburg hoofd- en nabehandelingen gebeurd in eigen regie. In de regio Turnhoutse Kempen (voormalige Houtvesterij Turnhout) werd dit sinds 2004 nauwgezet digitaal bijgehouden. In de periode 2004–2009 waren er gemiddeld 3 mandagen per hectare nodig voor een hoofdbehandeling en 0,5 mandagen per hectare voor een nabehandeling (tabel 17 en tabel 18).

Tabel 17 Tijdsbesteding hoofdbehandeling Amerikaanse vogelkers (en andere exoten) in regio Turnhoutse Kempen.

Jaar	Oppervlakte (ha)	Mandagen	Mandagen/ha
2004	53,4	199,0	3,7
2005	9,0	27,0	3,0
2006	20,1	13,5	0,7
2007	3,9	6,5	1,7
2008	3,0	7,5	2,5
2009	1,5	5,5	3,7
Totaal over 6 jaar	90,9	259,0	
Gemiddelde over 6 jaar			2,9
Bron: ANB archief			

Tabel 18 Tijdsbesteding nabehandeling Amerikaanse vogelkers (en andere exoten) in regio Turnhoutse Kempen.

Jaar	Oppervlakte (ha)	Mandagen	Mandagen/ha
2004	54,7	43,0	0,8
2005	41,0	53,0	1,3
2006	326,0	131,5	0,4
2007	193,5	57,0	0,3
2008	22,6	39,5	1,8
2009	146,9	30,0	0,2
Totaal over 6 jaar	784,6	354,0	
Gemiddelde over 6 jaar			0,5
Bron: ANB archief			

In de archieven van de Limburgse beheerregio's zijn dergelijke gegevens momenteel niet goed ontsloten. Ze moeten bij elkaar gezocht worden uit papieren archieven die zich op verschillende plaatsen bevinden. Momenteel is er enkel een voorbeeld beschikbaar uit 1999 (tabel 19).

Tabel 19 Cijfers hoofd- en nabehandeling Amerikaanse vogelkers in bossen in beheer door Houtvesterij Hechtel (1999)

Enkel domeinbos Pijnven				
	Aantal manuur	Oppervlakte (ha)	Manuur/ha	Mandagen/ha
Hoofdbehandeling	764,5	27,1	28,2	3,7
Nabehandeling	761,5	43,7	17,4	2,3
Alle beheerde bossen				
	Aantal manuur	Oppervlakte (ha)	Manuur/ha	Mandagen/ha
Hoofdbehandeling	1404	60	23,4	3,1
Nabehandeling	1197	105	11,4	1,5
Bron: ANB archief				

Aan de hand van deze laatste tabel lijkt het erop dat de normen voor hoofd- en nabehandeling uit tabel 12 kunnen gehalveerd worden. Deze laatste cijfers blijken nog steeds goed overeen te komen met de richtlijnen uit Van Den Meersschaut (1996 - p. 31-32).

9.4. Buiten ANB-domeinen – subsidies Vlaamse Overheid

De ervaring opgedaan in domeinbossen werd in een latere fase ook toegepast in privébossen en natuurreservaten. In tegenstelling tot Nederland zijn subsidies hiervoor pas recent mogelijk en bleef het subsidiebedrag beperkt.

In theorie was een eerste vorm van subsidies mogelijk sinds 1999²³, via de subsidies voor uitzonderlijke eenmalige inrichtingswerken die natuurherstel of natuurontwikkeling tot doel hebben. Oorspronkelijk kon 60 % van de werken gesubsidieerd worden. Sinds 2003 is dit 80 %²⁴. Ook werd het in die periode mogelijk om via de groenjobs subsidies²⁵ de volledige loonkost te financieren. Door beide subsidies te combineren moesten verenigingen maar weinig extra eigen middelen investeren. Vandaar dat de eerste aanvragen voor subsidies voor het bestrijden van Amerikaanse vogelkers pas in 2004 werden ingediend.

Via de subsidies voor uitzonderlijke eenmalige inrichtingswerken werd (stand 30 augustus 2010) in totaal 189.180 € aan subsidies goedgekeurd voor een oppervlakte van 145,8 ha (tabel 20), dus een gemiddelde kost van 1.298 €/ha. Dit omvat zowel de hoofdbehandeling als de nabehandeling op deze oppervlakte.

Tabel 20 Subsidie bestrijding Amerikaanse vogelkers in het kader van uitzonderlijke éénmalige maatregelen (stand 30 augustus 2010)

Provincie	Vereniging	Erkend natuurreservaat	Oppervlakte (ha)	Subsidie (€)	Jaar van uitbetaling eerste schijf
Oost-Vlaanderen	Natuurpunt	Heidebos	5,2	18.338	2004
Limburg	Natuurpunt	Munsterbos	35,0	18.020	2006
Oost-Vlaanderen	Natuurpunt	Heidebos	24,1	70.935	2006
Antwerpen	Natuurpunt	Het Rood	4,4	9.328	2006
Vlaams-Brabant	Natuurpunt	Heibos	30,0	26.076	2006
Vlaams-Brabant	Natuurpunt	Wijngaardberg	4,0	4.240	2009
Limburg	Natuurpunt	Willekensberg	43,1	42.243	2009
Bron: subsidiedossiers ANB					

De werken in deze reservaten worden doorgaans uitgevoerd door de sociale werkplaats Natuur en Landschapszorg vzw. Zij rekenen standaardbedragen naargelang de bedekkingsgraad van Amerikaanse vogelkers (tabel 21). Dit omvat een hoofdbehandeling en opvolging gedurende 1 tot 3 jaar.

²³ Besluit van de Vlaamse regering van 29 juni 1999 houdende de vaststelling van de voorwaarden voor de erkenning van natuurreservaten en van terreinbeherende natuurverenigingen en houdende toekenning van subsidies (B.S. 18.09.1999)

²⁴ Besluit van de Vlaamse Regering van 27 juni 2003 tot vaststelling van de voorwaarden voor de erkenning van natuurreservaten en van terreinbeherende natuurverenigingen en houdende toekenning van subsidie (BS 12/9/2003)

²⁵ Besluit van de Vlaamse regering van 24 oktober 2003 houdende toekenning van een subsidie aan uiteenlopende actoren voor het natuur-, bos- en groenbeheer via groene, duurzame jobs toegankelijk voor doelgroepwerknemers (B.S. 16 januari 2004)

Tabel 21 Kostprijs bestrijding naargelang bedekkingsgraad zoals gebruikt door Natuurpunt en Natuur- en landschapszorg vzw

Bedekkingsgraad	Prijs excl. BTW (€/ha)
0 - 25 %	500
25 - 50 %	1.250
50 - 75 %	2.500
75 - 100 %	3.750
100 %	5.000
Bron: (De Beelde, 2004a, b, Demeulenaere en Abts, 2004, Versweyveld, 2004, Versweyveld en Vandewalle, 2004)	

De subsidiëring van loonkosten voor allerlei werken in de natuur- en milieusfeer kan gebeuren via een systeem van groenjobs of via een systeem van MINA-werkers. Tabel 22 geeft een schatting van de subsidies die voor de bestrijding van Amerikaanse vogelkers werden gebruikt. We vinden sinds 2002 jaarlijks 10 MINA-werkers in de databank terug die aan exotenbestrijding doen. Ongeveer 60 % hiervan is bestrijding van Amerikaanse vogelkers, de rest gaat om verwijderen van Amerikaanse eik, Japanse duizendknoop en robinia. De standaardsubsidie bedraagt € 12.400 per VTE. In tabel 22 vinden we dus voor 2002 10 VTE maal 12.400 € maal 60 %.

Vanaf 2004 kunnen ook subsidies via het systeem van groenjobs uitgekeerd worden. Deze subsidie bedraagt € 13.700 per VTE. Sinds 2004 worden jaarlijks 5 VTE gesubsidieerd die aan exotenbestrijding doen. Ook hier gaat het om naar schatting 60 % bestrijding van Amerikaanse vogelkers. Het geschatte subsidiebedrag vanaf 2004 is dus € 74.400 plus 5 maal 13.700 maal 0,6.

Tabel 22 Geraamde subsidie bestrijding Amerikaanse vogelkers via subsidies groenjobs en MINA-werkers

Jaar	Subsidiebedrag (€)
2002	74.400
2003	74.400
2004	115.500
2005	115.500
2006	115.500
2007	115.500
2008	115.500
2009	115.500
2010	115.500
Bron: subsidiedossiers Agentschap voor Natuur en Bos	

Subsidies van alle bovenvermelde regelingen worden goedgekeurd indien ze voldoen aan enkele voorwaarden. Zo dient de bestrijding op een planmatige manier te gebeuren. Er wordt onder andere rekening gehouden met het beheerplan en er moet nazorg worden voorzien.

Bosgroepen kunnen ook projectsubsidies krijgen voor bestrijding van Amerikaanse vogelkers²⁶. Indien ze over een eigen arbeidersploeg beschikken kunnen ze daarnaast

²⁶ art. 23 van het Besluit van de Vlaamse regering van 27 juni 2003 betreffende de erkenning en de subsidiëring van bosgroepen en de wijze waarop leden van het Bosbeheer kunnen meewerken in erkende bosgroepen (B.S. 10 september 2003)

ook groenjobs subsidies krijgen. Als de subsidies ontoereikend zijn om alle kosten te dekken dienen de boseigenaars bij te passen.

De ervaring, werking, prioriteiten en dynamiek van een bosgroep variëren sterk naargelang de streek waarin hij actief is. Sommige bosgroepen stellen eigen arbeidersploegen tewerk, andere werken via aannemers. Een rondvraag bij alle bosgroepen naar de oppervlakte Amerikaanse vogelkers die bestreden werd, de kostprijs en de hoeveelheid glyfosaat die gebruikt werd kon door sommigen volledig worden ingevuld, door anderen niet. In Vlaanderen werd sinds het allereerste pilootproject (bosgroep Kempense Heuvelrug in 1994) in totaal meer dan 3.000 ha behandeld.

Tabel 23 Bestrijding van Amerikaanse vogelkers door de Limburgse bosgroepen

Jaar	Oppervlakte (ha)	Totale kost (€)	Waarvan projectsubsidie (%)		Mandagen	
					per ha	Kost per ha
2003	7	14.189	0	210	28,9	1.951
2004	79	38.400	0	548	7,0	488
2005	111	54.782	15	885	8,0	493
2006	79	81.292	41	830	10,6	1.035
2007	156	106.958	66	1.309	8,4	685
2008	137	118.895	61	974	7,1	867
2009	140	122.881	72	1.073	7,7	876
Totaal voor 7 jaar	709	537.396				
Gemiddelde over 7 jaar					8,2	758
Bron: persoonlijke mededeling Limburgse bosgroepen						

Onder alle genoemde subsidiestelsels werd via ANB tussen 2002 en 2009 in totaal minstens 1.503.303 € uitbetaald voor de bestrijding van Amerikaanse vogelkers. Hiermee werd een oppervlakte van minstens 3.174 ha bestreden. Deze cijfers zijn niet volledig.

9.5. De kosten van de blijvende nazorg.

Vanaf het pilootproject was het duidelijk dat er voldoende nazorg moet worden voorzien om de soort onder controle te houden. Er werd als hypothese gesteld dat deze nazorg, eens de eerste hoofd- en nabehandeling achter de rug is; door regulier beheer kon worden opgevangen. Opnieuw gebruikten we cijfers uit Turnhout en in mindere mate uit Hechtel om deze bewering na te gaan.

Uit tabel 24 blijkt dat de blijvende nazorg in domeinbos Ravels (850 ha) ongeveer 0,36 VTE per jaar in beslag neemt. Dit schommelt jaarlijks van bijna niks tot iets meer dan een halve VTE.

Tabel 24 Voltijdse Equivalenten (VTE) besteed aan het verwijderen van zaailingen en opslag van Amerikaanse vogelkers in domeinbos Ravels (850 ha), 8 tot 13 jaar na het beëindigen van een grootschalig pilootproject

Jaar	Aantal geregistreeerde persoonsdagen nazorg in domeinbos Ravels	Aantal VTE per jaar
2004	88	0,40
2005	55	0,25
2006	131,5	0,60
2007	117	0,53
2008	15,5	0,07
2009	66,5	0,30
Totaal	473,5	
Gemiddelde over 6 jaar		0,36
Bron gegevens: werkboeken houtvesterij Turnhout (Afdeling Bos en Groen) en regio Turnhoutse Kempen (Agentschap voor Natuur en Bos).		

Is 0,36 VTE veel of weinig? Uit tabel 25 blijkt dat dit ongeveer 11 % uitmaakt van de werken die in domeinbos Ravels worden uitgevoerd in eigen regie. Of, nog anders uitgedrukt, 5,1 % van het beschikbaar aantal VTE's in de arbeidersploegen die werken in domeinbos Ravels.

Tabel 25 Nazorg Amerikaanse vogelkers in domeinbos Ravels als percent van het totaal aantal geregistreeerde persoonsdagen werk in eigen regie in dat bos

Jaar	Aantal geregistreeerde persoonsdagen in domeinbos Ravels – alle werken	Waarvan nazorg Amerikaanse vogelkers (%)
2004	730	12,1
2005	717	7,7
2006	838	15,7
2007	769	15,2
2008	479	3,2
2009	756	8,8
Totaal	4.289	
Gemiddelde over 6 jaar		11,0
Bron gegevens: werkboeken houtvesterij Turnhout (Afdeling Bos en Groen) en regio Turnhoutse Kempen (Agentschap voor Natuur en Bos).		

Hierbij moet opgemerkt worden dat de cijfers uit tabel 24 en tabel 25 een overschatting zijn. Ook het beheer van andere exoten (rododendron, opslag Amerikaans eik) is er gedeeltelijk in opgenomen. De notities in de werkboeken waren niet gedetailleerd genoeg om enkel de bestrijding van Amerikaanse vogelkers eruit te halen.

De manier waarop in het Pijnven (956 ha) Amerikaanse vogelkers onder controle wordt gehouden is:

- alle bestanden worden om de 2 - 3 jaar doorlopen
- meestal door een ploeg van 10 man (8 met hak, 1 met bosmaaier met zaagblad, 1 met rugsproeier met een verdunde glyfosaatoplossing)
- dergelijke ploeg doet gemiddeld 40 - 50 ha per dag
- Voor het Pijnven komt dit dus neer op gemiddeld 77 - 96 persoonsdagen/jaar = 0.29 - 0.54 VTE/jaar op een totaal van 10 VTE

We moeten voorzichtig zijn deze cijfers zomaar te vergelijken en te extrapoleren. Cijfers van Ravels zijn registraties van wat effectief werd uitgevoerd, cijfers uit het Pijnven zijn schattingen van boswachter Johan Agten. Elk van de bossen was bij de start van het pilootproject in 1994 – 1996 voor ongeveer 800 ha in eigendom van het Vlaams Gewest. Sindsdien werd het domeinbos Ravels met ongeveer 50 ha uitgebreid en het domeinbos Pijnven met ongeveer 150 ha. De hoofd- en nabehandeling van dergelijke nieuw aangekochte stukken zit gedeeltelijk ook in deze cijfers. De cijfers zijn dus een overschatting van wat louter en alleen als nazorg gebeurt. De werkboeken uit Ravels tonen ook dat de hoeveelheid werk jaarlijks sterk fluctueert.

Maar het lijkt erop dat de blijvende nazorg om Amerikaanse vogelkers onder controle te houden in een blok Kempens bos van een kleine 1.000 ha gemiddeld een kleine 0.5 VTE/jaar kost. Dit is een maximum schatting.

10. Bijlage II. Verbetert Amerikaanse vogelkers de bodem?

Een invasie leidt tot een homogenisering van de plantengemeenschap die op zijn beurt tot een homogenisering van de bodemkenmerken kan leiden (Dassonville et al., 2008). Algemeen gaan invasieve efficiënter of in elk geval anders om met de beschikbare voedingsstoffen dan inheemse soorten (Vitousek, 1990). Amerikaanse vogelkers beïnvloedt de groeiplaats doordat de soort een enorme bladmassa produceert waarvan het strooisel relatief snel afbreekt. Dit alles heeft invloed op de bodemchemische eigenschappen.

De soort kan zich dus na een geslaagde invasie als een ecosysteemingenieur beginnen gedragen en de groeiplaats wijzigen (Chabrierie et al., 2010). Maar dit is sterk afhankelijk van de groeiplaatskenmerken van voor het begin van de invasie (Koutika et al., 2007, Dassonville et al., 2008).

Al kort na de introductie van Amerikaanse vogelkers sprongen het overvloedig bladstrooisel en de snelle vertering ervan tot rijke humus al vlug in het oog (Rouffignon, 1899, Halleux, 1902, Goblet d'Alviella, 1922, Quérinet, 1922). Vandaar het massaal onderplanten vanaf de jaren 1930 van dennenbossen en gebruik van de soort in loofhoutsingels rondom dennenbossen (Muys en Maddelein, 1993).

Men ging er van uit dat een onderetage met loofhout leidt tot een vochtiger microklimaat wat dan de strooiselophoping onder de jonge homogene dennenbossen zou verminderen. De betere strooiselafbraak zou dan ook tot betere groei van de dennen leiden. In de jaren 1950 was men vooral bang dat er onder de ouder en ijler wordende dennenbestanden een verdere podzolizatie zou optreden (Bestuur van Waters en Bossen, 1958). Onderplanten met Amerikaanse vogelkers bleek het goedkoopst omdat die na maximaal 10 jaar de bodem volledig bedekt en zich gemakkelijk verder verbreidt (Muys en Maddelein, 1993).

Amerikaanse vogelkers brengt inderdaad een enorme hoeveelheid bladeren voort. De bladoppervlakte-index van een onderetage in een bestand in domeinbos De Inslag te Brasschaat bedroeg 5,1 terwijl dit voor het scherm van grove den tussen 1,5 en 3 schommelde (oude grove dennen waarin reeds gedund is) en voor een nabije onderetage van rododendron 1,25 bedroeg (Urban et al., 2009). De bladoppervlakte-index²⁷ is een belangrijke indicator van de onderschepping van straling en neerslag en van de totale fotosynthetisch actieve oppervlakte van een boom of bestand. In het voorbeeld had Amerikaanse vogelkers bij een grondvlak van 6,4 m²/ha een totale biomassa van 37 ton droge stof per hectare geproduceerd waarvan 2,38 ton/ha bladeren (Urban et al., 2009). In een vroegere studie in het Pijnven kwam men in een dennenbestand met een goed ontwikkelde onderetage van Amerikaanse vogelkers tot 1 ton/ha bladval van Amerikaanse vogelkers, maar in die studie was de bladval niet het hele seizoen opgevangen. In open plekken in de bestanden vond men 0,12 ton/ha, in een bestand waar het grondvlak van Amerikaanse vogelkers 1,3 m²/ha bedroeg lag de jaarlijkse bladproductie van Amerikaanse vogelkers rond 0,15 ton/ha.

Het bladstrooisel van Amerikaanse vogelkers heeft een relatief lage C/N verhouding (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.**). Deze verhouding van de hoeveelheid koolstof (C) op stikstof (N) is een belangrijke maat voor de kwaliteit van het strooisel. Een lage C/N verhouding betekent dat bladstrooisel snel wordt afgebroken en omgezet in door planten opneembare voedingsstoffen.

²⁷ zie voetnoot op pagina - 26 -

Tabel 26 C/N verhouding van afgevalen bladstrooisel van Amerikaanse vogelkers

C/N	standaardfout	plaats van studie	bron
17 – 20			von Wendorff, 1952
27 - 30		Fernow Experimental Forest, West Virginia	Adams en Angradi, 1996
32		Pijnven	Maddelein et al., 1991
25	2,6	Pijnven	Muys et al., 1992
32	7,6	Niedersachsen	Starfinger et al., 2003
34	3,2	Niedersachsen	Starfinger et al., 2003
19 – 20		LF-horizont, Amsterdamse Waterleidingduinen	Anders, 2005
39		Ukkel (Kauwberg)	Koutika et al., 2007
23		Louvain-la-Neuve	Koutika et al., 2007

De vrij grote variatie in waarden in tabel 26 heeft vooral te maken met het tijdstip waarop het strooisel werd verzameld en geanalyseerd. Het strooisel breekt snel af. In een studie in de Rhein-Neckar driehoek in het zuidwesten van Duitsland bleef na 6 maanden 31,7 % (s.e. 5,6) van de bladmassa over. Na twee jaar was dat nog 5,4 % (s.e. 3,5) (Lorenz et al., 2004).

De C/N verhouding van verse bladeren bedroeg echter 78, na een half jaar was dit gezakt tot 34 en na 2 jaar tot 23 (tabel 27). Die zeer hoge initiële C/N verhouding van vers bladstrooisel valt op en is in tegenspraak met het beeld van snel afbrekend bladstrooisel. Die hoge initiële C/N verhouding is het gevolg van een lage hoeveelheid stikstof in de bladeren op het einde van de herfst. Maar tijdens die eerste fase is niet zozeer de C/N verhouding van belang voor de snelheid van de strooiselafbraak, maar wel de hoeveelheid oplosbare koolhydraten en aminozuren. Naarmate de afbraak van de bladeren vordert komen stikstofhoudende afbraakstoffen vrij. Daardoor neemt de hoeveelheid N in het bladstrooisel toe. De C/N verhouding daalt dus. Micro-organismen in de bodem gebruiken de stikstof om enzymen aan te maken waardoor ook lignine en cellulose kunnen afgebroken worden.

Tabel 27 C-, N- en P-gehalte en C/N verhouding van bladstrooisel van Amerikaanse vogelkers in verschillende fasen van ontbinding.

Tijdstip	C (mg/g)	N (mg/g)	P (mg/g)	C/N
Tijdens bladval	508	6,5	0,66	78
0,5 jaar na bladval	529	15,3	0,98	36
2 jaar na bladval	489	20,5	0,99	24
Bron: Lorenz et al., 2004				

De gemiddelde C/N waarden (tabel 26) liggen in elk geval significant lager dan die van strooisel uit dennenbestanden in de Kempen (tabel 28).

Tabel 28 C/N verhouding van bladstrooisel van enkele met Amerikaanse vogelkers geassocieerde soorten.

C/N	standaardfout	Soort en plaats	bron
55		Grove den, Pijnven	Maddelein et al., 1991
43		Gemiddelde van alle strooisel, Pijnven	Maddelein et al., 1991
52	6,15	Grove den, Pijnven	Muys en Maddelein, 1993

Na een half jaar komt de C/N verhouding in de buurt van die van eik en gewone esdoorn en na twee jaar ook van linde en es (tabel 29).

Tabel 29 C/N verhouding van bladstrooisel van enkele boomsoorten, in verschillende fasen van ontbinding.

Tijdstip	beuk	grove den	eik	Amerikaanse vogelkers	linde	es	gewone esdoorn
Tijdens bladval	59	91	53	78	38	28	36
0,5 jaar na bladval	45	55	34	34	30	26	35
2 jaar na bladval	29	34	23	23	21	25	25
Bron: Lorenz et al., 2004					Bron: Weland, 2009 – benaderende waarden want afgelezen uit figuur 3		

Het bladstrooisel is bovendien ook rijk aan allerlei andere voedingsstoffen (tabel 30). Ook een hoge nutriëntenconcentratie vooral van onder andere calcium (Berg, Björn, 2000, Berg, B. et al., 2007) heeft een invloed op de afbraaksnelheid.

Tabel 30 Verandering van de nutriëntenconcentratie in bladstrooisel van Amerikaanse vogelkers.

	N (%)	P (mg/kg)	K (mg/kg)	Ca (mg/kg)	Mg (mg/kg)
vers	1,00	421	9.498	11.518	2.137
1 jaar	1,93	855	2.028	10.100	1.118
2 jaar	1,56	910	2.620	3.715	806
Bron: Adams en Angradi, 1996					

Bodemchemische eigenschappen veranderen wel degelijk, maar verschillende studies geven tegengestelde resultaten van wat er in de bovenste lagen van de minerale bodem gebeurt.

In Centraal-België lag de gemiddelde zuurtegraad pH in de bovenste 10 cm bodem van een met Amerikaanse vogelkers overwoekerd perceel significant hoger in vergelijking met een bestand zonder Amerikaanse vogelkers (pH 5,05 met s.e. 0,29 versus 4,66 met s.e. 0,21) (Vanderhoeven et al., 2005). De hoeveelheid aluminium (Al^{3+}) lag significant lager (0,35 meq/100 g met s.e. 0,32 versus 1,00 meq/100 g met s.e. 0,59), de basenverzadiging ($\text{Bs} = [\text{Ca}^{2+}] + [\text{K}^+] + [\text{Mg}^{2+}]/\text{CEC}$) lag significant hoger (92,5 % met s.e. 7,6 versus 75,2 % met s.e. 11,7). In deze studie werd geen verschil in hoeveelheid stikstof in de bodem gevonden, noch in C/N verhouding tussen overwoekerde en niet overwoekerde bestanden. In een studie in Nedersachsen werd daarentegen wel een significant verschil gevonden tussen de totale hoeveelheid stikstof in de organische laag

(Of/h: $11,4 \pm 2,2$ mol N/m² versus $4,2 \pm 0,1$ mol N/m²) en in de minerale laag (Bsh/Bs 1: $37,0 \pm 0,1$ mol N/m² versus $29,3 \pm 5,5$ mol N/m²) (Starfinger et al., 2003). In met Amerikaanse vogelkers overwoekerde bestanden was de C/N verhouding van de strooisellaag significant lager, maar niet in de minerale Bsh/Bs1 horizon.

Er zijn dus tegenstrijdige resultaten wat betreft een betere stikstofmineralisatie en een verlaging van de C/N-verhouding in de bovenste lagen van de minerale bodem. Ondertussen is ook geweten dat de menging van strooisel van grove den met dat van Amerikaanse vogelkers geen invloed heeft op de afbraaksnelheid van het dennenstrooisel (Muys et al., 1992). En ook geen invloed op de groei van de andere boomsoorten (Dik en Jager, 1970).

Het belangrijkste argument voor de massale introductie was dus gebouwd op zeer losse schroeven. In welke mate is er nog sprake van een bodemverbeterende werking? In elk geval leidt de enorme hoeveelheid biomassa en snelle groei van de soort in bestanden die overwoekerd zijn met Amerikaanse vogelkers tot een omzetting van heel veel organisch materiaal op de bodem tot nutriënten. In het bijzonder is er een hogere koolstof mineralisatie (Vanderhoeven et al., 2005, Koutika et al., 2007). Dit past in een algemeen patroon waarbij invasieve exoten doorgaans een hogere biomassa en snellere groei kennen en snel afbrekend strooisel vormen (Ehrenfeld, 2003).

Meer organisch materiaal op de bodem kan leiden tot een betere CEC. Een hogere toevoer aan koolstof kan leiden tot meer koolhydraten die beschikbaar zijn voor afbraak door bodemorganismen. Het feit dat de bovenste 60 cm bodem onder Amerikaanse vogelkers goed doorworteld is leidt ertoe dat meer nutriënten via het bladstrooisel naar de oppervlakte worden gebracht in vergelijking met bestanden met een struiklaag van inheemse soorten (Vanderhoeven et al., 2005, Verheyen et al., 2007).

11. Literatuuropgave

2001. Decreet van 21 december 2001 houdende vermindering van het gebruik van bestrijdingsmiddelen door openbare diensten in het Vlaamse Gewest (B.S. 31 januari 2001). 2de ed. Belgisch Staatsblad.
2003. Besluit van de Vlaamse regering van 27 juni 2003 tot vaststelling van de criteria voor duurzaam bosbeheer voor bossen gelegen in het Vlaamse Gewest (B.S. 10 september 2003). Belgisch Staatsblad.
2004. Besluit van de Vlaamse Regering van 14 juli 2004 houdende nadere regels inzake de reductieprogramma's ter vermindering van het gebruik van bestrijdingsmiddelen door openbare diensten in het Vlaamse Gewest (B.S. 20 september 2004). 2de ed. Belgisch Staatsblad.
2008. Besluit van de Vlaamse Regering van 19 december 2008 houdende nadere regels inzake de reductieprogramma's ter vermindering van het gebruik van bestrijdingsmiddelen door openbare diensten in het Vlaamse Gewest (B.S. 23 januari 2009). 3de ed. Belgisch Staatsblad.
2009. *INVEXO project. Minder invasieve planten en dieren, meer biodiversiteit.* [Online]. Verkregen op 18 oktober 2010 van <http://www.invexo.eu> Available: <http://www.invexo.eu> [Accessed 18 oktober 2010].
- ABRAMS, M. D., KLOEPPEL, B. D. & KUBISKE, M. E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiol*, 10, 343-355.
- AGENTSCHAP VOOR NATUUR EN BOS 2010. *Handleiding bosbeheerplannen, kapmachtigingen en andere machtigingen voor beheerwerken in bos. Deze handleiding vervangt dienstnota B&G 99/01 privé-bos en bijlage 1 bij de dienstnota B&G 2003/07 'Richtlijnen voor het beoordelen van uitgebreide bosbeheerplannen door de afdeling Bos & Groen.'*, Brussel, Agentschap voor Natuur en Bos.
- AGTEN, J. 9 november 2010. *RE: Mondelinge mededeling.*
- AGTEN, J. 13 april 2011. *RE: mondelinge mededeling.*
- ALLARD, H. A. 1944. Second Year Sprouts of Black Cherry. *Prunus Serotina*, Fruiting. *Castanea*, 9, 117.
- ALVERSON, W. S., WALLER, D. M. & SOLHEIM, S. L. 1988. Forests Too Deer: Edge Effects in Northern Wisconsin. *Conservation Biology*, 2, 348-358.
- ANDERS, N. 2005. *De invloed van Prunus serotina (Amerikaanse vogelkers) op duinbodemeigenschappen in de Amsterdamse waterleidingduinen.*, Universiteit van Amsterdam.
- ANTONIOU, M., HABIB, M. E. E.-D. M., HOWARD, C. V., JENNINGS, R. C., LEIFERT, C., NODARI, R. O., ROBINSON, C. & FAGAN, J. 2011. Roundup and birth defects Is the public being kept in the dark? : Earth Open Source.
- AUBREVILLE, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales de l'Académie des Sciences coloniale*, 1-245.
- AUCHMOODY, L. R. 1982. Response of young black cherry stands to fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, 319.
- AUCHMOODY, L. R. & REXRODE, C. O. 1984. Black Cherry Site Index Curves for the Allegheny Plateau. Warren, Pennsylvania, USA: USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- AUCLAIR, A. N. & COTTAM, G. 1971. Dynamics of Black Cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in Southern Wisconsin Oak Forests. *Ecological Monographs*, 41, 153-177.

- BARNETT, P. E. & FARMER, R. E. 1980. Altitudinal Variation in juvenile Characteristics of southern Appalachian black Cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). *Silvae Genetica*, 29, 157 - 160.
- BELLEMARE, J., MOTZKIN, G. & FOSTER, D. R. 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29, 1401-1420.
- BERG, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133, 13-22.
- BERG, B., STEFFEN, K. T. & MCCLAUGHERTY, C. 2007. Litter Decomposition Rate Is Dependent on Litter Mn Concentrations. *Biogeochemistry*, 82, 29-39.
- BERGER, L. 1892. Le Cérissier sauvage d'Amérique à fruits noirs (*Prunus serotina*). *Annales des travaux publics de Belgique*.
- BESTUUR VAN WATERS EN BOSSEN 1958. *Bos, Jacht, Visserij. Eerste algemeen verslag van het Bestuur van Waters en Bossen.*, Brussel, Ministerie van Landbouw.
- BIENIEK, A. & KAWECKI, Z. 2005. Evaluation of root system of seedling of Black cherry (*Padus serotina* L.) depending on seed quality. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 4, 31 - 38.
- BJORKBOM, J. C. 1979. Seed Production and Advance Regeneration in Allegheny Hardwood Forests. *Forest Service Research Paper NE-435*. Broomall, Pennsylvania, USA: USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- BOS, G. 2011. *Prunus* bestrijden, het kan! De aanpak op landgoed Scherpenzeel. *Vakblad Natuur Bos Landschap*, 8, 4 - 7.
- BOUCAULT, J. 2009. *Influence de la macrofaune (mammifères, oiseaux, insectes) sur la dynamique invasive du cerisier tardif (Prunus serotina Ehrh.) en système forestier tempéré*. diplôme d'Etat de Docteur en Pharmacie Thèse pour l'obtention du diplôme d'Etat de Docteur en Pharmacie, Université de Picardie Jules Verne.
- BUCHAROVA, A. & VAN KLEUNEN, M. 2009. Introduction history and species characteristics partly explain naturalization success of North American woody species in Europe. *Journal of Ecology*, 97, 230-238.
- BUYSSE, W., VERTRIST, I., LUST, N., BEA, K., JANSSENS, P., LAUWERS, D., VERCAUTEREN, E. & BAEYENS, H. 1993. Lange Termijnplanning Bosbouw. Boekdeel 2: Ondersteunend Onderzoek. . Brussel: Onderzoek in opdracht van AMINAL Bestuur Natuurbehoud en -ontwikkeling. Mens en Ruimte vzw; Dienst Waters en Bossen, Universiteit Gent Laboratorium voor Bosbouw.
- BUYSSE, W., WATERINCKX, M. & ROELANDT, B. 2001. *Beheervisie Openbare Bossen*, Brussel, Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap. Afdeling Bos en Groen.
- BW. 1993. Agressieve boomsoort weg uit Kempische bossen. 70 miljoen frank en dertig bosarbeiders voor pilootproject. *De Morgen*, 16 december.
- CALLE, B., ELIAT-ELIAT, O., SCHELFHOUT, S. & VAN DE VIJVER, E. 2008. *Bestrijding van Amerikaanse vogelkers in het Vlaamse bos: waar staan we anno 2007?* BSc Scriptie 3e Bachelor Bio-ingenieurswetenschappen, Universiteit Gent.
- CANE, J. H. 2008. Bees (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). In: CAPINERA, J. L. (ed.) *Encyclopedia of Entomology*. Springer Verlag.
- CANHAM, C. D., KOBE, R. K., LATTY, E. F. & CHAZDON, R. L. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival : effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia*, 121, 1 - 11.
- CANHAM, C. D. & LOUCKS, O. L. 1984. Catastrophic Windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin. *Ecology*, 65, 803-809.

- CHABRERIE, O., LOINARD, J., PERRIN, S., SAGUEZ, R. & DECOCQ, G. 2010. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biological invasions*, 12, 1891-1907.
- CHABRERIE, O., ROULIER, F., HOEBLICH, H., SEBERT-CUVILLIER, E., CLOSSET-KOPP, D., LEBLANC, I., JAMINON, J. & DECOCQ, G. 2007. DEFINING PATCH MOSAIC FUNCTIONAL TYPES TO PREDICT INVASION PATTERNS IN A FOREST LANDSCAPE. *Ecological Applications*, 17, 464-481.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation.*, Washington, Carnegie Institution of Washington.
- CLOSSET-KOPP, D., CHABRERIE, O., VALENTIN, B., DELACHAPPELLE, H. & DECOCQ, G. 2007. When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in r/K-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? *Forest Ecology and Management*, 247, 120-130.
- COLLINS, B. S. & PICKETT, S. T. A. 1988. Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in a Northern hardwoods forest. *Journal of Ecology*, 76, 437 - 450.
- COLLINS, S. 1962. Three decades of change in an unmanaged Connecticut woodland. Storrs, CT: Connecticut Agricultural Experiment Station.
- CORNELIS, J., HERMY, M., DE KEERSMAEKER, L. & VANDEKERKHOVE, K. 2007. *Bosplantengemeenschappen in Vlaanderen. Een typologie van bossen op basis van de kruidachtige vegetatie.*, Brussel, Leuven, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek K.U.Leuven, afdeling Bos, Natuur en Landschap.
- COSIJN, R., HENDRIKSE, C. J. & VAN DER LANS, H. E. 1983. *Het natuurtechnisch beheer van de Amerikaanse vogelkers (Prunus serotina Ehrhart) in de Nederlandse bossen : overwegingen en richtlijnen voor een ecologisch verantwoord beheer op natuurtechnische grondslag*, Utrecht, Stichting Kritisch Bosbeheer.
- DASSONVILLE, N., VANDERHOEVEN, S., VANPARYS, V., HAYEZ, M., GRUBER, W. & MEERTS, P. 2008. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe. *Oecologia*, 157, 131-140.
- DE BATSELIER, N. 1993. Nota aan de leden van de Vlaamse Regering. Projektvoorstel 'Kansen voor natuurontwikkeling in bossen op arme zandgronden.'. Brussel.
- DECKERS, B. 2005a. Directed dispersal of the invasive Black cherry (*Prunus serotina*) by avian frugivores in an agricultural landscape *Linear, woody habitats in agricultural landscapes: spatio-temporal dynamics, plant community assembly and invasive species spread* Leuven: K.U.Leuven
- DECKERS, B. 2005b. *Linear, woody habitats in agricultural landscapes: spatio-temporal dynamics, plant community assembly and invasive species spread* Doctor in de Toegepaste Biologische Wetenschappen PhD, K.U.Leuven
- DECKERS, B., MADDENS, E., VERHEYEN, K., MUYS, B. & HERMY, M. 2005. Exoten en endozoöchorie. Vogels als vectoren voor verbreiding van Amerikaanse vogelkers. *Natuur.focus*, 4, 89 - 94.
- DECKERS, B., VERHEYEN, K., HERMY, M. & MUYS, B. 2005. Effects of landscape structure on the invasive spread of black cherry *Prunus serotina* in an agricultural landscape in Flanders, Belgium. *Ecography*, 28, 99-109.
- DECKERS, B., VERHEYEN, K., VANHELLEMONT, M., MADDENS, E., MUYS, B. & HERMY, M. 2008. Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape. *Biological invasions*, 10, 717-727.
- DEL TREDICI, P. 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review*, 67, 121-140.

- DELUCIA, E. H., SIPE, T. W., HERRICK, J. & MAHERALI, H. 1998. Sapling biomass allocation and growth in the understory of a deciduous hardwood forest. *Am. J. Bot.*, 85, 955 - 963.
- DETIÈGE, L. 1994. Nota aan de leden van de Vlaamse Regering. Jeugdwerkgarantieplan-Departementale projecten II. Brussel.
- DIK, E. J. & JAGER, K. 1970. De invloed van bestrijding van loofhout op de groei van Japanse lariks. . *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, 42, 95 - 97.
- DORN, D. E. & AUCHMOODY, L. R. 1974. Progress report: effects of fertilization on vegetative growth and early flowering and fruiting of seed orchard black cherry. In: GARRETT, P. W. (ed.) *21st Northeastern Forest Tree Improvement Conference*. Fredericton, New Brunswick, Canada: University of New Brunswick.
- DREW, A. P. 1988. Interference of black cherry by ground flora of the Allegheny uplands. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 652 – 656.
- DUFRANE, F. 1985. *Bos en heide in Limburg. Persoonlijke visie van een bosbouwer met 30 jaar ervaring in Limburg.*, Brussel, Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, AROL, Dienst Bos- en Groenbeheer.
- EHRENBURG, A., VAN DER HAGEN, H. & TERLOUW, L. 2008. Amerikaanse vogelkers als invasieve soort in de kustduinen. *De Levende Natuur*, 109, 240 - 245.
- EHRENFELD, J. G. 2003. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems*, 6, 503-523.
- EIJSSACKERS, H. & OLDENKAMP, L. 1976. Amerikaanse vogelkers. Aanvaarding of beperking? *Landbouwkundig tijdschrift*, 88, 366 - 374.
- EIJSSACKERS, H. & VAN DE HAM, D. 1990. Kieming van Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina* Ehrh.) in relatie tot vegetatietype en bodembewerking. *RIN-rapport;90/7*. Arnhem: RIN.
- EIJSSACKERS, H. & VAN DEN HAM, D. 1984. Kiemingspercentages van Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina* Ehrh.) onder laboratorium- en veldomstandigheden. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, 56, 178 - 185.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISEN, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 1 - 248.
- ELLIS, R. C. 1979. Response of crop trees of sugar maple, white ash, and black cherry to release and fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 9, 179-188.
- ENGELS, P. 2010. *RE: Mondelinge mededeling*.
- ESEN, D., YILDIZ, O., SARGINCI, M. & ISIK, K. 2007. Effects of different pretreatments on germination of *Prunus serotina* seed sources. *Journal of Environmental Biology*, 28, 99 - 104.
- FANTA, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Wageningen: Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp".
- FARMER, R. E. & BARNETT, P. E. 1972. Altitudinal Variation in Seed Characteristics of Black Cherry in the Southern Appalachians. *Forest Science*, 18, 169-175.
- FORBES, D. C. 1969. *Self- and cross-incompatibility in Black Cherry (Prunus serotina)*. PhD PhD, University of Florida.
- FORBES, D. C. 1972. Black Cherry Seed Germination: a comparison of seeds collected at different stages of maturity. *Tree Planters' Notes*, 23.
- FORBES, D. C. 1973. Problems and techniques associated with natural and controlled pollination of black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). *Proceedings, Twentieth Northeastern Forest Tree Improvement Conference*. Upper Darby, PA: Northeastern Forest Experiment Station.

- FREDERICKSEN, T. S., KOLB, T. E., SKELLY, J. M., STEINER, K. C., JOYCE, B. J. & SAVAGE, J. E. 1996. Light environment alters ozone uptake per net photosynthetic rate in black cherry trees. *Tree Physiology*, 16, 485-490.
- FREDERICKSEN, T. S., SKELLY, J. M., STEINER, K. C. & KOLB, T. E. 1996. Ozone exposure, uptake, and response of different-sized black cherry trees. In: HOM, J.; BIRDSEY, R. & O'BRIAN, K. (eds.) *Proceedings 1995 meeting of the northern global change program*. Radnor, PA: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- FRIDLEY, J. D., STACHOWICZ, J. J., NAEEM, S., SAX, D. F., SEABLOOM, E. W., SMITH, M. D., STOHLGREN, T. J., TILMAN, D. & HOLLE, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88, 3-17.
- GARDINER, B., BLENNOW, K., CARNUS, J.-M., FLEISCHER, P., INGEMARSON, F., LANDMANN, G., LINDNER, M., MARZANO, M., NICOLL, B., ORAZIO, C., PEYRON, J.-L., REVIRON, M.-P., SCHELHAAS, M.-J., SCHUCK, A., SPIELMANN, M. & USBECK, T. 2010. Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming Impacts. Final report to European Commission - DG Environment. European Forest Institute.
- GEUDENS, G. 2000. Gewestbos Ravels. Excursiegids. Gontrode: Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, Afdeling Bos en Groen.
- GEUDENS, G., VANHELLEMONT, M. & NYSSSEN, B. 2009. De wisselende rol van Amerikaanse Vogelkers in het bosbeheer. *Bosrevue*, 1 - 7.
- GLASS, S. V. & ZELINKA, S. L. 2010. Chapter 4: Moisture Relations and Physical Properties of Wood. In: BERGMAN, R.; CAI, Z.; CARLL, C. G.; CLAUSEN, C. A.; DIETENBERGER, M. A.; FALK, R. H.; FRIHART, C. R.; GLASS, S. V.; HUNT, C. G.; IBACH, R. E.; KRETSCHMANN, D. E.; LEBOW, S. T.; RAMMER, D. R.; ROSS, R. J.; STARK, N. M.; WACKER, J. P.; WANG, X.; WHITE, R. H.; WIEDENHOEFT, A. C.; WIEMANN, M. C. & ZELINKA, S. L. (eds.) *Wood Handbook. General Technical Report FPL-GTR-190*. Madison, Wisconsin, U.S.A.: Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- GOBLET D'ALVIELLA, C. F. 1922. *Prunus serotina* et *Prunus virginiana*. *Bulletin de la Société Centrale Forestière de Belgique*, 25, 309-318.
- GODEFROID, S., PHARTYAL, S. S., WEYEMBERGH, G. & KOEDAM, N. 2005. Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management*, 210, 91-105.
- GOND, V., DE PURY, D. G. G., VEROUSTRAETE, F. & CEULEMANS, R. 1999. Seasonal variations in leaf area index, leaf chlorophyll, and water content; scaling-up to estimate fAPAR and carbon balance in a multilayer, multispecies temperate forest. *Tree Physiology*, 19, 673-679.
- GRISEZ, T. J. 1975. Flowering and seed production in seven hardwood species. *USDA Forest Service Research Paper NE-315*. Upper Darby, Pennsylvania, USA: Northeastern Forest Experiment Station.
- GRISEZ, T. J., BARBOUR, J. R. & KARRFALT, R. P. 2008. Rosaceae—Rose family. *Prunus* L.: cherry, peach, and plum. In: USDA FOREST SERVICE (ed.) *The Woody Plant Seed Manual. USDA Forest Service Agricultural Handbook 727*. accessed on-line at http://www.nsl.fs.fed.us/nsl_wpsm.html on 5 March 2011: USDA Forest Service.

- GRÜNEWALD, C., BREITBACH, N. & BÖHNING-GAESE, K. 2010. Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. *Basic and Applied Ecology*, 11, 532-541.
- HAAG, C. & WILHELM, U. 1998. Arbeiten mit unerwünschter Baumart oder Verschleppen einer Katastrophe? *AFZ Der Wald*, 53, 276 - 279.
- HALLEUX, L. 1902. Causerie sur la Campine. *Bulletin de la Société Centrale Forestière de Belgique*, 9, 421-430, 489-498, 560-569.
- HAMILTON, W. J., JR. 1935. Notes on Food of Red Foxes in New York and New England. *Journal of Mammalogy*, 16, 16-21.
- HERNÁNDEZ, Á. 2008. Cherry removal by seed-dispersing mammals: mutualism through commensal association with frugivorous birds. *Polish Journal of Ecology*, 56, 127-138.
- HOLLE, B. V. & SIMBERLOFF, D. 2005. ECOLOGICAL RESISTANCE TO BIOLOGICAL INVASION OVERWHELMED BY PROPAGULE PRESSURE. *Ecology*, 86, 3212-3218.
- HONNAY, O., ENDELS, P., VEREECKEN, H. & HERMY, M. 1999. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity & Distributions*, 5, 129-141.
- HOPPE, W. G. 1988. Seedfall Pattern of Several Species of Bird-Dispersed Plants in an Illinois Woodland. *Ecology*, 69, 320-329.
- HORSLEY, S. B. 1993. Mechanisms of interference between hay-scented fern and black cherry. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 2059 - 2069.
- HORSLEY, S. B. & GOTTSCHALK, K. W. 1993. Leaf area and net photosynthesis during development of *Prunus serotina* seedlings. *Tree Physiol*, 12, 55-69.
- HORSLEY, S. B., STOUT, S. L. & DECALESTA, D. S. 2003. WHITE-TAILED DEER IMPACT ON THE VEGETATION DYNAMICS OF A NORTHERN HARDWOOD FOREST. *Ecological Applications*, 13, 98-118.
- HOUGH, A. F. 1936. A Climax Forest Community on East Tionesta Creek in Northwestern Pennsylvania. *Ecology*, 17, 9-28.
- HOUGH, A. F. 1960. Silvical characteristics of black cherry (*Prunus serotina*). Upper Darby, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- HOUGH, A. F. & FORBES, R. D. 1943. The Ecology and Silvics of Forests in the High Plateau of Pennsylvania. *Ecological Monographs*, 13, 299-320.
- HOUGH, A. F. & TAYLOR, R. F. 1946. Response of Allegheny Northern Hardwoods to Partial Cutting. *Journal of Forestry*, 44, 30-38.
- HUNTZINGER, H. J. 1964. Germination, survival, and first-year growth of Black Cherry under various seedbed and supplemental treatments. Upper Darby, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- HUNTZINGER, H. J. 1967. Seeding black cherry in regeneration cuttings. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station: Upper Darby, PA.
- HUNTZINGER, H. J. 1968. Methods for handling black cherry seed. Upper Darby, PA: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- HUNTZINGER, H. J. 1971. Long-term storage of black cherry seed is it effective? *Tree Planters' Notes*, 22, 2.
- HUSCH, B. 1954. The Regeneration of *Prunus Serotina* in Northwestern Pennsylvania Following Cutting. *Ecology*, 35, 11-17.
- JACKSON, L. W. R. 1967. Effect of Shade on Leaf Structure of Deciduous Tree Species. *Ecology*, 48, 498-499.

- JANSSENS, P., VERTRIST, I., HERMAN, B., LUST, N., BEA, K., BUYSSE, W., LAUWERS, D. & VERCAUTEREN, E. 1993. Lange Termijnplanning Bosbouw. Boekdeel 1: Strategische planning en programmatie. Brussel: Onderzoek in opdracht van AMINAL Bestuur Natuurbehoud en -ontwikkeling. Mens en Ruimte vzw; Dienst Waters en Bossen, Universiteit Gent Laboratorium voor Bosbouw.
- JOHNSTONE, I. M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews*, 61, 369-394.
- JUHÁSZ, M., BAGI, I. & CSINTALAN, Z. 2009. The critical effect of drought stress on the invading features of bird cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) during dispersion stage on a sanddune area in Hungary. Proceedings of the VIII. Alps-Adria Scientific Workshop, 27 April–2 May 2009, Neum, Bosnia-Herzegovina. *Cereal Research Communications*, 37.
- KAYS, J. S. & CANHAM, C. D. 1991. Effects of Time and Frequency of Cutting on Hardwood Root Reserves and Sprout Growth. *Forest Science*, 37, 524 - 539.
- KINT, V. 2003. *Structural development in ageing Scots pine (Pinus sylvestris L.) stands in Western Europe*. PhD, Universiteit Gent.
- KOBE, R. K. 1997. Carbohydrate Allocation to Storage as a Basis of Interspecific Variation in Sapling Survivorship and Growth. *Oikos*, 80, 226-233.
- KONINKLIJK NEDERLANDS METEOROLOGISCH INSTITUUT 2009. Klimaatverandering in Nederland. Aanvullingen op de KNMI'06 scenario's. De Bilt: Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut.
- KOSTER, E. 2009. The "European Aeolian Sand Belt": Geoconservation of Drift Sand Landscapes. *Geoheritage*, 1, 93-110.
- KOUTIKA, L.-S., VANDERHOEVEN, S., CHAPUIS-LARDY, L., DASSONVILLE, N. & MEERTS, P. 2007. Assessment of changes in soil organic matter after invasion by exotic plant species. *Biology and Fertility of Soils*, 44, 331 - 341.
- KOWARIK, I. 2003. Human Agency in Biological Invasions: Secondary Releases Foster Naturalisation and Population Expansion of Alien Plant Species. *Biological invasions*, 5, 293-312.
- KREFTING, L. W. & ROE, E. I. 1949. The Role of Some Birds and Mammals in Seed Germination. *Ecological Monographs*, 19, 269-286.
- KRETSCHMANN, D. E. 2010. Chapter 5: Mechanical Properties of Wood. In: BERGMAN, R.; CAI, Z.; CARLL, C. G.; CLAUSEN, C. A.; DIETENBERGER, M. A.; FALK, R. H.; FRIHART, C. R.; GLASS, S. V.; HUNT, C. G.; IBACH, R. E.; KRETSCHMANN, D. E.; LEBOW, S. T.; RAMMER, D. R.; ROSS, R. J.; STARK, N. M.; WACKER, J. P.; WANG, X.; WHITE, R. H.; WIEDENHOEFT, A. C.; WIEMANN, M. C. & ZELINKA, S. L. (eds.) *Wood handbook - Wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190*. Madison, Wisconsin, U.S.A.: Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- KRUEGER, L. M., PETERSON, C. J., ROYO, A. A. & CARSON, W. P. 2009. Evaluating relationships among tree growth rate, shade tolerance, and browse tolerance following disturbance in an eastern deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2460 - 2469.
- KUITERS, A. T. & SLIM, P. A. 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation*, 105, 65-74.
- LECLERCQ, W. L. 1960. Dennenmoorder en *Prunus serotina*. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, 32, 74 - 75.
- LEFKOVITCH, L. P. 1965. The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*, 21, 1-18.

- LESLIE, P. H. 1945. On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- LESLIE, P. H. 1948. Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics. *Biometrika*, 35, 213-245.
- LEUSCHNER, C. 1991. Driving forces and limiting factors in long-term dynamics of forest ecosystems on sandy soils. Göttingen: University of Göttingen.
- LEVINE, J. M. 2000. Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science*, 288, 852-854.
- LI, C. P., SWAIN, E. & POULTON, J. E. 1992. Prunus serotina Amygdalin Hydrolase and Prunasin Hydrolase: Purification, N-Terminal Sequencing, and Antibody Production. *Plant Physiology*, 100, 282-290.
- LOCKWOOD, J. L., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 223-228.
- LONG, R. P., HORSLEY, S. B. & LILJA, P. R. 1999. Impact of forest liming on growth, vigor, and reproduction of sugar maple and associated hardwoods. In: HORSLEY, S. B. & LONG, R. P. (eds.) *Sugar maple ecology and health: proceedings of an international symposium. 1998 June 2-4; Warren, PA*. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station.
- LORENZ, K., PRESTON, C. M., KRUMREI, S. & FEGER, K.-H. 2004. Decomposition of needle/leaf litter from Scots pine, black cherry, common oak and European beech at a conurbation forest site. *European Journal of Forest Research*, 123, 177 - 188.
- MADDELEIN, D., MEYEN, S. & LUST, N. 1991. Driving forces and limiting factors in long-term dynamics of forest ecosystems on Sandy soils. Gent: University of Ghent. Laboratory of Forestry.
- MALCORPS, J., TOBBACK, B., LACHAERT, P. & BEX, J. 2001. Voorstel van decreet van de heren Johan Malcorps, Bruno Tobback, Patrick Lachaert en Jos Bex houdende vermindering van het gebruik van pesticiden door openbare diensten in het Vlaamse Gewest (opschrift gewijzigd door de Commissie : Voorstel van decreet houdende vermindering van het gebruik van bestrijdingsmiddelen door openbare diensten in het Vlaamse Gewest). In: PARLEMENTAIRE DOCUMENTEN VLAAMS PARLEMENT (ed.) *Stuk 611 (2000-2001) – Nr. 1*.
- MARQUIS, D. A. 1982. Effect of advance seedling size and vigor on survival after clearcutting. Broomall, PA, U.S.A.: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- MARQUIS, D. A. 1990. Prunus serotina Ehrh. Black Cherry. *Silvics of North America. Volume 2: hardwoods*. . Washington, DC: United States Department of Agriculture. Forest Service.
- MARQUIS, D. A. & BRENNEMAN, R. 1981. The impact of deer on forest vegetation in Pennsylvania. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experimental Station: Broomall, PA.
- MARTENS, N. 1991. *Houtvesterij Bree 1891 - 1991*, Bree.
- MARTENS, N. 2011. *RE: Mondelinge mededeling*.
- MERZ, R. W. & BOYCE, S. G. 1958. Reproduction of upland hardwoods in Southeastern Ohio.
- MILLER, G. W. 1997. Stand dynamics in 60-year-old Allegheny hardwoods after thinning. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1645 -1657.
- MINARAAD 1998. *Advies van 6 oktober 1998 over criteria voor duurzaam bosbeheer*, Brussel, Milieu- en Natuurraad van Vlaanderen.

- MOURIK, J. & EHRENBURG, A. 2007. Amerikaanse vogelkers in de Amsterdamse Waterleidingduinen, voortgang van de invasie en de bestrijding 2004 - 2006. Amsterdam: Waternet.
- MULLIGAN, G. A. & MUNRO, D. B. 1981. The biology of Canadian weeds. 51. *Prunus virginiana* L. and *P. serotina* Ehrh. *Canadian Journal of Plant Science*, 61, 977 - 992.
- MÜNTE, M. & CHRISTOPH, M. 2010. *Die waldbauliche Problematik der Spätblühenden Traubenkirsche in den Berliner Wäldern und ihre Zurückdrängung, speziell der biologischen Bekämpfung durch den einheimischen Violetten Knorpelschichtpilz (Chondrostereum purpureum)*. [Online]. accessed on-line at <http://www.prunus-serotina.eu> on 8 November 2010. Available: <http://www.prunus-serotina.de/> [Accessed 8 November 2010].
- MUYS, B. & MADDELEIN, D. 1993. De Amerikaanse vogelkers: van troefkaart tot bospest. *Groene Band*, 23.
- MUYS, B., MADDELEIN, D. & LUST, N. 1992. Ecology, practice and policy of Black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) management in Belgium. *International Conference of Forest Vegetation Management - April 27 - May 1 1992*. Auburn, Alabama.
- NIINEMETS, Ü. & VALLADARES, F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76, 521-547.
- NOWAK, C. A. 1996. Wood volume increment in thinned, 50- to 55-year-old, mixed-species Allegheny hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 819 - 835.
- NOWAKOWSKA, K. M. & HALAREWICZ, A. 2006. Coleoptera found on neophyte *Prunus serotina* (Ehrh.) within forest community and open habitat. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* [Online], 9. Available: <http://www.ejpau.media.pl/volume9/issue1/art-05.html> [Accessed 18 October].
- NYSSSEN, B. 1998. De Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina* Ehrh.): Bospest bestrijden met de Zwarte kers. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, 70, 291 - 302.
- NYSSSEN, B. 2010. Inburgering van de Amerikaanse vogelkers. De moeizame omgang met biologische globalisering. Geldrop: Bosgroep Zuid Nederland.
- NYSSSEN, B. 2011. Mondelinge mededeling.
- O'HANLON-MANNERS, D. L. & KOTANEN, P. M. 2006. Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: effects of habitat and host ecology. *Plant Ecology*, 187, 49-58.
- OOSTERBAAN, B. W. J. & ESSELAAR, J. 2008. Amerikaanse vogelkers in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Kartering 2008. Honselersdijk - Alkmaar, Nederland: Van der Goes en Groot Ecologisch Onderzoeks- en Adviesbureau.
- ORROCK, J. L. & DAMSCHEN, E. I. 2005. Corridors cause differential seed predation. *Ecological Applications*, 15, 793 - 798.
- ORTIZ-PULIDO, R. & RICO-GRAY, V. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*, 91, 523-527.
- OSIER, T. L. & JENNINGS, S. M. 2007. Variability in host-plant quality for the larvae of a polyphagous insect folivore in midseason: the impact of light on three deciduous sapling species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123, 159-166.
- PAIRON, M. 2007. *Ecology and population genetics of an invasive forest tree species: Prunus serotina Ehrh.* Docteur en Sciences Agronomiques et Ingénierie Biologique PhD, Université catholique de Louvain
- PAIRON, M., CHABRERIE, O., CASADO, C. M. & JACQUEMART, A.-L. 2006. Sexual regeneration traits linked to black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) invasiveness. *Acta Oecologica*, 30, 238-247.
- PAIRON, M. & JACQUEMART, A.-L. 2005. Disomic Segregation of Microsatellites in the Tetraploid *Prunus serotina* Ehrh. (Rosaceae). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 130, 729-734.

- PAIRON, M., JONARD, M. & JACQUEMART, A.-L. 2006. Modeling seed dispersal of black cherry, an invasive forest tree: how microsatellites may help? *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 1385-1394.
- PAIRON, M., PETITPIERRE, B., CAMPBELL, M., GUIBAN, A., BROENNIMANN, O., BARET, P. V., JACQUEMART, A.-L. & BESNARD, G. 2010. Multiple introductions boosted genetic diversity in the invasive range of black cherry (*Prunus serotina*; Rosaceae). *Annals of Botany*, 105, 881-890.
- PAN, C., TAJCHMAN, S. J. & KOCHENDERFER, J. N. 1997. Dendroclimatological analysis of major forest species of the central Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 98, 77-87.
- PAQUETTE, A., BOUCHARD, A. & COGLIASTRO, A. 2006. Successful under-planting of red oak and black cherry in early-successional deciduous shelterwoods of North America. *Annals of Forest Science*, 63, 823-831.
- PAQUETTE, A., BOUCHARD, A. & COGLIASTRO, A. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest Ecology and Management*, 241, 278-287.
- PARKER, J., RICHIE, L., LIND, E. & MALONEY, K. 2010. Land use history alters the relationship between native and exotic plants: the rich don't always get richer. *Biological invasions*, 12, 1557-1571.
- PETITPIERRE, B. 2008. *Ecological and phylogeographical approach of a biological invasion: Prunus serotina, a case study*. Master of Sciences in Evolutionary and Conservation Biology, Université de Lausanne.
- PFISTER, J. A. 1999. Behavioral Strategies for Coping with Poisonous Plants. Idaho Forest, Wildlife & Range Experimental Station Bulletin 70. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*.
- PHARTYAL, S., GODEFROID, S. & KOEDAM, N. 2009. Seed development and germination ecophysiology of the invasive tree *Prunus serotina* (Rosaceae) in a temperate forest in Western Europe. *Plant Ecology*, 204, 285-294.
- PICKETT, S. T. A. & WHITE, P. S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, San Diego, California, USA, Academic Press.
- PITCHER, J. A. 1982. Phenotype Selection and Half-Sib Family Performance in Black Cherry. *Forest Science*, 28, 251 - 256.
- PROVENZA, F. D. 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of Animal Science*, 74, 2010.
- PROVENZA, F. D., VILLALBA, J. J., DZIBA, L. E., ATWOOD, S. B. & BANNER, R. E. 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research*, 49, 257-274.
- QUÉRITET, G. 1922. Le domaine du Mick à Brasschaet. *Bulletin de la Société Centrale Forestière de Belgique*, 29, 352 - 364.
- RANNEY, T. G. 1994. Differential Tolerance of Eleven *Prunus* Taxa to Root Zone Flooding. *Journal of Environmental Horticulture*, 12, 138 - 141.
- READER, R. J., BONSER, S. P., DURALIA, T. E. & BRICKER, B. D. 1995. Interspecific variation in tree seedling establishment in canopy gaps in relation to tree density. *Journal of Vegetation Science*, 6, 609-614.
- REMMERT, H. (ed.) 1991. *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*, Berlin: Springer-Verlag.
- RICHARDSON, D. M. & PYŠEK, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.

- RILEY, P., COTTER, J., CONTIERO, M., WATTS, M., PRICE, B. & PISPINI, M. 2011. Herbicide tolerance and GM crops. Why the world should be Ready to Round Up glyphosate. Executive summary and report. Exeter, UK: Greenpeace Research laboratories.
- RISTAU, T. E. & HORSLEY, S. B. 1999. Pin cherry effects on Allegheny hardwood stand development. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 73-84.
- ROACH, B. A. 1977. A Stocking Guide for Allegheny Hardwoods and Its Use in Controlling Intermediate Cuttings. Upper Darby, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- ROSSELL, J. C. R., GORSIRA, B. & PATCH, S. 2005. Effects of white-tailed deer on vegetation structure and woody seedling composition in three forest types on the Piedmont Plateau. *Forest Ecology and Management*, 210, 415-424.
- ROUFFIGNON 1899. Une visite du parc du domaine de la guerre à Beverloo. *Bulletin de la Société Centrale Forestière de Belgique*, 6, 294 - 299.
- SANTAMOUR, F. S. 1998. Amygdalin in *Prunus* leaves. *Phytochemistry*, 47, 1537-1538.
- SCHAUMANN, F. & HEINKEN, T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 197, 370-378.
- SCHELHAAS, M.-J. & DE VOS, B. 2010. Invloed van storm op bos. In: DEN OUDEN, J.; MUYS, B.; MOHREN, F. & VERHEYEN, K. (eds.) *Bosecologie en Bosbeheer*. Leuven: ACCO.
- SCHERZINGER, W. 1999. Mosaik-Zyklus-Konzept. In: KONOLD, W.; BÖCKER, R. & HAMPICKE, U. (eds.) *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. Kompendium zu Schutz und Entwicklung von Lebensräumen und Landschaften*. Landsberg am Lech: ecomed verlagsgesellschaft.
- SCHREEG, L. A., KOBE, R. K. & WALTERS, M. B. 2005. Tree seedling growth, survival, and morphology in response to landscape-level variation in soil resource availability in northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 263 - 273.
- SCHULTZ, J., BEYER, P. & WILLIAMS, J. 2002. Propagation protocol for production of container *Prunus serotina* Ehrh. plants. *Native Plant Network*. URL: <http://www.nativeplantnetwork.org> (accessed 8 March 2011). Hiawatha National Forest, Marquette, Michigan.: USDA Forest Service.
- SEBERT-CUVILLIER, E. 2008. *Modélisation de la dynamique invasive du cerisier tardif (Prunus serotina Ehrh.) en système forestier tempéré à deux échelles spatiales*. PhD Doctorat en Mathématiques, Université de Picardie Jules Verne.
- SEBERT-CUVILLIER, E., PACCAUT, F., CHABRERIE, O., ENDELS, P., GOUBET, O. & DECOCQ, G. 2007. Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: A stochastic matrix model. *Ecological Modelling*, 201, 127-143.
- SILVERTOWN, J. W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*, London, Longman.
- SMITH, A. J. 1975. Invasion and Ecdysis of Bird-Disseminated Woody Plants in a Temperate Forest Sere. *Ecology*, 56, 19-34.
- SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113, 194-202.
- SOL, D., VILÀ, M. & KÜHN, I. 2008. The comparative analysis of historical alien introductions. *Biological invasions*, 10, 1119-1129.
- SOURBRON, H. 1993. Werk voor 33 man in het Bosbouwproject Kempen. *Het Belang van Limburg*, 23 december, p.11.
- SPINNER, G. P. & OSTROM, G. F. 1945. First Fruiting of Woody Food Plants in Connecticut. *The Journal of Wildlife Management*, 9, 79.

- STAATSBOSBEHEER 1984. *Prunus serotina* Ehrh. : beleid en beheer van het Staatsbosbeheer ten aanzien van *Prunus serotina*, Utrecht, Staatsbosbeheer. Afdeling Bosontwikkeling. Inspectie Bosbouw.
- STARFINGER, U. 1990. Die Einbürgerung der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* Ehrh.) in Mitteleuropa. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung*, 1 - 119.
- STARFINGER, U., KOWARIK, I., RODE, M. & SCHEPKER, H. 2003. From Desirable Ornamental Plant to Pest to Accepted Addition to the Flora? – the Perception of an Alien Tree Species Through the Centuries. *Biological invasions*, 5, 323-335.
- STOHLGREN, T. J., BARNETT, D. T. & KARTESZ, J. T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 11-14.
- STOUT, S. L. 7 juli 2011. RE: Persoonlijke communicatie. Type to BUYSSE, W.
- SWAIN, E., LI, C. P. & POULTON, J. E. 1992. Development of the Potential for Cyanogenesis in Maturing Black Cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) Fruits. *Plant Physiol.*, 98, 1423-1428.
- SWAIN, E. & POULTON, J. E. 1994. Utilization of Amygdalin during Seedling Development of *Prunus serotina*. *Plant Physiol.*, 106, 437-445.
- THEOHARIDES, K. A. & DUKES, J. S. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176, 256-273.
- THOMAS, A. & VANDEKERKHOVE, K. 2004. Een vergelijking van beheerrichtlijnen voor bossen en invulling van verschillende beschermingsstatuten aan de hand van bosbeheerrichtlijnen. *Onderzoek uitgevoerd in opdracht van AMINAL – afdeling Natuur en afdeling Bos & Groen*. Geraardsbergen: Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer.
- TILMAN, D. 1978. Cherries, Ants and Tent Caterpillars: Timing of Nectar Production in Relation to Susceptibility of Caterpillars to Ant Predation. *Ecology*, 59, 686-692.
- TRIMBLE JR., G. R. 1965. Species composition changes under individual tree selection cutting in cove hardwoods. Upper Darby, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- TRIPLER, CANHAM, INOUE & SCHNURR 2002. Soil nitrogen availability, plant luxury consumption, and herbivory by white-tailed deer. *Oecologia*, 133, 517-524.
- UMEKI, K., KIKUZAWA, K. & STERCK, F. J. 2010. Influence of foliar phenology and shoot inclination on annual photosynthetic gain in individual beech saplings: A functional-structural modeling approach. *Forest Ecology and Management*, 259, 2141-2150.
- URBAN, J., TATARINOV, F., NADEZHDINA, N., ČERMÁK, J. & CEULEMANS, R. 2009. Crown structure and leaf area of the understorey species *Prunus serotina*. *Trees - Structure and Function*, 23, 391-399.
- VAARTAJA, O. 1952. Forest humus quality and light conditions as factors influence damping-off. *Phytopathology*, 42, 501 - 506.
- VAN DEN DRIESCH, R. 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *The Botanical Review*, 40, 347-394.
- VAN DEN MEERSCHAUT, D. 1996. Amerikaanse vogelkers vogelvrij. Richtlijnen tot integrale bestrijding. Brussel: Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap. Afdeling Bos en Groen.
- VAN DER BILT, E. W. G. 1989. Extensieve begrazing met heideschapen. *De Levende Natuur*, 90, 108 - 114.

- VAN DER KRUIS, A. 1990. De ontwikkeling van natuurlijke waarden in bossen op zandgronden: een evaluatie van natuurbosbeheer. Utrecht: Stichting Kritisch Bosbeheer.
- VAN UYTVANCK, J., DE BLUST, G., DEMOLDER, H., VAN LOOY, K., THOMAES, A., DE KEERSMAEKER, L., VANDEKERKHOVE, K., ADRIAENS, P., ADRIAENS, D., PACKET, J., LEYSSEN, A., DENYS, L., AUDENAERT, T. & JOSTEN, D. (eds.) 2010. *Vademecum Beheer van Europese Habitats en Soorten voor particuliere beheerders van terreinen binnen Natura 2000 gebieden. Werkdocument 08/06/2010.*, Brussel: INBO.
- VANDERHOEVEN, S., DASSONVILLE, N. & MEERTS, P. 2005. Increased Topsoil Mineral Nutrient Concentrations Under exotic invasive plants in Belgium. *Plant & Soil*, 275, 169-179.
- VANHELLEMONT, M. 2009. *Present and future population dynamics of Prunus serotina in forests in its introduced range*. PhD in Applied Biological Sciences: Land & Forest Management PhD, Universiteit Gent.
- VANHELLEMONT, M., BAETEN, L., DE KEERSMAEKER, L., VANDEKERKHOVE, K., HERMY, M. & VERHEYEN, K. 2009. Is Amerikaanse vogelkers overall even invasief? *De Levende Natuur*, 110, 339 - 343.
- VANHELLEMONT, M., BAETEN, L., HERMY, M. & VERHEYEN, K. 2009. The seedling bank stabilizes the erratic early regeneration stages of the invasive *Prunus serotina*. *Ecoscience*, 16, 452 - 460.
- VANHELLEMONT, M., BAETEN, L., HERMY, M. & VERHEYEN, K. 2010. Patterns of *Prunus serotina* invasion in two contrasting forests. In: SEGERS, H. & BRANQUART, É. (eds.) *Science Facing Aliens. Proceedings of a scientific meeting on Invasive Alien Species held in Brussels, May 11th, 2009* Brussels: Belgian Biodiversity Platform
- VANHELLEMONT, M., BAETEN, L., VERBEECK, H., HERMY, M. & VERHEYEN, K. 2011. Long-term scenarios of the invasive black cherry in pine-oak forest: Impact of regeneration success. *Acta Oecologica*, 37, 203 - 2011.
- VANHELLEMONT, M., CALLE, B., ELIAT-ELIAT, O., SCHELFHOUT, S., VAN DE VIJVER, E. & VERHEYEN, K. 2008. Bestrijding van Amerikaanse vogelkers In Vlaanderen: stand van zaken. *Bosrevue*, 1 - 5.
- VANHELLEMONT, M., VERHEYEN, K., DE KEERSMAEKER, L., VANDEKERKHOVE, K. & HERMY, M. 2009. Does *Prunus serotina* act as an aggressive invader in areas with a low propagule pressure? *Biological invasions*, 11, 1451-1462.
- VERHEYEN, K., VANHELLEMONT, M., STOCK, T. & HERMY, M. 2007. Predicting patterns of invasion by black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in Flanders (Belgium) and its impact on the forest understorey community. *Diversity and Distributions*, 13, 487-497.
- VERLINDE, R. & VERBEKE, W. 1995. *Natuurgetrouwe bosbouw*, Hoeilaart, Educatief Bosbouwcentrum Groenendaal.
- VITOUSEK, P. M. 1990. Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies. *Oikos*, 57, 7-13.
- VLAAMS PARLEMENT 1998a. Resolutie betreffende de instelling van een certificaat voor duurzaam bosbeheer in het kader van het invoeren van een ecolabel voor hout. In: PARLEMENTAIRE DOCUMENTEN VLAAMS PARLEMENT (ed.) *Stuk 913 (1997-1998) – Nr. 3*.
- VLAAMS PARLEMENT 1998b. Voorstel van resolutie – van mevrouw Vera Dua, de heer Leonard Quintelier, mevrouw Anny De Maght-Aelbrecht en de heren Bruno Tobback

- en Johan Sauwens – betreffende de instelling van een certificaat voor duurzaam bosbeheer in het kader van het invoeren van een ecolabel voor hout. In: VLAAMS PARLEMENT (ed.) *Stuk 913 (1997-1998) – Nr. 1*.
- WALRAVEN, M. & VAN LOON, E. 1982. *Bossen met oude exemplaren van Amerikaanse Vogelkers*. LH.
- WALTERS, M. B. & REICH, P. B. 1999. Research review. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 143, 143-154.
- WATERINCKX, M. & ROELANDT, B. 2001. De bosinventarisatie van het Vlaamse Gewest. Resultaten van de eerste inventarisatie 1997-1999. Brussel: Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, afdeling Bos en Groen.
- WAUTERS, L. 2008. *Populatiedynamiek van Amerikaanse vogelkers (Prunus serotina Ehrh.) in het bosreservaat Ossenbos (de Veluwe, Nederland)*. Bio-ingenieur in het land- en bosbeheer MsC, Universiteit Gent.
- WHITNEY, G. G. 1990. The history and status of the Hemlock-hardwood forests of the Allegheny plateau. *Journal of Ecology*, 78, 443 - 458.
- WHITNEY, G. G. & DECANT, J. P. 2003. Physical and historical determinants of the pre- and post-settlement forests of northwestern Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1683 – 1697.
- WILLEMS, S. 2008. *Evaluatie van enkele technieken met betrekking tot Prunusbestrijding* [Online]. Bosgroepforum. Available: <http://www.bosgroep.be/bosgroepforum/viewtopic.php?f=15&t=181> [Accessed 14 november 2011].
- WILLEMS, S. 2009. *Prunusbestrijding, stand van zaken september 2009*. [Online]. Verkregen op 18 oktober 2010 van <http://www.bosgroepen.be/bosgroepforum/viewtopic.php?f=15&t=220&start=0&sid=46dba6f94d512b6432a7c212667a7fe9#p474>. Available: <http://www.bosgroepen.be/bosgroepforum/viewtopic.php?f=15&t=220&start=0&sid=46dba6f94d512b6432a7c212667a7fe9#p474> [Accessed 18 oktober 2010].
- WILLIAMSON, O. E. 1985. *The economic institutions of capitalism: Firms, markets, relational contracting*, New York and London, Free Press.
- WINGET, C. H. 1968. Species composition and development of second growth hardwood stands in Quebec. *The Forestry Chronicle*, 44, 31-35.