

# The role of changes in regeneration dynamics for tree species composition and diameter structure in forests

**Doctoral Thesis**

**Author(s):**

Didion, Markus Peter

**Publication date:**

2009

**Permanent link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005956793>

**Rights / license:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#)

DISS. ETH NO. 18398

**The role of changes in regeneration dynamics  
for tree species composition and diameter  
structure in forests**

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

MARKUS PETER DIDION

Master of Resource Management (Simon Fraser University, Burnaby, Canada)

Date of birth: 13 September 1972

Citizen of Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. H. Bugmann

Dr. A. D. Kupferschmid

Prof. Dr. M. J. Lexer

2009

## Summary

Due to the longevity of trees, forests tend to adapt only slowly to environmental changes by means of succession. Therefore tree regeneration plays a significant role in forest development as illustrated in the introductory part 1 of this dissertation. Due to factors such as large spatial heterogeneity and large number of small seedlings and saplings that make measurements of their population difficult, long-term data on tree regeneration are scarce. Increasing disturbance to forest regeneration caused, for example, by insects and, particularly, by ungulates has been found to cause changes to stand structure and species composition. To examine the effect of changes in regeneration dynamics on forest development at the temporal scale of forest succession, i.e., decades and centuries, simulation models need to be used. The overall objective of this research was to contribute to a better understanding of the effect of changes in regeneration patterns on tree species composition and diameter structure in forests. I used ungulate herbivory as a surrogate for processes that affect tree regeneration.

In part 2, I examined the performance of three forest succession models, i.e., two versions of FORCLIM (v2.9.1 and v2.9.3) and PICUS v1.4.1, to represent juvenile tree numbers for regional forest types in the Swiss Alps based on National Forest Inventory data. I found that the models had clear deficiencies in the simulation of successional patterns and of juvenile tree numbers. I concluded that the simulated forest structure is not sufficiently realistic to examine the effects of ungulate herbivory on long-term forest development (part 2.A). In a case study comparing simulation results with long-term forest research data, I was able to clearly identify the overestimation of leaf area in FORCLIM as the cause for the inaccurate representation of juvenile tree numbers (part 2.B).

Based on this knowledge, I improved the representation of the light regime in the FORCLIM model in part 3. I built upon the work by Wehrli et al. (2007) and replaced the static relationship between tree diameter and leaf area of earlier model versions by feedbacks between a) light availability and leaf area per tree, and b) leaf area per tree and diameter growth rate to account for the self-pruning in real stands. The evaluation of the new model, FORCLIM v2.9.5, based on measured data from long-term growth-and-yield research plots and information on the potential natural vegetation along a climate gradient in Europe was encouraging and justified further model application to examine the effect of changes in regeneration dynamics on long-term forest development.

The removal of above-ground biomass through ungulate browsing is a well-known mechanism that affects forest regeneration through seedling and sapling establishment rates and growth. In part 4, I used FORCLIM v2.9.5 to investigate the impacts of three browsing-related phenomena: a) temporal changes in animal densities and thus oscillations in the browsing intensity; b) changes in the importance of browsing as a limiting factor relative to other environmental limitations and thus the fraction of years in which browsing is limiting for ingrowth; and c) changes in the suppression effect of browsing on tree growth and hence different ingrowth rates for slow- vs. fast-growing trees. The results showed that browsing effects differ by site, and that temporal fluctuations in browsing intensity can be more appropriate for guaranteeing the persistence of species that are sensitive to browsing than approaches that aim at maintaining constant animal densities.

In part 5, I examined the combined effects of ungulate herbivory and climate change. For this study, I refined the relationship between browsing pressure and browsing-induced mortality of seedlings and saplings up to 1.27 cm dbh in FORCLIM, which resulted in version 2.9.6. In addition, I revised the species-specific sensitivities to browsing (cf. Appendix III). In simulations along altitudinal gradients in three climatically different regions in Switzerland, I investigated research questions regarding a) altitudinal range shifts in response to climate change, b) the consequences for tree species composition, and c) the combined effect of climate change and ungulate herbivory. The increase in temperature led to an upslope shift of species, but the species responded differently to climate change, which caused a succession to new stand types. Ungulate herbivory changed species composition and reduced both basal area and tree numbers. While climate change partially compensated for reductions in basal area caused by ungulate herbivory, the combined effect of these two agents on the mix of the dominant species and forest type was non-additive.

In conclusion, this dissertation provided new insights into the response of forests to changes in regeneration dynamics. These new insights were discussed in the synthesis (part 6). The investigation of the effect of temporal changes in ingrowth rates on long-term forest development demonstrated that a re-consideration of ungulate management is warranted. Further, I was able to contribute to the development and improvement of forest succession models as crucial tools for fundamental and applied research.

## Zusammenfassung

Aufgrund des hohen Lebensalters vieler Baumarten können sich Wälder in der Regel nur über lange Zeiträume hinweg mittels Sukzession an Änderungen in Umweltbedingungen anpassen. Wie im einleitenden Teil 1 dieser Dissertation erläutert, kommt der Baumverjüngung in Wäldern daher eine besondere Rolle in der Waldentwicklung zu. Infolge von Faktoren wie einer starken räumlichen Heterogenität und einer grossen Anzahl von Keimlingen, die eine regelmässige Aufnahme erschweren, sind Daten zur Etablierung und Entwicklung der Baumverjüngung nur ungenügend vorhanden. Zunehmende Störungen der Baumverjüngung, verursacht zum Beispiel durch Insekten und insbesondere durch Ungulaten, werden als Auslöser für Veränderungen in der Artenzusammensetzung und der Durchmesserstruktur in Wäldern angenommen. Um den Einfluss von Änderungen in der Verjüngungsdynamik über den Zeitraum der Waldsukzession, d.h. Jahrzehnte bis Jahrhunderte, zu untersuchen, sind Simulationsmodelle nötig. Das übergeordnete Ziel dieser Arbeit war es, zu einem besseren Verständnis der Einflüsse von Veränderungen in der Baumverjüngung auf die langfristige Waldentwicklung beizutragen.

In Teil 2 dieser Arbeit wurde das Verhalten dreier Waldsukzessionsmodelle, d.h. zwei Versionen von FORCLIM (v2.9.1 und v2.9.3) sowie PICUS v1.4.1, bezüglich der Simulation von Stammzahlen in unteren Durchmesserklassen in vorherrschenden Waldtypen in den Schweizer Alpen basierend auf Nationalen Waldinventurdaten untersucht. Die Modelle hatten klare Schwächen, die Muster der Sukzession und Stammzahlen der unteren Durchmesserklassen zu repräsentieren. Die Ergebnisse wiesen stark daraufhin, dass die Waldstruktur unzureichend realistisch simuliert war, um den Einfluss von Verbisseffekten durch Ungulaten auf die langfristige Waldentwicklung zu untersuchen (Teil 2.A). Unter Einbezug von Simulationen von Beständen aus Ertragskundlichen Flächen, konnte die Überschätzung der Blattfläche im Modell FORCLIM eindeutig als Ursache der Unterschätzung der Stammzahlen in den unteren Durchmesserklassen bestimmt werden (Teil 2.B).

Basierend auf den gewonnenen Kenntnissen verbesserte ich FORCLIM in Teil 3. Die Erkenntnisse von Wehrli et al. (2007) dienten als Grundlage, um die statische Beziehungen zwischen Baumdurchmesser und Blattfläche aus früheren Modellversionen durch dynamische Rückkopplungen zwischen a) Lichtverfügbarkeit und Blattfläche eines Baumes, und b) Blattfläche eines Baumes und Durchmesserwachstum zu ersetzen, um den Prozess der Ästung in realen Beständen zu repräsentieren. Die Evaluierung der neuen Modellversion FORCLIM v2.9.5 basierend auf Ertragskundlichen Daten und der potentiellen natürlichen Vegetation war ermutigend und rechtfertigte eine Modellanwendung, um Änderungen in der Formulierung von Verjüngungsprozessen auf die langfristige Waldentwicklung zu untersuchen.

Der Verbiss ist ein viel beobachteter Prozess, der die Baumverjüngung durch Änderungen in der Etablierung und dem Wachstum stark beeinflusst. In Teil 4 wurde das Waldsukzessionsmodell FORCLIM v2.9.5 verwendet, um die Auswirkungen von drei durch Wildverbiss bedingten Mechanismen zu untersuchen: a) zeitliche Schwankungen in Ungulatenbeständen und daher in der Verbissintensität; b) Änderungen in der Bedeutung von Wildverbiss als limitierender Faktor relativ zu anderen Umwelteinflüssen, d.h. der Anteil von Jahren in denen Wildverbiss der limitierende Faktor für die Verjüngung ist; c) Änderungen in der durch Verbiss verursachten Unterdrückung des Wachstums von Baumverjüngung und dadurch bedingten Schwankungen im Einwuchs von langsam- und schnell-wüchsigen Baumarten. Die Ergebnisse zeigten, dass die Auswirkungen von Wildverbiss standortabhängig sind und dass zeitliche Schwankungen in Verbissintensität in bestimmten Fällen geeigneter sind, das Vorkommen von Baumarten, die sensitiv auf Verbiss reagieren, zu sichern, als Ansätze mit konstant gehaltenen Tierbeständen.

In Teil 5 wurden die gemeinsamen Effekte von Wildverbiss und Klimawandel beurteilt. Dazu wurde in FORCLIM die Beziehung zwischen Verbissintensität und der verbissbedingten Mortalität von Keimlingen verbessert, und die Baumarten-spezifische Anfälligkeit auf Verbiss überarbeitet (cf. Appendix III). In Simulationen mit der neuen Modelversion 2.9.6 entlang von Höhengradienten in drei verschiedenen Klimaregionen in der Schweiz wurden Fragestellungen untersucht hinsichtlich a) Höhenverschiebungen in der Verbreitung von Baumarten infolge Klimawandels; b) die Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung; und c) die gemeinsamen Auswirkungen von Wildverbiss und Klimawandel. Der Temperaturanstieg verursachte eine Verschiebung des Verbreitungsgebiets von Baumarten bergauf. Die Unterschiede in der Reaktion von Baumarten führten zu einer Änderung in der Zusammensetzung der dominanten Baumarten und zu neuen Waldtypen. Erhöhte Verbissintensität hatte Änderungen in der Baumartenzusammensetzung und ein Rückgang der Grundfläche zur Folge. Klimawandel kompensierte zum Teil für den verbissbedingten Rückgang in der Grundfläche, die Zusammenwirkungen der beiden Prozesse auf die Zusammensetzung der dominanten Baumarten war nicht additiv.

Insgesamt hat diese Dissertation neue Erkenntnisse zur Entwicklung von Wäldern infolge von Änderungen in der Verjüngung gebracht. Diese Erkenntnisse wurden in der Synthese (Teil 6) diskutiert. Die Untersuchung der Auswirkungen zeitlicher Schwankungen in Ungulatenbeständen, und folglich der Verbissintensität, auf die langfristige Waldentwicklung hat gezeigt, dass ein Überdenken von Wildtiermanagement berechtigt ist. Darüber hinaus, hat diese Arbeit zur Entwicklung und Verbesserung von Waldsukzessionsmodellen, die wichtige Werkzeuge für die grundlegende und angewandte Forschung darstellen, beigetragen.