

DISSERTATION ETH No. 27831

FAGUS SYLVATICA DOMINANCE IN EUROPEAN FORESTS

A DISSERTATION SUBMITTED TO ETH ZÜRICH

FOR THE DEGREE OF DOCTOR OF SCIENCE

PRESENTED by

ROKSOLANA PETROVSKA

MSc TU DRESDEN IN TROPICAL FOREST MANAGEMENT

BORN May 9, 1977

CITIZEN OF UKRAINE

ACCEPTED ON THE RECOMMENDATION OF

Prof DR. HARALD BUGMANN, EXAMINER

DR. MARTINA HOBI, CO-EXAMINER

DR. GEORGES KUNSTLER, CO-EXAMINER

DR. PETER BRANG, CO-EXAMINER

2022

SUMMARY

Gaining an improved understanding of the strategies, traits and conditions that enable tree species to achieve dominance in forest ecosystems is important for predictions of community assembly and for the question how these species will respond to global change. A striking example of a species with strong dominance is *Fagus sylvatica* L. (European beech). In temperate European forests, the adoption of 'close-to-nature silviculture' and the cessation of forest management in forest reserves have allowed *Fagus sylvatica* to increase its share and have sparked new interest in the mechanisms of its dominance. An outstanding object to study its dominance is the largest remnant primary *Fagus sylvatica* forest, Uholka-Shyrokyi Luh in the Ukrainian Carpathians. The main objective of this thesis is to investigate the competitive advantages of *Fagus sylvatica* over *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* and *Ulmus glabra*. To do so, traits of shade tolerance and associated competitive advantages were studied: i) the influence of species identity, tree age and biomass partitioning to leaves and shoots on leaf area ratio, absolute growth rate of tree biomass and storage pools in stem and root; ii) mortality rates and survival times of *Fagus sylvatica* and *Acer spp.*; and iii) the abundance of understory trees under canopy trees of *Fagus sylvatica*, *Acer spp.* and *U. glabra* as a proxy of replacement probability.

The aim of the first chapter is to investigate how species identity and biomass partitioning to leaves and shoots affect the development of leaf area ratio, the absolute growth rate of tree biomass and the amount of the storage pools with increasing age. Specifically, the impact of the potential trade-off between absolute growth rate and biomass allocation to storage in stem and roots on the survival time of juvenile trees growing in deep shade was studied. This study was carried out in the Uholka part of the reserve, on six rectangular plots where mature and juvenile *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica* were present, and which varied from 0.2 to 0.7 ha in size. In total 289 seedlings (0-129 cm height) and saplings (130-500 cm height) of the three species were excavated, and their diameter at the root collar, height increment, leaf area, crown projection, age and concentration of non-structural carbohydrates were measured. With increasing tree age, leaf area ratio and growth rate decreased while storage increased. Juvenile trees experienced a trade-off between absolute growth rate and storage at decreasing leaf area ratio with biomass development. High leaf area ratio but slow absolute growth rate and low storage confer



Fagus sylvatica a marked ability to persist in deep shade more than a decade longer than its competitors awaiting canopy release. In turn, a comparably small leaf area ratio in combination with a high absolute growth rate and high storage, as observed in *Acer* spp., reduces their survival time, thus offering an explanation why beech reaches dominance whereas *Acer* spp. disappear in the understory of primary beech forests.

The second chapter focuses on age-specific mortality rates and survival times of regeneration (inferred only in the first chapter) in deep shade. *Fagus sylvatica* featured a higher leaf area ratio and slower growth while its mortality rate in the age of 40-50 years reached 3.6% over a period of 3 years. In contrast, a combination of lower leaf area ratio and higher growth rate corresponded with higher age-specific mortality rates of 7-8% at an age of 40-50 years in the two *Acer* species. The mean survival time of *Fagus sylvatica* juveniles was higher, with an estimated value of 72 years vs. 47-48 years for both *Acer* species when adjusted for their low radial growth ($20\text{-}100\ \mu\text{m yr}^{-1}$) and for the height class 131-200 cm. The longer survival time of *Fagus sylvatica* before the first release due to a canopy opening enables it to reach the canopy more often and in higher numbers than *Acer* spp.

The third chapter complements the second with respect to the question how many saplings and poles (dbh 6-25 cm) are found under canopy trees, with the potential to replace mature host trees. The study used data from four inventories carried out on a 10-ha permanent plot in Uholka. Due to the lower mortality of *Fagus sylvatica* in the sapling class (see Chapter 2), more poles are available for replacement than in *Acer* spp. and *U. glabra*. Despite an increase of *Acer* spp. and *Ulmus glabra* saplings over time, *Fagus sylvatica* advance regeneration was much more numerous than that of the two minor species, in particular if a host was surrounded by other canopy trees. This indicates a high chance for recruitment of this species into the canopy. *Acer* spp. had a chance to recruit a pole mostly in the vicinity of a dead lying tree or a gap while *Fagus sylvatica* poles were dominating even in gaps, thus further compromising the chances for *Acer* spp. and *Ulmus glabra* to reach the canopy.

Overall, the findings of this thesis reveal that shade tolerance and its underlying traits such as leaf area ratio, growth rate and storage confer crucial advantages to *Fagus sylvatica* over its competitors in the understory. A long survival time and a low mortality rate in deep shade

as well as a high chance to replace the dead canopy trees in the pole phase are the main competitive advantages explaining the dominance of beech in temperate forests.

ZUSAMMENFASSUNG

Ein besseres Verständnis der Strategien, Eigenschaften und Bedingungen, die es Baumarten ermöglichen, in Waldökosystemen Dominanz zu erreichen, ist wichtig für Vorhersagen der Zusammensetzung von Ökosystemen und für die Frage, wie diese Arten auf den globalen Wandel reagieren werden. Ein markantes Beispiel für eine Art mit starker Dominanz ist *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche). In den Wäldern der gemäßigten Zonen Europas haben die Einführung von naturnahem Waldbau und die Einstellung der Waldbewirtschaftung in Waldreservaten dazu geführt, dass der Anteil von *Fagus sylvatica* zugenommen hat, was ein neues Interesse an den Mechanismen der Dominanz dieser Art geweckt hat. Ein herausragendes Objekt zur Untersuchung der Dominanz von *Fagus sylvatica* ist der größte verbliebene Urwald von *Fagus sylvatica*, Uholka-Shyrokyi Luh in den ukrainischen Karpaten. Das Hauptziel dieser Arbeit ist es, die Konkurrenzvorteile von *Fagus sylvatica* gegenüber *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* und *Ulmus glabra* zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden Merkmale der Schattentoleranz und damit verbundene Konkurrenzvorteile untersucht, im Besonderen i) der Einfluss der Artenidentität, des Baumalters und der Biomasseverteilung auf Blätter und Triebe auf das Blattflächenverhältnis, die absolute Wachstumsrate der Baumbiomasse und die Speicherpools in Stamm und Wurzel; ii) Mortalitätsraten und Überlebenszeiten von *Fagus sylvatica* und *Acer spp.* und iii) baumweise Ersatzraten von *Fagus sylvatica*, *Acer spp.* und *U. glabra*.

Im ersten Kapitel wurde untersucht, wie sich altersabhängig die Artenidentität und die Biomasseverteilung auf Blätter und Triebe auf die Entwicklung des Blattflächenverhältnisses, die absolute Wachstumsrate der Baumbiomasse und die Menge der Speicherpools auswirken. Insbesondere wurde untersucht, wie sich der potenzielle Trade-off zwischen der absoluten Wachstumsrate und der Biomasseverteilung auf die Speicher in Stamm und Wurzeln auf die Überlebenszeit junger Bäume auswirkt, die im tiefen Schatten wachsen. Die Studie wurde im Uholka-Teil des Reservats auf sechs rechteckigen Parzellen durchgeführt, auf denen ausgewachsene und junge Bäume von *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* und *Fagus sylvatica* vorkamen und die zwischen 0,2 und 0,7 ha groß waren. Insgesamt wurden 289 Sämlinge (0-129 cm Höhe) und Nachwuchsbaume (130-500 cm Höhe) der drei Arten



ausgegraben und ihr Durchmesser am Wurzelhals, ihr Höhenzuwachs, ihre Blattfläche, ihr Kronenansatz, ihr Alter und ihre Konzentration an nicht-strukturellen Kohlenhydraten gemessen. Mit zunehmendem Alter der Bäume nahmen der Blattflächenanteil und die Wachstumsrate ab, während die Speicherung zunahm. Bei jungen Bäumen kam es mit zunehmender Biomasseentwicklung zu einem Trade-off zwischen absoluter Wachstumsrate und Speicherung bei abnehmendem Blattflächenverhältnis. Beim Abwarten auf eine Lücke im Kronendach verleihen ein hoher Blattflächenanteil, aber eine langsame absolute Wachstumsrate und eine geringe Speicherung *Fagus sylvatica* eine ausgeprägte Fähigkeit, im tiefen Schatten mehr als ein Jahrzehnt länger zu überleben als ihre Konkurrenten. Ein vergleichsweise kleiner Blattflächenanteil in Kombination mit einer hohen absoluten Wachstumsrate und einer hohen Speicherung, wie sie bei *Acer* spp. beobachtet wird, verkürzt wiederum deren Überlebenszeit und bietet somit eine Erklärung dafür, warum die Buche Dominanz erreicht, während *Acer* spp. in der Unterschicht von Buchenurwäldern verschwindet.

Das zweite Kapitel befasst sich mit den altersspezifischen Mortalitätsraten und den Überlebenszeiten der Verjüngung im tiefen Schatten. Das höhere Blattflächenverhältnis und langsamere Wachstum von *Fagus sylvatica* ging einher mit einer altersspezifischen Sterblichkeitsrate im Alter von 40-50 Jahren von 3,6 % für drei Jahre. Im Gegensatz dazu war bei den beiden *Acer*-Arten eine Kombination aus geringerem Blattflächenverhältnis und höherer Wachstumsrate mit höheren altersspezifischen Sterblichkeitsraten von 7-8 % im Alter von 40-50 Jahren verbunden. Die mittlere Überlebenszeit von *Fagus sylvatica*-Jungbäumen war höher, mit einem geschätzten Wert von 72 Jahren gegenüber 47-48 Jahren für beide *Acer*-Arten, geschätzt für geringes radiales Wachstum (20-100 μm pro Jahr) und die Höhenklasse 131-200 cm. Die längere Überlebenszeit von *Fagus sylvatica* entspricht der durchschnittlichen Zeit bis zur ersten Freistellung aufgrund einer Öffnung des Kronendachs, wodurch sie das Kronendach häufiger und in größerer Zahl erreichen kann als *Acer* spp.

Das dritte Kapitel ergänzt das zweite in Bezug auf die Frage, wie viele Bäume in der Verjüngung und im Stangenholz (Durchmesser 6-25 cm) unter dem Kronendach stehen und dieses potenziell erreichen können, um dominante Bäume zu ersetzen. Für diese Studie wurden Daten aus vier Erhebungen verwendet, die auf einer 10 ha großen Dauerfläche in Uholka durchgeführt wurden. Aufgrund der geringeren Mortalität von *Fagus sylvatica* in der Verjüngung (2-5 m Höhe, vgl. Kapitel 2) findet man eine höhere Stammzahl dieser Art unter

dem Kronendach als bei *Acer* spp. und *Ulmus. glabra*. Trotz einer zeitlichen Zunahme der Verjüngung von *Acer* spp. und *U. glabra* war die Vorverjüngung von *F. sylvatica* viel zahlreicher als jene der Nebenbaumarten, insbesondere wenn ein dominanter Baum von anderen dominanten Bäumen umgeben war. Dies deutet darauf hin, dass diese Art eine hohe Chance hat, wiederum dominante Bäume zu stellen. *Acer* spp. hatte vor allem in der Nähe eines abgestorbenen Baumes oder einer Lücke eine Chance, ins Stangenholz zu gelangen. Der Jungwuchs von *Fagus sylvatica* dominierte sogar in Lücken, was die Chancen von *Acer*spp. und *U. glabra* neue dominante Bäume hervorzubringen weiter verschlechterte.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse dieser Arbeit, dass die Schattentoleranz und die ihr zugrundeliegenden Eigenschaften wie Blattflächenverhältnis, Wachstumsrate und Speicherung *Fagus sylvatica* in der Unterschicht entscheidende Vorteile gegenüber ihren Konkurrenten verschaffen. Eine lange Überlebenszeit im tiefen Schatten und eine niedrige Sterblichkeitsrate in der Sämlings- und Nachwuchsphase und eine grosse Wahrscheinlichkeit, in der Stangenholzphase tote Oberschichtbäume ersetzen zu können, sind die wichtigsten Wettbewerbsvorteile, die die Dominanz der Buche in gemäßigten Wäldern erklären.

