



Doctoral Thesis

Growth and mortality of oak (*Quercus* spp.) A combined analysis of monitoring and tree-ring data from Swiss forest reserves

Author(s):

Rohner, Brigitte E.

Publication Date:

2012

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-007594406> →

Rights / License:

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

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH NO. 20595

**Growth and mortality of oak (*Quercus* spp.): a combined analysis
of monitoring and tree-ring data from Swiss forest reserves**

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of
Doctor of Sciences

presented by

BRIGITTE E. ROHNER

MSc ETH Environ. Sc.
born February 20, 1985
citizen of Böbikon (AG)

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. H. Bugmann, examiner
Dr. C. Bigler, co-examiner
Dr. P. Brang, co-examiner

2012

Summary

Oaks (*Quercus* spp.) are of high ecological value since they feature the highest associated biodiversity of all Central European tree species. Due to their centuries-long facilitation through management, little is known about the current and future role of oaks in natural dynamics of Central European forests. On the one hand, reduced management may lead to oaks being increasingly outcompeted by more shade-tolerant tree species; on the other hand, oaks may gain relative competitiveness because of their drought tolerance as climate change proceeds. Hence, the overall goal of my thesis is the assessment of the natural potential of Central European oaks by investigating their growth and mortality under the exclusion of management. To this end, monitoring and tree-ring data collected in eleven forest reserves that comprise a large environmental gradient in Switzerland are analyzed. Particular emphasis is placed on (1) assessing the performance of oaks in changing stand structures after the abandonment of management, (2) identifying the key drivers of oak growth and mortality, and (3) developing a method for non-destructive estimation of tree age for oak.

In a first step, changes in stand structures after the abandonment of management were investigated, including the consequences for tree mortality (Chapter I). By using repeated diameter measurements from more than 17 600 individually tagged trees, stand dynamics in the reserves over the past 50 years were analyzed. Moreover, generalized linear mixed-effects models were fitted to quantify the effects of tree diameter, stand basal area, precipitation and slope on annual mortality rates of oak (*Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*) and its strongest competitor beech (*Fagus sylvatica*). Stand basal area strongly increased over time, whereas tree density decreased. The relative importance of oak decreased compared to beech at most sites. Mortality rates increased over time, with the increase being stronger for oak than for beech. Mortality rates of both species strongly decreased with increasing tree diameter, and showed an increasing tendency with precipitation. In addition, oak mortality strongly increased with stand basal area, whereas no such correlation was found for beech. These results indicate that (1) natural oak mortality in Central European oak-beech forests is mainly driven by stand structure, and (2) oaks are at risk of being increasingly outcompeted by beech, unless competition is reduced through management or disturbances.

As a second step in my thesis, the most important climatic drivers of oak diameter growth were identified along a gradient of soil moisture (Chapter II). To this end, tree-ring data from more than 300 oaks representing different vitality classes were sampled in the forest reserves. Response functions were calculated between tree-ring indices and monthly values of mean temperature, precipitation and a drought index. The time span from June of the previous year until September of the current year was considered as potentially influencing tree-ring widths. In general, tree-ring widths responded more strongly to precipitation than to temperature, with precipitation of the current summer months resulting in the highest positive responses. For the drought index, similar growth responses as for precipitation were

identified. Whereas positive responses to precipitation and the drought index in June were identified along the whole soil moisture gradient, more positive responses for other months were identified at sites with comparably dry soil conditions. These growth responses indicate that, despite their drought-tolerance, oaks show reduced growth during dry summer periods, in particular if they are growing on dry soils.

In a third step, the development of oak diameters with age was investigated (Chapter III). The age-diameter relationships of the oaks growing in the Swiss forest reserves were determined based on the tree-ring samples introduced in Chapter II. To identify the key drivers that shape this relationship, nonlinear mixed-effects models were fitted with environmental variables included as covariates. Furthermore, a mean model was developed and its accuracy in predicting the age-diameter curves of independent oaks was assessed. The fixed effects elevation, slope and soil water holding capacity were identified as the most important covariates. Larger maximum diameters were associated with lower elevations, steeper slopes, north-facing aspects, higher water holding capacities and moister summers. Predictions based on the fixed effects were fairly accurate for most trees (root mean squared error between predicted and observed diameter < 6 cm for 75% of the trees) and the inclusion of random effects increased the accuracy for 86% of the trees. These results suggest that runoff plays a key role for oak diameter growth, likely accompanied by limiting temperature effects at higher elevations.

The fourth step of this thesis dealt with developing a method for the non-destructive estimation of tree age (Chapter IV). Age estimations derived from a traditional polynomial approach were compared to those derived from two alternative approaches that allow for bypassing tree-ring sampling in the future. In the first of these two alternative approaches (approach I), sequences of repeated diameter measurements from the monitoring in the reserves were fitted to a range of systematically varying age-diameter curves. In the second approach (approach II), the diameter sequences were fitted to the age-diameter curves that were predicted site-specifically for every tree from the fixed effects of the mean nonlinear model developed in Chapter III. The polynomial approach and approach II produced similarly accurate age estimations, whereas approach I was less accurate. Additionally including the random effects strongly improved the age estimations from approach II, such that relative errors were below 40% for 98% of the oaks. The included site information and the non-linearity of this approach obviate the need for calibration in further applications, making it an entirely non-destructive alternative for tree age estimation.

Overall, the study of monitoring data revealed competition as the key driver of oak *mortality*, and the analysis of tree-ring data indicated strong effects of site characteristics and drought on oak *growth*. These findings indicate that targeted management is needed to retain the current proportion of oaks in Central European forests. The combination of monitoring and tree-ring data delivered a non-destructive method for tree age estimation, which is suggested to find application in the context of oak-related conservation.

Zusammenfassung

Eichen (*Quercus* spp.) sind ökologisch sehr wertvoll, da sie von allen Baumarten in Zentraleuropa die höchste assoziierte Biodiversität aufweisen. Aufgrund ihrer jahrhundertelangen Förderung durch gezielte Bewirtschaftung ist wenig über ihre derzeitige und zukünftige Rolle in der natürlichen Dynamik zentraleuropäischer Wälder bekannt. Einerseits könnte verminderte Bewirtschaftung dazu führen, dass Eichen zunehmend von schattentoleranteren Baumarten verdrängt werden; andererseits könnten Eichen aufgrund ihrer Trockenheitstoleranz im Zuge des fortschreitenden Klimawandels an relativer Konkurrenzstärke gewinnen. Das Hauptziel meiner Dissertation ist deshalb die Beurteilung des natürlichen Potenzials zentraleuropäischer Eichen anhand der Untersuchung ihrer Wachstums- und Mortalitätsprozesse unter Ausschluss von Bewirtschaftung. Zu diesem Zweck werden Monitoring- und Jahrringdaten analysiert, die in elf Waldreservaten entlang eines umfangreichen Umweltgradienten in der Schweiz erhoben wurden. Besondere Schwerpunkte sind dabei (1) die Beurteilung des Verhaltens von Eichen in sich ändernden Bestandesstrukturen nach der Einstellung der Bewirtschaftung, (2) die Identifizierung der Haupteinflussgrößen auf Eichenwachstum und -mortalität, und (3) die Entwicklung einer nicht-destruktiven Methode zur Altersschätzung bei Eichen.

In einem ersten Schritt wurde die Entwicklung der Bestandesstruktur nach der Einstellung der Bewirtschaftung untersucht, inklusive der Folgen für die Baummortalität (Kapitel I). Wiederholte Durchmessermessungen von mehr als 17 600 individuell gekennzeichneten Bäumen wurden verwendet, um die Bestandesdynamik in den Reservaten über die vergangenen 50 Jahre zu analysieren. Ausserdem wurden generalisierte lineare gemischte Modelle angepasst, um den Einfluss von Baumdurchmesser, Grundfläche des Bestandes, Niederschlag und Hangneigung auf die jährlichen Mortalitätsraten von Eichen (*Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*) und Buchen (*Fagus sylvatica*) zu quantifizieren. Die Grundfläche der Bestände stieg im Laufe der Zeit stark an, während die Baumdichte abnahm. Die relative Bedeutung der Eiche nahm im Vergleich zur Buche an den meisten Standorten ab. Die Mortalitätsraten stiegen über die Zeit an, wobei der Anstieg für die Eiche stärker ausfiel als für die Buche. Die Mortalitätsraten beider Arten nahmen mit zunehmendem Baumdurchmesser stark ab und zeigten eine zunehmende Tendenz mit zunehmenden Niederschlagsmengen. Ausserdem stieg die Eichenmortalität mit zunehmender Grundfläche des Bestandes stark an, die Buchenmortalität zeigte jedoch keine solche Abhängigkeit. Diese Resultate deuten darauf hin, dass (1) die natürliche Eichenmortalität in zentraleuropäischen Eichen-Buchen Wäldern hauptsächlich von der Bestandesstruktur beeinflusst wird und (2) Eichen Gefahr laufen, zunehmend von Buchen verdrängt zu werden, falls der Konkurrenzdruck nicht durch Bewirtschaftung oder Störungen reduziert wird.

Als zweiter Schritt in meiner Dissertation wurden die wichtigsten klimatischen Einflussgrößen auf den Durchmesserzuwachs von Eichen entlang eines Bodenfeuchtegradienten

bestimmt (Kapitel II). Dazu wurden in den Reservaten Jahrringdaten von mehr als 300 Eichen verschiedener Vitalitätsklassen erhoben. Response-Funktionen zwischen Jahrringindizes und monatlichen Werten der Durchschnittstemperatur, des Niederschlags und eines Trockenheitsindex wurden berechnet. Als potenziell beeinflussende Zeitspanne wurde Juni des vergangenen Jahres bis September des laufenden Jahres berücksichtigt. Im Allgemeinen reagierten die Jahrringbreiten stärker auf den Niederschlag als auf die Temperatur, wobei der Niederschlag im laufenden Sommer die grössten positiven Effekte erzielte. Der Trockenheitsindex äusserte sich in ähnlichen Wachstumseffekten wie der Niederschlag. Während die positiven Effekte des Niederschlags und des Trockenheitsindex im Juni entlang des gesamten Bodenfeuchtegradienten identifiziert wurden, traten für andere Monate mehr positive Effekte an Standorten mit vergleichsweise trockenen Bodenverhältnissen auf. Die identifizierten Wachstumseffekte zeigen, dass Eichen trotz ihrer Trockenheitstoleranz während trockenen Sommerperioden reduziertes Wachstum aufweisen, insbesondere auf trockenen Böden.

In einem dritten Schritt wurde die Entwicklung der Eichendurchmesser mit dem Alter untersucht (Kapitel III). Die Alters-Durchmesser Beziehung der Eichen in den Schweizer Waldreservaten wurde anhand der in Kapitel II erwähnten Jahrringdaten bestimmt. Um die Haupteinflussgrössen auf diese Beziehung zu ermitteln, wurden nichtlineare gemischte Modelle angepasst, in denen Umweltvariablen als Kovariablen einbezogen wurden. Ausserdem wurde ein gemittelttes Modell entwickelt und dessen Genauigkeit für die Vorhersage der Alters-Durchmesser Beziehung unabhängiger Eichen beurteilt. Die festen Effekte der Höhe über Meer, der Hangneigung und der Bodenwasserspeicherkapazität waren die wichtigsten Kovariablen. Grössere maximale Durchmesser standen in Zusammenhang mit tieferer Höhenlage, steileren Hängen, Nordexposition, höherer Bodenwasserspeicherkapazität und feuchteren Sommerperioden. Vorhersagen basierend auf den festen Effekten waren für die meisten Bäume ziemlich genau (die Wurzel aus der mittleren quadrierten Abweichung zwischen den vorhergesagten und den beobachteten Durchmessern betrug < 6 cm für 75% der Bäume), und der Einbezug von zufälligen Effekten erhöhte die Genauigkeit für 86% der Bäume. Diese Resultate deuten darauf hin, dass der Abfluss von Wasser eine zentrale Rolle für das Durchmesserwachstum der Eichen spielt, vermutlich in Kombination mit limitierenden Temperatureffekten in höheren Lagen.

Der vierte Schritt dieser Dissertation befasst sich mit der Entwicklung einer Methode zur nicht-destruktiven Schätzung des Baumalters (Kapitel IV). Die mittels eines traditionellen polynomialen Ansatzes geschätzten Baumalter wurden mit den Altersschätzungen zweier alternativer Ansätze verglichen, mit denen das Erheben von Jahrringdaten zukünftig umgangen werden könnte. Im ersten dieser zwei alternativen Ansätze (Ansatz I) wurden Durchmessersequenzen aus dem Monitoring der Reservate in systematisch variierende Alters-Durchmesser-Kurven eingepasst. Im zweiten Ansatz (Ansatz II) wurden die Durchmessersequenzen in diejenigen Alters-Durchmesser-Kurven eingepasst, die für jeden Baum standortsabhängig aus den festen Effekten des gemittelten Modells aus Kapitel III geschätzt wurden. Der polynomiale Ansatz und Ansatz II produzierten ähnlich genaue Altersschätzungen, während Ansatz I weniger genau war. Die zusätzliche Berücksichtigung von zufälligen

Effekten verbesserte die Altersschätzungen von Ansatz II, sodass der relative Fehler für 98% der Eichen geringer als 40% ausfiel. Die Standortsinformation und die Nichtlinearität dieses Ansatzes machen den Kalibrierungsschritt in weiteren Anwendungen unnötig, weshalb er eine vollständig nicht-destruktive Alternative für die Baumaltersschätzung darstellt.

Aus der Untersuchung der Monitoring-Daten ging die Konkurrenz als Haupteinflussgrösse der Eichen*mortalität* hervor, und die Analyse von Jahrringdaten zeigte starke Effekte von Standortgrössen und Trockenheit auf das Eichen*wachstum*. Diese Resultate deuten darauf hin, dass gezielte Massnahmen nötig sind, um den derzeitigen Eichenanteil in den Wäldern Zentraleuropas zu erhalten. Die Kombination von Monitoring- und Jahrringdaten lieferte eine nicht-destruktive Methode zur Baumaltersschätzung, die in Eichenförderungsprojekten Anwendung finden könnte.