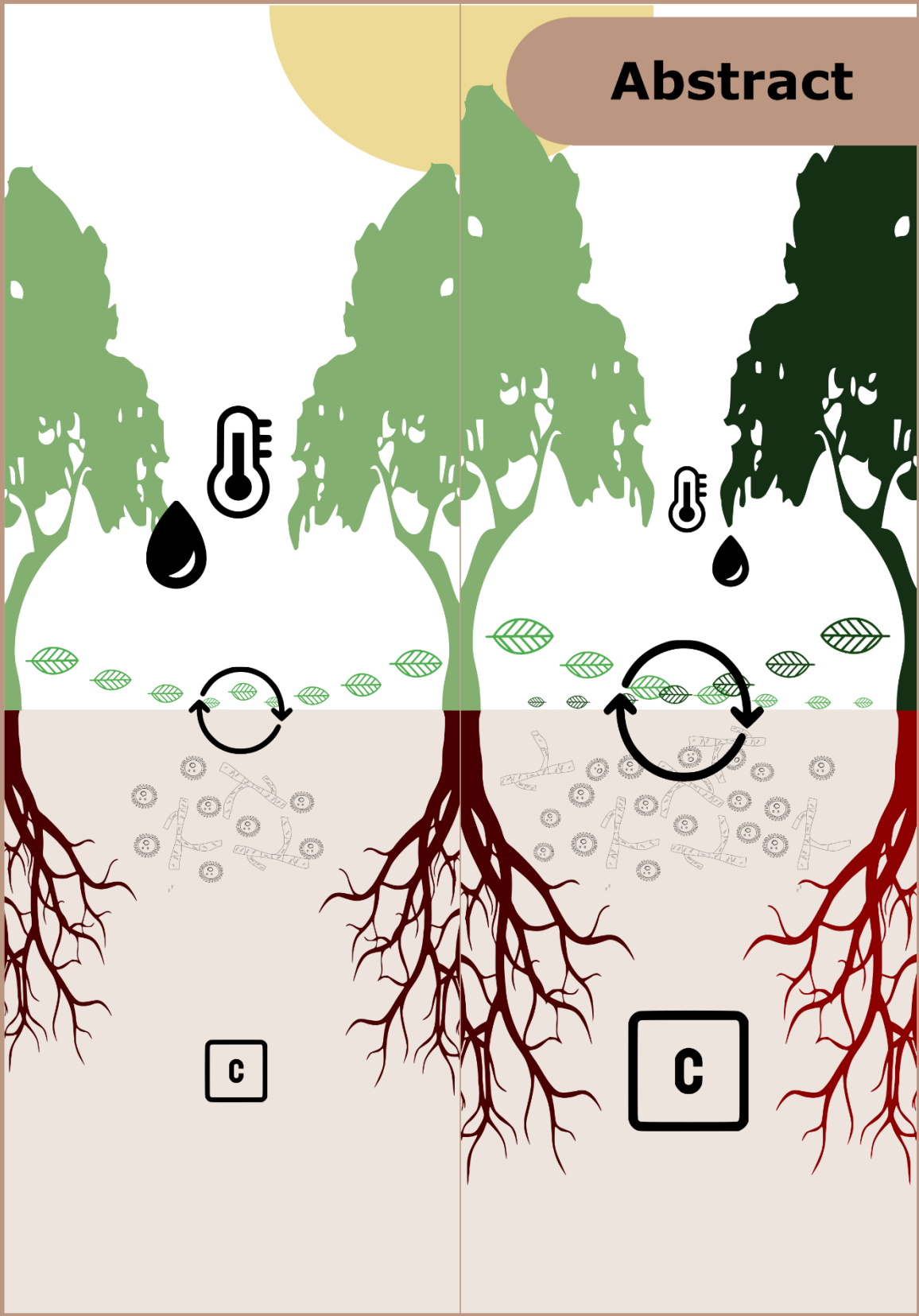


Abstract



Abstract

The loss of biodiversity is affecting all ecosystems on Earth, one of the greatest threats to biodiversity being climate change. Forests have been highlighted for their potential to mitigate climate change by storing carbon above- and belowground in soils. For decades, ecologists have built biodiversity-ecosystem functioning experiments (BEF experiments) aiming to understand the consequences of species loss for ecosystem functioning and services provided to humanity. The loss of tree diversity is expected to have cascading effects on the entire ecosystem and its functions, such as tree productivity and carbon storage.

In this thesis, I studied the effects of tree diversity loss on carbon cycling in subtropical Chinese forests. My goal was to explore the mechanisms behind tree diversity effects on carbon cycling by focusing on microbial-based processes and the consequences of tree diversity-induced spatial heterogeneity.

First, I reviewed the current state of knowledge of the mechanisms behind tree diversity of carbon cycling processes in forests. Second, my colleagues and I tested the effects of tree diversity on litterfall spatial patterns and the consequences for litter decomposition (Chapter I) and quantified the importance of microbial community in decomposition processes. Third, we explored the effects of tree diversity on relationships between soil microbial facets (i.e., biomass, taxonomic and functional composition) and soil microbial functions such as heterotrophic respiration (Chapter II). Fourth, we took a holistic approach to test the effects of tree diversity on soil microbial biomass carbon concentrations and their mediation by biotic and abiotic environmental conditions (Chapter III). Finally, we explored the consequences of diversifying forests for re-/afforestation initiatives and plantations to reduce atmospheric carbon levels, as well as the benefits of tree diversity for mitigating the effects of climate change on ecosystems and human well-being.

My literature review suggested that tree diversity effects on carbon cycling in forests are manifold and can be explained by the complementarity of species across trophic levels. This complementarity among species can include three aspects: the complementarity for substrate-use, the spatial and temporal complementarity between species. I have emphasized that spatial and temporal complementarity of tree species is gaining attention; however, the consequences of tree-induced spatio-temporal heterogeneity for higher trophic levels are still unknown. Across the different chapters of this thesis, I explored tree diversity effects on carbon cycling while considering tree diversity-induced spatial heterogeneity consequences. My colleagues and I highlighted the positive effects of tree diversity on tree productivity (i.e., tree biomass, litterfall, and crown complementarity, Chapters I & III). By increasing the amount and diversity of litterfall, tree diversity increased litter decomposition and subsequently the assimilation of tree products into the forest soils (Chapter I). Second, our investigation has shown the key role of microbial communities for forests carbon dynamics by carrying out litter decomposition (Chapter I), soil heterotrophic respiration (Chapter II), and soil carbon stabilization (Chapter III). In addition, we demonstrated how tree diversity increased soil microbial biomass (Chapters I-III) and functions (Chapters I-II). Most notably, tree diversity effects on soil microbial respiration were mainly mediated by soil microbial biomass rather than soil microbial community taxonomic or functional diversity. Third, the effects of tree diversity on microbial biomass were mediated by biotic and abiotic environmental conditions such as root functional traits, tree productivity, soil quality, and microclimate (Chapter II & III). For instance, tree diversity increased microbial biomass by lowering local temperature thereby indirectly increasing microbial processes. Taken together, we revealed the importance of considering space to understand biodiversity-ecosystem functioning relationships (Chapters I & III). For example, we showed that increasing tree diversity increases the spatial heterogeneity of litterfall, with consequences for litter decomposition (Chapter I). Finally, we argued that tree

diversity is a promising avenue to maximize the potential of re-/afforestation projects to mitigate increasing atmospheric carbon (Chapter IV). Moreover, we highlighted that diversifying forests in re-/afforestation initiatives can help to reduce climate change effects on ecosystems: first, by increasing resistance and resilience to extreme climatic events, and second, by buffering microclimatic conditions in natural and urban areas.

Tree diversity affects carbon cycling in forests by increasing tree productivity, the diversity of tree products, and environmental conditions. My investigation highlighted that tree diversity effects on ecosystem functioning could be explained by both mass (i.e., increase of productivity with higher diversity) and diversity effects (i.e., increase of tree products diversity) on higher trophic levels and their functions. The linkages between tree diversity and the higher trophic levels are critical; for example, we showed the key role of microbial communities in driving carbon cycling in subtropical forests. Moreover, our results highlighted the high potential of diverse forests to mitigate climate change by enhancing carbon storage, and thus, reducing the competition between reforestation initiatives and other land use. In addition, at local scale, we found high potential for tree diversity to buffer microclimatic conditions and extreme climatic events. By looking at the potential mechanisms of tree diversity effects on ecosystem functioning, I emphasized the key role of tree diversity-induced spatial heterogeneity and the need to consider space and time in further research. This high resolution of the sampling will require the development of non-invasive *in situ* methods in order to conduct our research in a sustainable way. Ultimately, our results provide a holistic view of tree diversity effects on carbon cycling in forests. These results need to be combined with practitioner constraints and demands to enable feasible restoration projects.

Zusammenfassung

Der Verlust der biologischen Vielfalt wirkt sich weltweit aus und betrifft alle Ökosysteme der Erde. Eine der größten Bedrohungen für die biologische Vielfalt und den Menschen ist der Klimawandel. Wälder haben das Potenzial, den Klimawandel abzuschwächen, indem sie ober- und unterirdisch Kohlenstoff in den Böden speichern. Seit Jahrzehnten haben Ökologen Experimente zur Biodiversität und zum Funktionieren von Ökosystemen (BEF-Experimente) durchgeführt, um die Folgen des Artenverlusts für das Funktionieren von Ökosystemen sowie die für die Menschheit erbrachten Ökosystemdienstleistungen zu verstehen. Es wird davon ausgegangen, dass der Verlust der Baumvielfalt kaskadenartige Auswirkungen auf das gesamte Ökosystem und seine Funktionen hat, wie z. B. die Produktivität der Bäume und die Kohlenstoffspeicherung.

In dieser Arbeit habe ich die Auswirkungen des Verlusts der Baumvielfalt auf den Kohlenstoffkreislauf in subtropischen chinesischen Wäldern untersucht. Mein Ziel war es, die Mechanismen zu erforschen, die hinter den Auswirkungen der Baumvielfalt auf den Kohlenstoffkreislauf stehen, indem ich mich auf mikrobiell basierte Prozesse und die Folgen der durch die Baumvielfalt verursachten räumlichen Heterogenität konzentrierte.

Zunächst habe ich den aktuellen Wissensstand über die Mechanismen hinter der Baumvielfalt und den Kohlenstoffkreislaufprozessen in Wäldern untersucht. Zweitens haben meine Kollegen und ich die Auswirkungen der Baumvielfalt auf die räumlichen Muster des Streufalls und die Folgen für die Zersetzung der Streu getestet (Kapitel I) und die Bedeutung der mikrobiellen Gemeinschaft für die Zersetzungsprozesse quantifiziert. Drittens untersuchten wir die Auswirkungen der Baumvielfalt auf die Beziehungen zwischen den mikrobiellen Facetten des Bodens (d. h. Biomasse, taxonomische und funktionelle Zusammensetzung) und den mikrobiellen Funktionen des Bodens, z. B. der heterotrophen Atmung (Kapitel II). Viertens haben wir einen ganzheitlichen Ansatz gewählt, um die Auswirkungen der Baumvielfalt auf

die Kohlenstoffkonzentration der mikrobiellen Biomasse im Boden und deren Vermittlung durch biotische und abiotische Umweltbedingungen zu untersuchen (Kapitel III). Schließlich untersuchten wir die Folgen der Diversifizierung von Wäldern für Wiederaufforstungsinitiativen und das Potenzial von Plantagen, den atmosphärischen Kohlenstoffgehalt zu verringern, sowie die Vorteile der Baumvielfalt für die Abschwächung der Auswirkungen des Klimawandels auf Ökosysteme und das menschliche Wohlbefinden.

Meine Literaturrecherche ergab, dass die Auswirkungen der Baumvielfalt auf den Kohlenstoffkreislauf in Wäldern vielfältig sind und sich durch die Komplementarität der Arten auf verschiedenen trophischen Ebenen erklären lassen. Diese Komplementarität zwischen den Arten kann drei Aspekte umfassen: die Komplementarität bei der Substratnutzung sowie die räumliche und zeitliche Komplementarität zwischen den Arten. Ich habe hervorgehoben, dass die räumliche und zeitliche Komplementarität von Baumarten an Aufmerksamkeit gewinnt. Die Folgen der baumbedingten räumlich-zeitlichen Heterogenität für höhere trophische Ebenen sind jedoch noch nicht bekannt. In den verschiedenen Kapiteln dieser Arbeit habe ich die Auswirkungen der Baumvielfalt auf den Kohlenstoffkreislauf untersucht und dabei die Folgen der durch die Baumvielfalt bedingten räumlichen Heterogenität berücksichtigt. Meine Kollegen und ich haben die positiven Auswirkungen der Baumvielfalt auf die Baumproduktivität (d. h. Baumbiomasse, Streufall und Kronenkomplementarität, Kapitel I und III) hervorgehoben. Durch die Steigerung der Menge und Vielfalt des Streufalls erhöhte die Baumvielfalt die Zersetzung der Streu und in der Folge die Assimilation von Baumprodukten in den Waldboden (Kapitel I). Zweitens hat unsere Untersuchung gezeigt, dass mikrobielle Gemeinschaften eine Schlüsselrolle für die Kohlenstoffdynamik der Wälder spielen, indem sie den Streuabbau (Kapitel I), die heterotrophe Bodenatmung (Kapitel II) und die Stabilisierung des Kohlenstoffs im Boden (Kapitel III) übernehmen. Darüber hinaus haben wir gezeigt, wie die Baumvielfalt die mikrobielle Biomasse im Boden (Kapitel I-III) und die Funktionen

(Kapitel I-II) erhöht. Vor allem die Auswirkungen der Baumvielfalt auf die mikrobielle Bodenatmung wurden hauptsächlich durch die mikrobielle Bodenbiomasse und nicht durch die taxonomische oder funktionelle Vielfalt der mikrobiellen Bodengemeinschaft vermittelt. Drittens wurden die Auswirkungen der Baumvielfalt auf die mikrobielle Biomasse durch biotische und abiotische Umweltbedingungen wie funktionelle Eigenschaften der Wurzeln, Baumproduktivität, Bodenqualität und Mikroklima vermittelt (Kapitel II und III). Beispielsweise erhöhte die Baumvielfalt durch Senkung der lokalen Temperatur die mikrobielle Biomasse und steigerte damit indirekt die mikrobiellen Prozesse. Insgesamt haben wir gezeigt, wie wichtig die Berücksichtigung des Raums für das Verständnis der Beziehungen zwischen Biodiversität und Ökosystemfunktionen ist (Kapitel I und III). So haben wir beispielsweise gezeigt, dass mit zunehmender Baumvielfalt die räumliche Heterogenität des Streufalls zunimmt, was sich auf die Zersetzung der Streu auswirkt (Kapitel I). Schließlich haben wir argumentiert, dass die Baumvielfalt ein vielversprechender Weg ist, um das Potenzial von Aufforstungsprojekten zur Minderung des zunehmenden atmosphärischen Kohlenstoffs zu maximieren (Kapitel IV). Darüber hinaus haben wir gezeigt, dass die Diversifizierung der Wälder im Rahmen von Aufforstungsinitiativen dazu beitragen kann, die Auswirkungen des Klimawandels auf die Ökosysteme zu verringern: erstens durch die Erhöhung der Resistenz und Widerstandsfähigkeit gegenüber extremen Klimaereignissen und zweitens durch die Abpufferung mikroklimatischer Bedingungen in natürlichen und städtischen Gebieten.

Die Baumvielfalt beeinflusst den Kohlenstoffkreislauf in Wäldern, indem sie die Produktivität der Bäume, die Vielfalt der Baumarten und die Umweltbedingungen erhöht. Meine Untersuchung hat gezeigt, dass die Auswirkungen der Baumvielfalt auf das Funktionieren des Ökosystems sowohl durch die Masse (d. h. Produktivitätssteigerung bei höherer Vielfalt) als auch durch Diversitätseffekte (d. h. Steigerung der Vielfalt der Baumprodukte) auf höhere

trophische Ebenen und deren Funktionen erklärt werden können. Die Verbindungen zwischen der Baumvielfalt und den höheren trophischen Ebenen sind von entscheidender Bedeutung; so haben wir beispielsweise die Schlüsselrolle der mikrobiellen Gemeinschaften bei der Steuerung des Kohlenstoffkreislaufs in subtropischen Wäldern aufgezeigt. Darüber hinaus verdeutlichen unsere Ergebnisse das große Potenzial vielfältiger Wälder, den Klimawandel abzuschwächen, indem sie die Kohlenstoffspeicherung verbessern und damit die Konkurrenz zwischen Aufforstungsinitiativen und anderen Landnutzungen verringern. Darüber hinaus haben wir auf lokaler Ebene ein hohes Potenzial der Baumvielfalt zur Abfederung mikroklimatischer Bedingungen und extremer klimatischer Ereignisse festgestellt. Durch die Untersuchung der potenziellen Mechanismen der Auswirkungen der Baumvielfalt auf das Funktionieren von Ökosystemen habe ich die Schlüsselrolle der durch die Baumvielfalt bedingten räumlichen Heterogenität und die Notwendigkeit hervorgehoben, in der weiteren Forschung Raum und Zeit zu berücksichtigen. Die hohe Auflösung der Probenahmen erfordert die Entwicklung nicht-invasiver In-situ-Methoden, um unsere Forschung auf nachhaltige Weise durchführen zu können. Letztendlich liefern unsere Ergebnisse einen ganzheitlichen Blick auf die Auswirkungen der Baumvielfalt auf den Kohlenstoffkreislauf in Wäldern. Diese Ergebnisse müssen mit den Zwängen und Anforderungen der Praktiker kombiniert werden, um machbare Restaurationsprojekte zu ermöglichen.

Résumé

Dans le monde entier, la perte de biodiversité a des effets sur tous les écosystèmes, l'une des plus grandes menaces pesant sur la biodiversité étant le changement climatique. Les forêts ont montré leur haut potentiel pour lutter contre le changement climatique, de par leur capacité à accumuler du carbone dans leur parties aériennes mais aussi dans les sols. Depuis plusieurs décennies, les écologues ont construit des expériences sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (*i.e.*, BEF experiments) pour comprendre les conséquences de la perte des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes et les services que ces derniers procurent à l'humanité. Il est communément admis que la perte en diversité des arbres dans les forêts ait des conséquences sur l'ensemble de l'écosystème et ses fonctions, par exemple, la productivité de la forêt ou le stockage du carbone.

Pendant ma thèse, j'ai étudié l'effet de la perte de diversité des arbres sur le cycle du carbone en forêt subtropical chinoise. Mon but était de comprendre les mécanismes expliquant l'effet de la diversité en arbres sur le cycle du carbone tout en portant une attention particulière aux processus microbiens et aux conséquences de la diversité en arbres sur l'hétérogénéité spatiale des forêts.

Tout d'abord, j'ai effectué une synthèse de l'état actuel des connaissances sur les mécanismes sous-jacent à l'effet de diversité des arbres sur les processus lié au cycle du carbone dans les forêts. Ensuite, mes collègues et moi-même avons testé les effets de la diversité des arbres sur les schémas spatiaux de la chute des feuilles et les conséquences pour la décomposition de la litière (chapitre I) et nous avons quantifié l'importance de la communauté microbienne pour les processus de décomposition. Troisièmement, nous avons examiné les effets de la diversité des arbres sur les relations entre les facettes microbiennes du sol (c'est-à-dire la biomasse, la composition taxonomique et fonctionnelle) et les fonctions microbiennes du sol comme la

respiration hétérotrophe (chapitre II). Quatrièmement, nous avons adopté une approche plus holistique de l'écosystème pour étudier les effets de la diversité des arbres sur la biomasse microbienne et concentration en carbone des sols et leur médiation par l'environnement biotique et abiotique (chapitre III). Enfin, nous avons examiné les implications de la diversification des plantations et des forêts lors d'initiatives de reboisement pour réduire les niveaux de carbone atmosphérique, ainsi que les avantages de la diversité forestière pour atténuer les impacts du changement climatique sur les écosystèmes ainsi que le bien-être humain.

Ma revue de la littérature a révélé que les effets de la diversité des arbres sur le cycle du carbone dans les forêts sont divers et peuvent s'expliquer par la complémentarité des espèces à différents niveaux trophiques. Cette complémentarité interspécifique peut comprendre trois aspects : la complémentarité dans l'utilisation de substrats, et la complémentarité spatiale et temporelle entre les espèces. J'ai souligné que la complémentarité spatiale et temporelle des espèces d'arbres suscite de plus en plus d'intérêt, cependant, les conséquences de l'hétérogénéité spatio-temporelle induite par les arbres pour les niveaux trophiques supérieurs ne sont que peu connues. Dans les différents chapitres de cette thèse, j'ai examiné les effets de la diversité des arbres sur le cycle du carbone, en tenant compte des conséquences de l'hétérogénéité spatiale induite par la diversité des arbres. Mes collègues et moi-même avons souligné les effets positifs de la diversité des arbres sur la productivité des forêts (c'est-à-dire la biomasse des arbres, la litière et la complémentarité des canopées, chapitres I et III). En augmentant la quantité et la diversité de la litière, la diversité des arbres a augmenté la décomposition de la litière et, par la suite, l'assimilation de la biomasse produite par les arbres dans le sol forestier (chapitre I). Deuxièmement, notre étude a montré que les communautés microbiennes jouent un rôle clé dans la dynamique du carbone forestier via la décomposition de la litière (chapitre I), la respiration hétérotrophe du sol (chapitre II) et la stabilisation du carbone du sol (chapitre III).

En outre, nous avons montré comment la diversité des arbres augmente la biomasse microbienne du sol (chapitres I-III) et ses fonctions (chapitres I-II). Plus important encore, les effets de la diversité des arbres sur la respiration microbienne du sol étaient principalement affectés par la biomasse microbienne du sol plutôt que par la diversité taxonomique ou fonctionnelle de la communauté microbienne. Troisièmement, les effets de la diversité des arbres sur la biomasse microbienne étaient affectés par l'environnement biotique et abiotique telles que les propriétés fonctionnelles des racines, la productivité des arbres, la qualité du sol et le microclimat (chapitres II et III). Par exemple, la diversité des arbres a augmenté la biomasse microbienne en abaissant la température locale et a donc indirectement augmenté les processus microbiens. Dans l'ensemble, nous avons montré l'importance de la prise en compte de l'espace dans la compréhension des relations entre la biodiversité et les fonctions des écosystèmes (chapitres I et III). Par exemple, nous avons montré que lorsque la diversité des arbres augmente, l'hétérogénéité spatiale de la litière augmente, ce qui affecte la décomposition de la litière (chapitre I). Enfin, nous avons fait valoir que la diversité des arbres est un moyen prometteur de maximiser le potentiel des projets de reboisement pour atténuer l'augmentation du carbone atmosphérique (chapitre IV). En outre, nous avons montré que la diversification des forêts dans le cadre d'initiatives de reboisement peut contribuer à réduire les impacts du changement climatique sur les écosystèmes : premièrement, en augmentant la résistance et la résilience face aux événements climatiques extrêmes, et deuxièmement, en tamponnant les conditions microclimatiques dans les zones naturelles et urbaines.

La diversité des arbres influence le cycle du carbone dans les forêts en augmentant la productivité des arbres, la diversité des productions et les conditions environnementales. Mes recherches ont montré que les effets de la diversité des arbres sur le fonctionnement des écosystèmes peuvent s'expliquer à la fois par des effets de masse (c'est-à-dire une productivité accrue avec une plus grande diversité) et des effets de diversité (c'est-à-dire une diversité accrue

des produits des arbres) sur les niveaux trophiques supérieurs et leurs fonctions. Les liens entre la diversité des arbres et les niveaux trophiques supérieurs sont cruciaux. Par exemple, nous avons démontré le rôle clé des communautés microbiennes dans le contrôle du cycle du carbone dans les forêts subtropicales. En outre, nos résultats soulignent le grand potentiel des forêts diversifiées pour atténuer le changement climatique en améliorant le stockage du carbone et en réduisant ainsi la concurrence entre les initiatives de reboisement et les autres utilisations des terres. En outre, à l'échelle locale, nous avons constaté un fort potentiel de la diversité des arbres pour atténuer les conditions microclimatiques et les événements climatiques extrêmes. En explorant les mécanismes potentiels de l'impact de la diversité des arbres sur le fonctionnement des écosystèmes, j'ai mis en évidence le rôle clé de l'hétérogénéité spatiale causée par la diversité des arbres et la nécessité de prendre en compte l'espace et le temps dans les recherches futures. La haute résolution de l'échantillonnage nécessite le développement de méthodes in situ non invasives pour mener nos recherches de manière durable. En définitive, nos résultats fournissent une vision globale de l'impact de la diversité des arbres sur le cycle du carbone dans les forêts. Ces résultats doivent être combinés avec les contraintes et les exigences des acteurs locaux pour permettre des projets de restauration réalisables.