

Diss. ETH No. 20417

**The functional significance of tree diversity for soil N-pools,
leaf litter decomposition and N-uptake complementarity in
subtropical forests in China**

A dissertation submitted to
ETH ZURICH
for the degree of
Doctor of Sciences

presented by
STEFAN TROGISCHE
Dipl.-Biol., University of Leipzig
born May 17, 1983
Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Nina Buchmann
Prof. Michael Scherer-Lorenzen
Prof. Andrew Hector

2012

SUMMARY

One of the most lively and important current discussions in ecology is on the significance of biodiversity for ecosystem functioning and the provision of goods and services. Most of the knowledge in biodiversity-ecosystem functioning (BEF) research has been acquired from experimental studies conducted along controlled levels of herbaceous plant species richness. These studies have accumulated evidence for a general positive relationship between plant diversity and several ecosystem processes and services. So far, however, there has been little discussion on the importance of tree diversity for primary productivity, nutrient cycling and other important services provided by forest ecosystems. To date, the relationship between tree diversity and the cycling of nitrogen, a key element in plant nutrition that most often limits primary production, has not been sufficiently evaluated. Therefore, this thesis has addressed key aspects of ecosystem nitrogen cycling with focus on belowground processes in forest ecosystems. The aim of this thesis was to identify the importance of tree diversity for the soil N status and leaf litter decomposition in a subtropical forest ecosystem in China, and to test for N uptake complementarity among subtropical tree species in an additional experimental approach.

In **Chapter 1**, the soil and forest floor leaf litter N status were studied along gradients of tree diversity and successional stage comprising 27 forest stands. I aimed to identify the importance of tree diversity, forest stand age and environmental factors for the soil and litter N status. Soil physical properties such as soil moisture as a function of soil texture were more important in determining the N status in the mineral soil than tree diversity and forest stand age. Only the N pool of the litter layer accumulated significantly during succession. It is concluded that abiotic edaphic factors strongly control the soil N status in the subtropical forest studied, while effects of tree species composition and diversity are of only minor importance.

In **Chapter 2**, the significance of tree species diversity for leaf litter decomposition was assessed in three complementary decomposition experiments. First, the decomposition constant of 26 tree species was determined under homogenous physical and biological site conditions. Second, decomposition rates of leaf litter derived by the common species *Schima superba* were related to environmental factors changing along gradients of diversity and successional stage. And third, the influence of litter bag species richness on decomposition of 27 plot-specific litter mixtures comprising 7 to 17 species was assessed. Decomposition rate constants of single litter species varied largely and decomposition rate of *Schima superba* leaf litter decreased along the successional gradient but was not related to tree diversity. Two thirds of plot-specific litter mixtures showed a positive non-additive mixture effect but litter bag species richness did only marginally positively influence litter mixture effects.

In **Chapter 3**, N-uptake complementarity among tree species was tested in an additional mixture experiment with tree saplings of two deciduous (*Castanea henryi* and *Quercus serrata*) and two evergreen species (*Elaeocarpus decipiens* and *Schima suberba*) planted in short distances to induce competitive interactions quickly after planting. I studied spatio-temporal and chemical N uptake patterns of the four subtropical tree species growing in monoculture and mixture by injection of ^{15}N tracers (ammonium, nitrate, glycine) at two soil depths (5 cm, 20 cm) in four seasons. Species differed slightly in spatial and temporal ^{15}N uptake, and evergreen species clearly preferred nitrate whereas deciduous trees showed a marginal preference for ammonium. Niche breadth and niche overlap among species remained unaffected by tree species richness.

In conclusion, the results of this thesis suggest that soil physical properties have a strong control on the soil N status and the determination of the soil N storage capacity. Hence, the identification of tree diversity effects at the ecosystem level is complicated due to large environmental heterogeneity. However, tree diversity could promote more rapid N cycling by increasing the rate of leaf litter decomposition, although litter species richness did only marginally influence decomposition of litter mixtures. But especially the decomposition of recalcitrant coniferous litter could be accelerated when mixed with broad-leaved litter. The risk of N limitation might be further reduced by combining tree species showing complementary patterns in N acquisition. Complementary N uptake might also decrease interspecific competition. While this thesis has mainly focussed on the soil N status, leaf litter decomposition and plant N uptake, there is a definite need for integrating tree diversity effects on litter production and changes in plant nutrient stocks during forest stand development.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine der derzeit wichtigsten und am lebhaftesten diskutierten Fragen der Ökologie ist die Bedeutung der Artenvielfalt für Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen. Experimentelle Untersuchungen in Graslandökosystemen, in denen die Artenvielfalt krautiger Pflanzen künstlich manipuliert wurde, haben wichtige Erkenntnisse innerhalb der Biodiversitätsforschung erbracht. Die Ergebnisse dieser Experimente zeigen, dass Biodiversität im Allgemeinen einen positiven Einfluss auf verschiedene Ökosystemprozesse und -dienstleistungen besitzt. Allerdings wurde bisher dieser Zusammenhang in Waldökosystemen nur unzureichend untersucht. Besonders die Frage welchen Einfluss die Baumartenvielfalt auf den Stickstoffkreislauf hat, ist weitestgehend ungeklärt. Dabei spielt Stickstoff, eines der wichtigsten Makronährelemente für Pflanzen, eine bedeutsame Rolle, da seine Verfügbarkeit oft die Primärproduktion von Ökosystemen limitiert. Die vorliegende Arbeit konzentriert sich deshalb auf wichtige, vor allem den Boden betreffende Prozesse innerhalb des Stickstoffkreislaufs. Das Ziel der Untersuchung war es, die Bedeutung der Baumartenvielfalt für den Bodenstickstoffzustand und die Laubstreuzersetzung in einem subtropischen Waldökosystem in China zu identifizieren. Des Weiteren wurde die komplementäre Stickstoffaufnahme von vier subtropischen Baumarten in einem Diversitätsexperiment untersucht.

Kapitel 1 befasst sich mit der Bestimmung des Stickstoff-Status des Bodens und der Streuschicht in 27 Untersuchungsflächen entlang eines Diversitäts- und Sukzessionsgradienten. Hierbei sollte die Bedeutung der Gehölzartenvielfalt, des Alters des Waldbestandes und der Umweltfaktoren untersucht werden. Der Stickstoff-Status des Bodens und der Streuschicht wurden wesentlich von edaphischen Faktoren, wie Bodenfeuchtigkeit und Bodentextur, beeinflusst. Nur der Stickstoff-Pool der Streuschicht zeigte eine signifikante Akkumulation entlang des Sukzessionsgradienten. Es kann geschlossen werden, dass abiotische edaphische Faktoren hauptsächlich den Bodenstickstoff-Status bestimmen und somit die Identifikation von Diversitätseffekten in komplexen und heterogenen Ökosystemen erschwert wird.

Kapitel 2 analysiert die Bedeutung der Baumartendiversität für die Zersetzung von Laubstreu mittels drei sich ergänzenden Zersetzungsexperimenten. Zuerst wurde die Streuzersetzungsrate von 26 Baumarten unter homogenen Umweltbedingungen bestimmt. In einem zweiten Experiment wurde die Abbaurate einer einheitlichen Streuart (*Schima suberba*) in den 27 Waldbeständen entlang des Diversitäts- und Sukzessionsgradienten untersucht. Welchen Einfluss die Streuartenvielfalt in 27 verschiedenen spezifischen Streumischungen (7 – 17 Arten) hat, wurde in einem weiteren Experiment evaluiert. Die Abbauraten der einzelnen Arten unter einheitlichen Umweltbedingungen zeigten große Unterschiede. Das Bestandsalter der 27 Untersuchungsflächen

beeinflusste die Abbaurate der Laubstreu von *Schima superba* negativ. Zwei Drittel der 27 Streumischungen zeigten eine höhere Abbaurate als erwartet aber die Anzahl der Arten in der Mischung beeinflusste die Rate der Streuzersetzung nur geringfügig.

In **Kapitel 3** wurde getestet, ob Baumarten zweier wechselgrüner (*Castanea henryi* und *Quercus serrata*) und zweier immergrüner Arten (*Elaeocarpus decipiens* und *Schima superba*) eine komplementäre Stickstoffaufnahme zeigen. Die Baumarten wurden dafür in einem zusätzlichen Diversitätsexperiment (Monokulturen und 4-Arten-Mischungen) mit geringem Abstand, der eine schnelle Ausbildung von intra- und interspezifischen Interaktionen sichern sollte, angepflanzt. Zwei Bodenschichten (5 cm, 20 cm) wurden in allen vier Jahreszeiten mit drei unterschiedlichen chemischen Stickstoffverbindungen (Ammonium, Nitrat, Glyzin) mit Hilfe des stabilen ¹⁵N-Isotops markiert, um räumlich-zeitliche und chemische Muster in der Stickstoffaufnahme der Baumarten zu identifizieren. Die Baumarten unterschieden sich geringfügig in der Stickstoffaufnahme aus unterschiedlichen Bodentiefen und Jahreszeiten. Immergrüne Arten zeigten eine höhere Aufnahme von Nitrat, während wechselgrüne Arten Ammonium geringfügig bevorzugten. Diversität hatte keinen Einfluss auf Nischenbreite einzelner Arten oder auf die Nischenüberlappung zwischen zwei Arten.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass abiotische edaphische Faktoren einen großen Einfluss auf den Bodenstickstoff-Status ausüben. Dabei erschwert die große Heterogenität in den Umweltbedingungen die Identifikation von Diversitätseffekten. Durch positive Mischungseffekte während der Streuzersetzung könnte aber eine höhere Baumartendiversität die Stickstoffverfügbarkeit erhöhen, obwohl die Artenzahl innerhalb der Streumischung nur einen geringfügigen Einfluss hatte. Aber besonders die Zersetzung von schwer abbaubarer Nadelblattstreu könnte in Mischung mit schnell zersetzender Laubstreu gesteigert werden. Die vier untersuchten Baumarten unterschieden sich hinsichtlich ihres Stickstoffaufnahmемusters, wobei eine komplementäre Stickstoffnutzung das Potential hat, interspezifische Konkurrenz zu verringern. Allerdings konnten keine Diversitätseffekte hinsichtlich einer höheren Stickstoffnutzung festgestellt werden. Es bedarf weiterer Studien, die zusätzlich Diversitätseffekte auf Streuproduktion und Pflanzennährstoffgehalte entlang von Sukzessionsgradienten betrachten, um wichtige Wechselwirkungen zwischen Boden- und Pflanzenstickstoffpools einbeziehen zu können.