



## Doctoral Thesis

# **Mechanisms of coexistence and maintenance of species diversity in tropical forests the paradox of generalist species**

**Author(s):**

Born, Julia Emmanuela

**Publication Date:**

2011

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-006716227> →

**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. 19899

**MECHANISMS OF COEXISTENCE AND MAINTENANCE  
OF SPECIES DIVERSITY IN TROPICAL FORESTS:  
THE PARADOX OF GENERALIST SPECIES**

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

presented by  
JULIA EMMANUELA BORN  
Dipl. Bot., University of Zurich

born 31 January 1979  
citizen of Niederbipp, BE

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. Jaboury Ghazoul, examiner  
Dr. David Burslem, co-examiner  
Prof. Dr. Peter J. Edwards, co-examiner

2011

---

## SUMMARY

Ecological mechanisms of species coexistence in highly diverse tropical rain forest remain unresolved. Niche differentiation is a prominent concept for explaining tropical tree species coexistence. Theory predicts that species that are specialised on a set of environmental conditions should outcompete and exclude generalists in those conditions. Yet many tropical tree species appear broadly similar in their soil preferences and thus appear to persist as edaphic generalists. This thesis addressed the challenge presented by edaphic generalist species to niche theory by investigating mechanisms of coexistence among closely related and locally coexisting soil generalist and specialist trees. The overall objective was to gain insight into niche partitioning and trade-offs in response to some of the multiple abiotic and biotic factors that might explain species coexistence. We evaluated comparative seedling performance (survival, growth, herbivore damage and foliar tannin concentration) of six *Shorea* species (Dipterocarpaceae) which differ in their adult tree habitat associations within the Sepilok Forest Reserve (Borneo, Malaysia). A reciprocal transplant experiment was conducted on two soil types (alluvial and mudstone) and two light regimes (gap and understory), where we tested the hypothesis whether species associated with a particular habitat have higher growth and survival rates in that environment than habitat generalists species and specialists of an alternative habitat type. *Shorea* seedling responses were subject to a range of factors associated with competitive ability under light and soil conditions, persistence under understorey shade and tolerance of ephemeral flooding events in alluvial habitat. Soil chemical analyses revealed that alluvial soils had lower soil acidity, aluminium and higher phosphorus concentrations, which may have differentially affected seedling growth rates. Additionally, microtopographic elevation (cm scale) within alluvial plots differentially affected seedling performance and could be related to species' soil tolerance to waterlogging. The investigated impact of herbivory in shaping species habitat associations revealed no difference of herbivory damage on seedlings among soil types, but was elevated for some species in gap environments. The amount of herbivory damage differed among the six species and could be associated to variable investment in leaf tannin compounds. We found support for the growth-defense trade-off, with growth allocation trade-offs being linked with species life history strategies. Overall, the observed species-specific performance differences among the six *Shorea* species reflected much of the observed adult distribution. However, not all species could be fully differentiated along the investigated abiotic and biotic niche axes. Therefore, other factors and trade-offs, such as investment in aluminium tolerance, and probably even other theories are necessary to explain the coexistence of these species.

---

## ZUSAMMENFASSUNG

Die ökologischen Mechanismen der Artenkoexistenz in tropischen Regenwäldern sind bis heute umstritten. Ein bedeutendes Konzept für Baumarten ist die Nischentheorie. Sie besagt, dass Spezialistenarten, welche an eine bestimmte Umgebung angepasst sind, Generalistenarten in dieser Umgebung verdrängen. Viele tropische Baumarten jedoch scheinen als edaphische Generalisten zu existieren. Diese Doktorarbeit untersuchte die Koexistenzmechanismen von nahverwandten Baumarten, welche lokal als Bodengeneralisten und -spezialisten koexistieren. Die Gültigkeit der Nischentheorie sollte für Generalisten geprüft werden. Letztlich sollte diese Arbeit zu einem besseren Verständnis der Nischendifferenzierung und der damit verbundenen Kompromisse („trade-offs“), welche durch abiotische und biotische Umweltfaktoren entstehen, beitragen. Es wurden Sämlingseigenschaften (Mortalität, Wachstum, Herbivorie und Blatt-Tannin Konzentration) von sechs *Shorea* Arten (Dipterocarpaceae) im Sepilok Forest Reserve (Borneo, Malaysia) untersucht, welche als adult Bäume unterschiedliche Habitate besetzen. Dazu wurde ein reziprokes Verpflanzungsexperiment sowohl auf zwei Bodentypen (Alluvial und Mudstone) als auch unter zwei Lichtverhältnissen (Bestandeslücke und geschlossenes Kronendach) durchgeführt. Die getestete Hypothese besagt, dass Bodenspezialisten auf ihrem spezifischen Bodentyp höhere Wachstums- und Überlebensraten aufweisen als Generalisten, aber auch als Spezialisten von einem anderen Bodentyp. Das Wachstum und Überleben der Sämlinge wurde von verschiedenen Faktoren beeinflusst, welche mit Konkurrenzstärke in Abhängigkeit von Lichtverfügbarkeit und Bodentyp, Schattentoleranz und kurzzeitiger Fluttoleranz auf alluvialem Boden in Verbindung gebracht werden konnten. Bodenchemische Untersuchungen zeigten, dass der alluviale Boden weniger sauer ist, und eine geringere Aluminium- aber höhere Phosphorkonzentration als der Mudstone aufweist. Zusätzlich zu den Bodeneigenschaften haben mikrotopographische Höhenunterschiede (cm Skala) in den alluvialen Flächen das Sämlingsverhalten beeinflusst, was mit Toleranz bezüglich Bodenwassersättigung assoziiert werden konnte. Sämlinge auf unterschiedlichen Bodentypen zeigten keinen Unterschied im Ausmass an Herbivorenfrass, jedoch war dieser für einige Arten in den Bestandeslücken erhöht. Hinsichtlich der Herbivorie unterschieden sich die sechs Arten deutlich, was mit der Konzentration von Blatt-Tanninen assoziiert werden konnte. Es wurden Hinweise auf den ‚Wachstums/Verteidigungs-Kompromiss‘ gefunden, wobei Wachstumsinvestitionen mit den Lebensstrategien der Arten verknüpft waren. Insgesamt haben die beobachteten artspezifischen Verhaltensunterschiede der sechs Arten die Verbreitung der adult Bäume gut wiedergegeben. Es war jedoch nicht möglich alle Arten vollständig entlang der untersuchten abiotischen und biotischen Nischenachsen zu differenzieren. Folglich müssen andere Faktoren, wie zum Beispiel Aluminiumtoleranz, oder gar andere Theorien herangezogen werden, um die Koexistenz dieser Arten zu erklären.