

Diss. ETH No. 18940

The functional significance of tree diversity for nutrient acquisition in a tropical tree plantation

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

presented by
FABIENNE ZEUGIN

M.Sc. in Biology, University of Bern
born July 18, 1979
citizen of Duggingen (BL)

accepted on the recommendation of
Prof. Nina Buchmann
Prof. Catherine Potvin
Prof. Michael Scherer-Lorenzen

2010

Abstract

AT PRESENT, monocultures of fast growing, mostly exotic tree species predominate plantation forestry in the tropics. This has been seen as a problem for long-term nutrient availability and associated biodiversity. An increase of tree species richness in such plantations has been claimed to provide multiple benefits, e.g. stand stability. However, there is little experimental evidence on how tree diversity may affect ecosystem processes as stand productivity and nutrient cycling. Belowground resource complementarity due to niche differentiation could be one important mechanism of positive biodiversity effects in tropical tree plantations.

The main part of the thesis at hand was carried out in a large-scale experimental tree plantation in Sardinilla, Panama. The plantation was established in 2001 and consisted of six native tree species from three functional groups, planted as monocultures, three-species or six-species mixtures. The aim of this thesis was to test whether communities with higher tree diversity show complementary nitrogen (N) and phosphorus (P) acquisition, either because of nutrient uptake from different soil depths, from different chemical sources and/or through association with mycorrhizal fungi.

In **Chapter 2**, we quantified the amount of N and P stored in the aboveground biomass of trees in the Sardinilla plantation after five and six years of growth and tested the effect of tree diversity and environmental growing conditions on the nutrient storage. Small scale heterogeneity in topography and nutrient availability was the predominant factor explaining 58% of the variation in the N and P pools. A positive biodiversity effect was found on tree N and P storage at the intermediate tree diversity level indicating complementarity as the underlying mechanism.

In **Chapter 3**, a ^{33}P and ^{32}P soil labeling was carried out in combination with root-excluding mesh-bags to study the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi for the plant P uptake. Further, species-specific molecular markers were developed to quantify the proportion of each species in the root biomass of mixed communities. Species-specific differences in biomass accumulation and P uptake were strongly enhanced under interspecific competition. The tree species depended to a large degree on the extraradical mycelium for P uptake and showed a similar extent of colonization by *Glomus intraradices*. Further, differences in aboveground biomass were not necessarily reflected belowground in mixture pots.

In **Chapter 4**, a ^{15}N labeling experiment was conducted in the Sardinilla plantation to

test for the impact of heterospecific tree neighbors on the species-specific N uptake from different soil depths. In addition, we carried out a ^{15}N labeling with different chemical N sources to test for species-specific N preferences in a pot experiment. Two of three tested tree species acquired the labeled N mainly from the topsoil whereas one species was capable to take up comparable amounts of N from both soil depths. Organic N as a potential N source was of little relevance for the tropical tree species, and trees grown in mixtures showed significantly reduced ^{15}N uptakes compared to plants in monoculture pots.

To our knowledge, this is one of the few studies conducted in an experimental diversity plantation which assessed the significance of species interactions for tree nutrition as well as the importance of mycorrhizal fungi for the P acquisition of different tropical tree species. The species-specific uptake strategies for N and P did not differ substantially in mixed, more diverse communities. Hence, belowground nutrient partitioning did not seem to be the main mechanism behind the observed biodiversity effect in aboveground N and P pools. As a consequence, a more integrative approach is needed, combining belowground- and aboveground functional plant traits, to gain insight into these synergistic diversity effects. However, information on nutrient requirements and differences in nutrient acquisition strategies might serve as an additional and relevant criterion for the successful design of mixed species plantation.

Zusammenfassung

GEGENWÄRTIG PRÄGEN Monokulturen von schnell wachsenden, meist exotischen Baumarten das Bild des Plantagenwaldbaus in den Tropen. Diese Praxis wird oft als problematisch für die langfristige Nährstoffverfügbarkeit solcher Systeme sowie der damit verbundenen biologischen Artenvielfalt dargestellt. Es wird angenommen, dass eine Erhöhung der Baumartenzahl sich vorteilhaft auf mehrere Ökosystemfunktionen der Plantagen auswirken würde, so z.B. auf die Stabilität des Bestandes. Allerdings gibt es kaum experimentelle Hinweise über den Einfluss einer erhöhten Baumdiversität auf Ökosystemprozesse wie die Bestandesproduktivität oder den Nährstoffkreislauf. Die komplementäre Nährstoffnutzung durch Nischentrennung stellt einen möglichen biologischen Mechanismus dar, durch den eine erhöhte Artenvielfalt in Baumplantagen zu positive Ergebnisse führen könnte.

Der Hauptteil der Untersuchung wurde auf einer grossflächigen experimentellen Baumplantage in Sardinilla, Panama, durchgeführt. Sechs einheimische Baumarten aus drei funktionellen Sukzessionsstadien wurden 2001 in Form von Monokulturen, 3-Arten- oder 6-Artenmischungen angepflanzt. Ziel dieser Arbeit war es zu überprüfen, ob Baumgemeinschaften mit einer erhöhten Artenvielfalt eine komplementär Stickstoff- und Phosphoraufnahme (N, beziehungsweise P) zeigen, z.B. durch Aufnahme der Nährstoffe aus verschiedenen Bodentiefen, in Form von verschiedenen chemischen Verbindungen sowie durch Symbiose mit Mykorrhizapilzen.

In **Kapitel 2** wurde die Grösse der N- und P-Vorräte in der oberirdischen Baumbiomasse errechnet und getestet, welchen Einfluss die Diversität und die Umwelt auf die Nährstoffspeicherung haben. Kleinräumige Unterschiede in der Geländetopographie und in der Nährstoffverfügbarkeit erklärten über 58% der Varianz in den N- und P-Vorräten. Zudem wurde ein positiver Effekt der Diversität auf die N- und P-Speicherung in den 3-Artenmischungen festgestellt. Es konnte auf die Komplementarität als diesem Effekt zugrunde liegender Mechanismus geschlossen werden.

In **Kapitel 3** wurde die Bedeutung der Mykorrhizapilze für die pflanzliche P-Aufnahme unter dem Einfluss intra- und interspezifischer Konkurrenz in einem Topfsystem untersucht. Der Einsatz spezieller Beutel aus Nylongewebe mit unterschiedlichen Maschenweiten und eine unterschiedliche Markierung des darin enthaltenen Bodens mit Radioisotopen (^{33}P oder ^{32}P) ermöglichten die direkte Quantifizierung der P-Aufnahme über das Pilzmyzel. Zudem wurden artspezifische molekulare Marker entwickelt, um den Anteil

jeder Baumart in der Wurzelbiomasse von Mischungen zu quantifizieren. Artspezifische Unterschiede in der oberirdischen Biomasseproduktion und der P-Aufnahme wurden durch interspezifische Konkurrenz verstärkt. Zudem zeigten die Baumarten eine ähnliche Kolonisierung durch *Glomus intraradices* und eine grosse Abhängigkeit bezüglich des über die Mykorrhizen aufgenommenen P. Überdies spiegelte sich das Verhältnis der Arten an der oberirdischen Biomasse nicht in Wurzelproben aus den Mischungen wider.

In **Kapitel 4** wurden zwei verschiedene Bodenschichten (Ober- und Unterboden) mit ^{15}N markiert um zu testen, welchen Effekt artfremde Nachbarbäume auf die artspezifische N-Aufnahme ausüben. Zwei der drei untersuchten Baumarten nahmen N vermehrt aus dem Oberboden auf, während die dritte Baumart N in vergleichbaren Mengen aus beiden Bodenschichten aufnahm. Zusätzlich führten wir einen Markierungsversuch im Topfsystem durch um zu prüfen, welche löslichen chemischen Stickstoffverbindungen von den Baumarten bevorzugt aufgenommen werden. Organischer N als mögliche Nährstoffquelle war von geringer Bedeutung für die Baumarten. Des Weiteren war die gesamte N-Aufnahme der Arten in Mischungen im Vergleich zu den Monokulturen wesentlich reduziert.

Nach unseren Kenntnissen ist dies eine von wenigen Studien aus einer tropischen Mischplantage, welche sowohl den Einfluss von Pflanzeninteraktionen als auch die Bedeutung der Mykorrhizenpilze auf die Nährstoffaufnahme verschiedener Baumarten erfasste. Die artspezifischen Aufnahmemuster für N und P waren sich in den Mischkulturen insgesamt sehr ähnlich. Deshalb scheint Komplementarität in der Nährstoffaufnahme kein relevanter Faktor zu sein, um die beobachteten Biodiversitätseffekte erklären zu können. Ein einheitlicher Ansatz, welcher die funktionellen Eigenschaften der Arten sowohl über- als auch unterirdisch berücksichtigt, wird nötig sein um solche synergistischen Diversitätseffekte verstehen zu können. Dennoch sind Informationen über den Nährstoffbedarf und die unterschiedlichen N- und P-Aufnahmemuster der Baumarten wichtig, um produktive und nachhaltige Mischkulturen entwerfen zu können.