

DISS. ETH NO. 29199

**UNITING COMMUNITY AND ECOSYSTEM ECOLOGY TO  
UNDERSTAND THE GLOBAL CARBON CYCLE**

A thesis submitted to obtain the title of

**DOCTOR OF SCIENCES**  
(Dr. sc. ETH Zurich)

presented by

**JOE WAN**

B.Sc. in Computer Science and Biology, Stanford University, USA

born on 05.11.1994

accepted on the recommendation of

**PROF. DR. THOMAS W. CROWTHER**  
**DR. LALASIA BIALIC-MURPHY**  
**PROF. DR. MARCEL VAN DER HEIJDEN**  
**DR. THOMAS WALKER**

2023

# Summary

Understanding global carbon cycling requires understanding biotic responses to global change at multiple levels, yet it remains challenging to link the dynamics of diverse interacting species at the community scale to biogeochemical fluxes at the ecosystem scale. Using biotic feedbacks in the carbon cycle as a focal case, this doctoral thesis builds and applies a general theoretical framework for linking community and ecosystem perspectives to understand global change.

In Chapter 1 ("Uniting the scales of microbial biogeochemistry with trait-based modeling"), I use the representation of soil microbial communities in global biogeochemical models as a case study to explore the challenges of synthesizing ecological insight across scales. To do so, I review and synthesize recent advances in trait-based soil carbon modeling. I identify four key perspectives from which models have investigated the biogeochemical role of microbes, ranging from the largest to the smallest scales of biological organization: namely, (i) Earth system, (ii) ecosystem, (iii) community, and (iv) fine-scale physiology. Highlighting the contributions of diverse trait-based modeling approaches, I caution that this diversity makes it challenging to link perspectives at different scales. The meaning of a trait depends both on the structure of the model in which it occurs, and on the scale treated by the model. Thus, reapplying a fine-scale trait at a broader scale may make incorrect predictions, an issue I illustrate quantitatively using model simulations. With these challenges in mind, I highlight several ways to synthesize the scales of microbial biogeochemical modeling: (i)

quantitatively, using mathematical scaling techniques, (ii) empirically, by applying experiments to test relationships between scales, and (iii) conceptually, by identifying key traits and processes across scales.

Motivated by this cross-scale perspective, Chapter 2 ("Reconciling competing definitions of niche difference using invasion growth") begins at the community scale and aims to build the quantitative foundation required in order to apply coexistence theory at broader scales. In particular, I focus on the concept of the ecological niche from modern coexistence theory. Though niche differentiation has long been considered foundational to species coexistence, current methods for quantifying niche difference and its counterpart, fitness difference, provide inconsistent conclusions. I reconcile these apparent differences using a general technique from modern coexistence theory known as invasion analysis, which relates species coexistence to a quantity termed the "invasion growth rate". This reveals that despite their quantitative differences, existing definitions of niche and fitness difference offer consistent explanations of changes in coexistence outcome. I then propose a quantitative method that unites these different definitions: the transformed invasion growth rate (TIGR), which I use to provide guidelines for appropriately calculating niche and fitness across systems. Applying this approach to diverse areas of the coexistence literature, I illustrate that invasion growth can clarify conceptual connections between coexistence and other processes, enable more robust statistical inference of coexistence, and provide insight into empirical data.

Taking advantage of this rigorous quantitative foundation, Chapter 3 ("Linking coexistence theory and ecosystem function: a mechanistic framework for biodiversity effects") aims to bridge the community and ecosystem perspectives. I synthesize recent developments in coexistence theory into a general theoretical framework linking community coexistence to ecosystem function, termed "functional coexistence theory". This framework shows that ecosystem function depends on community-level niche and fitness, and on each species' level of function. More specifically, ecosystem function can be predicted by quantifying three community-level processes: (1) niche difference, which decreases the relative strength of competition between species, (2)

fitness–function correlation, which causes higher-functioning species to also have higher competitive fitness, and (3) functional equalization, which reduces the imbalance between different species' contributions to ecosystem function. Using a trait-based model of resource competition, I show that this framework can be applied to identify which biological processes drive ecosystem-level function. Fitting this model to plant competition data, I illustrate how changes in niche, fitness, and function explain how the productivity of a two-species grassland community changes across a soil nitrogen gradient. Finally, applying the cavity method, a mathematical scaling technique from statistical physics, I show that these findings generalize to large communities, allowing the function of a highly diverse community to be predicted from average properties of its species and their interactions.

Taken together, these findings highlight the fundamental links between community and ecosystem ecology. As this thesis highlights using case studies with specific competition models and plant competition datasets, the conceptual tools of modern coexistence theory effectively link theory and experiment across systems and scales of inquiry. Thus, by providing a quantitative way to link community-level interactions to their consequences for ecosystem function, the functional coexistence framework proposed here provides a route towards more mechanistically-informed prediction of biotic carbon cycle feedbacks.

# Zusammenfassung

Um den globalen Kohlenstoffkreislauf zu verstehen, muss man die biotischen Reaktionen auf globale Veränderungen auf mehreren Ebenen kennen. Dennoch bleibt es schwierig, die Dynamik verschiedener interagierender Arten auf Gemeinschaftsebene mit biogeochemischen Flüssen auf Ökosystemebene zu verknüpfen. Unter Verwendung biotischer Rückkopplungen im Kohlenstoffkreislauf als Schwerpunktfall erstellt diese Doktorarbeit einen allgemeinen theoretischen Rahmen und wendet ihn an, um Gemeinschafts- und Ökosystemperspektiven zu verknüpfen und so den globalen Wandel zu verstehen.

In Kapitel 1 („Vereinigung der Skalen der mikrobiellen Biogeochemie mit merkmalsbasierter Modellierung“) verwende ich die Darstellung von Bodenmikroben-gemeinschaften in globalen biogeochemischen Modellen als Fallstudie, um die Herausforderungen der Synthese ökologischer Erkenntnisse über Skalen hinweg zu untersuchen. Zu diesem Zweck überprüfe ich aktuelle Fortschritte in der merkmalsbasierten Bodenkohlenstoffmodellierung und fasse sie zusammen. Ich identifiziere vier Schlüsselperspektiven, aus denen Modelle die biogeochemische Rolle von Mikroben untersucht haben. Diese Perspektiven reichen von der größten bis zur kleinsten Skala biologischer Organisation: nämlich (i) Erdsystem, (ii) Ökosystem, (iii) Gemeinschaft und (iv) Physiologie im Feinmaßstab. Indem ich die Beiträge verschiedener merkmalsbasierter Modellierungsansätze hervorhebe, möchte ich darauf hinweisen, dass diese Vielfalt es schwierig macht, Perspektiven auf verschiedenen Ebenen zu verknüpfen. Die Bedeutung eines Merkmals

hängt sowohl von der Struktur des Modells, in dem es auftritt, als auch von der vom Modell behandelten Skala ab. Daher kann die erneute Anwendung eines kleinskaligen Merkmals auf einem breiteren Maßstab zu falschen Vorhersagen führen. Dies ist ein Problem, das ich anhand von Modellsimulationen quantitativ veranschauliche. Vor dem Hintergrund dieser Herausforderungen zeige ich verschiedene Möglichkeiten zur Zusammenfassung der Skalen der mikrobiellen biogeochemischen Modellierung auf: (i) quantitativ mithilfe mathematischer Skalierungstechniken, (ii) empirisch durch die Anwendung von Experimenten zum Testen von Beziehungen zwischen Skalen und (iii) konzeptionell durch Identifizierung von Schlüsselmerkmalen und Prozessen über Skalen hinweg.

Motiviert durch diese skalenübergreifende Perspektive beginnt Kapitel 2 („Abgleich konkurrierender Definitionen von Nischenunterschieden mithilfe des Invasionswachstums“) auf der Gemeinschaftsebene und zielt darauf ab, die quantitative Grundlage zu schaffen, die für die Anwendung der Koexistenztheorie auf breiteren Skalen erforderlich ist. Insbesondere konzentriere ich mich auf das Konzept der ökologischen Nische aus der modernen Koexistenztheorie. Obwohl die Nischendifferenzierung seit langem als grundlegend für das Zusammenleben von Arten angesehen wird, liefern aktuelle Methoden zur Quantifizierung von Nischenunterschieden und ihrem Gegenstück, dem Fitnessunterschied, inkonsistente Schlussfolgerungen. Ich vereinige diese offensichtlichen Unterschiede mithilfe einer allgemeinen Technik aus der modernen Koexistenztheorie, die als Invasionsanalyse bekannt ist und die die Koexistenz von Arten mit einer Größe in Beziehung setzt, die als „Invasionswachstumsrate“ bezeichnet wird. Dies zeigt, dass bestehende Definitionen von Nischen- und Fitnessunterschieden trotz ihrer quantitativen Unterschiede konsistente Erklärungen für Veränderungen im Koexistenzergebnis bieten. Anschließend schlage ich eine quantitative Methode vor, die diese unterschiedlichen Definitionen vereint: die transformierte Invasionswachstumsrate, die ich verwende, um Richtlinien für die angemessene Berechnung von Nischen- und Fitness-Systemen bereitzustellen. Indem ich diesen Ansatz auf verschiedene Bereiche der Koexistenzliteratur anwende, zeige

ich, dass das Invasionswachstum konzeptionelle Zusammenhänge zwischen Koexistenz und anderen Prozessen klären, robustere statistische Schlussfolgerungen zur Koexistenz ermöglichen und Einblicke in empirische Daten liefern kann.

Kapitel 3 („Verknüpfung von Koexistenztheorie und Ökosystemfunktion: ein mechanistischer Rahmen für Auswirkungen auf die biologische Vielfalt“) nutzt diese präzise quantitative Grundlage und zielt darauf ab, die Perspektiven der Gemeinschaft und des Ökosystems zu verbinden. Ich fasse aktuelle Entwicklungen in der Koexistenztheorie in einem allgemeinen theoretischen Rahmen zusammen, der die Koexistenz der Gemeinschaft mit der Funktion des Ökosystems verknüpft und als „funktionale Koexistenztheorie“ bezeichnet wird. Dieser Rahmen zeigt, dass die Ökosystemfunktion von der Nische und Fitness auf Gemeinschaftsebene sowie vom Funktionsniveau jeder Art abhängt. Genauer gesagt kann die Ökosystemfunktion durch Quantifizierung von drei Prozessen auf Gemeinschaftsebene vorhergesagt werden: (1) Nischenunterschied, der die relative Stärke der Konkurrenz zwischen Arten verringert, (2) Fitness-Funktions-Korrelation, die dazu führt, dass besser funktionierende Arten auch eine höhere Wettbewerbsfähigkeit haben und (3) funktionaler Ausgleich, der das Ungleichgewicht zwischen den Beiträgen verschiedener Arten zur Ökosystemfunktion verringert. Anhand eines merkmalsbasierten Modells des Ressourcenwettbewerbs zeige ich, dass dieser Rahmen angewendet werden kann, um zu identifizieren, welche biologischen Prozesse die Funktion auf Ökosystemebene steuern. Indem ich dieses Modell an Pflanzenkonkurrenzdaten anpasse, veranschauliche ich, wie Veränderungen in Nische, Fitness und Funktion erklären, wie sich die Produktivität einer aus zwei Arten bestehenden Grünlandgemeinschaft über einen Bodenstickstoffgradienten hinweg verändert. Schließlich zeige ich mithilfe der Hohlraummethode, einer mathematischen Skalierungstechnik aus der statistischen Physik, dass sich diese Ergebnisse auf große Gemeinschaften übertragen lassen und es ermöglichen, die Funktion einer äußerst vielfältigen Gemeinschaft anhand der durchschnittlichen Eigenschaften ihrer Arten und ihrer Wechselwirkungen vorherzusagen.

Zusammengenommen verdeutlichen diese Ergebnisse die grundle-

genden Zusammenhänge zwischen Gemeinschafts- und Ökosystemökologie. Wie diese Arbeit anhand von Fallstudien mit spezifischen Wettbewerbsmodellen und Datensätzen zum Wettbewerb zwischen Pflanzen hervorhebt, verknüpfen die konzeptionellen Werkzeuge der modernen Koexistenztheorie Experiment und Theorie effektiv über Systeme und Untersuchungsskalen hinweg. Durch die Bereitstellung einer quantitativen Möglichkeit, Interaktionen auf Gemeinschaftsebene mit ihren Konsequenzen für die Ökosystemfunktion zu verknüpfen, bietet das hier vorgeschlagene Rahmenwerk für funktionale Koexistenz einen Weg zu einer mechanistisch fundierteren Vorhersage der Rückkopplungen des biotischen Kohlenstoffkreislaufs.