



Doctoral Thesis

Environmental effects on plant species and communities A study using generic process-based and statistical models, with applications to succulent plant communities

Author(s):

Reineking, Björn

Publication Date:

2005

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005004613> →

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. 15826

Environmental effects on plant species and communities

**A study using generic process-based and statistical models,
with applications to succulent plant communities**

A dissertation submitted to the
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH

for the degree of
Doctor of Sciences

presented by
BJÖRN REINEKING
Dipl. Umwelt-Natw. ETH, M.Sc. University of Oxford
born 03.09.1971
citizen of Germany

accepted on the recommendation of
Prof. Dr. Roland W. Scholz, examiner
Prof. Dr. Christian Wissel, co-examiner
Dr. habil. Andreas Huth, co-examiner

2005

Summary

The intensification and acceleration of environmental change by humans has profound implications for ecological communities, and as a consequence, for human societies. It has thus brought considerable practical relevance to a research field that lies at the heart of ecology: to understand the effect of environmental conditions on the abundance and distribution of populations and on the composition of communities.

The objective of this thesis is to contribute to a better understanding of how environmental conditions shape plant communities and affect the distribution of plant life forms. Two model approaches are investigated: statistical habitat models for constructing predictive models of species distributions at the landscape scale, and process-based models of plant-environment interactions. I used the generic process-based models to investigate how local scale environmental variability affects the diversity and composition of plant communities, and to which extent environmental conditions explain the geographical distribution of succulents in South Africa. The spatial scale of investigation thus ranges from the scale of individual plants/populations to the subcontinental scale. South African succulent plant communities provide the main study system for this thesis. These communities constitute an important part of global diversity: The Succulent Karoo region, the largest center of endemism in the region, is listed as one of the 25 global diversity hot spots. However, rapid declines of succulent plant populations have been documented in this ecosystem. This decline has been attributed to climate and land use change. An understanding of the links between environmental conditions and the structure of succulent communities is thus of high practical relevance.

In the first part of this thesis, I examine the predictive performance of statistical habitat models. A major challenge for the development of models with the ability to generalize from the particular set of observations that was used to fit the model is to find an adequate level of model complexity. I therefore compared three approaches to constrain model complexity in logistic regression models: variable selection, *lasso*, and *ridge*. These 'regularization' methods differ in the way complexity is measured. Variable selection uses the number of estimated parameters, the *lasso* uses the sum of the absolute values of the parameter estimates, and the *ridge* uses the sum of the squared values of the parameter estimates. I performed a simulation study with environmental data of a real landscape and artificial species occupancies. The

simulations were used to investigate how model performance is affected by three factors: (1) the number of environmental factors that determined the distribution of the artificial species, (2) the proportion of sites occupied by the species (prevalence), and (3) the sample size. Regularization generally improved model performance, but no method performed best under all circumstances. However, at low sample sizes ($EPV < 10$), *ridge* and *lasso* always performed best, regardless of the number of environmental factors that influenced the artificial species or prevalence. They also emerged as risk-averse strategies and never performed considerably worse than the best models.

In the second part, I develop a generic, process-based model for succulent plant communities. The model is based on selected ecophysiological processes. For individual plants, the model calculates water uptake and transpiration, carbon assimilation and respiration on a daily basis. The water and carbon cycles are coupled via a plant's water use efficiency. Plant species differ in their allocation strategies, i.e. the way plants invest carbon in different compartments like roots, leaves and storage. All model parameter values were specified with independent literature data. I analyzed the effects of three forms of environmental variability on community composition: (a) temporal fluctuations in precipitation, (b) spatial heterogeneity of water supply due to run-on and run-off processes, and (c) 'rock pockets' that limit root competition in space. The model successfully predicted characteristics of a species rich community in the semi-arid Richtersveld (South Africa): It reproduced the coexistence of plants with different sizes at maturity, the dominance of succulent shrubs, and the level of vegetation cover found in the Richtersveld. The three types of variability had differential effects on diversity: Diversity exhibited a strong hump-shaped response to temporal variation. Spatial variability increased diversity, particularly at intermediate levels of temporal variability. Finally, rock pockets had the weakest effect, but contributed to diversity by providing refuges for small species. The model thus shows that spatio-temporal variation of resource supply can maintain diversity over long time scales even in small systems. Trade-offs in allocation to roots, leaves and storage provide the basis for sufficient niche differentiation.

In the third part, I use a non-spatial version of the process-based model to predict the distribution of succulence in South Africa. In this prediction, only the effect of water availability was modelled in a process-based fashion, while information on frost and fire distribution was included in a way typical for statistical habitat models. The combination of these approaches is able to explain most of the variation in the geographical distribution of succulence in South Africa, with drought length as the main factor determining the allocation to succulence. This part therefore illustrates the possibility to combine the two methodological approaches, i.e. statistical habitat models and process-based models, profitably.

The different approaches presented in this thesis contribute to an understanding of the forces shaping plant communities. Such an understanding is critical to reduce the threats environmental change poses to biodiversity and ecosystem services.

Zusammenfassung

Die anthropogen bedingte Intensivierung und Beschleunigung von Umweltveränderungen haben tiefgreifende Implikationen für ökologische Lebensgemeinschaften und in der Konsequenz auch für menschliche Gesellschaften. Damit verstärkt sich die praktische Relevanz eines zentralen Forschungsgebietes der Ökologie: das Verständnis davon, wie sich Umweltbedingungen auf die Vorkommenshäufigkeit und räumliche Verteilung von Populationen sowie auf die Struktur von Lebensgemeinschaften auswirken.

Das Ziel dieser Studie ist es, zu einem besseren Verständnis der Auswirkungen von Umweltbedingungen auf Pflanzengesellschaften beizutragen. Als methodische Werkzeuge werden zwei verschiedene Modellansätze verwendet: statistische Habitatmodelle für die Vorhersage der Verteilung von einzelnen Arten in der Landschaft und prozessbasierte Modelle mit Pflanze-Umwelt Interaktionen. Mit Hilfe des generischen prozessbasierten Modells analysiere ich, wie sich kleinräumige Umweltvariabilität auf die Diversität von Pflanzengesellschaften auswirkt, und in welchem Mass Umweltbedingungen die geographische Verteilung von Sukkulente n in Südafrika erklären. Die räumliche Skala der Untersuchung reicht somit von der Ebene individueller Pflanzen bis zur subkontinentalen Skala. Südafrikanische Sukkulente ngesellschaften stellen das Hauptstudiensystem dieser Arbeit dar. Diese Gesellschaften leisten einen wesentlichen Beitrag zur globalen Biodiversität. So gehört die Sukkulente n Karoo, das grösste Zentrum endemischer sukkulenter Arten im südlichen Afrika, zu den 25 globalen 'Hotspots' der Biodiversität. Es ist jedoch eine rapide Abnahme sukkulenter Pflanzenpopulationen dokumentiert worden. Als Gründe für diese Abnahmen werden Klima- und Landnutzungswandel angeführt. Ein besseres Verständnis der Interaktionen zwischen Umweltbedingungen und Strukturen sukkulenter Gesellschaften ist daher von grosser praktischer Relevanz.

Im ersten Teil dieser Studie untersuche ich die Vorhersagegüte statistischer Habitatmodelle. Ein wesentliches Problem bei der Erstellung von Modellen mit guter Vorhersagegüte besteht darin, eine angemessene Modellkomplexität zu wählen. Ich vergleiche daher drei Methoden, um die Komplexität in logistischen Regressionsmodellen zu beschränken: Variablenselektion, *Lasso*, und *Ridge*. Diese 'Regularisierungsmethoden' unterscheiden sich darin, wie Komplexität gemessen wird. Variablenselektion verwendet die Anzahl angepasster Modellparameter, *Lasso* verwendet die Summe der Absolutbeträge der Parameterschätzer und *Ridge*

verwendet die Summe der quadrierten Parameterschätzer. Ich führe eine Simulationsstudie mit Umweltdaten einer realen Landschaft und Vorkommen von artifiziellen Arten durch. Die Simulationen dienen der Analyse des Einflusses von drei Faktoren auf die Vorhersagegüte: (1) die Anzahl der Umweltfaktoren, die das Vorkommen der artifiziellen Art bestimmen, (2) der Anteil von Standorten, an denen die Art vorkommt (Prävalenz), und (3) der Stichprobenumfang. Regularisierung verbesserte die Modellgüte im Allgemeinen. Keine der Methoden war jedoch unter allen Umständen den anderen überlegen. Bei kleinem Stichprobenumfängen (< 10 Ereignissen pro Variable) waren jedoch *Ridge* und *Lasso* immer am besten. Sie schnitten auch bei grösseren Stichproben nie wesentlich schlechter als das jeweils beste Modell ab.

Im zweiten Teil entwickle ich ein prozessbasiertes Modell für Sukkulntengesellschaften. Das Modell basiert auf ökophysiologischen Prozessen. Es berechnet Wasseraufnahme und Transpiration, sowie Assimilation und Atmung für einzelne Individuen in täglichen Zeitschritten. Wasser- und Kohlenstoffkreisläufe sind miteinander über die Wassernutzungseffizienz einer Pflanze verbunden. Arten unterscheiden sich in ihren Allokationsstrategien, d.h. in der Weise wie sie Kohlenstoff in die verschiedenen Kompartimente wie Wurzeln, Blätter und Wasserspeicher investieren. Alle Modellparameter wurden mit unabhängigen Literaturdaten spezifiziert. Ich untersuche drei Formen von Umweltvariabilität: (a) zeitliche Schwankungen im Niederschlag, (b) räumliche Heterogenität der Wasserversorgung, und (c) Felstaschen, die die Ausdehnung von Konkurrenz beschränken. Das Modell erfasst wesentliche Charakteristika einer artenreichen Gesellschaft im semi-ariden Richtersveld. Sowohl die Koexistenz von Arten verschiedener Grösse, als auch die Dominanz von Zwergsträuchern und der Grad der Vegetationsbedeckung wurden korrekt vorausgesagt. Die drei Typen von Umweltvariabilität zeigten unterschiedliche Effekte auf die Diversität. Diversität war am höchsten bei mittlerer zeitlicher Variabilität. Räumliche Variabilität erhöhte Diversität insbesondere bei mittlerer zeitlicher Variabilität, und Felstaschen waren bedeutsam als Zufluchtsort für kleine Arten. Das Modell zeigt somit, dass eine raum-zeitliche Variation der Ressourcen die Diversität auch in kleinen Gebieten über lange Zeiträume aufrechterhalten kann. Dabei bilden Trade-offs bei der Allokation in Wurzeln, Blätter und Speicher die Basis für hinreichende Nischendifferenzierung.

Im dritten Teil meiner Arbeit verwende ich eine nicht-räumliche Version des prozessbasierten Modells, um die Verbreitung von Sukkulenz in Südafrika vorherzusagen. Für diese Vorhersagen wurde nur die Wasserverfügbarkeit in einer prozessorientierten Weise modelliert, wohingegen Informationen über Frost und Feuer wie in statistischen Habitatmodellen einbezogen wurde. Die Kombination dieser Ansätze kann wesentliche Aspekte der Verteilung von Sukkulenz in Südafrika erklären. Dieser Teil der Arbeit illustriert daher die Möglichkeit, die beiden Modellansätze gewinnbringend miteinander zu verbinden.

Diese Studie trägt zu einem besseren Verständnis der Auswirkungen von Umwelteinflüssen auf Pflanzengesellschaften bei. Dieses Verständnis ist wesentlich, um die Bedrohung für Biodiversität und Ökosystemdienstleistungen durch Umweltwandel zu verringern.