

Diss. ETH NO. 21497

**Trophic cascades in two contrasting plant communities: the effects of herbivory on
grassland ecosystems**

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

Presented by

ALAN GARY HAYNES

Master of Science, University of Plymouth

born 15th October 1984

citizen of

Great Britain

Accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Nina Buchmann, examiner

Prof. Dr. Douglas Frank, co-examiner

PD. Dr. Anita Risch, co-examiner

2013

Abstract

Grasslands cover approximately 30% of the planet's land surface. Many of them contain large, diverse communities of herbivores with members ranging in size and function from small invertebrates to large ungulates. Herbivores of differing sizes consume different quantities, differ in their selectivity and behaviours and thus their effects on the ecosystem. While much research has considered the impacts of individual herbivore species, little is known as to how these herbivores differ in their effects within a single system – studies to date have generally only studied the effects of one or two herbivore groups within a given system. Herbivores are also known to have different effects depending on the ecosystem, generally associated with the availability of nutrients, which itself can be a function of herbivory. Systems rich in nutrients generally respond positively to herbivory in terms of nutrient cycling, productivity and plant species richness, while herbivory is thought to have adverse effects in areas with low nutrient availability. The aim of this thesis is to gain some understanding of how herbivores of differing sizes affect ecosystem parameters in heavily and lightly grazed subalpine grasslands.

The Swiss National Park in the Grisons is a 170 km² mountainous area which has been protected from anthropogenic activities for almost 100 years. Translocation of nutrients from pastures to resting areas during agricultural activities before the Park was founded has resulted in visible vegetation patterns on the Park's subalpine grasslands. These patterns have been reinforced by grazing by wild animals, mostly red deer (*Cervus elaphus*), and have resulted in a heavily grazed, short-grass vegetation type on the nutrient rich former resting areas and a lightly grazed, tall-grass vegetation type on the former pasture. Using an enclosure set-up to progressively exclude herbivores based on their bodysize, we studied the effects of vegetation type and herbivore exclusion on 1) the decomposition rates of cellulose and environmental factors associated with decomposition, 2) plant quality and quantity, and 3) plant community composition. Because herbivores also interact with each other, we assessed how large and small scale ungulate herbivory affects the Orthoptera community (4).

The first part of this thesis examines how herbivore exclusion and vegetation type affects the capacity of the ecosystem to decompose organic material, specifically cotton. By using cotton, we removed the effect that substrate quality has on decomposition rates, and could

focus on the environmental control of decomposition. Herbivore exclusion in the tall-grass vegetation led to differences in decomposition rates between areas grazed by medium and small mammals and invertebrates and those grazed by small mammals and invertebrates in the tall-grass vegetation type, but no differences were found in the more nutrient rich short-grass vegetation. Rather than herbivore exclusion having a large impact on decomposition rates, environmental factors such as soil moisture and temperature, as well as geographic factors, particularly altitude appeared to control decomposition. Exclusion also increased soil moisture, decreased soil temperature but not soil microbial biomass carbon (C), soil C:nitrogen (N) ratio or the availability of C relative to microbial biomass (q_{mic}), presumably because plant litter did not have time to be incorporated into the soil.

The most obvious function of herbivores, particularly large ones, is the reduction of plant biomass. In the second part of this thesis we investigated how progressive herbivore exclusion and the related reduction in consumption affected the quantity and quality of plant material. We found that although herbivore exclusion resulted in increased shoot biomass in both vegetation types, only ungulate exclusion had a positive impact in the lightly grazed tall-grass vegetation, but both ungulate and invertebrate exclusion increased biomass in the heavily grazed short-grass vegetation. We also found that herbivore exclusion from the tall-grass vegetation resulted in a reduction in root biomass potentially due to a shift in resource allocation. Herbivore exclusion increased shoot quality in both vegetation types, but due to different reasons – reduced recalcitrant fibre in the heavily grazed short-grass vegetation and increased N in the tall-grass vegetation. Herbivores were also found to compete for resources and consume more when it was available. We conclude this part by speculating on what these changes, particularly in quality, might mean for ecosystem functioning.

For the third and fourth parts of the thesis we change tack slightly and consider how herbivores affect communities. In the third part, the communities in question are the plant communities being utilised by the herbivores. We found, after four growing seasons of herbivore exclusion, detectable differences between where all herbivores had access and where all were excluded in the short-grass vegetation. Indeed, herbivores removed approximately 60% of the above ground biomass from the short-grass vegetation, so a relatively large effect on the plant community might be expected. We also found, as predicted by Grime's CSR theory, herbivore exclusion allows competitive species to increase in abundance at the expense of stress tolerant species.

In the fourth and final part of this thesis we explored how ungulate induced changes in vegetation structure altered Orthopteran (grasshopper) communities. Large scale habitat modification (short-grass vs. tall-grass vegetation) had no impact on the abundance or diversity of Orthopterans. In contrast, local scale changes in the vegetation structure (canopy height) increased the abundance and diversity of Orthoptera. Although diversity in vegetation height was unrelated to Orthoptera abundance and diversity, habitat diversity had a negative impact, due to a positive relationship between the proportion of grass in the habitat and Orthopterans. Orthopterans responded positively in terms of both abundance and diversity to shoot N con-

centrations, but only in the short grass vegetation. The Orthoptera community composition also differed across the Swiss National Park in relation to vegetation height and altitude.

In conclusion, herbivores in the subalpine grasslands of the Swiss National Park have a wide ranges of effects on the ecosystem. Through a combination of direct and indirect affects they alter soil microclimatic conditions, plant community composition, the quantity and quality of plant biomass and interact with one another. In general, it seems that, rather than any one herbivore group having a large impact on the ecosystem parameters, it is the gradual removal of herbivores and the accompanying progressive reductions in consumption that produce changes in these grassland ecosystems. These direct and indirect ecosystem changes, as a result of changes in herbivore consumption, have the ability to affect at least three trophic levels – other herbivores (via interactions between herbivores and changes in the plant quantity and quality), producers and decomposers (both due to changes in the quantity and quality of plant material and soil microclimate).

Zusammenfassung

Graslandschaften bedecken ungefähr 30% der Landoberfläche des Planeten. Viele von ihnen enthalten große, diverse Gemeinschaften von Pflanzenfressern, von kleinen Wirbellosen bis hin zu große Huftieren, mit unterschiedlichen Funktionen. Pflanzenfresser unterschiedlicher Größe verzehren unterschiedliche Mengen, unterscheiden sich in ihrer Selektivität und in ihren Verhaltensweisen und somit auch in ihren Auswirkungen auf das Ökosystem. Während ein Grossteil der Forschung die Auswirkungen einzelner Arten von Pflanzenfressern betrachtet hat, ist nur wenig darüber bekannt, wie sich diese Pflanzenfresser in ihren Wirkungen innerhalb eines einzigen Systems unterscheiden – bisherige Studien haben bislang nur die Auswirkungen von ein oder zwei Gruppen von Pflanzenfressern innerhalb eines bestimmten Systems untersucht. Je nach Ökosystem haben Pflanzenfresser unterschiedlichen Einfluss, dieser hängt im Allgemeinen von der Verfügbarkeit von Nährstoffen ab, was wiederum von den Pflanzenfressern selbst beeinflusst werden kann. Nährstoffreiche Systeme reagieren in Bezug auf Nährstoffkreislauf, Produktivität und Artenvielfalt positiv auf Pflanzenfresser. In Gebieten mit geringer Verfügbarkeit von Nährstoffen wird davon ausgegangen, dass sich Pflanzenfresser nachteilig auf diese Faktoren auswirken. Das Ziel dieser Arbeit ist es, ein erweitertes Verständnis dafür zu erreichen, wie Pflanzenfresser von unterschiedlicher Größe die Parameter des Ökosystems in stark und schwach beweideten subalpinen Graslandschaften beeinflussen.

Der Schweizerische Nationalpark im Kanton Graubünden umfasst rund 170 km² subalpiner und alpiner Landschaft und ist seit fast 100 Jahre vor menschlichem Einfluss geschützt. Die landwirtschaftlichen Tätigkeiten vor der Parkgründung führten zu einer Verlagerung der Nährstoffe von den Weiden zu den Rastplätzen des Viehs, was zur Ausprägung sichtbarer Vegetationsmuster auf den subalpine Wiesen des Parks geführt hat. Diese Muster wurden durch weidende Wildtieren, vor allem Rothische (*Cervus elaphus*), verstärkt, und führten zu einem stark beästen Vegetationstyp mit kurzem Gras in den nährstoffreichen Gebieten, welche vormals Rastplätze des Viehs waren, und einen schwach beästen Vegetationstyp mit hohem Gras in Gebieten, welche vormals Weideland waren. In unserer Untersuchung wurden mit Hilfe von Zäunen unterschiedlich grosse Pflanzenfresser schrittweise ausgeschlossen, um die Auswirkungen des Vegetationstyps und des Ausschlusses auf: 1) die Abbaurate von Zellulose

und auf Umweltparameter, welche in Zusammenhang mit dem Abbau stehen, 2) die Qualität und Quantität der Vegetation, und 3) die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft zu untersuchen. Weil Pflanzenfresser auch miteinander interagieren, untersuchten wir des Weiteren, wie sich groß- und kleinräumige Beweidung durch Huftiere auf Heuschreckenarten (Orthoptera) auswirkt.

Der erste Teil dieser Arbeit untersucht, wie der Ausschluss unterschiedlicher Pflanzenfresser in den beiden Vegetationstypen die Fähigkeit des Ökosystems organisches Material (insbesondere Baumwolle) zu zersetzen beeinflusst. Durch die Verwendung von Baumwolle wird der Effekt der Substratqualität auf die Abbaurate minimiert, was eine gezielte Betrachtung der umgebungsbedingten Faktoren, welche die Zersetzung kontrollieren, ermöglicht. Der Ausschluss von Pflanzenfressern in der hohen Vegetation führte zu Unterschieden in den Abbauraten zwischen Bereichen, welche von mittleren und kleinen Säugetieren und Wirbellosen beweidet wurden und Bereichen, welche nur von kleinen Säugetiere und Wirbellosen beweidet wurden. Im nährstoffreicheren Vegetationstyp mit kurzem Gras konnten jedoch keine Unterschiede festgestellt werden. Eher als der Ausschluss der Pflanzenfresser, scheinen Umweltfaktoren, wie zum Beispiel Bodenfeuchte und Temperatur, sowie geographische Faktoren, insbesondere die Höhenlage, die Zersetzung zu steuern. Der Ausschluss erhöhte die Bodenfeuchte und verringerte die Bodentemperatur, änderte jedoch nicht den Kohlenstoffgehalt (C) der mikrobiellen Biomasse, das Verhältnis von C:Stickstoff (N) im Boden oder die Verfügbarkeit von C relativ zur mikrobiellen Biomasse (q_{mic}).

Die offensichtlichste Funktion von Pflanzenfressern, insbesondere der großen Pflanzenfresser, ist die Reduktion der Biomasse. Im zweiten Teil dieser Arbeit haben wir untersucht, wie der fortschreitende Ausschluss von Pflanzenfressern und die damit verbundene geringere Beweidung die Quantität und Qualität des pflanzlichen Materials beeinflussen. Obwohl der Ausschluss von Pflanzenfressern in beiden Vegetationstypen zu höherer Biomasse führte, hatte im schwach beweideten Vegetationstyp mit hohem Gras lediglich der Ausschluss der Huftiere einen Einfluss, während im stark beweideten Vegetationstyp mit kurzem Gras sowohl der Ausschluss von Huftieren als auch der von wirbellosen Tieren zu höherer Biomasse führte. Wir fanden auch heraus, dass der Ausschluss der Pflanzenfresser im Vegetationstyp mit hohem Gras zu einer Reduktion der Wurzelbiomasse führte, was möglicherweise auf eine Verschiebung der Ressourcenzuteilung zurückzuführen ist. Der Ausschluss der Pflanzenfresser erhöhte die Qualität der Pflanzen in beiden Vegetationstypen, dies aber aus verschiedenen Gründen – Reduzierung abbauresistenter Fasern im stark beweideten Vegetationstyp mit kurzem Gras, und Erhöhung von N im Vegetationstyp mit hohem Gras. Es zeigte sich, dass auch Pflanzenfresser um Ressourcen konkurrieren und mehr konsumieren, wenn mehr Ressourcen verfügbar sind. Zum Abschluss des zweiten Teils stellen wir Vermutungen an, was die Veränderungen, insbesondere hinsichtlich der Qualität des Pflanzenmaterials, für das Funktionieren von Ökosystemen bedeuten.

Im dritten und vierten Teil dieser Arbeit wechseln wir etwas das Thema und überlegen, wie Pflanzenfresser andere organismische Gemeinschaften beeinflussen. Im dritten Teil be-

trachten wir die Pflanzengesellschaften, welche von den Pflanzenfressern genutzt werden. Nach vier Wachstumsperioden zeigten sich im Vegetationstyp mit kurzem Gras Unterschiede zwischen dem Bereich, zu dem alle Pflanzenfresser ausgeschlossen sind, und dem Bereich, in dem alle Pflanzenfresser Zugang haben. Tatsächlich entfernen Pflanzenfresser etwa 60% der oberirdischen Biomasse in diesem Vegetationstyp, so dass ein relativ großer Einfluss auf die Pflanzengemeinschaft zu erwarten war. Wie durch die CSR-Theorie von Grime vorhergesagt, führte der Ausschluss von Pflanzenfresser zu einer gesteigerten Abundanz der kompetitiven Arten, auf Kosten stresstoleranter Arten.

Im vierten und letzten Teil dieser Arbeit haben wir untersucht, wie die durch Huftiere induzierten Veränderungen in der Vegetationsstruktur die Gemeinschaft der Orthopteren (Heuschrecken) verändern. Großräumige Lebensraummodifikationen (Vegetation mit kurzem Gras im Vergleich zu Vegetation mit hohem Gras) hatten keinen Einfluss auf die Abundanz oder Vielfalt der Heuschrecken. Im Vergleich dazu zeigte sich bei kleinräumigeren Lebensraumveränderungen (Anstieg der Grashöhe) eine Erhöhung der Abundanz und Diversität der Heuschrecken. Obwohl die Vielfalt der Vegetationshöhe keinen Einfluss auf die Abundanz und Diversität der Orthopteren hatte, war die Vielfalt des Lebensraumes mit einem negativen Effekt verbunden, da Abundanz und Diversität positiv mit dem Grasanteil im Lebensraum korreliert waren. Die Abundanz und Diversität der Orthopteren korrelierten positiv mit der N-Konzentration in der Vegetation, aber nur im Vegetationstyp mit kurzem Gras. Die Zusammensetzung der Heuschreckengemeinschaft variierte des Weiteren im gesamten Schweizerischen Nationalparks aufgrund von Vegetationshöhe und Höhenlage.

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Pflanzenfresser der subalpinen Wiesenlandschaften im Schweizerischen Nationalpark weitreichende Auswirkungen auf das Ökosystem haben. Durch eine Kombination von direkten und indirekten Auswirkungen beeinflussen sie die mikroklimatischen Bedingungen im Boden, die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften, die Quantität und Qualität der pflanzlichen Biomasse und interagieren untereinander. Im Allgemeinen scheint es, dass nicht eine einzelne Gruppe von Pflanzenfressern grossen Einfluss auf Ökosystemparameter hat, sondern dass die schrittweise Entfernung der Pflanzenfresser und die damit verbundene reduzierte Beweidung die Veränderungen in Grasland-Ökosystemen hervorrufen. Direkte und indirekte Veränderungen des Ökosystem in Folge einer reduzierten Beweidung können an mindestens drei trophischen Ebenen ansetzen - andere Pflanzenfresser (über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenfressern und die Veränderungen in Quantität und Qualität der Vegetation), Produzenten und Destruenten (beide aufgrund von Veränderungen in der Quantität und Qualität der Vegetation und des Bodenmikroklimas).