

DISS. ETH NO. 18496

**THE ROLE OF RED DEER IN SOIL SEED BANK AND
VEGETATION DYNAMICS OF SUBALPINE GRASSLANDS**

A dissertation submitted to
ETH ZURICH

for the degree of
Doctor of Sciences

presented by

MAJID IRAVANI

M.Sc. in Rangeland Ecology, Isfahan University of Technology
born 16 September 1975
citizen of Iran

accepted on the recommendation of
Prof. Dr. Peter J. Edwards, examiner
Dr. Martin Schütz, co-examiner
Prof. Dr. Helene H. Wagner, co-examiner
Prof. Dr. Christoph Scheidegger, co-examiner

2009

Summary

The role of wild large herbivores in the dynamics of subalpine grasslands has become an important topic during the past few decades as traditional grazing systems with domestic livestock have been abandoned and left to wild herbivores. Because the rate and direction of secondary succession can be influenced by seed availability, this thesis aimed at evaluating the role of free-ranging red deer (*Cervus elaphus* L.) in soil seed bank and vegetation dynamics of the subalpine grasslands in the Swiss National Park (SNP).

Chapter 1 assessed whether seed limitation of late-successional species, i.e., the lack of a persistent soil seed bank and the lack of effective seed dispersal by the two main dispersal vectors (wind and red deer), can account for the extremely slow pace of secondary succession toward forest in a subalpine grassland site abandoned in 1914. The results of greenhouse germination experiments showed that soil seed bank was mainly composed of plant species from early successional stages, regardless of the distance to forest vegetation and the input of seed in dung. This suggests that neither wind dispersal nor red deer contribute effectively to building up a seed bank of late-successional species in grassland area. Moreover, a seed addition experiment demonstrated that only a combination of seed addition and gap creation enabled seedlings of four prominent late-successional species to emerge. It is therefore likely that secondary succession in these grasslands is constrained by both seed and gap limitation.

Chapter 2 evaluated the relative importance of three hypothesized ways that red deer activities influence soil seed bank dynamics in subalpine grasslands: (i) removal of inflorescences and seeds from local seed production; (ii) import of seeds from distant seed sources into the soil seed bank; and (iii) creation of

competition-free gaps suitable for seed germination and seedling establishment. A long-term exclosure experiment showed that the effect of red deer on plant species composition varied according to the life history stage considered. Grazing by red deer significantly reduced local seed production but, due to dispersal of seeds from outside the local area, neither species richness nor the density of the soil seed bank were affected. Consequently, red deer activities considerably changed the species composition of the soil seed bank. This change, however, was not reflected in the vegetation composition, likely due to a lack of suitable gaps in the vegetation. I conclude that red deer alter seed bank dynamics in these grasslands both by diminishing local seed production and enhancing dispersal of seeds from distant sources.

Chapter 3 investigated seed dispersal in red deer dung and its importance for vegetation dynamics. Seeds of 47 species, mostly from small-seeded herbaceous species typical of short-grass communities, germinated from dung samples. Dung dropped in highly grazed short-grass vegetation contained over twice as many seeds as dung dropped in the rarely grazed tall-grass vegetation and adjacent mountain pine forests, and also differed in species composition. Red deer thus return large numbers of seeds to short grass vegetation and disperse some to other types of vegetation. This seed dispersal behavior of red deer may contribute to maintaining vegetation of their favored grazing sites.

In conclusion, through their activities, red deer considerably alter soil seed bank dynamics in the subalpine grasslands studied. The evidences suggest that in this seed limited system, red deer disperse large amounts of grazing tolerant species, effectively halting secondary succession and preserving the nutrient-rich vegetation that supports deer reproduction.

Zusammenfassung

Die Rolle wilder Grossherbivoren in der Dynamik subalpiner Weiden hat während der letzten Jahrzehnte an Bedeutung gewonnen, da mit domestizierten Herbivoren traditionell bewirtschaftete Weiden vielerorts aufgegeben und den wilden Herbivoren überlassen wurden. Weil Geschwindigkeit und Richtung der sekundären Sukzession vom Samenangebot beeinflusst werden können, hatte diese Doktorarbeit zum Inhalt, den Einfluss wildlebender Rothirsche (*Cervus elaphus* L.) auf die Bodensamenbank und die Vegetationsdynamik subalpiner Weiden im Schweizerischen Nationalpark (SNP) abzuschätzen.

Kapitel 1 handelt davon, ob Samenknappheit bei Klimaxarten, das heisst sowohl Fehlen einer persistenten Samenbank als auch einer wirkungsvollen Samenverbreitung durch die beiden Hauptausbreitungsvektoren (Wind und Rothirsch), für das extrem langsame Fortschreiten der sekundären Sukzession Richtung Wald auf einer 1914 aufgegebenen subalpinen Weide verantwortlich ist. Die Resultate eines Keimversuches im Gewächshaus zeigten, dass sich die Bodensamenbank, unabhängig von der Distanz zu Waldvegetation und dem Sameneintrag durch Huftierkot, hauptsächlich aus Pflanzen früher Sukzessionsstadien zusammensetzte. Dies lässt vermuten, dass weder Windverbreitung noch Rothirsche einen wesentlichen Beitrag zum Aufbau einer Samenbank von Klimaxarten in Weideland leisten. Ausserdem zeigte ein Aussaatexperiment, dass nur eine Kombination aus Zugabe von Samen und Auslichtung Keimlingen von vier typischen Klimaxarten das Austreiben ermöglichte. Es ist daher wahrscheinlich, dass die sekundäre Sukzession auf diesen Weideflächen sowohl durch das Samen- als auch durch das Lichtangebot eingeschränkt ist.

In Kapitel 2 wurde untersucht, welche relative Bedeutung drei Möglichkeiten zukommt, wie Rothirschaktivitäten die Dynamik von Bodensamenbanken in subalpinem Weideland beeinflussen können: (i) Entfernung von Blütenständen und Samen aus der lokalen Samenproduktion, (ii) Sameneintrag aus entfernten

Samenquellen in die Bodensamenbank, (iii) Schaffung konkurrenzloser Vegetationslücken, welche für Samenkeimung und Etablierung der Keimlinge geeignet sind. Ein langfristiges Zaunexperiment zeigte, dass der Einfluss der Rothirsche auf die Zusammensetzung der Pflanzenarten je nach betrachtetem Lebensabschnitt der Pflanzen variierte. Verbiss durch Rothirsche reduzierte die lokale Samenproduktion signifikant, doch dank Samenverbreitung aus umliegenden Standorten waren weder Artenreichtum noch Dichte der Bodensamenbank davon betroffen. Folglich veränderten Rothirschaktivitäten die Artenzusammensetzung in der Bodensamenbank erheblich. Diese Veränderung widerspiegelte sich jedoch nicht in der Vegetationszusammensetzung, vermutlich, weil erforderliche Lücken in der Vegetationsdecke fehlten. Ich schliesse daraus, dass Rothirsche die Dynamik der Samenbank in diesen Weiden verändern, sowohl durch das Herabsetzen der lokalen Samenproduktion als auch durch das Fördern der Samenverbreitung aus entfernten Quellen.

In Kapitel 3 untersuchte ich die Samenverbreitung durch Rothirschkot und deren Bedeutung für die Vegetationsdynamik. Samen von 47 Arten, die meisten davon kleinsamige Krautpflanzen typisch für Kurzgras-Vegetation, keimten aus Kotproben. Kot, der in stark beweideter Kurzgras-Vegetation abgesetzt wurde, enthielt mehr als doppelt so viele Samen wie Kot, der in schwach beweideter Langgras-Vegetation und in angrenzenden Bergföhrenwäldern abgesetzt wurde, und er enthielt auch eine andere Artenzusammensetzung. Rothirsche führen also grosse Mengen an Samen in die Kurzgras-Vegetation zurück und verbreiten einige in andere Vegetationstypen. Dieses Samenverbreitungs-Verhalten der Rothirsche trägt vielleicht dazu bei, die Vegetation an ihren bevorzugten Futterplätzen aufrechtzuerhalten.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Rothirsche durch ihre Aktivitäten die Dynamik der Bodensamenbank in den untersuchten subalpinen Weiden deutlich verändern. Die vorliegenden Resultate legen den Schluss nahe, dass Rothirsche in diesem samenlimitierten System grosse Mengen an verbisstoleranten Arten verbreiten, dadurch wirksam die sekundäre Sukzession blockieren und die nährstoffreiche Vegetation erhalten, welche wiederum die Reproduktion der Rothirsche fördert.