

DISS. ETH NO. 26684

**DETERMINANTS OF PLANT AND
HERBIVORE INTERACTIONS ALONG
ELEVATION GRADIENTS**

A thesis submitted to attain the degree of

DOCTOR OF SCIENCES of ETH ZURICH

(Dr. sc. ETH Zurich)

Presented by

Camille Sophia Pitteloud

MSc in Behaviour, Evolution and Conservation
University of Lausanne

Born on 21.06.1989
Citizen of Vex (VS)

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Loïc Pellissier
Prof. Dr. Sergio Rasmann
Prof. Dr. Sébastien Ibanez
Prof. Dr. Louis-Félix Bersier

2020

SUMMARY

Environmental gradients structure species assemblages globally, directly through abiotic filtering or indirectly via changes in biotic interactions. In particular, elevation gradients in mountain systems are associated to climatic shifts over very short geographic distances. Changes in abiotic conditions are further related with a shift in species composition, abundance, and their functional traits. Climatic drivers together with species taxonomic or functional turnover along elevation could potentially modify how species interact with each other with consequences on ecosystem stability and functioning. Nevertheless, the study of species interaction networks along environmental gradients was limited by the time necessary to detect species interactions across many species and at multiple sites. In this thesis, we investigate how plant and herbivore communities change along elevation gradients, and the consequences of those changes for the structuration of their interactions. Combining field surveys in Swiss alpine grasslands with the development of molecular and statistical analytical tools dedicated to network analyses, the main research axes of this thesis consist in (i) investigating the responses of above- and belowground herbivores communities and their food plants to elevation through the quantification of community metrics and functional indices; (ii) studying the variation of structural properties of plant–herbivore networks along elevation, and (iii) identifying the rules of species interactions and whether those are constant or changing along elevation.

In chapter 1, we investigated how assemblages of soil nematodes and orthopteran herbivores change along elevation gradients as regard to their taxonomic and functional composition. Our results reveal that orthopteran communities show a decline in species richness and abundance, while nematodes show opposite relationships. These findings suggest that soil biotas might be buffered against harsher aboveground climatic conditions in alpine environments and could be governed by ecological determinants that differ from those acting at the surface. This chapter highlights the need for further investigations of the belowground compartment to reach a more complete understanding of how abiotic parameters influence biodiversity across ecosystem compartments.

In chapter 2, we contribute to a review of the major methodological approaches and their challenges associated with the comparison of ecological networks along environmental

SUMMARY

gradients. We discuss the inherent biases in network comparison and provide a concise description of the most up-to-date analytical tools to address these difficulties. We further propose new analytical tools to compare the structure and the rules of ecological networks along environmental gradients. More generally, this chapter serves as a theoretical and methodological basis for the development of chapters 3 and 4.

In chapter 3, we explore how the structural properties of plant–orthoptera bipartite networks vary along elevation. We reconstruct ecological networks by applying a DNA metabarcoding sequencing approach to insect feces. The results show a decline of network specialization along elevation. This pattern was associated with increased resilience to species extinction in high-elevation alpine meadows when comparing the signal to null expectations. Our results suggest that network structural properties are associated to climate variation along elevation, possibly as a result of change in environmental predictability and functional traits.

In chapter 4, we investigate the ecological rules that shape plant–orthoptera networks. We infer rules of species interaction assembly by defining *a priori* hypotheses related to plant phylogeny, resources abundance and trait-based processes including a trait matching between herbivore mandibular strength and leaf toughness. These analyses reveal that the ecological rules show different explanatory power to explain species interaction along the elevation and across biogeographical regions. Overall, these results indicate that there is spatial variation in the ecological rules governing species interactions.

Collectively, the chapters of this thesis support the broad hypothesis that abiotic constraints shape plant–herbivore systems from taxonomic and functional composition down to the mechanisms structuring their interactions. In addition, this work shows that climatic shifts along elevation have a contrasting influence on above *vs.* belowground herbivores communities. We further found evidence that network structure and the ecological rules of species interaction are not necessarily conserved at the landscape scale. Through investigation of network resilience to species extinction, this work has further implications for conservation practices that are oriented toward the preservation of the multiple facets of natural systems. This thesis emphasizes that it is essential to study diversity patterns with regard to species interactions in order to aim at a global comprehension of the organisation of life under environmental changes.

RÉSUMÉ

Les gradients environnementaux structurent les assemblages d'espèces à l'échelle mondiale directement par des changements de conditions abiotiques et indirectement en influençant les interactions biotiques. Les gradients d'altitude dans les systèmes alpins sont associés, en particulier, à la modification des conditions climatiques sur de très courtes distances géographiques. Ces changements abiotiques sont notamment responsables d'une modification de la composition des espèces, de leur abondance et de leurs caractéristiques fonctionnelles. Les variations climatiques ainsi que les changements taxonomiques ou fonctionnels des espèces le long de l'altitude peuvent potentiellement modifier la façon dont ces dernières interagissent entre elles, avec des conséquences sur la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes. Pourtant, l'étude des réseaux écologiques le long des gradients environnementaux a longtemps été limitée par le temps nécessaire à la détection à large échelle des interactions entre les espèces. Dans le cadre de cette thèse, nous étudions comment les communautés de plantes et d'herbivores changent le long de l'altitude et quelles sont les conséquences de ces modifications sur la structure des réseaux écologiques que ces communautés forment. En combinant des données de terrain collectées dans les Alpes suisses avec le développement d'outils d'analyse moléculaire et statistique dédiés aux analyses de réseaux, les principaux axes de recherche de cette thèse consistent à i) quantifier les réponses à l'altitude des plantes et des communautés d'herbivores vivant à la surface et sous le sol en mesurant des métriques des communautés et des indices fonctionnels ; ii) étudier la variation des propriétés structurelles des réseaux plantes-herbivores le long de l'altitude et iii) étudier les règles des interactions entre espèces et déterminer si celles-ci sont constantes ou changent le long de l'altitude.

Dans le chapitre 1, nous étudions comment les communautés d'herbivores de surface, les orthoptères, et les nématodes du sol changent le long de gradients d'altitude au niveau de leur composition taxonomique et fonctionnelle. Ces résultats révèlent que le long de l'altitude, la richesse et l'abondance des communautés d'orthoptères diminuent, tandis que les nématodes présentent des relations opposées. Nos analyses suggèrent également que les organismes du sol pourraient être mieux protégés contre les conditions climatiques de surface plus rigoureuses en haute altitude et qu'ils seraient donc régis par des déterminants écologiques différents de ceux des biotes de surface. Ce chapitre souligne la nécessité d'approfondir les recherches sur les

RÉSUMÉ

communautés du sol pour parvenir à une meilleure compréhension de la manière dont les paramètres abiotiques influencent la biodiversité dans les différents compartiments écosystémiques.

Dans le chapitre 2, nous conduisons une revue des principales approches méthodologiques de la comparaison des réseaux écologiques le long des gradients environnementaux. Nous discutons des défis et des biais inhérents à la comparaison de réseaux écologiques et nous présentons les outils d'analyse les plus récents permettant de résoudre ces difficultés. Nous proposons également de nouveaux outils d'analyse pour comparer la structure et les règles des réseaux d'interactions le long de gradients environnementaux. Ce chapitre sert de base théorique et méthodologique à l'élaboration des chapitres 3 et 4.

Dans le chapitre 3, nous étudions la variation des propriétés structurelles des réseaux bipartites plantes–orthoptères le long de l'altitude. Nous reconstruisons les réseaux en appliquant une approche de *barcoding* de l'ADN de plantes sur des échantillons de fèces d'insectes. Grâce à cette méthode, nous avons pu mettre en évidence une diminution de la spécialisation des réseaux écologiques le long de l'altitude. Nous avons également montré que cette variation était associée à une plus grande résilience des réseaux à l'extinction des espèces en haute altitude lorsque le signal est comparé à un modèle nul. Nos résultats suggèrent que les propriétés structurelles des réseaux sont associées aux variations climatiques le long de l'altitude, potentiellement en raison d'un changement de la prévisibilité environnementale et des caractéristiques fonctionnelles des espèces.

Dans le chapitre 4, nous nous intéressons aux règles écologiques qui structurent les réseaux plantes–orthoptères. Nous étudions ces règles d'assemblage entre espèces en définissant des hypothèses *a priori*, liées à la phylogénie des plantes, à l'abondance des ressources et aux traits fonctionnels, tels que la relation entre la force mandibulaire des herbivores et la résistance physique des feuilles. Ces analyses révèlent que ces règles écologiques n'ont pas le même pouvoir explicatif pour structurer les interactions entre espèces le long de l'altitude ou entre régions biogéographiques. En définitive, ces résultats indiquent qu'il existe une variation spatiale dans les règles écologiques structurant les interactions entre espèces.

RÉSUMÉ

Dans l'ensemble, les résultats de cette thèse confirment l'idée que des contraintes abiotiques façonnent les systèmes plantes-herbivores ; de leur composition taxonomique et fonctionnelle jusqu'aux mécanismes qui structurent leurs interactions. Du reste, ce travail révèle que les variations climatiques le long de l'altitude influencent différemment les communautés d'herbivores souterraines de celles en surface. Nous avons également démontré que la structure des réseaux et les règles d'interactions entre espèces ne sont pas forcément conservées à l'échelle du paysage. En investiguant la résilience des réseaux à l'extinction d'espèces, ce travail s'inscrit également dans le cadre de mesures de conservation orientées vers la préservation des multiples facettes des systèmes naturels. Cette thèse renforce l'idée qu'il est essentiel d'étudier la diversité biologique sous l'angle des interactions entre espèces, pour permettre une compréhension globale de l'organisation de la biodiversité sous l'effet des changements environnementaux.