

Diss. ETH No. 21334

**THE INFLUENCE OF CLIMATE CHANGE AND EXTREME  
WEATHER EVENTS ON PLANT INVASIONS**

A dissertation submitted to  
ETH ZURICH

for the degree of  
Doctor of Sciences

presented by  
**Iris Regina Altenburger**

Diploma in Environmental Sciences, ETH Zurich

born the 8<sup>th</sup> of October 1976  
citizen of Winterthur

accepted on the recommendation of

Peter J. Edwards, examiner  
Regula Billeter, co-examiner  
Jake M. Alexander, co-examiner  
Anke Jentsch, co-examiner

2013

## Abstract

1. The components of global environmental change, including climate change, land-use change and biological invasions, are threatening ecosystems and biodiversity worldwide. Of course, these components do not act separately, but interact and have synergistic effects, though these may be difficult to assess and remain poorly understood. An increasing number of studies are examining the effects of climatic changes on plants and ecosystem functioning, though few have considered the implications for biological invasions. Climate projections predict not only gradual change in mean temperature and precipitation, but also more frequent extreme weather events like droughts, heat waves and floods. As many invading non-native species are known to tolerate broad environmental conditions, they could be favoured over natives in a climate with higher average temperatures and more frequent extreme weather events. In this thesis, I test experimentally these predictions concerning the effects of climate change on plant invasions.

2. In a common garden experiment I examined the effect of an 1.4°C increase in mean temperature on plant invasion. For this purpose I distinguished three plant groups - "non-natives", "native generalists" and "native specialists" - and selected seven species in each group. I then created three types of experimental community by combining the species from two of the three groups (i.e. "non-native-generalists", "non-native-specialists" and "generalists-specialists"). Both generalists and to a lesser degree non-natives grew more strongly with a higher temperature, but the specialists showed no response. The generalists not only profited most from warming but also turned out to be the strongest competitors. Indeed, competition was the main driver shaping the communities, while the influence of increased temperature was weaker than expected. These results suggest that climate warming does not necessarily promote non-native invaders, but may favour native

generalists; specialists, on the other hand, seem to be the losers in a changing climate.

3. After applying the extreme event treatment (drought and flooding), all three groups showed signs of increased stress, though they appeared to recover during the following two months until harvest. There were no group-level differences, but many species showed individual reactions to drought or flood, including effects upon germination, survival and flowering that could influence community composition. Interestingly, warming never had an interacting effect with extreme events, and there was no evidence that the extreme events altered the balance of species in favour of non-natives. Overall the results again support the conclusions of the warming experiment that competitive differences among species affected community composition more than the climate treatments.

4. In a field experiment I tested whether an extreme summer drought could facilitate an altitudinal range expansion of the two non-native invasive species *Erigeron annuus* and *Epilobium ciliatum*. The growth of both species was reduced by drought and enhanced by disturbance. At sites above their altitudinal range, the species showed contrasting responses. *Erigeron annuus* was affected by drought only when growing in competition, whereas *Epilobium ciliatum* was impacted in both the disturbed and competition plots. These findings suggest that an extreme drought will only promote populations of non-native species when it substantially reduces the vigour of the native vegetation. However, as the ecological impact of drought declines with elevation and the competitive ability of the native vegetation hardly decreases, even after extended dry periods, such an event is unlikely to facilitate the expansion of non-native species beyond their current altitudinal limits.

5. This thesis demonstrates that the generally accepted presumption that climate change will promote invasion processes by non-native species needs to be re-examined. Success under a changing climate depends not only upon a species' ability to profit from favourable conditions (e.g. warming) or to resist increased stress, but also upon how the competing species respond to these changes. My results suggest that an extreme event is unlikely to disturb the established competitive hierarchy and promote invasion unless the established vegetation is affected very severely. Furthermore, climate change may favour native generalist species just as much, or even more than, non-native species; indeed, such species could even become more problematic than some non-native invaders in the future.

### Zusammenfassung

1. Die Klimaveränderung, aber auch Landnutzungsänderungen oder biologische Invasionen bedrohen Ökosysteme und ihre Artenvielfalt weltweit. Diese Faktoren des globalen Wandels jedoch agieren selten alleine, sondern beeinflussen sich gegenseitig und können dadurch ihre negative Wirkung noch verstärken. Wie diese synergistischen Prozesse ablaufen und welche Folgen sie zeitigen, ist schwierig zu erfassen und bleibt bislang weitgehend unverstanden. Die Auswirkungen der Klimaveränderung auf Pflanzen und Ökosystemfunktionen werden bereits seit längerem umfänglich erforscht, wobei sich ein weitaus kleinerer Wissenschaftskreis der Untersuchung von klimabedingten Pflanzeninvasionen widmet. Prognosen hinsichtlich des zukünftigen Klimas sagen nicht nur graduelle Veränderungen der mittleren Temperatur oder des Niederschlags voraus, sondern ebenso häufigeres Auftreten extremer Wetterereignisse wie z.B. Hitzewellen oder auch Starkniederschläge mit Dürren beziehungsweise Überschwemmungen als Folge. Da viele invasive, nicht einheimische Arten (=Neophyten) ein breites Spektrum an Umweltbedingungen tolerieren, könnten sie sich bei höheren Temperaturen sowie häufigeren Extremwetterbedingungen gegenüber einheimischen Arten als überlegen erweisen. Anhand eines experimentellen Ansatzes testete ich, ob der Klimawandel invasive Neophyten tatsächlich fördern könnte.

2. In einem Gartenexperiment untersuchte ich den Einfluss erhöhter Temperatur (+1.4°C) auf den Invasionsprozess durch invasive Neophyten. Dafür stellte ich drei verschiedene Pflanzengruppen zusammen - „invasive Neophyten“, „einheimische Generalisten“ und „einheimische Spezialisten“ - jede bestehend aus je sieben Arten. Durch die Kombination von jeweils zwei Gruppen bildete ich drei experimentelle Pflanzengesellschaften („Neophyten-Generalisten“, „Neophyten-Spezialisten“, „Generalisten-Spezialisten“). Die Generalisten und in bedeutend geringerer Masse auch die Neophyten

wurden durch die erhöhte Temperatur gefördert, hingegen zeigten die Spezialisten in Folge der Erwärmung eine eher negative oder gar keine Reaktion. Die Generalisten konnten nicht nur am meisten von der Erwärmung profitieren, sie offenbarten sich auch als die stärksten Konkurrenten. Schliesslich war die Konkurrenz der entscheidende Faktor, welcher die Struktur der verschiedenen Pflanzengemeinschaften bestimmte. Der Einfluss erhöhter Temperatur jedoch war unerwartet schwach. Diese Resultate lassen mich folgern, dass die Klimaerwärmung nicht unbedingt die invasiven Neophyten fördert, sondern vielmehr die einheimischen Generalisten. Es scheint, als gehörten zudem die einheimischen Spezialisten zu den Verlierern, falls die globalen Temperaturen weiterhin steigen.

3. Nach der Simulation extremer Wetterereignisse (Trockenheit und Überschwemmung) zeigten zwar alle drei Pflanzengruppen klare Anzeichen von Stress, anscheinend konnten sie sich bis zur Ernte jedoch wieder erholen. Die Pflanzengruppen unterschieden sich nicht in ihrer Reaktion auf Trockenheit oder Überschwemmung, allerdings wirkten die Extremwetterbedingungen sehr art-spezifisch. Auch könnten die beobachteten Veränderungen der Überlebens-, Blüh- und Keimungsraten einzelner Arten einen beträchtlichen Einfluss auf die zukünftige Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften ausüben. Interessanterweise beeinflussten die experimentell erhöhten Temperaturen die Wirkung der Extremereignisse nie. Es ergaben sich auch keine Hinweise, ob Trockenheit oder Überschwemmung die Konkurrenzverhältnisse in den Pflanzengesellschaften zugunsten der Neophyten hätte verschieben können. Generell bestätigen diese Resultate die Schlussfolgerungen des vorhergehenden Kapitels, dass nämlich der Einfluss des Effektes der Konkurrenz denjenigen der Klimamanipulationen überwiegt.

4. In einem Feldexperiment habe ich getestet, ob eine extreme Dürreperiode im Sommer die Ausbreitung von zwei invasiven Neophyten (*Erigeron annuus*

und *Epilobium ciliatum*) in höhere Lagen begünstigen könnte. Beide Arten wuchsen schlechter unter trockenen Bedingungen, wurden jedoch auf gestörten und offenen Flächen gefördert. Oberhalb ihres aktuellen Verbreitungsareals reagierten die beiden Arten auf unterschiedliche Weise: *Erigeron annuus* war nur negativ von Trockenheit beeinflusst, wenn sie in Konkurrenz mit der einheimischen Vegetation wuchs, während *Epilobium ciliatum* zusätzlich auch auf gestörten Flächen und somit auch ohne Konkurrenz unter trockenen Bedingungen schlechter gedieh. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass eine sommerliche Dürre invasive Neophyten nur dann begünstigen kann, wenn sie gleichzeitig auch die Konkurrenzstärke der einheimischen Vegetation schwächt. Es hat sich allerdings gezeigt, dass der negative Einfluss einer Dürreperiode mit ansteigender Höhe abnimmt und somit die Konkurrenzfähigkeit der einheimischen Vegetation trotz Trockenheit ab einer gewissen Höhe kaum reduziert ist. Deshalb kann davon ausgegangen werden, dass eine extreme Dürre die Ausbreitung invasiver Neophyten über ihr aktuelles Verbreitungsareal hinaus kaum begünstigt.

5. Aus den vorliegenden Untersuchungen geht hervor, dass die allgemeingültige Annahme, die Klimaänderung fördere hauptsächlich invasive Neophyten, revidiert werden muss. Wenn eine Pflanze unter veränderten Klimabedingungen erfolgreich sein soll, ist das nicht nur von ihrer Stressresistenz oder ihrer Fähigkeit, von günstigen Bedingungen (z.B. höhere Temperaturen) profitieren zu können, abhängig, sondern vor allem auch davon, wie die konkurrierenden Arten auf die Veränderungen reagieren. Meine Resultate zeigen, dass ein Extremereignis die bestehenden Konkurrenzverhältnisse einer Pflanzengesellschaft nur dann verändern kann, wenn es schwerwiegende Störungen verursacht. Zudem könnten einheimische Generalisten genauso oder sogar noch mehr von der Klimaveränderung profitieren als invasive Neophyten. Diese könnten wertvolle Habitate somit noch mehr gefährden als einige invasive Neophyten.