

## Summary

Biological invasions are now recognized as major threat to biodiversity and an important element of global change. These organisms have become a focal interest in ecology, owing not only to the tremendous destruction that they can cause, but because we also don't yet understand fully how they change from being minor components of their native communities to dominant components of invaded communities. As such, various concepts have been developed in an effort to define what factors and/or conditions that promote invasions and aggravate impacts on native species. Species traits, competition and environmental conditions are some of the factors that can determine species invasiveness and invaders impacts on native species. How environmental conditions (such as nutrient availability and climate warming), species growth traits, and competition influences invasive species performance and aggravate impacts on native species (in particular effects on species growth/ performance and abundance) was the subject of study. Overall, we determined the competitive effects of invasive alien on native macrophytes and the underlying mechanism of competition. Specifically, we examined (1) the impacts of competition (intra- and interspecific competition) on species performance (growth, biomass), (2) how change in environmental conditions influenced both non-native and native species performance and (3) the relative importance of species identity (reflected in the difference in Relative Growth Rate (RGR) between species), species influence (reflected in the difference between a species intraspecific effects on its own RGR and interspecific effects on RGR of another species) and environmental conditions

as determinant of change in final biomass composition and abundance of a species.

Competition is increasingly recognised as a major means through which non-native species impacts and displace native species. To fully examine the influences of competition in plant-plant interactions, it is important to distinguish between intensity of competition and its importance. The intensity of competition is the absolute decrease or increase in plant performance (e.g., growth, biomass output) as a result of intra- and interspecific competition. Importance of competition on the contrary, describes the role of competition in relation to other processes that may influence the future abundance, density, or species composition of a plant community relative to all other process. Here, we not only investigated the effects of competition intensity but also its importance relative to species growth traits and environmental conditions in determining species abundance. Such a holistic approach not only determines the impacts of invaders but also point out the most important processes that mediate impacts. To deliver on the competitive impacts of non-native species and its importance relative to species growth traits and environmental conditions, we design one field based and three laboratory based experiments. All the four experiment followed response surface experimental design (also referred to as ‘factorial designs’ ‘complete additive designs’) with factorial combination of the competing pairs at two densities, resulting to a total of eight densities (four monoculture and four mixture). Each density was then replicated five times. The field experiment was between the highly invasive *Eichhornia crassipes* and native *Ludwigia stolonifera*, which co-occur at the littoral zone in Lake Naivasha,

Kenya. In this experiment, we did not apply any environmental treatment and therefore we only investigated the effects of competition (both intra- and interspecific competition) on species performance and its relative importance compared to species identity in determining species relative abundance. The three-laboratory experiment involved three lemnid species; invasive *Lemna minuta*, non-native *Landoltia punctata* and native *Lemna minor*. *Lemna minuta* and *Landoltia punctata* are non-native to Western Europe while *Lemna minor* is a native species in Europe. With the lemnids, we conducted two manipulative experiments on nutrient availability and one on climate warming. In all the experiments, species initial and final dry biomasses were measured and used to determine species RGR. The RGRs were then modeled to assess the effects of intra- and interspecific competition on species performance. Additionally, the difference in RGR between species in mixture was model using multiple linear regressions to assess (1) change in biomass compositions of species in mixture and (2) assess the relative importance of species identity, species influence and environmental condition in determining the change in biomass composition and abundance.

In regards to influence of species on one another performance, the overall results indicate that the competing pairs influenced each other performance. The interactions between invasive *E. crassipes* and native *L. stolonifera* were both competitive and facilitative. While the invader suppressed the growth of the native species, the presence of the native species enhanced the performance of the invasive species. The invader performed slightly better while in mixture with *L. stolonifera* than in monocultures and thus initial abundance of the native species did not

negatively influence the species RGR. Intraspecific effects on species own RGR generally reduced both species performance and these effects were more intense in high initial biomass. In interactions between lemnids, intra and interspecific effects between each competing pairs investigated were generally negative and thus reduced each species performance. We however observed one case of intraspecific facilitation in the competition experiment between the non-native *L. minuta* and *L. punctata*. While battling each other, each species performance was more enhanced by high initial conspecific abundance, an indication of the Allee effects, where species fitness decreases when conspecific density is low. Overall, all the species investigated here were subject to stronger intraspecific effects than interspecific effects. Stronger intra than interspecific effects indicate that each competing pair can co-exist even though there is interference.

In this study, we were also interested in determining the importance of competition relative to species growth traits (species identity) in determining change in biomass composition of two species in mixture. On the overall, species identity was the strongest element that determined change in biomass composition of two species in mixture and thus it was the most important factor that structured final species biomass. Species influence (competition) was less important compared to species identity. Nevertheless, competition did partly influence the final biomass abundance of species. Environmental conditions were generally observed to influence both non-native and native lemnids performance with differences in response being observed between non-native and native species. Non-native species showed greater plasticity to high than low nutrient availability and to warmed

than ambient temperature conditions compared to the native species. Such opportunistic response to favorable environment clearly indicates that non-native species are more plastic and are better able to increase their fitness in favorable conditions compared to native species. In mixture, both nutrient availability and warming differentially influenced non-native and native species growth and consequently played an important role in structuring biomass composition of species. Warming effects are expected to vary with nutrient availability given the interactive effects of warming and nutrient availability. The effects may especially be important in high nutrient availability and might favor the invasive *L. minuta*.

Four general points emerges from this dissertation. Firstly, both non-native and native species are subject to both intra and interspecific competition, which greatly influences both non-native and native species performance. Secondly, species identity is more important in determining the outcome of interactions than species influence and therefore to draw general conclusions about competitive impacts of non-native species it is necessary to examine the intensity of competition and its importance relative to other process in order to fully understand the role of competition in changing native species biomass abundance. Thirdly, due to context dependence of outcome of species interactions, it is important to include environmental variables in experimental designs in order to determine the role of environmental conditions in changing native species biomass abundance. Finally, to improve our understanding of aquatic plant invasion and their impacts, we need to pay more attention to how both non-native and native species respond to changes

in environmental conditions, and how this affects species abundance and mediate impacts.

## Samenvatting

Biologische invasies worden beschouwd als een toenemende bedreiging voor de biodiversiteit en een belangrijk element van globale verandering. Er is een grote ecologische belangstelling voor exoten, niet alleen door de schadelijke gevolgen die ze kunnen veroorzaken, maar ook door het gebrek aan inzicht in de verandering van rol die ze spelen: een kleine rol in inheemse gemeenschappen en dominantie in geïnvadeerde gemeenschappen. Verschillende concepten werden ontwikkeld in een poging de factoren en/of condities te definiëren die invasies bevorderen en impacten op inheemse soorten doen toenemen. Karakteristieken van een soort, competitie en omgevingsvariabelen zijn enkele factoren die invasieprocessen lijken te beïnvloeden.

Deze thesis analyseert hoe omgevingsvariabelen (beschikbaarheid van nutriënten en klimaatopwarming), competitie en groeikarakteristieken van een soort, het succes van een invasieve soort en de impact op inheemse soorten (effecten op groei, performantie en abundantie) beïnvloeden. De competitieve effecten van invasieve exotische waterplanten op inheemse macrofyten en het onderliggende competitie-mechanisme werden onderzocht. Dit onderzoeksproject bestudeert specifiek (1) de impacten van competitie (intra- en interspecifieke competitie) op de performantie van een soort (groei, biomassa) (2) de invloed van nutriënteniveau op de performantie van zowel inheemse als uitheemse soorten en (3) wat de rol is van soortidentiteit (verschil in relatieve groeisnelheid (RGR) tussen soorten), soortinvloed (verschil tussen intraspecifieke effecten op eigen RGR en interspecifieke

effecten op andere soort RGR) en nutriëtniveau in de verandering van samenstelling van soorten.

Competitie is een belangrijk proces waardoor invasieve exoten de inheemse soorten gaan verdringen. Bij competitieve interacties wordt er een onderscheid gemaakt tussen de intensiteit en de belangrijkheid van competitie. De intensiteit van competitie is de absolute stijging/daling in de performantie van een plant (bv., groei, biomassa...) als gevolg van intra- en interspecifieke competitie. Met belangrijkheid van competitie doelt men op de rol van competitie in verhouding tot andere processen die een invloed kunnen hebben op de abundantie, densiteit of soortensamenstelling van een plantengemeenschap. Hier onderzoeken wij niet alleen de effecten van de intensiteit van competitie, maar ook de belangrijkheid in relatie met groeikarakteristieken van een soort en nutriëtniveau om de abundantie van een soort te bepalen. Op deze manier krijgen we niet alleen informatie over de impact van exoten, maar ook over welke de belangrijkste processen zijn die een invloed hebben op deze impact. Eén veldexperiment en drie gecontroleerde labo-experimenten werden uitgevoerd om de competitieve interacties tussen invasieve exoten en inheemse soorten na te gaan. Al de experimenten volgden een 'response surface' experimenteel design (ook 'factoriële designs' of 'volledig additieve designs' genoemd) met een factoriële combinatie van de initiële plantdensiteiten voor elk soortenpaar met in totaal acht densiteiten (vier monoculturen en vier mengculturen). Elke densiteit had vijf replica's. Het veld- experiment werd uitgevoerd tussen de hoog invasieve *Eichhornia crassipes* en de inheemse *Ludwigia stolonifera* die samen voorkomen in de littorale zone aan het Naivasha meer in Kenya. In dit

experiment werd geen behandeling toegepast waardoor enkel de effecten van competitie (zowel intra- als interspecifieke competitie) onderzocht werden op de performantie van een soort en de relatieve belangrijkheid hiervan vergeleken met soortidentiteit bij het bepalen van soortenabundantie. De drie labo-experimenten werden uitgevoerd met drie soorten lemniden; invasieve *Lemna minuta*, uitheemse *Landoltia punctata* en inheemse *Lemna minor*. *L. minuta* en *L. punctata* zijn uitheems in West-Europa terwijl *L. minor* een inheemse macrofyt is. Er werden twee experimenten uitgevoerd om het effect van nutriëntenbeschikbaarheid te testen en één experiment om het effect van gesimuleerde klimaatopwarming te toetsen op de competitieve balans tussen inheemse en invasieve soorten. In alle experimenten werden de initiële en finale biomassa van een soort bepaald en gebruikt om de RGR te berekenen. De RGR's werden dan gemodelleerd om na te gaan wat het effect was van intra- en interspecifieke competitie op de performantie van een soort. Het verschil in RGR tussen soorten in mengculturen werd vervolgens gemodelleerd via multipele regressie om (1) de verandering in biomassasamenstelling van deze soorten in mengculturen te bepalen en (2) de relatieve belangrijkheid en bijdrage van soortidentiteit, soortinvloed, en omgevingsvariabelen te bepalen in de verandering in samenstelling van soorten.

De resultaten tonen aan dat zowel de exoten als de inheemse planten een invloed hadden op de competitieve balans. Er waren zowel competitieve als facilitatieve effecten tussen de invasieve *E. crassipes* en inheemse *L. stolonifera*. De invasieve exoot onderdrukte de groei van de inheemse soort, maar de aanwezigheid van de inheemse soort versterkte de performantie van

de invasieve soort. De invasieve exoot presteerde iets beter in mengcultuur met *L. stolonifera* dan in de monoculturen, dus de initiële abundantie van de inheemse soort had geen negatief effect op de soort RGR. Intraspecifieke effecten op de eigen RGR verminderde de performantie van beide soorten en deze effecten waren intenser bij hoge initiële biomassa. Bij de lemnid experimenten waren de intra- en interspecifieke effecten binnen elk competitiepaar in het algemeen negatief en verminderde dus de performantie van een soort. In het competitie experiment tussen invasieve *L. minuta* en uitheemse *L. punctata* observeerden we echter intraspecifieke facilitatie. De performantie van een soort werd versterkt door een hoge initiële conspecifieke abundantie wat een indicatie is van het 'Allee' effect waarbij de fitness van een bepaalde soort daalt bij lage dichtheid van dezelfde soort. Voor alle soorten die onderzocht werden, waren de intraspecifieke effecten sterker dan de interspecifieke effecten. Sterkere intra- dan interspecifieke effecten duiden aan dat elk concurrerend paar kan co-existeren ook al is er interferentie aanwezig.

In dit onderzoeksproject waren we ook geïnteresseerd in het bepalen van de relatieve belangrijkheid van competitie ten opzichte van groeikarakteristieken van een soort (soortidentiteit) in de verandering in samenstelling van twee soorten in mengcultuur. Soortidentiteit was de belangrijkste factor die verantwoordelijk was voor de verandering in samenstelling van twee soorten in mengcultuur. Soortinvloed (competitie) was minder belangrijk, maar had toch een gedeeltelijke invloed op de finale biomassa van een soort. De omgevingsvariabelen hadden een invloed op de performantie van zowel de inheemse als uitheemse lemniden, maar de

reactie van uitheemse en inheemse soorten was verschillend. Uitheemse soorten vertoonden een grotere plasticiteit tot hoog nutriëntengehalte en tot verhoogde temperatuur vergeleken met inheemse soorten. Dergelijke respons op een gunstige omgeving toont aan dat uitheemse soorten over een duidelijk grotere plasticiteit beschikken en beter in staat zijn hun fitness te verhogen in een gunstige omgeving ten opzichte van inheemse soorten. In mengculturen hadden gesimuleerde klimaatopwarming en nutriënteniveau een verschillende invloed op de groei van inheemse en uitheemse soorten en speelden ze bijgevolg een belangrijke rol bij de biomassa samenstelling van zowel inheemse als uitheemse soorten. Opwarmingseffecten worden verondersteld te variëren met nutriëntenbeschikbaarheid. Deze effecten kunnen vooral belangrijk zijn bij een hoog nutriëntengehalte en dus in het voordeel spelen van de invasieve *L. minuta*.

Vier algemene punten komen naar boven in deze thesis. Ten eerste, zowel inheemse als uitheemse soorten zijn onderhevig aan intra- en interspecifieke competitie en dit heeft een invloed op de performantie van zowel inheemse als uitheemse soorten. Ten tweede, soortidentiteit is belangrijker dan soortinvloed als verklarende factor voor de verandering in samenstelling van soorten. Het is dus noodzakelijk om de intensiteit en relatieve belangrijkheid van competitie te onderzoeken in relatie met andere processen om de rol van competitie tussen inheemse en uitheemse soorten volledig te begrijpen. Ten derde, is het belangrijk om omgevingsvariabelen in te voegen in experimentele designs omdat zij een belangrijke rol kunnen spelen bij de verandering van inheemse soortabundantie. Tot slot, om aquatische plantinvasies en de bijbehorende impacten beter te begrijpen, is

het noodzakelijk om meer aandacht te besteden aan hoe soorten, zowel inheemse als uitheemse, reageren op omgevingsveranderingen en hoe dit een invloed heeft op de abundantie en impact van een soort.