

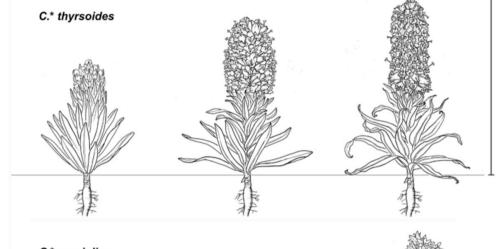
## Umwelt-Heterogenität in den Alpen



Antworten auf Heterogenität:

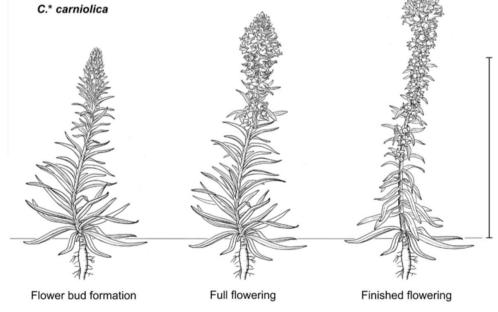
1) Lokale Anpassung





determinierte Blüte

#### **Tiefland**



indeterminierte Blüte

## Antworten auf Heterogenität: 2) Phänotypische Plastizität



## Fragestellungen

- Was ist die Bedeutung und der Ursprung der phänotypischen Variation, die wir bei alpinen Pflanzen beobachten?
  - genetisch oder umweltbedingt?
- Sind Populationen von alpine Pflanzen lokal angepasst?
  - Wenn ja, auf welche geographischen Distanzen.
- Haben alpine Pflanzen als Antwort auf die grosse Umweltheterogenität des Alpenraumes erhöhte phänotypische Plastizität evolviert?

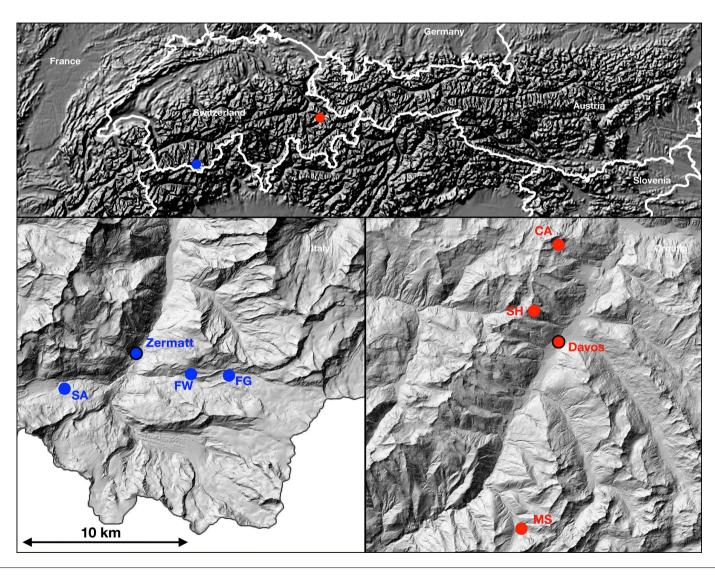
## Modell-Organismus: Alpiner Wundklee (Anthyllis vulneraria)

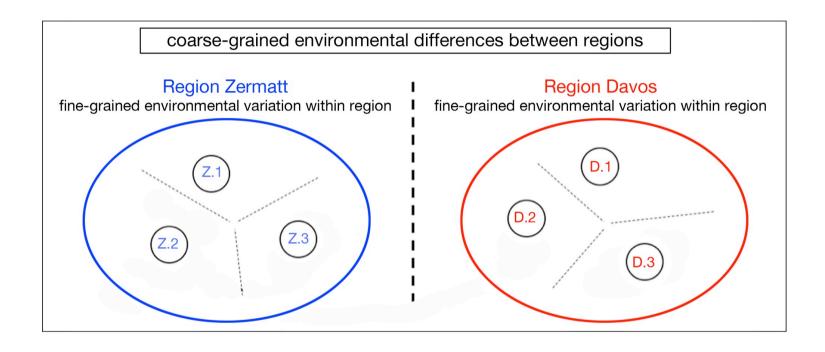


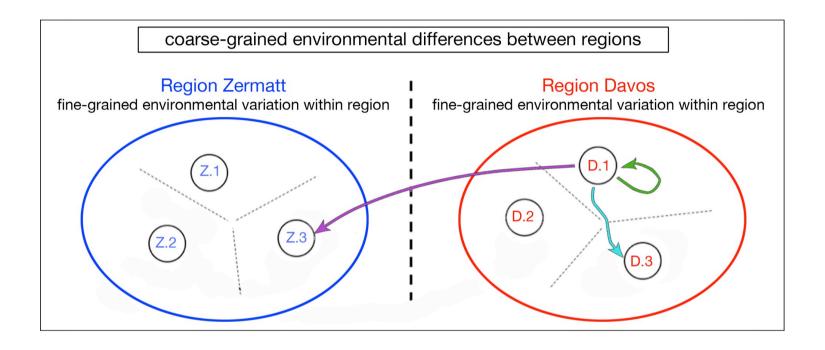
#### Anthyllis vulneraria.

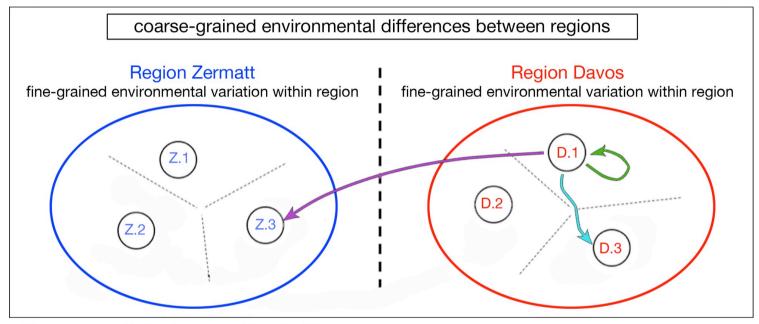
- kurzlebig (2-5 Jahre)
- verbreitet in ganz Europa
- viele Sub-Spezies
- polymorph

## Modell-Organismus: Populationen des Wundklees





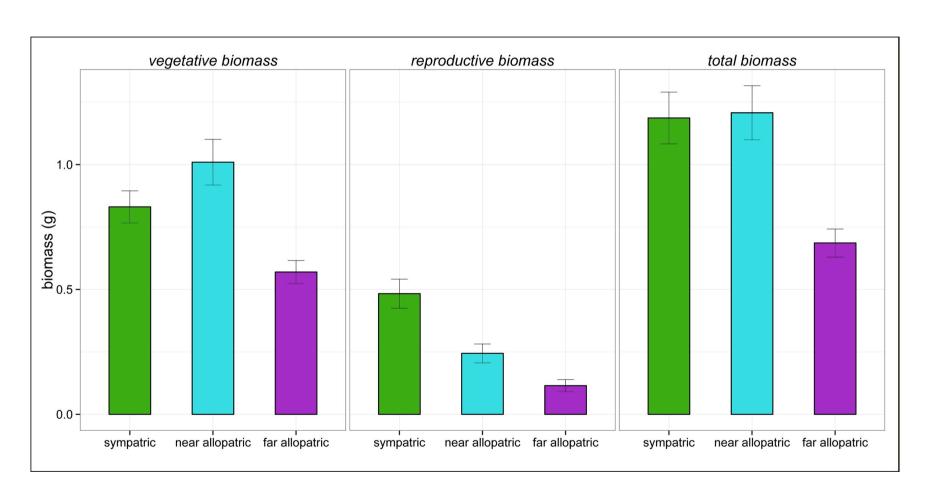


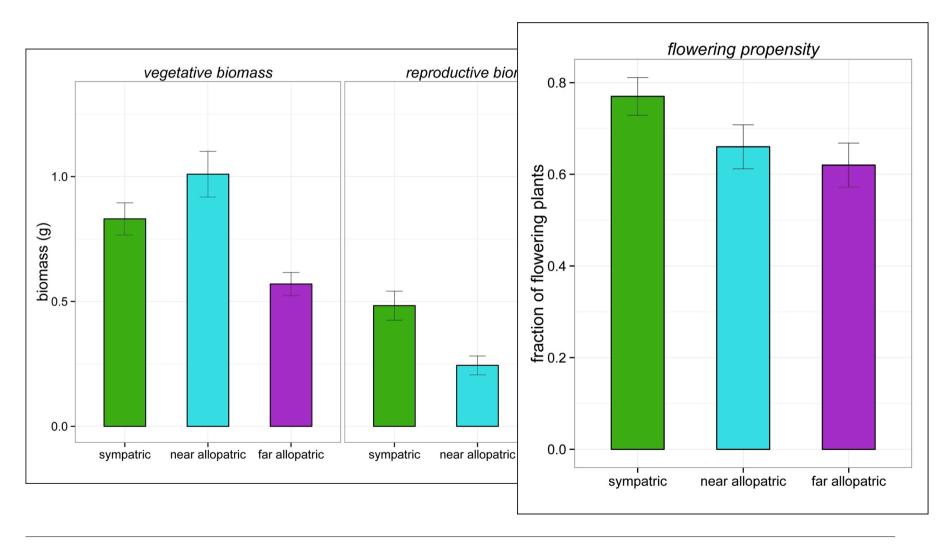


6 sympatric transplantations

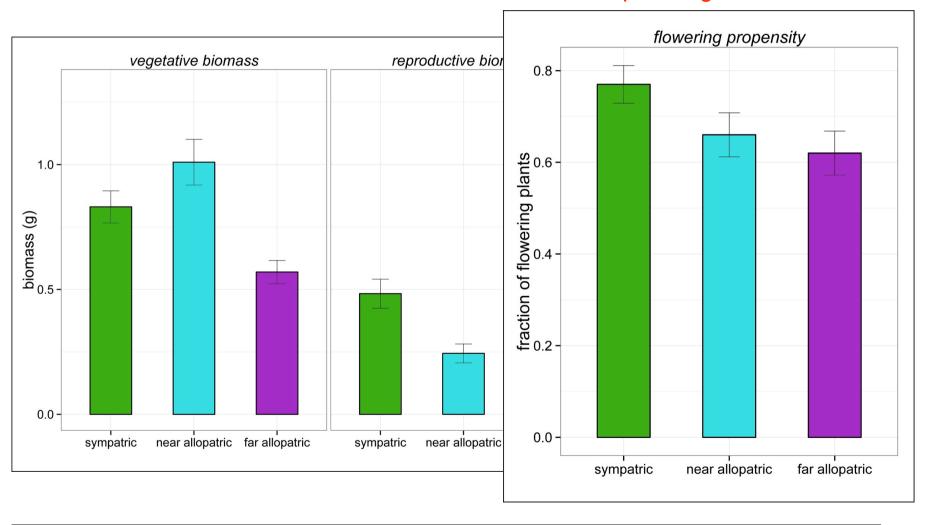
6 allopatric transplantations 6 far allopatric transplantations
18 transplantations in total, more than 800 plants

→ konsistent reduzierte Fitness in *far allopatric* Transplantationen





Fitness nimmt ab mit zunehmender Distanz → lokale Anpassung

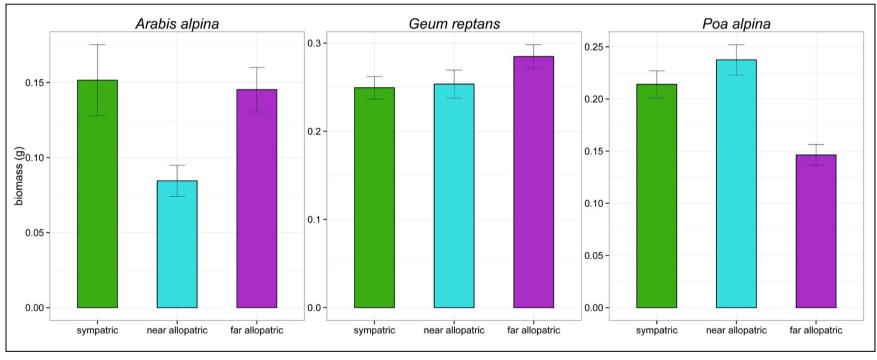


Ingezüchtete Arten und Spezialisten sind nicht lokal angepasst!











#### Common garden.

Beginn, Höhepunkt, und Ende der Blüte von

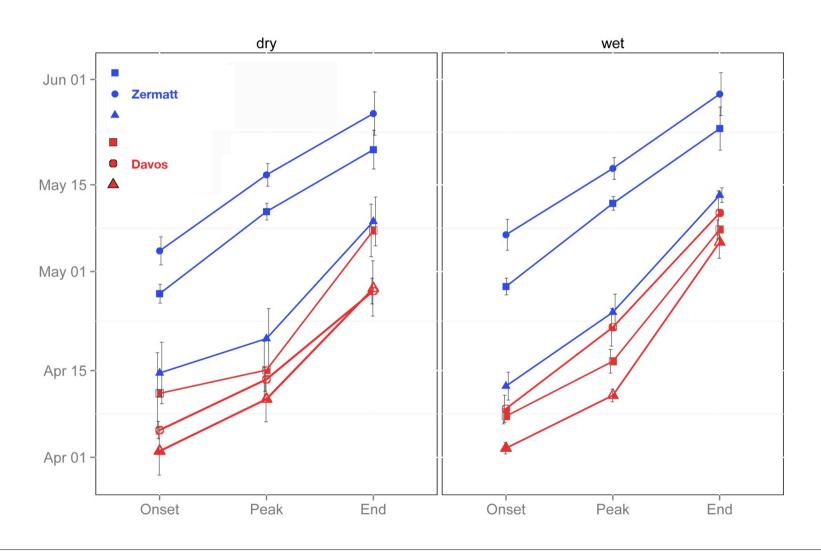
- 6 Populationen
- 30 maternelle Familien
- 5 Replikate pro Familie



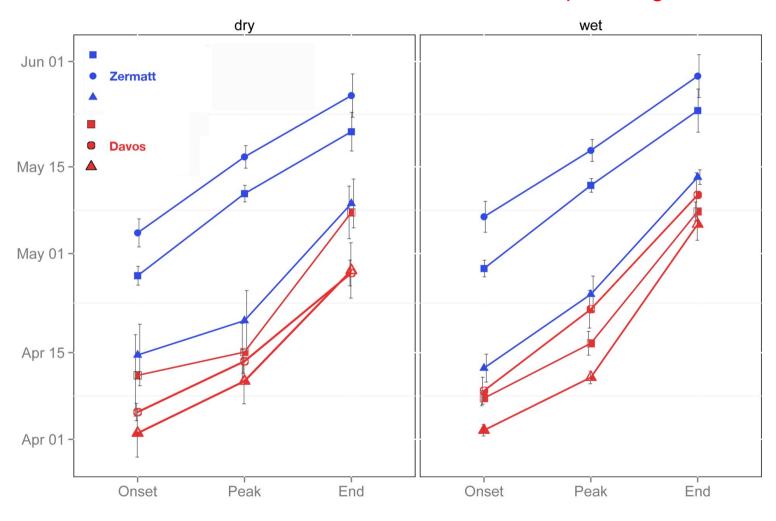
#### Common garden.

Beginn, Höhepunkt, und Ende der Blüte von

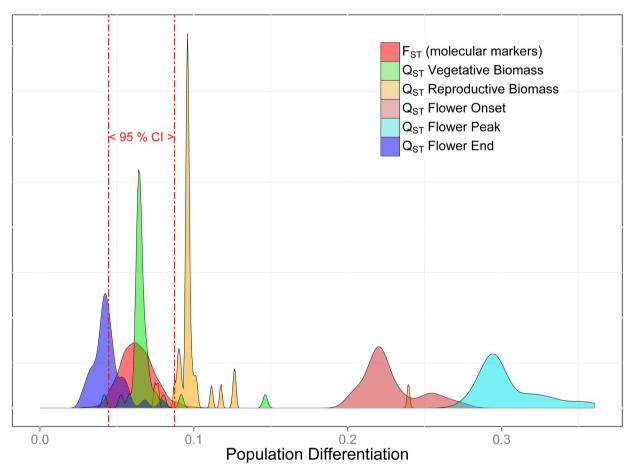
- 6 Populationen
- 30 maternellen Familien
- 5 Replicate pro Familie
- Trockenheits-Treatment und Kontrolle



Trockenheit führt zu leicht verfrühter Blühphänologie

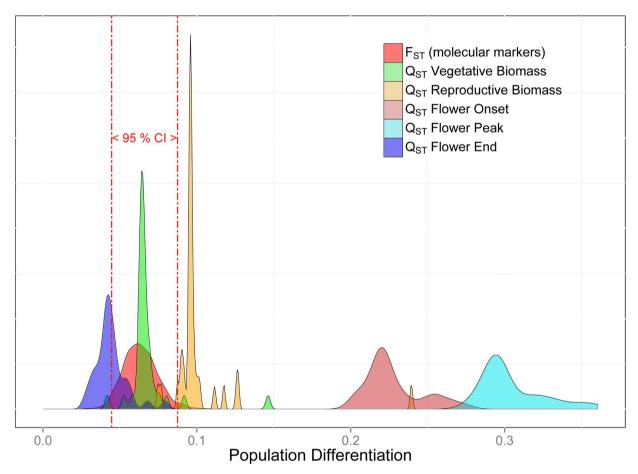


## Lokale Anpassung: Unterschiede in der Blühphänologie



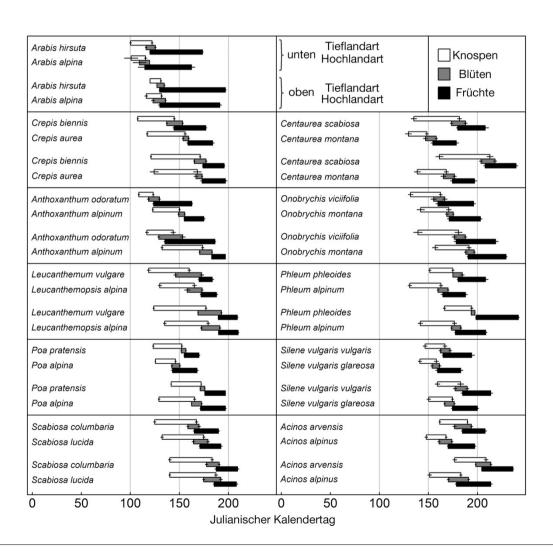
 $Q_{ST}$ 's von Start und Höhepunkt der Blüte >  $F_{ST}$ 

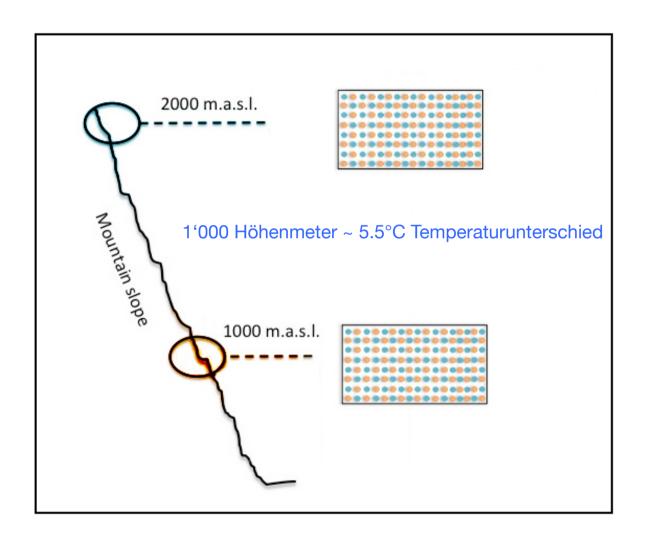
#### Lokale Anpassung: Unterschiede in der Blühphänologie

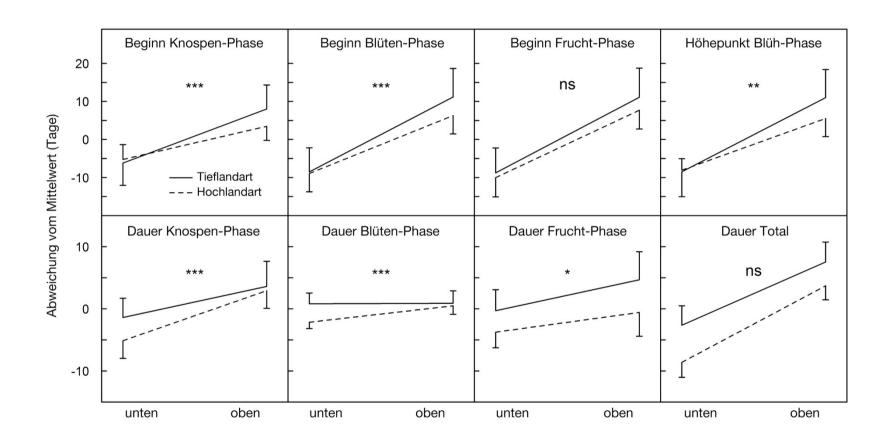


Q<sub>ST</sub>'s von Start und Höhepunkt der Blüte > F<sub>ST</sub> Selektion hat zur Differenzierung in Start und Höhepunkt der Blüte geführt









- reproduktive Biomasse und Blühhäufigkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten

- reproduktive Biomasse und Blühhäufigkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze

- reproduktive Biomasse und Blühhäufigkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze
- Ursachen und Konsequenzen der Variation in Fortpflanzungssystem noch unbekannt
  - → Inzuchtdepression? Pollinatorenhäufigkeit?

- reproduktive Biomasse und Blühhäufigkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze
- Ursachen und Konsequenzen der Variation in Fortpflanzungssystem noch unbekannt
  - → Inzuchtdepression? Pollinatorenhäufigkeit?
- Phänotypische Plastizität ist eingeschränkt in alpinen Pflanzen!
  - → stärker genetisch fixierte Blühphänologie!

- reproduktive Biomasse und Blühhäufigkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze
- Ursachen und Konsequenzen der Variation in Fortpflanzungssystem noch unbekannt
  - → Inzuchtdepression? Pollinatorenhäufigkeit?
- Phänotypische Plastizität ist eingeschränkt in alpinen Pflanzen!
  - → stärker genetisch fixierte Blühphänologie!

Künftiger Fortbestand von alpinen Pflanzen hängt von genetischer Variation innerhalb der Arten ab.

Geringe phänotypische Plastizität kann Auswirkungen von Klimawandel kaum abfedern.



## Vielen Dank für Ihre Aufmerksamkeit!



#### **Danksagung**

Prof. Dr. Jürg Stöcklin (PhD Supervisor) Georg Armbruster Elena Hamann Niek Scheepens

Prof. Christian Körner, David Basler, Armando Lenz, Christoph Randin, Theofania Patsiou Sophie Schmid, Simona Gugger, Bastiaan Frich, Michelle Gisler, Ayaka Gütlin

Guy Villaume, Edith Zemp, Hanspeter Haller, Bruno Erny Pius App, Schatzalp-Bahn Davos

Diese Doktoratsstudien wurden finanziert durch den Schweizer Nationalfonds (Antragsteller Jürg Stöcklin) und zusätzlich durch Beiträge von der Freiwilligen Akademischen Gesellschaft Basel und der Basler Stiftung für Biologische Forschung an Halil Kesselring

#### **Contents**

1	Hintergrund: Evolutionäre Prozesse im Alpenraum
2	Fragestellung und Modellorganismus
3	Lokale Anpassung
4	Differenzierung in der Blühphänologie
5	Das Fortpflanzungssystem vom Wundklee
6	Plastizität der Blühphänologie

#### Modell-Organismus: Alpiner Wundklee (Anthyllis vulneraria)



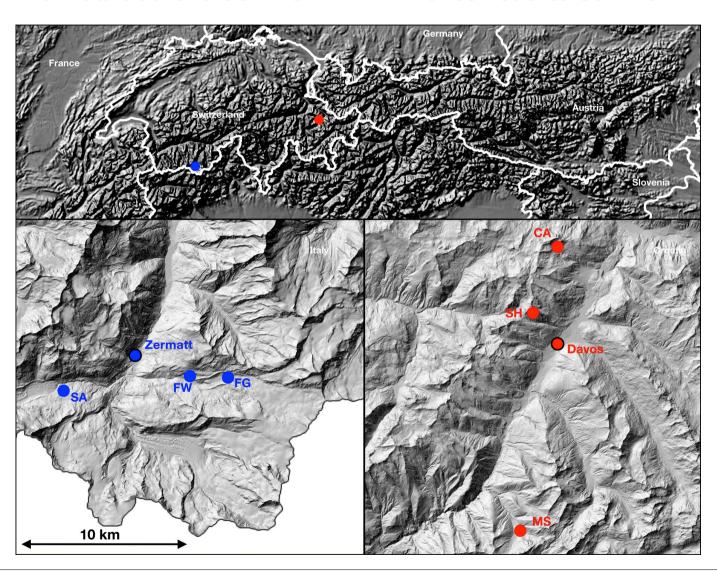
#### Anthyllis vulneraria.

- polymorph
- viele Sub-Spezies
- verbreitet in ganz Europa
- kurzlebig (2-5 Jahre)

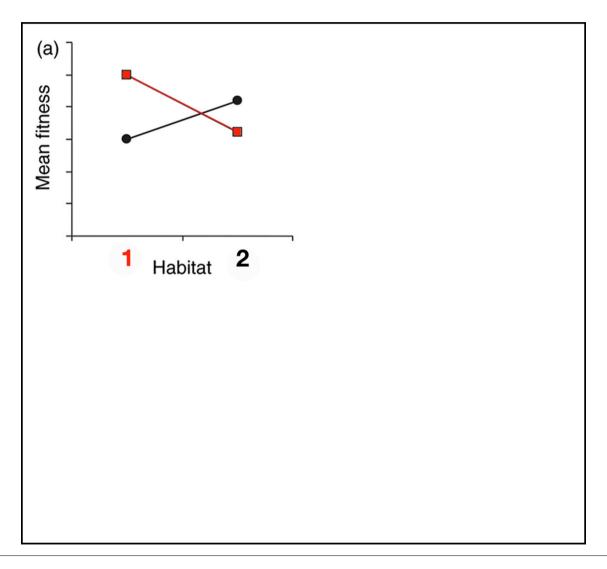
#### Herkünfte der Populationen

Zermatt: trockene Sommer

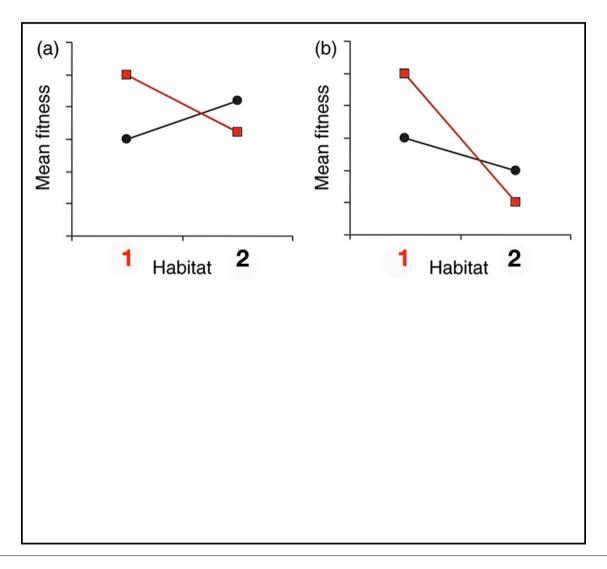
#### Davos: feuchte Sommer



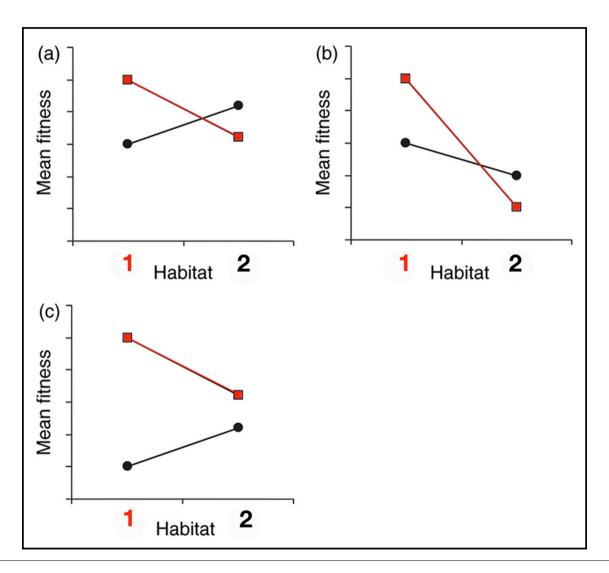
### Reciprocal Transplantation Pairwise Comparisons



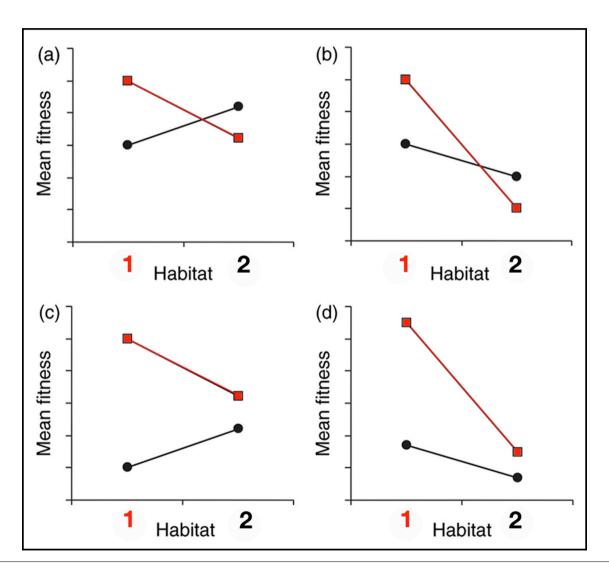
### Reciprocal Transplantation Pairwise Comparisons



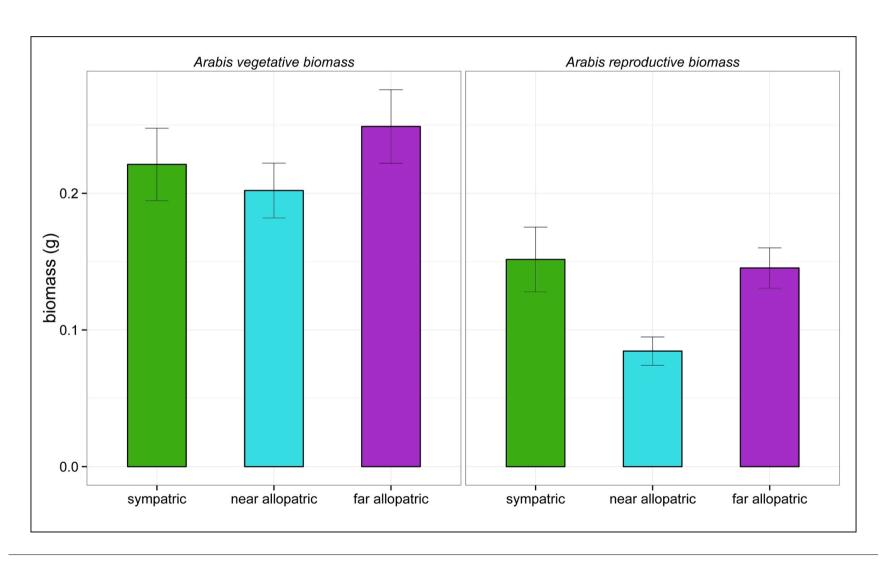
## Reciprocal Transplantation Pairwise Comparisons



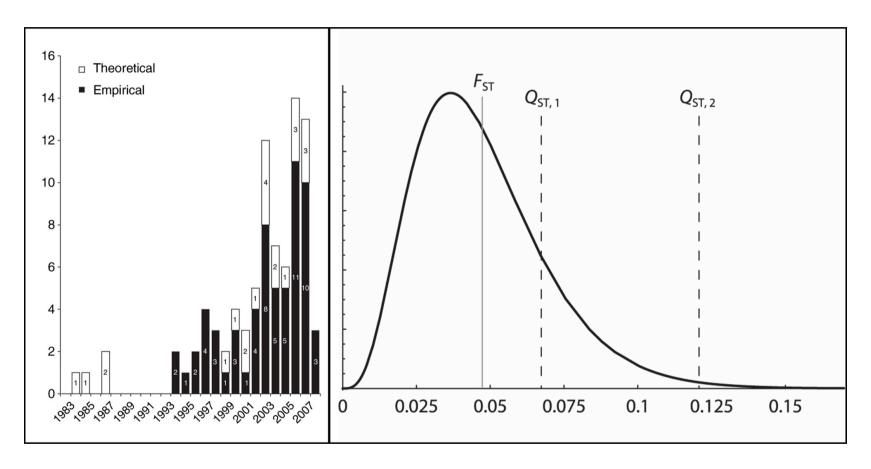
## Reciprocal Transplantation Pairwise Comparisons



## Reciprocal Transplantation Arabis alpina



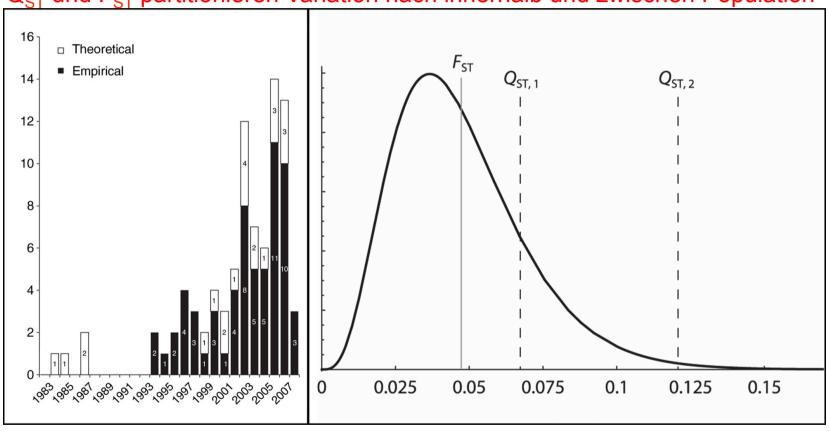
# Vergleich von Merkmalsdifferenzierung mit neutraler Differenzierung



(Figures from Leinonen et al. 2008, J Evol Biol 21: 1- 17; Whitlock 2008; Mol Ecol 17: 1885-1896)

# Vergleich von Merkmalsdifferenzierung mit neutraler Differenzierung

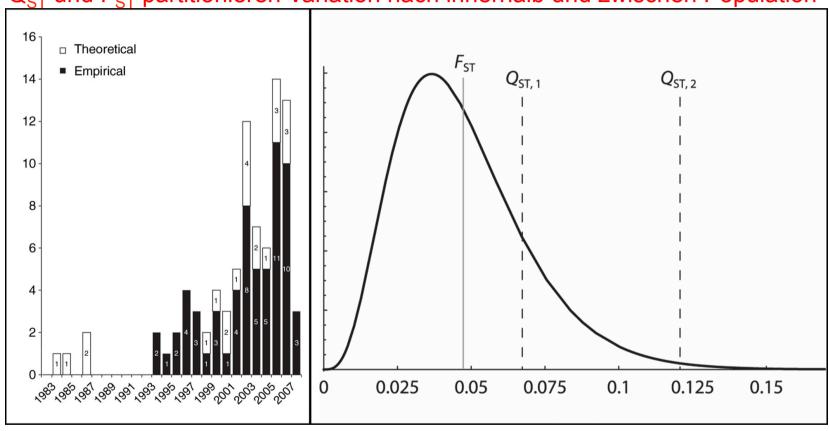
Q<sub>ST</sub> und F<sub>ST</sub> partitionieren Variation nach innerhalb und zwischen Population



(Figures from Leinonen et al. 2008, J Evol Biol 21: 1- 17; Whitlock 2008; Mol Ecol 17: 1885-1896)

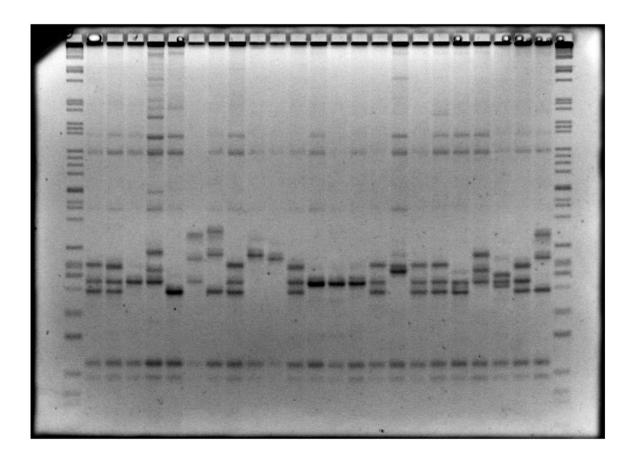
### Vergleich von Merkmalsdifferenzierung mit neutraler Differenzierung

Q<sub>ST</sub> und F<sub>ST</sub> partitionieren Variation nach innerhalb und zwischen Population



 $Q_{ST,1}=F_{ST} \rightarrow \text{keine Selektion}$  $Q_{ST,2}>F_{ST} \rightarrow \text{diversifizierende Selektion}$  (Figures from Leinonen et al. 2008, J Evol Biol 21: 1- 17; Whitlock 2008; Mol Ecol 17: 1885-1896)

# **Genetischer Fingerabdruck**



- 8 Microsatelliten loci
- 20 Individuen
- 6 Populationen

# Variation im Fortpflanzungssystem



### Selbstbefruchtung beim Wundklee

- Couderc (1971)
   ausschliessliche Selbstbefruchtung in französischen
   Populationen weil das Stigma schon fruchtbar ist bevor sich die Blüte öffnet
- Navarro (1999)
   Dichogamie (Protandrie) in einer spanischen Population wahrscheinlich effektive Prävention von Selbstbefruchtung
- Van Glabeke et al. (2007)
   Variation im Auskreuzungsgrad in zwei belgischen Populationen (molekulare Studie)
- Stebbins (1957)
  Selbstbefruchtung als evolutionäre Sackgasse.

# **Blüten Entwicklung**

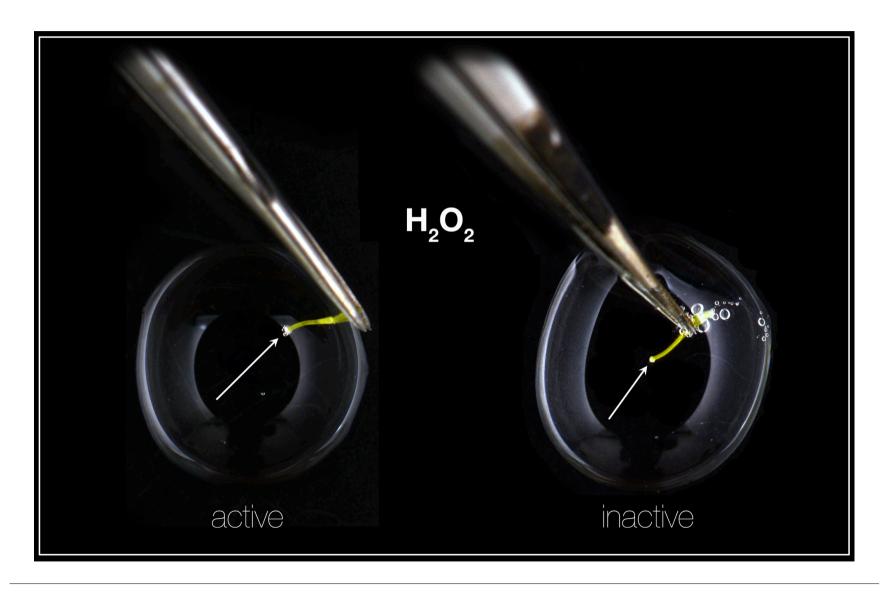


### Blüten Entwicklung



Stigmatische Rezeptivität und Pollenfruchtbarkeit in 7 Alterklassen

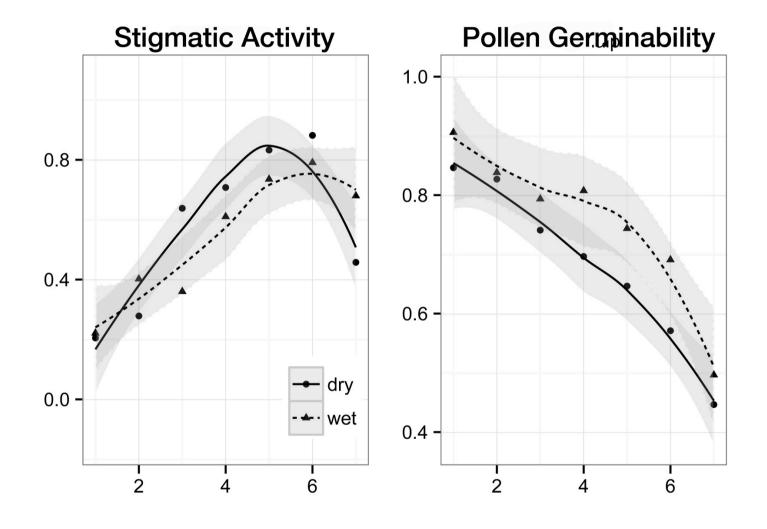
# Stigmatische Rezeptivität



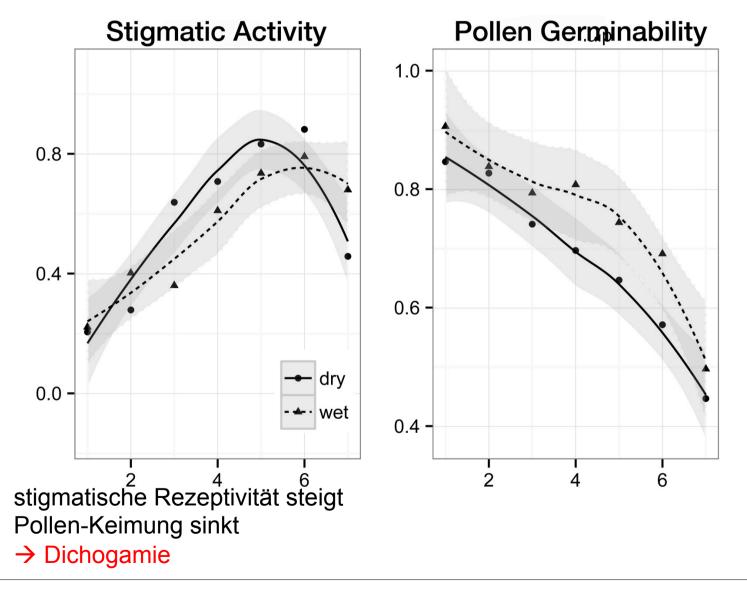
# Pollen Keimfähigkeit



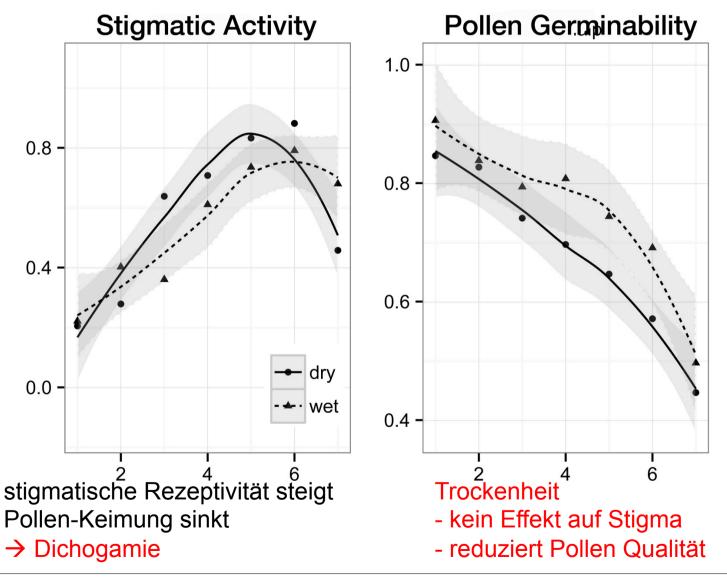
# **Dichogamie**

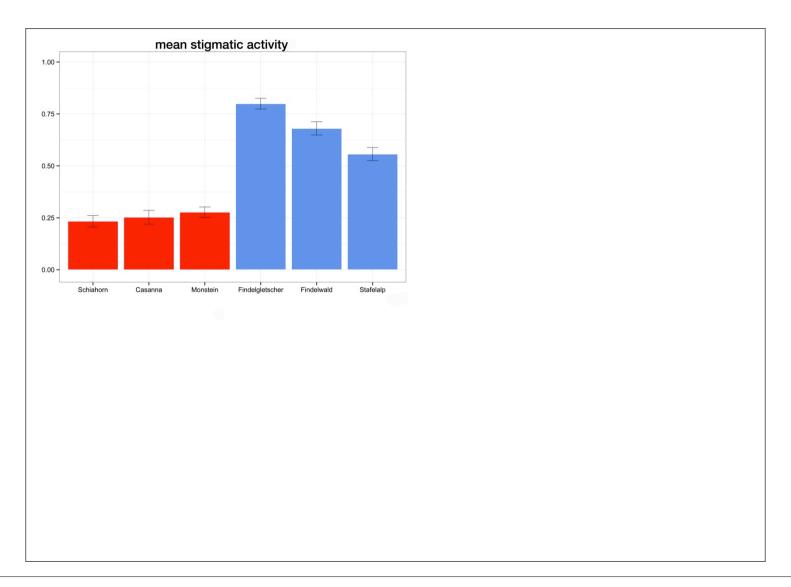


## **Dichogamie**

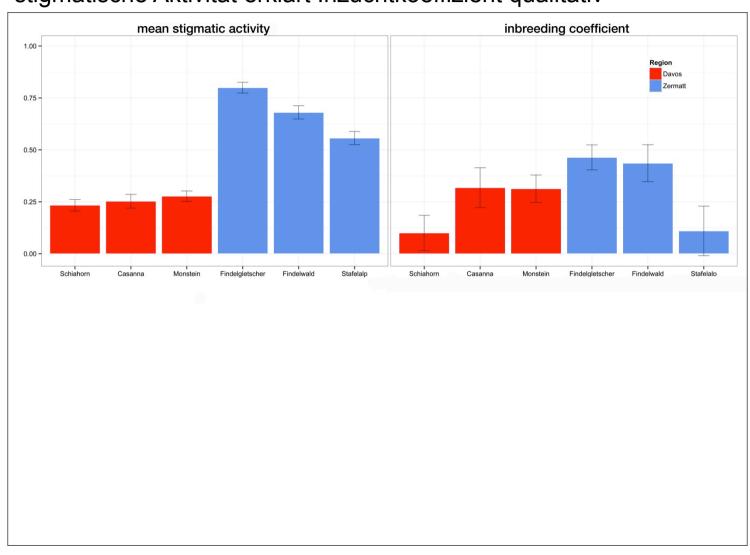


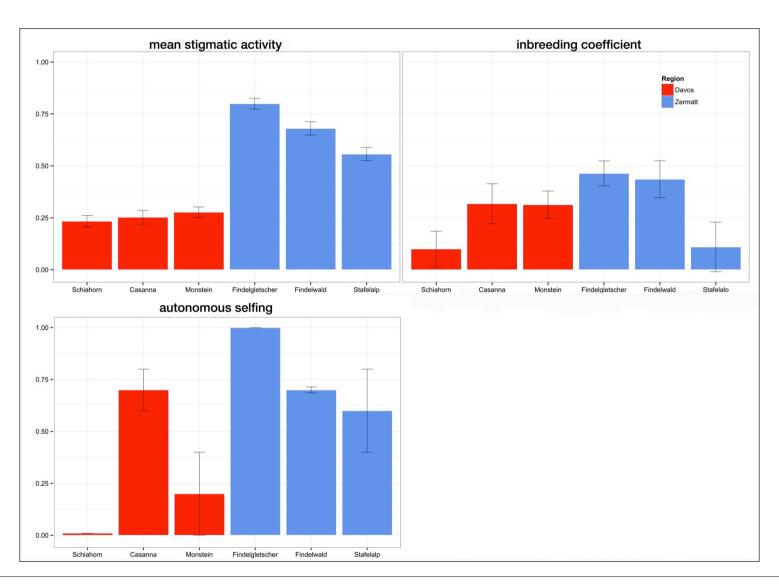
### **Dichogamie**



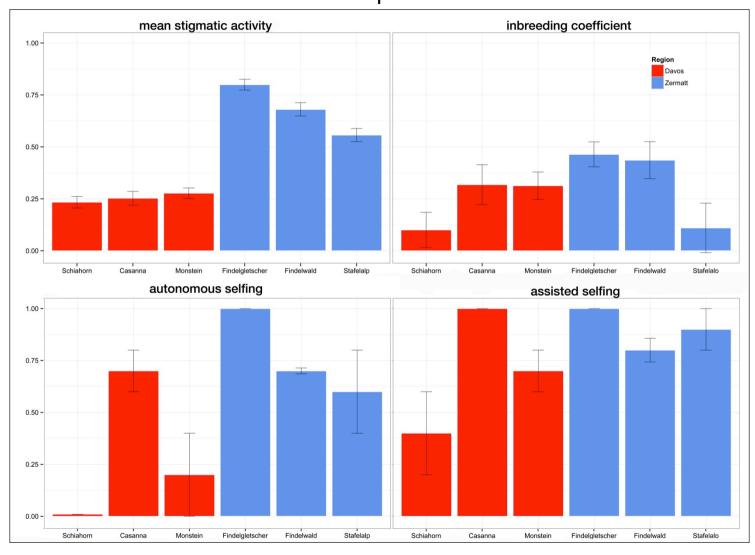


### stigmatische Aktivität erklärt Inzuchtkoeffizient qualitativ





### weitere Barrieren zur Selbstinkompatibilität!



# Dichogamy is evolvable

# stigma

effect	factor	df	MS/Chi.sq	Р
fixed	Region	1	3.1525	<0.001
	Flower Age	6	2.0047	<0.001
	Treatment	1	0.0102	0.714
	Region x Treatment	1	0.0125	0.637
	Region x Flower Age	6	0.2077	0.002
random	Seed Family	na	18.74	<0.001
	Population	na	0.00	1.000
	Population x Flower Age	na	0.00	0.975
	Population x Treatment	na	0.00	1.000

# pollen

effect	factor	df	MS/Chi.sq	Р
fixed	Region	1	0.0229	0.145
	Flower Age	6	0.2363	<0.001
	Treatment	1	0.1515	0.001
	Region x Treatment	1	0.0689	0.024
	Region x Flower Age	6	0.0012	0.997
random	Seed Family	na	9.55	0.002
	Population	na	1.16	0.282
	Population x Flower Age	na	17.65	<0.001
	Population x Treatment	na	0.48	0.490

# **Mating System Variation**



#### Common garden.

- 6 populations
- 30 maternal families
- 5 replicates per family

# **Mating System Variation**



#### Common garden.

- 6 populations
- 30 maternal families
- 5 replicates per family
- 2 soil moisture levels

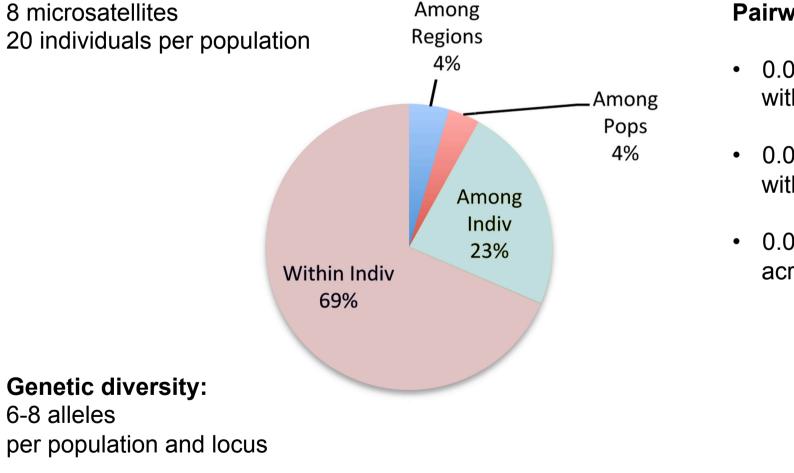
# **Mating System Variation**



#### Common garden.

- 6 populations
- 30 maternal families
- 5 replicates per family
- 2 soil moisture levels
- pollinator exclusion

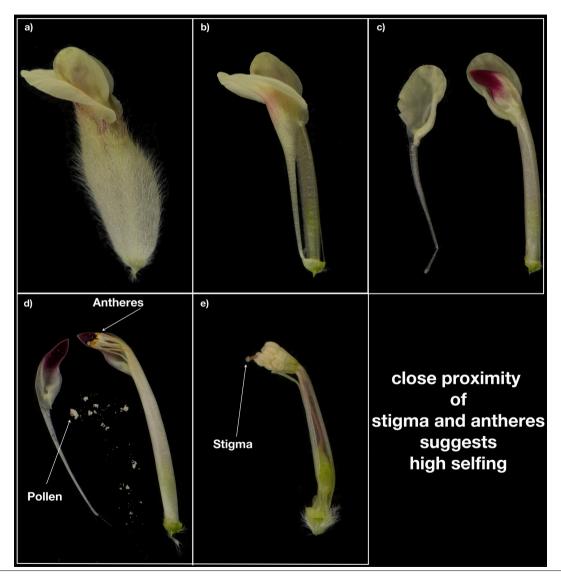
### Genetische Diversiät und Differenzierung



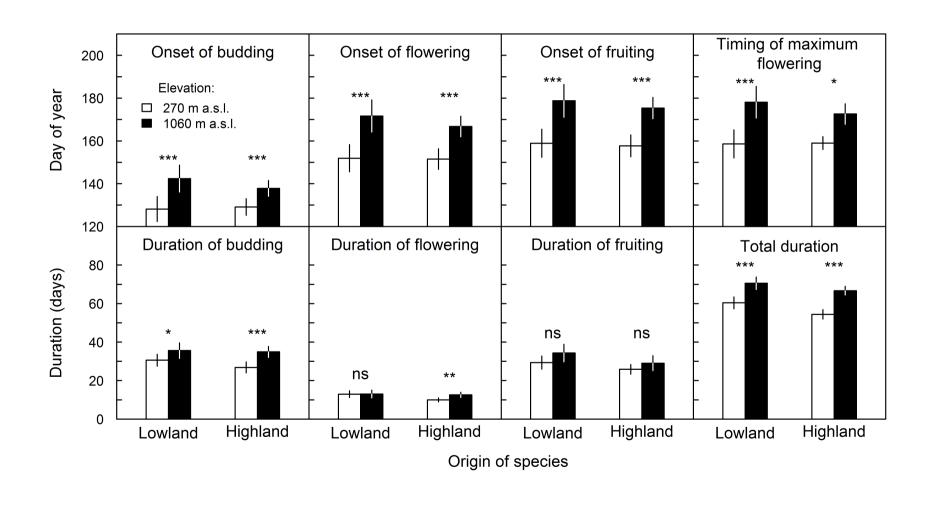
### Pairwise F<sub>ST</sub>'s:

- 0.014 0.084 within Davos
- 0.000 0.052
   within Zermatt
- 0.038 0.127 across regions

# Variation im Fortpflanzungssystem



## Phänotypische Plastizität



### Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

- reproduktive Biomasse und Blühwahrscheinlichkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten

### **Summary and Conclusions**

- reproduktive Biomasse und Blühwahrscheinlichkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze

### **Summary and Conclusions**

- reproduktive Biomasse und Blühwahrscheinlichkeit von transplantierten Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- starke Differenzierung in der Blühphänologie (stärker als an neutralen Genorten)
  - → natürliche Auslese, mögliche Anpassung and Schneeschmelze
- variation in the degree of inbreeding delay in stigmatic activity qualitative explains inbreeding ample within-population variation
  - → mixed mating in *Anthyllis vulneraria* is evolvable

### **Summary and Conclusions**

- reproduktive Biomasse und Blühwahrscheinlichkeit von transplantierten
   Populationen nehmen ab mit zunehmender Distanz vom Ursprungsort
  - → lokale Anpassung von Anthyllis vulneraria aber nicht bei Spezialisten oder bei selbstbefruchtenden Arten
- strong differentiation in the onset and peak of flowering, exceeding differentiation at neutral loci
  - → natural selection has shaped flowering time possibly as an adaptation to snowmelt
- variation in the degree of inbreeding delay in stigmatic activity qualitative explains inbreeding ample within-population variation
  - → mixed mating in *Anthyllis vulneraria* is evolvable
- Phänotypische Plastizität ist eingeschränkt in alpinen Pflanzen!
  - → homeostasis through plasticity in other traits?