

Diss. ETH. No. 19050

Mechanisms of habitat adaptation in *Silene dioica* and *S. latifolia* (Caryophyllaceae)

A dissertation submitted to the
ETH ZURICH

for the degree of
DOCTOR OF SCIENCES

presented by

Adrien Favre

Master of Sciences in
Behaviour, Ecology and Evolution
born October 18th, 1980
citizen of Switzerland

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Alex Widmer, examiner
Dr. Sophie Karrenberg, co-examiner
Prof. Dr. Heinz Müller-Schärer, co-examiner

2010

Summary

Habitat adaptation allows species or populations to survive and reproduce in certain habitats but not in others. The evolution of such ecological differentiation has been identified as a major driver of divergence processes that can lead to reproductive isolation and speciation. In this thesis I contribute to the understanding of ecological divergence using several related studies on the naturally hybridizing champions *Silene dioica* and *S. latifolia*.

First, we investigated habitat differentiation between and within sites of *Silene dioica* and *S. latifolia* using AFLP banding patterns and vegetation relevés around individual plants. Only three putative early-generation hybrids were detected at natural contact sites. *Silene dioica* was found in moister, colder and less disturbed sites than *S. latifolia*. However, asymmetric habitat overlap was evident with contact sites found in intermediate conditions that were more similar to *S. latifolia* sites. Within contact sites, however, the micro-habitats of the two species did not differ making habitat-mediated selection against intermediate phenotypes of hybrids unlikely and suggesting that other reproductive barriers contribute to the rarity of early-generation hybrids.

Secondly, we studied responses to shade and drought stress in crosses between and within *Silene dioica* and *S. latifolia* to further understand ecological differences between the species and their hybrids. Responses to drought stress did not differ between cross types. Shade stress, in contrast, led to a reduced flowering incidence in *Silene dioica* and the hybrids but not in *S. latifolia*. Rapid flowering under stress conditions in *S. latifolia* could be an adaptation to higher disturbance in its habitat, whereas a delay of reproduction might be adaptive in the more predictable environment of *S. dioica*. While hybrids did not show a generally reduced stress tolerance in comparison to the two species, our results do suggest that *S. dioica* and hybrids may be excluded from highly disturbed and stressful habitats of *S. latifolia* due to their delayed flowering.

In a third study, we investigated whether habitat adaptation, phenological divergence or low performance of first- and second generation hybrids could act as reproductive barriers between *S. dioica* and *S. latifolia*. For this purpose we

transplanted *Silene dioica*, *Silene latifolia* as well as two classes of hybrids (F_1 and F_2) into six sites, three within natural populations of each species and assessed cumulative fitness and flowering phenology. We found clear evidence for habitat adaptation: in each habitat, the resident species had the highest fitness. Such habitat adaptation may limit possibilities for contact between the two species. Furthermore, flowering times of the two species overlapped only partially further reducing possibilities for mating. While first-generation hybrids performed intermediate between the two species, second-generation hybrids had a generally low performance that may be due to a disruption of epistatic interactions and further limit gene flow between the species. A stronger fitness reduction of *S. latifolia* in *S. dioica* habitats than vice versa and a longer flowering overlap of hybrids with *S. latifolia* than with *S. dioica* further suggest that reproductive barriers between *S. dioica* and *S. latifolia* lead to preferential gene flow from *S. dioica* into *S. latifolia*.

In a fourth part, we investigated mechanisms of habitat adaptation in more detail and analyzed the relative importance of survival, flowering and the production of an overwintering rosette in *S. latifolia*, *S. dioica* and hybrids in our transplant experiment (see above). Differences in survival were the main restriction to the establishment of one species in the other species habitat. F_2 hybrids, however, had a generally lower flowering incidence than the other cross types. Production of an overwintering rosette was under positive selection within F_2 hybrids in the *S. dioica* habitat and might be a key trait limiting the establishment *S. latifolia* and hybrids within the *S. dioica* habitat.

This thesis adds to the understanding of ecologically-mediated reproductive isolation between two cross-fertile species and shows the importance of combining several approaches including field observations and experimental crosses, as well as greenhouse and field experiments.

Résumé

L'adaptation à l'habitat permet à des espèces ou à des populations de vivre et se reproduire dans certains habitats, mais pas dans d'autres. L'évolution d'une telle différenciation écologique a été identifiée comme élément majeur dans le processus de divergence, menant à l'isolation reproductrice et la spéciation. Dans cette thèse, je contribue à la compréhension de la divergence écologique de *Silene dioica* et *S. latifolia* grâce à plusieurs études complémentaires. Tout d'abord, il est important de savoir que ces deux espèces sont connues pour s'hybrider naturellement.

Premièrement, nous nous sommes intéressés à la différenciation de l'habitat à l'intérieur et entre les sites de *S. dioica* et *S. latifolia* en employant des AFLPs et des relevés de végétation autour de plantes focales. Seuls trois présumés hybrides de première génération ont été détectés sur l'ensemble des sites où les deux espèces se trouvent en contact. *Silene dioica* a été trouvé dans des milieux plus humides, plus froids et moins perturbés que *S. latifolia*. Cependant, les deux habitats se chevauchent de manière asymétrique, les sites de contact trouvés dans des conditions intermédiaires étant plus similaires à l'habitat de *S. latifolia*. Par ailleurs, à l'intérieur des sites de contact, les microhabitats des deux espèces ne différaient pas. De ce fait, la sélection exercée par l'habitat contre les phénotypes intermédiaires des hybrides est peu probable et suggère que d'autres barrières reproductives contribuent à la rareté des hybrides de première génération.

Deuxièmement, nous avons étudié la réponse au stress de sécheresse et d'ombre de *S. dioica*, *S. latifolia* et leurs hybrides afin de pouvoir élucider les différences écologiques dans le domaine de la tolérance au stress. Les réponses à la sécheresse des différents types de croisements étaient similaires. Néanmoins, *S. dioica* et les hybrides avaient un taux de floraison réduit lorsqu'ils étaient placés à l'ombre, ce qui n'était pas le cas de *S. latifolia*. Une floraison rapide dans des conditions de stress pourrait être une adaptation de *S. latifolia* à son milieu naturel plus perturbé, tandis qu'un report de la floraison à une année ultérieure pourrait être un signe d'adaptation à un milieu plus prévisible, comme c'est le cas pour *S. dioica*. Parce que la tolérance au stress des hybrides n'est pas généralement réduite en

comparaison avec les deux espèces, nos résultats suggèrent que *S. dioica* et les hybrides seraient exclus de l'habitat de *S. latifolia* à cause de leur floraison retardée.

Dans une troisième étude, nous avons testé si l'adaptation à l'habitat, la phénologie ou la faible performance des hybrides de première et seconde générations pouvaient agir comme une barrière à la reproduction entre *S. dioica* et *S. latifolia*. Pour ce faire, nous avons transplanté ces deux espèces ainsi que deux classes d'hybrides (F_1 et F_2) dans six différents sites, trois populations naturelles de chacune des espèces. Nous avons calculé une valeur cumulative de fitness et observé la phénologie de floraison. Nous avons trouvé une claire indication de l'adaptation à l'habitat : dans chacun des deux habitats, l'espèce originellement résidente avait toujours le fitness le plus élevé. Une pareille adaptation à l'habitat pourrait limiter les chances de contact entre les deux espèces. De plus, les phénologies de floraison respectives des deux espèces ne se recouvraient que partiellement, réduisant encore la probabilité de fertilisation croisée. Alors que les hybrides de première génération ont obtenu un fitness intermédiaire entre *S. dioica* et *S. latifolia*, les hybrides de seconde génération avaient un fitness constamment bas, peut-être dû à l'alteration d'interactions épistatiques. A nouveau, ceci pourrait limiter le flux de gènes entre les espèces. Une plus forte réduction de fitness *Silene latifolia* dans l'habitat de *S. dioica* et un recouvrement plus long de la phénologie de floraison des hybrides avec *S. latifolia* pourraient suggérer que les barrières reproductives entre les deux espèces mèneraient à un flux de gènes de *S. dioica* à *S. latifolia*, préférentiellement.

Dans une quatrième partie, et sur la base de la même expérience de transplants (voir plus haut) nous nous sommes intéressés plus en détail aux mécanismes de l'adaptation à l'habitat en analysant l'importance relative de la survie, de la floraison et de la production de rosette hivernale pour *S. latifolia*, *S. dioica* et leurs hybrides. La différence de survie était la principale restriction à l'établissement d'une espèce dans l'habitat de l'autre espèce. Les hybrides F_2 , cependant, avaient un taux de floraison plus bas que les autres types de croisements. Dans cette même classe d'hybrides, la production de rosette hivernale était un trait phénotypique sous sélection positive dans l'habitat de *S. dioica*, et pourrait être une caractéristique limitant l'implantation de *S. latifolia* et des hybrides dans l'habitat de *S. dioica*.

Cette thèse contribue à la compréhension de l'isolation reproductrice engendrée par l'habitat entre deux espèces interfertiles et démontre l'importance d'une approche méthodologique combinée incluant des observations de terrain, de croisements expérimentaux, et d'expériences en serre et en milieu naturel.