

DISS. ETH NO. 21041

**ADAPTATION AND PLASTICITY OF PLANT POPULATIONS IN THE  
SWISS ALPS IN THE CONTEXT OF CLIMATE CHANGE**

A dissertation submitted to

**ETH ZURICH**

for the degree of

**Doctor of Sciences**



presented by

**ESTHER R. FREI**

Dipl. Geogr., University of Zurich



born 18<sup>th</sup> February 1982

citizen of Widnau (SG)



accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. Jaboury Ghazoul, examiner  
Dr. Andrea R. Pluess, co-examiner  
Dr. Irène Till-Bottraud, co-examiner  
Prof. Dr. Bernhard Schmid, co-examiner



2013

---

## SUMMARY

---

Global average temperature has remarkably increased over the last century and a further temperature rise of 2 – 4 °C is expected during the 21<sup>st</sup> century. Mountain ecosystems are particularly sensitive to climate change due to alterations in environmental key factors. Plant populations may respond to climate warming by shifting in abundance and distribution, by adapting, or by going extinct. In this thesis, we experimentally evaluated the genetic and ecological components of phenotypic variation and plant responses to climate warming among low and high elevation populations of the three common semi-dry calcareous grassland species *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium montanum* and *Briza media* in the Swiss Alps.

Local adaptation to altitude and soil conditions as well as phenotypic plasticity were assessed in a common garden transplant experiment along altitudinal gradients. Reproductive phenology was advanced at lower elevation in all three species independent of their altitude of origin. In other reproductive and growth traits, *T. montanum* and *B. media* showed little plastic response to experimental treatments, whereas responses were recorded in *R. bulbosus*. Furthermore, low elevation *R. bulbosus* exhibited greater plasticity in response to soil conditions than high elevation plants. Despite genetic differentiation in some traits, we found no evidence for local adaptation to the altitude of origin.

Climate chamber experiments allowed disentangling temperature effects from the variation caused by other altitude dependent parameters. Elevated temperature resulted in plastic responses in several growth-related traits. Although *T. montanum* and *R. bulbosus* showed advanced reproductive phenology, they did not increase number of flowers under elevated temperature. Plasticity differed between altitudes of origin only in leaf functional traits of *T. montanum* and *B. media*. Moreover, the degree of phenotypic plasticity was not correlated with overall fitness indicating that plastic responses to elevated temperature were neutral.

Quantitative genetic variation assessed in common garden experiments in combination with neutral molecular differentiation (based on AFLP markers) allowed separating selective from random processes affecting genetic differentiation in low and high elevation populations of *B. media* and *R. bulbosus*. Low neutral differentiation in both species indicated high gene flow among populations. High heritabilities of most traits suggest that plants might react to selection pressures. In *B. media* only reproductive phenological traits were under divergent

---

selection, whereas in *R. bulbosus* all traits were under divergent selection. In most traits the strength of selection differed between low and high elevation populations.

To conclude, the results of this thesis indicate that climate warming will affect low and high elevation populations similarly because they showed only few differences in phenotypic plasticity and no adaptation to altitude of origin. The remarkable degree of plasticity in growth and reproductive phenology suggests that the three studied semi-dry grassland species can cope with climate warming, at least in the short term, without shifting their ranges to higher elevations.

---

# ZUSAMMENFASSUNG

---

Im letzten Jahrhundert ist die globale Durchschnittstemperatur deutlich angestiegen und für das 21. Jahrhundert wird mit einer weiteren Temperaturzunahme von 2 – 4 °C gerechnet. Weil sich dadurch ökologische Schlüsselfaktoren verändern, sind Gebirgsökosysteme angesichts des Klimawandels besonders verletzlich. Pflanzenpopulationen können auf die Klimaerwärmung entweder durch eine Verschiebung ihrer Häufigkeit und Verbreitung, Anpassung oder Aussterben reagieren. In dieser Dissertation untersuchten wir experimentell die genetischen und ökologischen Anteile der phänotypischen Variabilität und die unterschiedlichen Reaktionen auf Erwärmung zwischen Tief- und Hochlandpopulationen der drei weit verbreiteten Halbtrockenrasen-Arten *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium montanum* und *Briza media* in den Schweizer Alpen.

Lokale Anpassung an die Meereshöhe und an Bodenbedingungen sowie phänotypische Plastizität wurden mittels einer Kombination von Common-Garden- und Transplantations-Experimenten entlang von Höhengradienten untersucht. An tief gelegenen Standorten fanden wir eine verfrühte Blühphänologie bei allen drei Arten unabhängig von der Höhe des ursprünglichen Pflanzenstandortes. Bei den anderen Fortpflanzungs- und Wachstumsmerkmalen zeigten *T. montanum* und *B. media*, im Gegensatz zu *R. bulbosus*, kaum Reaktionen auf die experimentellen Behandlungen. Vom Tiefland stammende *R. bulbosus* Populationen zeigten ausserdem eine grössere Plastizität in ihrer Reaktion auf die Bodenbedingungen als solche vom Hochland. Obwohl in gewissen Merkmalen eine genetische Differenzierung nachgewiesen werden konnte, fanden wir keinen Hinweis auf lokale Anpassung an die Ursprungshöhe.

Experimente in Klimakammern ermöglichten uns, temperaturinduzierte Effekte von solchen zu trennen, welche auf andere mit der Höhe korrelierte Parameter zurückzuführen sind. Eine Erhöhung der Temperatur führte zu plastischen Reaktionen bei mehreren Wachstumsmerkmalen. Obwohl *T. montanum* und *R. bulbosus* eine verfrühte Blühphänologie aufwiesen, bildeten sie unter erhöhter Temperatur nicht mehr Blüten. Die Plastizität unterschied sich zwischen Populationen unterschiedlicher Ursprungshöhe von *T. montanum* und *B. media* nur in funktionellen Blattmerkmalen. Des Weiteren war das Ausmass der phänotypischen Plastizität nicht mit der allgemeinen Fitness der Pflanzen korreliert, was bedeutet, dass die plastischen Reaktionen auf die erhöhte Temperatur neutral sind.

Quantitative genetische Variabilität wurde in Common-Garden-Experimenten untersucht. Zusammen mit der neutralen molekularen Differenzierung (basierend auf AFLP Markern)

---

erlaubte dies die Trennung von selektiven und zufälligen Prozessen, welche die genetische Differenzierung von Tief- und Hochlandpopulationen von *B. media* und *R. bulbosus* beeinflussen. In beiden Arten wurde eine geringe neutrale Differenzierung gefunden, was auf grossen Genfluss zwischen den Populationen schliessen lässt. Die meisten Merkmale wiesen einen hohen Vererbungsgrad auf, was darauf hinweisen könnte, dass die Pflanzen auf selektive Prozesse reagieren. Gerichtete Selektion fand sich für *B. media* nur in der Blühphänologie, für *R. bulbosus* hingegen in allen Merkmalen. Bei den meisten Merkmalen unterschied sich der Selektionsgrad zwischen den Tief- und Hochlandpopulationen.

Aus den Resultaten dieser Dissertation geht hervor, dass die Klimaerwärmung Tief- und Hochlandpopulationen im gleichen Ausmass treffen wird, weil nur wenige Unterschiede in der phänotypischen Plastizität und keine in der Anpassung an die Ursprungshöhe gefunden wurden. Die hohe Plastizität lässt vermuten, dass sich die drei untersuchten Halbtrockenrasen-Arten in den Schweizer Alpen zumindest kurzfristig den veränderten Bedingungen als Folge der Klimaerwärmung anpassen können, ohne sich in höhere Lagen ausbreiten zu müssen.