



Doctoral Thesis

## Extent of hybridization and reproductive isolation in *Daphnia*

**Author(s):**

Keller, Barbara

**Publication Date:**

2006

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005301318> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Doctoral Thesis ETH No. 16685

**EXTENT OF HYBRIDIZATION AND  
REPRODUCTIVE ISOLATION  
IN *DAPHNIA***

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH

for the degree of  
Doctor of Sciences

presented by

**BARBARA KELLER**

Dipl. Natw. ETH

born on 16.01.1972

citizen of Märstetten (TG) and Konolfingen (BE)

accepted on the recommendation of

PD. Dr. Piet Spaak, examiner

Prof. Dr. Nelson G. Hairston Jr., co-examiner

Prof. Dr. Jukka Jokela, co-examiner

2006

---

## SUMMARY

Hybridization and introgression are sources of genetic variation that can accelerate adaptation and speciation or slow them down. Hybridization occurs after secondary contact (i.e. two species meet after a period of temporal and/or spatial isolation) between partially reproductively isolated species. The evolutionary significance of hybridization, however, depends strongly on the frequency of hybridization events, on hybrid fitness and whether hybrid lineages can be maintained after their formation. Therefore, several potential outcomes of hybridization can be expected: it can lead to extinction of one or both of the two parental species, to coexistence of parental species and hybrids, to reinforcement (i.e. natural selection against the production of unfit hybrids), or to merging into novel populations of reticulate or polyphyletic origin due to introgressive hybridization. Hybridization might be especially important in species that can propagate both asexually and sexually, such as the cyclic parthenogenetic *Daphnia*. In *Daphnia*, long asexual phases are interrupted by short periods of environmentally induced sexual reproductive phases. Sexually produced eggs are released within a protective structure called an ephippium and hatch after a period of diapause when exposed to hatching stimuli. Ephippia are important for *Daphnia* to colonize new habitats, to re-colonize local populations after unfavourable events and to maintain or increase genetic variation. They can stay viable for decades and be found in so called diapausing egg banks in the sediment; equivalent to the seed banks of plants.

The research described in this thesis focuses on the question of which endogenous and exogenous selective factors affect interspecific hybridization and the coexistence of taxa within the *Daphnia galeata-hyalina-cucullata* species complex. In **Chapter 2**, we compared the applicability of ephippia preserved in the sediment with the regular monitoring of the pelagic population (i.e., quantifying sexual females) to reconstruct the trophic history using Greifensee (Switzerland) as a model system. We found a good match of the past total phosphorus concentration with the abundance of ephippia in the sediment, but not with the regular monitoring data of the pelagic sexual females. We thus suggested that sexually produced ephippia are useful biological indicators to reconstruct the trophic history of lakes. In **Chapter 3**, we tested if hatchlings obtained from an ephippial egg bank can be used to reconstruct former *Daphnia* taxon assemblages. We compared the taxon composition of recently produced ex-ephippial hatchlings with the distribution of present asexual females and sexual stages (sexual females and males). Using

these data, we extrapolated to the egg bank (i.e. taxon composition of hatchlings from the sediment). We found a significant taxon shift between the present pelagic population ( $F_1$  hybrid dominated) and hatchlings (predominantly *D. galeata*), both the recently produced ones as well as those from the sediment. We hypothesized that this taxon shift may be based on reproductive isolation mechanisms between *D. galeata* and *D. hyalina*. Such a taxon shift between the pelagic population and ex-ephippial hatchlings was also found previously in Lake Constance. Hence, in **Chapter 4**, I focussed on the question whether prezygotic (e.g., assortative mating, temporal isolation) or postzygotic (e.g., hybrid inviability or infertility) isolation is more likely to affect the hybridization between the two taxa. We found evidence for reproductive isolation (mainly post-zygotic). Hybrids dominate the asexual *Daphnia* population even though they have reduced sexual fitness, providing one of the potential mechanisms for parental taxa to remain distinct, coexisting types.

In **Chapter 5**, we analyzed the effect of environmental parameters on taxon composition with the main focus on trophic changes (i.e., anthropogenic pollution) among 43 lakes in Switzerland and Northern Italy. We found that lake size, altitude and total phosphorus concentration are sufficient to describe niche breadths between *Daphnia* taxa. Hybrid dominance, however, could only be explained when the magnitude of the change in phosphorus content (proxy for habitat disturbance and trophic history) was incorporated in the analysis.

In summary, although the cyclic parthenogenetic life cycle of *Daphnia* may facilitate the outcome of hybridization (asexual propagation allows sexually less fit hybrids to reach high abundances), we propose that human activities have been of primary importance in mediating hybridization and in altering *Daphnia* taxon composition. Thus, habitat disturbance (over-fertilization/eutrophication of lakes in the last century and more recent restoration/oligotrophication) influenced not only ehippial abundance in the sediment but also had a lasting effect on recent *Daphnia* taxon composition. In **Chapter 6**, I conclude the thesis with a discussion how molecular markers, which are now available in larger numbers, may help to clarify some of the remaining questions about the complex hybridization history in *Daphnia*.

---

## ZUSAMMENFASSUNG

Zwischenartliche Hybridisation (Kreuzung zweier Arten) und Introgression (Einführung von Genen einer Art in den Genbestand einer anderen durch wiederholte Kreuzung und Rückkreuzung) gelten als Quellen für genetische Variabilität und können den Anpassungs- und Artbildungsprozess beschleunigen oder verlangsamen. Zwischenartliche Hybridisation findet zwischen zwei in ihrer Fortpflanzung teilweise getrennten Arten statt, welche sich vorgängig zeitlich und/oder räumlich getrennt voneinander entwickelt haben. Ob Hybridisation die Evolution zu beeinflussen vermag, hängt von der Kreuzungshäufigkeit, der Hybridfitness und der Stabilität bzw. Überlebensfähigkeit der hybriden Linien ab. Die folgenden Szenarien können aus der Kreuzung zweier Arten resultieren: Aussterben einer der zwei Elternarten, Zusammenleben der Elternarten mit den Hybriden, Verstärkung von Artbarrieren oder Verschmelzung der zwei Arten zu einer neuen Population mit netzartigem beziehungsweise polyphyletischem (von mehreren Ahnen abstammend) Ursprung. Zwischen Arten, wie zum Beispiel den zyklisch parthenogenetischen Wasserflöhen (*Daphnia*), welche sich sowohl sexuell als auch asexuell vermehren, kann Hybridisation besonders wirksam sein. Bei Wasserflöhen wechseln sich lange asexuelle Perioden mit kurzen, durch Umweltänderungen ausgelösten sexuellen Perioden ab. Sexuell produzierte Eier, so genannte Dauereier, werden dabei in eine schützende Hülle (Ephippium) entlassen. Dauereier können nachdem dem sie eine Ruhephase (Diapause) überdauert haben, durch entsprechende Anreize zum Schlüpfen gebracht werden. Ephippien sind für Daphnien wichtig, da sie die Besiedlung neuer oder die Wiederbesiedlung vorübergehend unbewohnbarer Lebensräume ermöglichen und die genetische Variabilität aufrechterhalten oder erhöhen helfen. Dauereier können jahrzehntelang lebensfähig bleiben und bilden einen Dauereiervorrat im Seesediment (entsprechend dem Samenvorrat der Pflanzen im Boden).

Die Forschung, die ich in dieser Doktorarbeit beschreibe, konzentriert sich auf die Frage, welche exo- und endogenen selektiven Faktoren die Hybridisation und Koexistenz der Taxa des *Daphnia galeata-hyalina-cucullata* Artenkomplexes beeinflussen. In **Kapitel 2** untersuchten wir die Eignung eines Dauereiervorrats im Seesediment und eine regelmässige Langzeit-Plankton-Probenahme (d.h. Quantifikation der sexuellen Wasserflohweibchen) zur Rekonstruktion der trophischen Geschichte. Für diese Untersuchung benutzten wir den Greifensee als Modellsystem. Wir fanden eine gute Übereinstimmung zwischen der Gesamtphosphorkonzentration und der Häufigkeitsverteilung der

Ehipprien im Dauereiervorrat des Seesediments. Keine Übereinstimmung hingegen ergab sich zwischen der Gesamtposphorkonzentration und dem regelmässigen Plankton-Monitoring der sexuellen Weibchen. Hieraus schlossen wir, dass sich sexuell produzierte Ehipprien als Bioindikatoren zur Rekonstruktion der trophischen Vergangenheit eines Sees eignen. In **Kapitel 3** untersuchten wir die Anwendbarkeit der aus dem Dauereiervorrat geschlüpften Daphnien zur Rekonstruktion der Artenzusammensetzung der ehemaligen Seepopulation. Wir verglichen die Artenzusammensetzung von geschlüpften Daphnien aus aktuell produzierten Dauereiern mit derjenigen der asexuellen Weibchen und den sexuellen Stadien (sexuelle Weibchen und Männchen). Die so gefundenen Ergebnisse projizierten wir auf den Dauereiervorrat (d.h. auf die geschlüpften Daphnien aus dem Sediment). Wir fanden einen signifikanten Wechsel in der Artenzusammensetzung zwischen der Seepopulation (Dominanz der  $F_1$  Hybriden) und den Daphnien, die sowohl aus den heute produzierten Dauereiern als auch aus dem Dauereiervorrat geschlüpft sind (hauptsächlich *D. galeata*). Wir vermuteten, dass sich dieser Unterschied auf Isolationsmechanismen, die während der Fortpflanzung zwischen *D. galeata* und *D. hyalina* wirken, gründet. Ein vergleichbarer Wechsel der Artenzusammensetzung zwischen der Seepopulation und den aus Dauereiern geschlüpften Daphnien gibt es auch im Bodensee. Aus diesem Grund konzentrierte ich mich in **Kapitel 4** auf die Frage, ob die Hybridisation zwischen den zwei Arten eher durch Isolationsmechanismen, die vor der Zellverschmelzung stattfinden (z. B. auswählende Paarung, zeitliche Isolation der Arten), oder durch solche, die nach der Zellverschmelzung entstehen (z. B. reduzierte Überlebensfähigkeit oder Sterilität der Hybriden), beeinflusst ist. In der Tat fanden wir Hinweise auf Isolationsmechanismen, und zwar hauptsächlich auf solche, die nach der Zellverschmelzung stattfinden. Hybriden dominieren zwar klar die Seepopulation, haben aber gleichzeitig eine verminderte sexuelle Fitness, was eine Erklärung dafür sein könnte, weshalb die Elternarten noch als solche vorkommen und mit den Hybriden zusammenleben können.

In **Kapitel 5** untersuchten wir in 43 schweizerischen und norditalienischen Seen die Auswirkung unterschiedlicher Umweltparameter auf die *Daphnia*-Artenzusammensetzung. Insbesondere interessierte uns dabei der Einfluss der trophischen Geschichte (d.h. von Menschen verursachte Überdüngung). Die Seengrösse, die Meereshöhe und die heutige Gesamtposphorbelastung reichten aus, um die Nischenbreite der Wasserfloh-Arten zu beschreiben. Die Dominanz der Hybriden hingegen konnte erst erklärt werden, als wir die Geschwindigkeit und Höhe der Änderung der Gesamtposphor-

belastung (welche wir als Mass für die Störung und trophische Geschichte benutzen) mit in die Analyse einbezogen.

Wenn auch die zyklisch parthenogenetische Lebensweise der Daphnien die Hybridisation zu erleichtern vermag (eine hohe asexuelle Vermehrungsrate erlaubt den Hybriden ihre sexuelle Unzulänglichkeit auszugleichen und trotzdem hohe Dichten zu erreichen), denken wir, dass die Veränderung in der *Daphnia*-Artenzusammensetzung hauptsächlich auf die menschlichen Aktivitäten zurückzuführen ist. Es scheint, dass die Störung des Lebensraumes durch die Seenüberdüngung während des letzten Jahrhunderts und die nachfolgende Restaurierung nicht nur die Ehippia-Dichte im Sediment, sondern auch die heutige Artenzusammensetzung im See beeinflussten. In **Kapitel 6** schliesse ich die Doktorarbeit mit einer Diskussion darüber, wie die heute in grösserer Zahl verfügbaren molekularen Marker helfen könnten die noch offenen Fragen über die komplexe Hybridisationsgeschichte der Daphnien zu klären.