

University of Groningen

The role of parasites in host speciation

Gobbin, Tiziana P.

DOI:
[10.33612/diss.168426043](https://doi.org/10.33612/diss.168426043)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2021

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Gobbin, T. P. (2021). *The role of parasites in host speciation: Testing for parasite-mediated divergent selection at different stages of speciation in cichlid fish*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.168426043>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

A large, stylized white letter 'd' is centered on a dark, textured, watercolor-like background. The background consists of various shades of gray and black, with a mottled, organic appearance. The letter 'd' is a simple, elegant, sans-serif font. The overall composition is minimalist and artistic.

Deutsche Zusammenfassung

Translation by Philip Kohlmeier

PARASITENVERMITTELTE SPEZIATION

Parasiten stellen, indem sie die Fitness ihrer Wirte reduzieren (z.B. Agnew et al., 2000; Lafferty und Kuris, 2009; Segar et al., 2018), eine weit verbreitete Ursache ökologischer Selektion dar (Poulin und Morand, 2000; Schmid-Hempel, 2013), die potentiell zu Speziation führen kann (Maan und Seehausen, 2011; Rundle und Nasil, 2005; Schluter, 1996, 2000). Wirte passen sich an Parasiten an, indem sie Resistenz, Toleranz oder Verhaltensvermeidung gegen den jeweiligen Parasiten entwickeln. Im Gegenzug entwickeln Parasiten Adaptionen, die es ihnen ermöglichen, sich der Wirtsimmunität zu entziehen oder diese zu unterdrücken. Dies führt zu einer koevolutiven Dynamik stetiger Adaption und Gegenadaption (Decaestecker et al., 2007). Selbst sympatrisch lebende Wirtspopulationen, die unterschiedliche ökologische Nischen besetzen, können unterschiedlichen Mengen und Arten an Parasiten ausgesetzt sein (Hablützel et al., 2017; Hayward et al., 2017; Knudsen et al., 2004; Pegg et al., 2015). Wenn diese Unterschiede in Rate und Ausmaß der Infektion über längere Zeiträume konstant bleiben, kann der gleichbleibende und gleichgerichtete Selektionsdruck die Divergenz der Wirtspopulationen begünstigen. Solche divergierenden und zeitlich stabilen Infektionsunterschiede können schließlich zur genetischen Differenzierung zwischen den Wirtspopulationen führen und somit die reproduktive Isolation zwischen ihnen entweder herbeiführen oder verstärken (Eizaguirre et al., 2011; Hamilton und Zuk, 1982; Landry et al., 2001; Maan et al., 2008; Nasil et al., 2005). In dieser Arbeit nutze ich die evolutionär junge adaptive Radiation von Cichlidenfischen im Viktoriasee, um zu untersuchen, wann und auf welche Weise parasitenvermittelte divergente Selektion zum Speziationsprozess beiträgt.

VIKTORIABUNTBARSCHE UND IHRE PARASITEN

Die meisten Buntbarsch-Arten im Viktoriasee entwickelten sich in situ aus einem Hybridschwarm zweier Flussbewohnender Linien (Meier et al., 2017a; Seehausen et al., 2003), der den See nach seiner Wiederauffüllung vor 14.600 Jahren besiedelte (Johnson et al., 1996; Stager und Johnson, 2008). Arten, die aus Radiationen entstanden, leben hier mit Vertretern evolutionär älterer und entfernt verwandter Linien zusammen, welche nach der Kolonisierung des Sees keiner Speziation unterliefen. Im Viktoriasee finden sich zudem Zwischenstufen der Speziation, was die Möglichkeit eröffnet, den Zeitpunkt zu bestimmen, an dem innerhalb des Speziationsprozesses Unterschiede in den Infektionsmustern das erste Mal auftraten. Buntbarsche dienen zahlreichen Makroparasiten-Taxa als Wirte: Monogeneane (meist Kiemenparasiten mit einem direkten Lebenszyklus), Copepoden (Kiemen- oder Hautparasiten mit einem direkten Lebenszyklus), Muscheln (Kiemen- oder Hautparasiten mit einem direkten Lebenszyklus), Nematoden (Endoparasiten, die häufig Fische als Zwischenwirte nutzen), Trematoden (Egel und Endoparasiten mit mindestens zwei Zwischenwirten).

DIESE STUDIE

Um zu untersuchen, ob Parasiten lediglich zur Wirtsspeziation bei viktorianischen Buntbarschen beitragen oder ursächlich für Wirtsspeziation sind, analysierte ich die Makroparasiten-Infektion einer sympatrischen Gemeinschaft von 17 Buntbarschen-Arten, die aus Radiation hervorgingen, und zwei Arten, die evolutionäre Linien repräsentieren, welche keine Speziation durchliefen (**Kapitel 2 und 5**), sowie Infektionsunterschiede zwischen vier Replikaten blauer und roter *Pundamilia*-Paare, die sich im Ausmaß der genetischen und ökologischen Differenzierung unterscheiden (**Kapitel 3 und 4**). Die Fische können von insgesamt fünf Gattungen von Kiemenparasiten und zwei Endoparasiten in der Bauchhöhle infiziert werden. Da der Kiemenparasit *Cichlidogyrus* auf Grund seiner hohen Anzahl wirtsspezifischer Arten ein vielversprechender Kandidat für die Förderung der Wirtsspeziation ist (Pariselle et al., 2003; Vanhove und Huyse, 2015; Vanhove et al., 2015), habe ich sie morphologisch bis auf Artniveau bestimmt. Die Infektionsmuster zwischen den verschiedenen Parasitengattungen wurden für zwei Stichprobenjahre (2010 und 2014) und innerhalb von *Cichlidogyrus* für ein Stichprobenjahr (2014) analysiert.

Infektionsunterschiede auf der Ebene der Parasitengattung

Siebzehn sympatrische Wirtsarten in Makobe sowie vier Paare blauer und roter *Pundamilia* an insgesamt vier Standorten zeigten Unterschiede in den Infektionsmustern (**Kapitel 2 und 3**), was die Hypothese einer divergierenden parasitenvermittelten Selektion bekräftigt. Diese Infektionsunterschiede waren zwischen den beiden Beprobungsjahren weitgehend konsistent, was die Hypothese einer zeitlichen Konsistenz bei der durch Parasiten ausgelösten Speziation unterstützt.

Infektionsunterschiede blauer und roter *Pundamilia* aus vier Standorten kovariieren mit dem Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen ihnen (**Kapitel 3**). Dieses Muster wurde in beiden Stichprobenjahren beobachtet, was mit der Idee einer zeitlich konstanten und durch Parasiten ausgelösten Selektion übereinstimmt. Betrachtet man nur sympatrisch lebende blau-rote Paare, so unterschied sich die Parasiteninfektion nur bei dem genetisch am stärksten differenzierten Paar. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Infektionsunterschiede sich mit zunehmender genetischer Divergenz des Wirts akkumulieren, anstatt ihr voranzugehen, was andeutet, dass die Parasiten zur Wirtsdivergenz beitragen können, diese aber nicht initiieren.

Obwohl der Befall mit einigen Parasiten von der Wassertiefe abhängig war, konnten die Infektionsunterschiede zwischen den Wirtsarten nicht vollständig durch die Wassertiefe und die trophische Spezialisierung erklärt werden (**Kapitel 2 und 3**). In **Kapitel 4** untersuchte ich, inwieweit ökologische Unterschiede zwischen den Wirten zur Variation der Infektionsmuster

beitragen. Hierzu verglich ich die Infektionsmuster eines der *Pundamilia*-Paare aus Kapitel 3 im Feld (d.h. die Wirtsarten unterscheiden sich in ihrer Ökologie) und im Labor (d.h. die Wirtsarten können keinen Präferenzen bezüglich Tiefe und Nahrung nachgehen). Die beiden Wirtsarten unterschieden sich in der Infektion in der freien Natur, nicht aber unter Laborbedingungen. Dies deutet darauf hin, dass die Variation der Infektion hauptsächlich auf ökologische Effekte und nicht auf genetisch bedingte Unterschiede in der Immunität der Spezies zurückzuführen ist. Da dieses *Pundamilia*-Paar genetisch schwach differenziert ist, ist es unwahrscheinlich, dass Unterschiede in den Immunmerkmalen bereits in frühen Stadien der Speziation entstanden sind, was mit der Idee eines Beitrages des Parasiten zur Divergenz von *Pundamilia* unvereinbar ist.

Unter Laborbedingungen unterschieden sich Hybriden hinsichtlich des Infektionsmusters nicht von denen der beiden elterlichen Arten (alle als erste im Labor gezüchtete Generation, **Kapitel 4**), was einem Hybridnachteil, der eine parasitenvermittelte Diversifikation fördern könnte, widerspricht. Trotzdem sind Hybride im Freiland selten, was wahrscheinlich auf die Artbezogene Paarungspräferenz zurückzuführen ist. Das Fehlen eines Hybridnachteils deutet darauf hin, dass die assortative Paarung von anderen ökologischen Faktoren angetrieben wird.

Infektionsunterschiede innerhalb von *Cichlidogyrus*

Im Gegensatz zur Gattungsebene der Parasiten, war die Zusammensetzung der *Cichlidogyrus*-Gemeinschaft zwischen den beprobten Arten, die aus der Radiation im Victoriasee hervorgegangen sind, vergleichbar (**Kapitel 2**). Dies spricht nicht für eine Rolle von *Cichlidogyrus* bei der Wirtsdiversifizierung, da erwartet werden kann, dass erst kürzlich divergierende Arten eine artspezifische Resistenz entwickeln. Stattdessen unterschied sich die Zusammensetzung der *Cichlidogyrus*-Gemeinschaft zwischen den drei Wirtslinien - der Radiations-Linie und den beiden älteren Linien, die nicht in Speziation aufgingen. Trotz ausgeprägter Sympathie des Wirts infizierten Morphospezies, die eine bestimmte Linie infizierten, selten eine andere Linie, was die Möglichkeit zur Wirtsspezialisierung bietet.

Bei Berücksichtigung aller *Pundamilia*-Paare konnte keine Korrelation zwischen dem Ausmaß der Unähnlichkeit innerhalb der *Cichlidogyrus*-Gemeinschaft und der genetischen Differenzierung des Wirts gefunden werden (**Kapitel 3**), was dem, was auf der Ebene der Gattung der Parasiten gefunden wurde, widerspricht. Im Einklang mit den Ergebnissen auf Gattungsebene der Parasiten unterschied sich lediglich das reproduktiv isolierte blau-rote Paar bezüglich der Infektion von *Cichlidogyrus*. Dies unterstützt die Schlussfolgerung, dass Infektionsunterschiede erst entstehen, wenn die Wirte bereits ein gewisses Maß an Divergenz erreicht haben, was im Widerspruch zur *Cichlidogyrus*-getriebenen Wirtsdifferenzierung steht.

Parasiten-Mikrohabitat-Segregation und Parasitendynamik innerhalb des Wirts

Die Infektionsheterogenität wird oft anhand der Anzahl der Parasiten bestimmt auch wenn andere Aspekte der Wirt-Parasit-Interaktion ebenfalls relevant sein können. In **Kapitel 5** fand ich, dass die Mikrohabitat-Verteilung der Parasiten in den Kiemen eine weitere Achse der Divergenz bei der Infektion darstellen kann, wohingegen Korrelationen zwischen den Abundanzen der Ektoparasiten-Taxa und der Fortpflanzungsaktivität der Copepoden keine Rolle spielen. Die beiden am häufigsten vorkommenden Ektoparasiten-Taxa (*Cichlidogyrus* spp., *L. monodi*) und Morphospezies von *Cichlidogyrus* (*C. nyanza*, *C. furu*) hatten eine nicht zufällige Mikrohabitat-Verteilung, die sich zwischen den Wirtsarten unterschieden, was andeutet, dass der gleiche Parasit mit verschiedenen Wirtsarten auf unterschiedliche Weise interagieren kann. Dies kann zur parasitenvermittelte Wirtsdifferenzierung führen.

Ich beobachtete positive Korrelationen zwischen den Abundanzen der jeweiligen Ektoparasiten-Taxa und negative Korrelationen zwischen den jeweiligen Morphospezies von *Cichlidogyrus*. Positive Korrelationen können das Resultat antigener Ähnlichkeit der Parasiten (die die Ausnutzung der Immunmodulation durch den anderen Parasiten erlaubt) oder der Tatsache, dass die Parasiten mit Wirten ähnlicher ökologischer Spezialisierung assoziiert sind, sein. Negative Beziehungen können auf Konkurrenz, die möglicherweise in Zusammenhang mit der phylogenetischen Verwandtschaft der Parasiten oder mit der Ähnlichkeit im Ressourcenbedarf steht, beruhen. Zwischen den Wirtsarten unterschieden sich Richtung und Ausprägung der Parasiteninteraktionen nicht, was darauf hindeutet, dass intrinsische Merkmale der Wirtsarten die Beziehungen der Parasiten untereinander nicht beeinflussen, was nicht im Einklang mit der Hypothese einer Wirtsspezifität steht.

Die Fortpflanzungsaktivität der Copepoden (gemessen als Anteil der Weibchen, die Eiergelege tragen) unterschied sich zwischen den Wirtsarten weder im Feld (**Kapitel 5**) noch im Labor (**Kapitel 4**). Dies deutet auf keine Wirtsspezifität der Fortpflanzungsaktivität von Copepoden hin.

SCHLUSSFOLGERUNG

Diese Arbeit unterstützt die Hypothese, dass Parasiten zur Wirtsdivergenz beitragen, diese aber nicht initiieren. Zum einen sind Parasiten nicht zufällig auf mindestens drei Ebenen - Kiemen-Mikrohabitat, Wirtsarten, Wirtslinien - verteilt, was auf eine Wirtsspezialisierung und eine Möglichkeit zur heterogenen, parasitenvermittelten Selektion hindeutet. Zum anderen waren die Artenunterschiede bei der Infektion zeitlich konsistent, was den Voraussetzungen einer parasitenvermittelten Speziation entspricht. Darüber hinaus zeigen Wirtsarten, deren ökologische Speziation gerade begonnen hat, zunehmende Unterschiede in den Parasitengemeinschaften, was darauf hindeutet, dass die Differenzierung der Infektionen eher ein Nebenprodukt der Divergenz als ihr Ausgangspunkt ist.

