

University of Groningen

## Molecular ecology and evolution of the porpoises

Ben Chehida, Yacine

DOI:  
[10.33612/diss.181589330](https://doi.org/10.33612/diss.181589330)

**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):*  
Ben Chehida, Y. (2021). *Molecular ecology and evolution of the porpoises*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.181589330>

### 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).

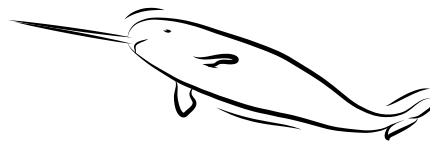
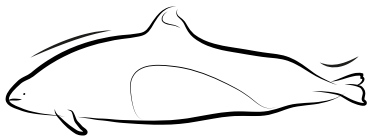
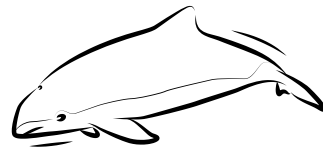
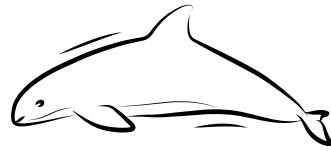
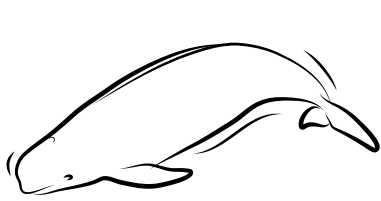
The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### 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.

# Samenvatting



De bruinvissenfamilie (Phocoenidae) omvat zeven soorten die tot de kleinste soorten walvisachtigen behoren. Terwijl sommige wijdverspreid zijn, hebben andere een veel meer gelokaliseerde verspreiding, waarbij de Californische bruinvis (*Phocoena sinus*) de meest beperkte verspreiding heeft van alle zeezoogdieren en op de rand van uitsterven staat. Ondanks grote instandhoudingsproblemen bij de meeste soorten, en met uitzondering van de Indische bruinvis (*Neophocaena*) en de bruinvis (*Phocoena phocoena*), weten we nog steeds weinig over de biologie van de meeste soorten, met name die van het zuidelijk halfrond (dat wil zeggen de brilbruinvis, *Phocoena dioptrica*, en de bruinvis van Burmeister, *Phocoena spinipinnis*). Bruinvissen komen voor in een breed scala aan klimaatzones (polaire, gematigde, tropische), met een grote ongelijkheid in termen van de soorten gebruikte habitats (pelagisch, kust- en zoetwater). Veel bruinvissen en ondersoorten vertonen specifieke gedrags-, ecologische, fysiologische en morfologische aanpassingen aan hun respectievelijke omgevingen. Dit proefschrift heeft tot doel te begrijpen hoe bruinvissen zich aan gepast hebben aan hun respectievelijke habitat door te bestuderen hoe historische veranderingen in het milieu en recente verstoringen van de menselijke habitat hun evolutionaire trajecten beïnvloedden. Huidige en historische mechanismen die de populatiestructuur, adaptatie en soortvorming aansturen, worden gepresenteerd op verschillende evolutionaire tijdschalen: (1) tussen soorten (of macro-evolutie); en (2) binnen soorten (of micro-evolutie). In dit opzicht is dit proefschrift onderverdeeld in een macro-evolutionair hoofdstuk (hoofdstuk 2) en vier micro-evolutionaire hoofdstukken (hoofdstuk 3-6). Het andere belangrijke doel van dit proefschrift is het verzamelen van kennis die bedoeld is om het beheer en de instandhouding van bepaalde leden van de bruinvisfamilie te begeleiden. Daarom is conserveringsbiologie een terugkerend thema dat in alle hoofdstukken wordt besproken.

Hoofdstuk 1 begint met het introduceren van belangrijke onderwerpen met betrekking tot soortvorming, fylogenie, fylogeografie en conserveringsgenetica die nodig zijn om de inhoud van het proefschrift te begrijpen. Waar mogelijk worden de meeste concepten geïllustreerd met voorbeelden in walvisachtigen. Het laatste deel van dit hoofdstuk is gewijd aan de presentatie van het gebruikte biologische model, namelijk de bruinvisfamilie. Er wordt veel aandacht besteed aan de instandhoudingsproblemen waarmee veel bruinvistaxa te maken hebben en aan de rol die genetica zou kunnen spelen bij het informeren van beheerplannen.

Hoofdstuk 2 onderzoekt de fylogenetische en fylogeografische geschiedenis, en de evolutionaire processen die ten grondslag liggen aan de diversificatie van de bruinvissenfamilie, resulterend in hun antitropische verspreiding. Bovendien blijft de evolutionaire geschiedenis van Phocoenidae, ondanks ernstige instandhoudingsproblemen die

zijn gemeld bij leden van de familie en hun cruciale ecologische rol in het ecosysteem, onderbelicht. Mijn studie vult deze leemte door de eerste robuuste schatting te geven van de bruinvisfylogenie die licht werpt op hun biogeografische geschiedenis. Dit hoofdstuk onderzoekt de mechanismen die de divergentie van bruinvissen in het speciatiecontinuüm aansturen door te proberen macro- en micro-evolutionaire processen te overbruggen. De resultaten geven aan dat de processen die de diversificatie van de Phocoenidae op macro-evolutionaire schaal bepalen, hun oorsprong vinden op micro-evolutionaire schaal. Meer precies, de belangrijkste bevindingen van deze studie zijn zesvoudig: (1) net als andere Delphinidae, werden bruinvissen uitgestraald tijdens het Late Mioceen en het Pliocene als reactie op klimaatveranderingen in het verleden door zich te specialiseren in verschillende omgevingen en voedselbronnen; (2) de mechanismen die de soortendiversificatie op het noordelijk halfrond aansturen, worden weerspiegeld in de weinig bekende soorten van het zuidelijk halfrond; (3) de zuidelijke soorten zijn nauwer verwant aan elkaar dan aan de Californische bruinvis; (4) de fylogenetische analyses onthulden een cryptische onderverdeling voor de bruinvis, Dalls bruinvis en brilbruinvis, wat een complexere evolutie suggereert dan eerder werd gedacht; (5) het niveau van mitochondriale genetische diversiteit binnen elke soort wordt voornamelijk bepaald door demografische processen, in plaats van natuurlijke selectie; en (6) het niveau van genetische diversiteit lijkt een goede indicatie te zijn van hun staat van instandhouding.

Hoofdstuk 3 heeft tot doel de populatiestructuur en verspreiding van de Noord-Atlantische bruinvis (*Phocoena phocoena phocoena*) te onderzoeken, maar ook om fundamentele fylogeografische voorspellingen te testen. Het begrijpen van de populatiestructuur is van het grootste belang om beheerseenheden te definiëren en de beste strategieën te ontwerpen om de impact van commerciële visserij en veranderingen in het milieu op natuurlijke populaties te beoordelen. Deze informatie is nodig om autoriteiten te adviseren over hoe de bedreigingen voor de soort kunnen worden beperkt. In de Atlantische Oceaan worden de populaties bruinvissen voortdurend verspreid zonder duidelijke belemmering voor verspreiding en worden ze zwaar beïnvloed door accidentele vangsten in de commerciële visserij. De omvang van de dreiging die door deze commerciële visserij wordt veroorzaakt, blijft moeilijk te kwantificeren vanwege het slechte inzicht in de populatiestructuur. In de afgelopen 20 jaar hebben meerdere genetische populatiestudies de genetische structuur van bruinvissen in de Noord-Atlantische Oceaan beoordeeld. Deze eerdere genetische studies waren echter ook gebaseerd op beperkte en ongelijksoortige geografische steekproeven samen met heterogene genetische markers en methodologieën. Deze beperkingen droegen bij aan het

vervagen van ons begrip van welke factoren de genetische variatie in bruinvissen hebben gevormd en hoe populaties zijn gestructureerd. Hoofdstuk 3 vult de leemte op door een uitzonderlijk grote genetische steekproef te analyseren die het hele verspreidingsgebied van de bruinvis in de Noord-Atlantische Oceaan en in de aangrenzende zeeën bestrijkt. De genetische analyses werden ook aangevuld met op het milieu gebaseerde geschikte habitatmodellering van de bruinvissen voor drie tijdsperiodes: momenteel, tijdens het hoogtepunt van het laatste glaciële maximum (LGM), en tegen 2050 volgens het meest agressieve scenario van het Intergouvernementeel Panel voor Klimaat Wijziging. Deze modellen boden een nuttig perspectief om te interpreteren hoe eerdere omgevingsvariaties de populatiegenetische variatie van bruinvissen tijdens de LGM vormden, hoe deze tot op de dag van vandaag evolueerde en wat er in de nabije toekomst zal gebeuren onder de meest extreme klimaatmodellen. Al met al biedt dit hoofdstuk het eerste volledige beeld van de genetische populatiestructuur op de schaal van het brede verspreidingsgebied van de soort in de Noord-Atlantische Oceaan. De belangrijkste bevinding van dit hoofdstuk is vijfledig: (1) populaties van bruinvissen uit de Noord-Atlantische Oceaan en de Noord-Pacific zijn volledig van elkaar geïsoleerd en genetisch sterk uiteenlopend; (2) bruinvispopulaties van de noordwestelijke tot noordoostelijke Atlantische wateren ten noorden van Biskaje vormen een grootschalig continu systeem dat op afstand wordt geïsoleerd zonder enige duidelijke fysieke barrière voor de genenstroom; (3) de analyse van het mitochondriale genoom onthulde voor het eerst een nieuwe divergente afstamming in West-Groenland; (4) de vergelijking van maternale (mtDNA) en biparentaal overgeërfde (microsatellieten) markers bevestigde eerdere bevindingen dat de genenstroom voornamelijk door mannen wordt gemedieerd en dat vrouwen philopatric zijn; en (5) de ruimtelijke variatie in genetische diversiteit toont geen bewijs van postglaciële herkolonisatie van noordelijke habitats die typisch geassocieerd worden met een patroon van vooraanstaand effect zoals gerapporteerd in veel walvisachtigen (bijv. tuimelaars of orka's). In plaats daarvan suggereren de resultaten dat populatiegenetische variatie in de bruinvissen een evenwichtstoestand heeft bereikt tussen migratie en genetische drift. De genetische variatie in de Noord-Atlantische Oceaan weerspiegelt dus de combinatie van recente intergenerationele verspreiding en lokale effectieve populatiegrootte.

Hoofdstuk 4 maakt gebruik van genetische tijdreeksen om de demografische trends van de kleine en potentieel zeer bedreigde Iberische bruinvis te onderzoeken. De Iberische populatie bruinvissen leeft in de koude opwellende wateren langs de Atlantische kusten van Spanje en Portugal. Deze geïsoleerde populatie is een van de twee populaties met een verschillend ecotype en mogelijk een aparte ondersoort (*Phocoena phocoena meridionalis*) die

is aangepast aan het opwellende ecosysteem, terwijl de andere populatie zich voor de kust van Mauritanië bevindt. Net als de Mauritaanse bruinvissen, is het bekend dat de Iberische individuen morfologisch, ecologisch en genetisch verschillend zijn van andere bruinvissen. Bovendien suggereerden eerdere genetische studies een relatief sterke isolatie van de andere naburige populaties. Ondanks hun unieke kenmerken zijn de Iberische bruinvissen onderhevig aan intense visserijdruk, wat resulteert in onhoudbare sterftcijfers bij bijvangsten, een van de belangrijkste gerapporteerde bij walvisachtigen. Bovendien komt deze populatie voor aan de rand tussen twee biogeografische zones waar de ecologische omstandigheden snel veranderen en daarom kan ze bijzonder gevoelig zijn voor het sterke effect van de aanhoudende klimaatverandering op het Iberische Upwelling System. Gebruikmakend van verschillende genetische benaderingen, vergelijkt dit hoofdstuk de genetische structuur en diversiteit van de populatie tussen twee tijdelijke cohorten (1990-2002 vs. 2012-2015) en onthulde twee belangrijke bevindingen. Ten eerste onthulden fylogenetische analyses het bestaan van een niet-gerapporteerd divergent mitochondriaal haplotype in het zuiden van het Iberische schiereiland. Dit zou erop kunnen wijzen dat andere afzonderlijke populaties van dit ecotype, die tot nu toe over het hoofd zijn gezien, kunnen voorkomen en het vraagt om verder onderzoek tussen het Iberische schiereiland en Mauritanië. Ten tweede toonde de vergelijking van de genetische diversiteit tussen de twee cohorten aan dat een drastische afname van de mitochondriale genetische diversiteit plaatsvond in minder dan 30 jaar, mogelijk als gevolg van een snelle afname van de effectieve populatiegrootte. Deze resultaten voegen extra bezorgdheid toe aan de groeiende reeks bewijzen die erop wijzen dat deze populatie snel zou kunnen afnemen. Deze resultaten onderstrepen de cruciale noodzaak om onmiddellijk actie te ondernemen om een IUCN-beoordeling voor deze populatie te verkrijgen en om Iberische en Mauritaanse bruinvissen officieel te erkennen als een aparte ondersoort. Dit hoofdstuk biedt belangrijke informatie en prikkels om aanvullende kennis op te doen en effectieve instandhoudingsinspanningen toe te passen om incidentele vangsten in de commerciële visserij te verminderen om de Iberische populatie te beschermen en om de levensvatbaarheid van deze kleine, unieke en mogelijk bedreigde populatie te waarborgen.

Hoofdstuk 5 onderzoekt de populatiegenetische structuur in de geïsoleerde populatie bruinvissen uit de Zwarte Zee en aangrenzende wateren (*Phococena phocoena relicta*). Hoewel morfologische heterogeniteit suggereerde dat er populatiedifferentiatie kan bestaan tussen individuen uit de Zwarte Zee en de Azov-zee, wezen eerdere analyses van de genetische structuur tot nu toe in de richting van een bijna volledige genetische homogeniteit. Een rapport van genetische homogeniteit van de populatie betekent echter niet noodzakelijkerwijs dat de

populatie die wordt onderzocht demografisch homogeen is. Onder bepaalde omstandigheden zijn genetische gegevens mogelijk niet in staat om demografische differentiatie vast te leggen, een probleem dat vaak wordt aangeduid als de "grijze zone" van populatiedifferentiatie. Een dergelijk fenomeen kan worden waargenomen als bijvoorbeeld genetische drift inefficiënt is en leidt tot langzame veranderingen in allelfrequenties. Dit kan leiden tot het ontbreken van significante genetische differentiatie tussen demografisch onafhankelijke populaties. Dit effect is gemeld bij soorten met een hoge vruchtbaarheid, een grote populatieomvang en een groot verspreidingsvermogen, zoals zeevissen en ongewervelde dieren. Het kan ook voorkomen bij soorten met een lage vruchtbaarheid en een kleine populatie, zoals walvisachtigen met een hoog verspreidingsvermogen, bijvoorbeeld als de onderverdeling van de populatie zeer recent is geweest, waardoor er een vertraging ontstaat tussen demografische en genetische signalen. Met behulp van genetische simulaties hebben we de waarschijnlijkheid beoordeeld dat de waargenomen genetische homogeniteit in de bruinvis uit de Zwarte Zee en de Azovzee het gevolg was van een gebrek aan power in onze analyses of van een populatie-grijze zone-effect. Met andere woorden, we hebben geëvalueerd of er een populatie-grijze zone-effect bestaat waarbij genetische homogeniteit mogelijk niet de demografische heterogeniteit weerspiegelt. Simulaties onder verschillende demografische modellen sluiten de hypothesen van een gebrek aan vermogen of een grijs zone-effect uit. Ze suggereerden in plaats daarvan dat panmixia de meest waarschijnlijke hypothese is die de genetische homogeniteit verklaart die wordt waargenomen bij de bruinvissen in de Zwarte Zee. De simulaties geven aan dat, rekening houdend met een realistische effectieve populatieomvang van 1.000 individuen voor de Bruinvis van de Zwarte Zee, de verwachte "grijze zone" maximaal 20 generaties zou duren, onder matige niveaus van genenwisseling ( $\leq 10$  migranten per generatie). De gerapporteerde morfologische heterogeniteit tussen de Zwarte Zee en de bruinvissen in de zee van Azov kan dus een weerspiegeling zijn van andere biologische processen dan de onderverdeling van de populatie (bijv. plasticiteit, selectie).

Hoofdstuk 6 onderzoekt de dynamische processen die ten grondslag liggen aan de inkrimping en fragmentatie van het verspreidingsgebied, patronen van connectiviteit en demografische trends in een kritisch bedreigde zoetwaterwalvissoort, de Yangtze Indische bruinvis (*Neophocaena asiaeorientalis asiaeorientalis*). Deze soort is de enige overlevende zoetwaterwalvis die nu in China wordt aangetroffen en de enige zoetwaterbruinvis ter wereld. De Yangtze-bruinvis wordt nu ernstig bedreigd door de snelle afname van de overvloed als gevolg van industriële activiteiten, uitputting van hulpbronnen en bouwprojecten die de rivierhabitat versnipperden. De toepassing van verschillende populatiegenetische

benaderingen toont aan dat drie genetisch goed gedifferentieerde populaties voorkomen in de Yangtze-rivier en aangrenzende meren met een vermengingszone ertussen; hun gelijktijdige effectieve populatiegroottes behoren tot de laagste waarden die ooit zijn gerapporteerd bij een soort walvisachtigen; genetische uitwisseling lijkt voor te komen, maar is zeer asymmetrisch en inefficiënt voor het verbinden van populaties. Verder hebben we, met behulp van het op coalescentie gebaseerde, benaderde Bayesiaanse statistische toepassingen, aangetoond dat alle populaties in de Yangtze afstammen van een klein aantal oprichters, waarschijnlijk afkomstig van de zee, die de rivier koloniseerden tijdens de laatste ijstijd. Onze resultaten laten zien dat de splitsing plaatsvond in het afgelopen millennium, maar de bevolkingsafname en het verlies van connectiviteit vonden plaats tijdens de hausse van de Chinese industriële activiteit. Inderdaad, de genetische diversiteit van elke populatie vertoont een duidelijke genetische voetafdruk van massale populatiesamentrekking gedurende de laatste 50 jaar, met effectieve populatiegroottes van 2% van de pre-ingestorte groottes. Vanuit praktisch oogpunt zijn er nu instandhoudingsacties uitgevoerd die mede werden geleid door de in dit hoofdstuk gepresenteerde resultaten.

Hoofdstuk 7 biedt een geïntegreerd overzicht van de resultaten van dit proefschrift. Het eerste deel combineert alle resultaten om een parallel te trekken tussen de hoofdstukken en beschrijft hoe divergentie en soortvorming voorkomen in de bruinvissenfamilie. Het tweede deel onderzoekt hoe de kennis die in dit proefschrift is opgedaan, kan worden toegepast om instandhoudingsplannen te verbeteren en meer in het algemeen de instandhouding van veel bedreigde bruinvistaxa te begeleiden. Het laatste deel bespreekt de beperkingen van dit proefschrift, in het bijzonder het gebruik van traditionele moleculaire merkers. Het laatste deel gaat in op de nieuwe inzichten die worden geboden door hedendaagse grootschalige genomische data en andere biologische disciplines.



