



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Phylogenetic ecology of octocoral - gastropod associations

Reijnen, B.T.

Citation

Reijnen, B. T. (2016, October 11). *Phylogenetic ecology of octocoral - gastropod associations*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/43471>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/43471>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/43471> holds various files of this Leiden University dissertation

Author: Reijnen, Bastian T.

Title: Phylogenetic ecology of octocoral - gastropod associations

Issue Date: 2016-10-11

Samenvatting

Octocorallia, vooral vertegenwoordigd door zachte koralen en gorgonen, komen voor in alle oceanen, zowel in ondiep als diep water. De grootste verscheidenheid aan soorten is te vinden op tropische koraalriffen en in gematigde zeeën waar ze fungeren als gastheer voor veel geassocieerde taxa, zoals garnalen, stekelhuidigen, vissen, wormen en slakken. In dit proefschrift gaat het met name om de associatie tussen symbiotische slakken van de familie Ovulidae en Octocorallia. Deze slakken zijn meestal te vinden op of tussen de takken van zachte koralen en gorgonen en zijn ofwel opmerkelijk goed gecamoufleerd of juist opvallend gekleurd. Dergelijke specifieke interacties roepen vragen op over het ontstaan van associaties tussen verschillende diergroepen en hoe soorten hun uiterlijk hebben aangepast aan de specifieke voorwaarden om te kunnen samenleven met hun gastheer.

In **hoofdstuk 1** werden de associaties tussen Caraïbische Octocorallia en Ovulidae bestudeerd. De resultaten toonden aan dat *Cyphoma gibbosum* een generalistische symbiont is. De soort werd gevonden op 21 verschillende gastheersoorten, behorende tot negen geslachten, terwijl *Cybovula acicularis* daarentegen meer gespecialiseerd is. Die soort werd alleen op nauw verwante soorten uit de geslachten *Gorgonia* en *Pseudopterogorgia* (= tegenwoordig *Antillogorgia*) waargenomen. De fylogenie van de Atlantische Ovulidae werd gereconstrueerd op basis van 16S en COI sequenties van 13 exemplaren die behoren tot vier nominale soorten. Deze data werden geanalyseerd in combinatie met moleculaire gegevens aangaande Indo-Pacifische Ovulidae, om zo inzicht te krijgen in de fylogenetische relaties tussen de soorten. Een exemplaar geïdentificeerd als *Simnialena uniplicata* clusterde binnen de clade van *C. gibbosum*. De schelpmorfologische kenmerken van de verschillende groeistadia van *C. gibbosum* werden daarom vergeleken met de schelp van *S. uniplicata* om te zoeken naar morfologische aanwijzingen voor deze afwijkende clustering. Op basis van deze vergelijking werd verondersteld dat de schelpmorfologie van *S. uniplicata* een voorbeeld is van paedomorphosis. Echter, in **hoofdstuk 2**, werden de resultaten van hoofdstuk 1 herzien met behulp van moleculaire gegevens van vier verschillende loci (16S, COI, H3 en 28S), en 23 extra exemplaren behorende tot vijf nominale soorten en een onbeschreven morfotype. Uit de nieuw verworven gegevens bleek dat mantelpatronen in Ovulidae, die geacht werden diagnostisch te zijn op soortniveau, die rol niet vervullen in het genus *Cyphoma*. Morfologische resultaten uit eerdere studies waren in overeenstemming met deze resultaten en daarom zijn de soortnamen *C. signatum* en *C. mcgintyi* gesynonimiseerd met *C. gibbosum*. Het zwarte morfotype (voorheen aangeduid als *S. uniplicata*) moet ook worden aangeduid als *C. gibbosum*. Drie hypothesen werden voorgesteld (snelle divergentie, supergenen en recente speciatie) om de verschillen in de mantelpatroonmorfologie en het gebrek aan moleculaire differentiatie te verklaren. In **hoofdstuk 3** werd een experimentele aanpak gebruikt om de bioactiviteit van de gastheerkoralen van Ovulidae en Cryptochiridae (galkrabben: kleine in koraal levende krabben) te identificeren om vervolgens te bepalen of de bioactiviteit van een gastheersoort een mogelijke *driver* is in de soortvorming van de geassocieerde fauna. Een luminometer in combinatie met lichtgevend *Aliivibrio fischeri* bacteriën werd gebruikt om de biologische activiteit, uitgedrukt in EC₅₀-waarden, te bepalen voor de gastheerkoralen (steenkoralen [= Scleractinia] en Octocorallia). Uit deze

analyses bleek dat de Octocorallia meer bioactief waren dan Scleractinia. Voor de betreffende Octocorallia behoorden de nauwverwante geslachten *Antillologorgia* en *Gorgonia* tot de meest bioactieve geslachten, terwijl *Madracis auretenra* de meeste bioactieve steenkoraalsoort is. Wanneer de bioactiviteitswaarden en de bijbehorende symbionten op fylogenie-reconstructies van de gastheercladogrammen werden geplot, bleek dat de meest bioactieve genera in de Octocorallia het hoogste aantal symbionten hebben. De bioactiviteit van het gastheerkoraal is dus waarschijnlijk niet gerelateerd aan gastheer-voorkeur van de slak. Galkrabben daarentegen werden niet in associatie gevonden met het meest bioactieve koraal, maar bewoonden wel minder bioactieve koraalgastheren. Bioactiviteit zou in dit geval een mogelijke evolutionaire stimulans kunnen zijn. Sequentiële evolutie kan echter niet worden uitgesloten als een alternatief mechanisme voor soortvorming in galkrabben.

In **hoofdstuk 4** werd de fylogenetische relatie tussen vijf *Crenavolva* soorten onderzocht. Dit hoofdstuk bespreekt ook de tweede waarneming voor de soort *C. chiapponii*. Deze soort werd geacht alleen voor te komen in diep water, maar werd tijdens expedities in Indonesië verzameld van ondiepe koraalriffen. Dit was eveneens de eerste keer dat de gastheersoort *Acanthogorgia* sp. geïdentificeerd kon worden. De fylogenetische relaties tussen *C. aureola*, *C. striatula*, *C. tokuoi* en *C. trailli* werden bepaald op basis van twee genregio's (16S en COI), in combinatie met GenBankdata voor twee van de *Crenavolva* soorten. De fylogenie-reconstructie toonde aan dat *C. chiapponii* genetisch niet te onderscheiden is van *C. aureola*. Dit werd ondersteund door een gebrek aan morfologische kenmerken om beide zogenaamde soorten te onderscheiden. *Crenavolva chiapponii* werd daarom gesynonymiseerd met *C. aureola*.

In het volgende hoofdstuk, **hoofdstuk 5**, werd een grootschalige moleculaire dataset gebruikt om de traditionele onderscheiding in subfamilies binnen de familie Ovulidae te onderzoeken. Het bleek dat de subfamilies Aclyvolvinae en Simniinae parafyletisch waren. Vooral de soorten binnen de Aclyvolvinae ($n = 8$) zijn lastig te identificeren en daarom zijn met een vier-marker-dataset (16S, COI, H3 en 28S) de fylogenetische relaties tussen deze soorten bepaald. De typesoorten van twee van de drie genera (*Hiatavolva depressa* en *Aclyvolva lanceolata*) clusterden niet samen met andere soorten uit deze geslachten, *Hiatavolva depressa* werd zelfs geplaatst in de subfamilie Prionovolvinae en clusterde helemaal niet met de beoogde soortgenoten. De soorten *H. rugosa* en *H. coarctata*, clusterden met de typesoort en andere soorten in het geslacht *Aclyvolva*. Als gevolg hiervan zijn de twee *Hiatavolva* soorten verplaatst naar het geslacht *Aclyvolva*. Moleculaire en morfometrische resultaten laten zien dat andere 'soorten' in het geslacht *Aclyvolva*, *A. lamyi* en *A. nicolamassierae*, synoniemen zijn van *A. lanceolata*. *Aclyvolva rugosa* (comb. nov.) is een synoniem van *A. coarctata* (comb. nov.). Het geslacht *Kuroshiovolva* had geen vaste fylogenetische positie binnen de Aclyvolvinae, en clusterde niet met *Hiatavolva depressa* of *Aclyvolva* soorten. De taxonomische positie van dit geslacht blijft dus onzeker. Als aanvulling zijn foto's van de diverse typesoorten toegevoegd aan dit hoofdstuk en nieuwe informatie over de geografische verspreiding en de gastheersoorten van de Aclyvolvinae. In **hoofdstuk 6** werd een vergelijkbare aanpak als in hoofdstuk 5 gebruikt, maar in plaats van Ovulidae is de soortenrijke gorgonenfamilie Melithaeidae onderzocht, die als gastheer voor vele Ovulidae soorten dient. De taxonomische positie van zes genera (*Asperaxis*, *Acabaria*, *Clathraria*, *Melithaea*, *Mopsella* en *Wrightella*), verdeeld over twee subfamilies, werden herzien en opnieuw geëvalueerd.

Materiaal verzameld in de Stille Oceaan, de Rode Zee en de Indische Oceaan (zuidelijk tot Zuid-Afrika) werd gebruikt voor het sequencen van vier verschillende loci; zowel de mitochondriale genen (COI, mtMutS, ND6) als een nucleair gen (28S rDNA) werden gebruikt. Uit de combinatie van de moleculaire en morfologische gegevens bleek dat alle hiervoor genoemde genera, met uitzondering van het monotypische genus *Asperaxis* en *Wrightella* parafyletisch zijn. Bovendien wezen de moleculaire gegevens uit dat de twee subfamilies binnen de Melithaeidae (Asperaxinae en Melithaeinae) ook parafyletisch zijn. Verder bleek dat soorten niet clusteren op basis van hun huidige morfologische indeling, maar in plaats daarvan clusteren ze op basis van een biogeografisch patroon. Soorten uit de Rode Zee, de Indische Oceaan en de Stille Oceaan zijn gegroepeerd in goed onderbouwde clades per regio. Hieruit volgt dat er geen morfologische of fylogenetische ondersteuning is om de genusnamen *Acabaria*, *Clathraria*, *Mopsella* en *Wrightella* te behouden. Deze namen werden daarom gesynonimiseerd met de oudste beschikbare generieke naam: *Melithaea*. Door ontstonden er vijf secundaire homoniemen, welke hernoemd werden als *Melithaea hendersoni* nom. nov., *Melithaea kukenthali* nom. nov., *Melithaea mcqueeni* nom. nov., *Melithaea shanni* nom. nov., *Melithaea thorpeae* nom. nov., en *Melithaea wrighti* nom. nov. Daarnaast zijn neotypes geselecteerd voor *Melithaea ochracea*, om de naam van het geslacht *Melithaea* te stabiliseren, en voor *Acabaria rubra*. **Hoofdstuk 7** is het allesomvattende hoofdstuk waarin alle beschikbare gegevens van de Octocorallia en Ovulidae werden gecombineerd om mogelijke coevolutionaire scenario's te onderzoeken aan de hand van grote moleculaire datasets en gastheerspecificiteit. Een *tanglegram* werd gemaakt om alle associaties tussen Octocorallia en Ovulidae weer te geven en vervolgens te onderwerpen aan coevolutionaire analyses in Jane 4 en CoRe-PA. Om de *tanglegram* te maken, werden fylogenie-reconstructies van de Ovulidae en Octocorallia gemaakt, elk gebaseerd op vier loci (respectievelijk 16S, 28S, COI, H3 en 28S, igr-COI, mtMutS, ND6). Statistische testen tonen aan dat het aantal coevolutionaire gebeurtenissen hoger was dan verwacht door toeval alleen, wat impliceert dat er een coevolutionaire relatie bestaat tussen de Octocorallia en Ovulidae.

Voor een dergelijk coevolutionair scenario wordt aangenomen dat fylogenieën van de host en symbiont elkaars topologische spiegelbeeld zijn met identieke taklengtes. Moleculaire dateringen werden uitgevoerd op de Octocorallia en Ovulidae datasets in BEAST2 om de tijd van speciatie tussen soorten te benaderen. Gegevens van fossiele soorten werden gebruikt om de fylogenie-reconstructies te kalibreren. Uit deze moleculaire-klok-analyses bleek dat de diversificatie in de Octocorallia begon vóór de diversificatie in de Ovulidae (100-50 ten opzichte van. 40-15 miljoen jaar geleden). De diversificatie in de Ovulidae komt overeen met de diversificatieperiode van andere gastropoden uit de Stille Oceaan, en is mogelijk gerelateerd aan de tektonische botsing van de Australische plaat met de zuidoostelijke grens van de Euraziatische plaat (ca. 25 miljoen jaar geleden). Dit resulteerde in een toename van ondiepe gebieden, die mogelijk de diversificatie van gastropoden en zoöxanthellate koralen heeft bevorderd. De discrepantie tussen de diversificatieperiodes van Octocorallia en Ovulidae sluit coevolutie of cospeciatie uit als mogelijk evolutionair scenario. Waarschijnlijk is sequentiële evolutie, waarbij de gastheer invloed heeft op de symbiont maar deze niet op zijn gastheer, het meest waarschijnlijke scenario om de intrinsieke associatie tussen Octocorallia en Ovulidae te verklaren.