



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Adaptive responses to environmental changes in Lake Victoria cichlids

Rijssel, J.C. van

Citation

Rijssel, J. C. van. (2014, March 5). *Adaptive responses to environmental changes in Lake Victoria cichlids*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/24377>

Version: Corrected Publisher's Version

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

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/24377>

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

Nederlandse samenvatting

Introductie (Hoofdstuk 1)

Darwin's evolutie theorie zegt dat soorten veranderen door natuurlijke selectie. Natuurlijke selectie houdt in dat organismen die beter aangepast zijn aan hun omgeving, meer kans hebben om te overleven en voor nakomelingen te zorgen dan minder goed aangepaste organismen. Hierdoor zal het type van het best aangepaste organisme beter overleven en steeds meer voorkomen in de populatie. De aanpassingen kunnen op allerlei niveaus liggen; en bijvoorbeeld morfologisch, fysiologisch of gedragsmatig zijn.

Darwin dacht dat de evolutie heel langzaam ging en dat het miljoenen jaren duurde voor er een nieuwe soort ontstaan was. Inmiddels zijn er verschillende studies die hebben aangetoond dat door natuurlijke selectie morfologische kenmerken, binnen een decennium, of zelfs binnen een jaar kunnen veranderen. Zo is bijvoorbeeld bij Darwinvinken aangetoond dat tijdens een periode van droogte in de jaren '70, grote vinken met diepe snavels beter overleefden dan kleinere vinken met kleinere snavels omdat grotere hardere zaden talrijker werden. Tijdens een latere droogte in de jaren '80, waren het juist de kleinere vinken met de kleinere snavels die beter overleefden ten opzichte van de grotere vinken met grotere snavels omdat de kleinere zachter zaden talrijker waren geworden.

Net als de Darwinvinken zijn de cichliden uit het Victoriameer een schoolvoorbeeld van adaptieve radiatie. Adaptieve radiatie is de diversificatie van soorten die van een gemeenschappelijke voorouder afstammen om verschillende ecologische niches te bezetten. De haplochromine cichliden uit het Victoriameer vertonen de snelste adaptieve radiatie onder de vertebraten, en worden daarom als modelorganisme gebruikt voor evolutionaire studies.

Het Victoriameer is 100.000-400.000 jaar geleden ontstaan. Sinds die tijd zijn er meer dan 500 verschillende soorten cichliden in het Victoriameer geëvolueerd. Er zijn zelfs studies die bewijs hebben gevonden dat het meer 15.000 jaar geleden helemaal droog heeft gestaan, wat betekent dat de soorten nog veel sneller zijn ontstaan. Het Victoriameer is het grootste tropische meer in de wereld en minstens 1,2 miljoen mensen zijn direct afhankelijk van visserij activiteiten in en rondom het meer. Naast meer dan 500 cichlidensoorten, kwamen er tot voor kort ook nog 46 andere vissoorten in het meer voor.

Omdat de bevolkingsgroei en de vraag naar voedsel rondom het meer halverwege de vorige eeuw toenam, werden er tijdens de jaren '50 verschillende vissoorten in het meer geïntroduceerd. Een van deze soorten was de roofzuchtige Nijlbaars die in de jaren '80 explosief in aantallen toenam. Tegelijkertijd nam de eutrofiëring (de toename van anorganische nutriënten) van het meer ook toe wat resulteerde in lage zuurstofomstandigheden en troebel water. Deze veranderde omgevingsomstandigheden zorgden voor een veranderd voedselnetwerk met meer macro-invertebraten, maar zorgden er met name voor dat het aantal cichlidensoorten drastisch afnam in de jaren '80.

Naast de voorkeur van de Nijlbaars voor cichliden lijkt eutrofiëring en met de name de helderheid van het water een grote rol te hebben gespeeld in de biodiversiteitafname. De partnerkeuze van de Victoriameer cichliden is gebaseerd op lichaamskleur waarbij de vrouwtjes de mannetjes kiezen. Wanneer de helderheid van het water afneemt, beïnvloedt dit het zicht van de vis en daarmee ook de partnerkeuze. Paait het vrouwtje met een mannetje van een andere soort, dan kunnen er hybriden gevormd worden. Hierdoor ontstaat

er een nieuwe soort, maar als door competitie de twee oorspronkelijke soorten verdwijnen, betekent dat een afname van het aantal soorten.

In de jaren '90, nam de Nijlbaarspopulatie af door overbevissing wat uitmondde in de toename van populaties van een aantal cichlidensoorten, met name de zooplankti- en detritivoren. Deze soorten kwamen terug met een uitgebreider dieet dat voornamelijk bestond uit de in aantallen toegenomen macro-invertebraten zoals insecten, slakken en garnalen maar ook kleine vissen (daga). Naast deze ecologische aanpassingen vertoonde één van deze soorten, *Haplochromis (Yssichromis) pyrrhocephalus* ook morfologische aanpassingen. Hij bleek grotere kieuwen te hebben gevormd als een aanpassing aan de lage zuurstof omstandigheden. Daarnaast vertoonde dit soort ook een grotere omvang van de keelkaakspieren die nodig zijn om prooien te vernalen. Dit onderzoek legde de fundamenteen waarop dit proefschrift is gebaseerd.

Het Haplochromis Ecology Survey Team (HEST) verzamelde al sinds de jaren '70 (nog voor de veranderde omgevingsomstandigheden) haplochrominen. Deze werden geconserveerd in formaline en in ethanol en opgeslagen in het Naturalis Biodiversity Center (waar nu ongeveer 125,000 cichliden exemplaren bewaard worden). Dit onderzoek concentreerde zich op een transect van ongeveer 5km lang in de Mwanza Golf in het zuiden van het Victoriameer (Figuur 1.1). Doordat er al vissen waren gevangen voordat de ecologische omstandigheden drastisch veranderden, ontstond een unieke kans om de effecten van de veranderde omgeving op de ecomorfologie van de haplochrominen te bestuderen. Doordat de vissen (en ook de omgevingsvariabelen) op bijna jaarlijkse basis werden verzameld, was het mogelijk om morfologische aanpassingen te ontdekken zodra ze in de haplochromine populatie voorkwamen. Voor dit onderzoek heb ik vier verschillende soorten gebruikt die na de veranderde omgevingsomstandigheden succesvol zijn teruggekeerd. Daarnaast heb ik ook gekeken of soorten die sinds de jaren '80 niet tot nauwelijks meer gevangen worden, en waarvan gedacht wordt dat ze uitgestorven zijn, geen morfologische aanpassingen of aanpassingen in de verkeerde richting vertoonden.

De belangrijkste doelstellingen van dit proefschrift waren: 1) Het aantonen van morfologische veranderingen. 2) Het bepalen van het tijdsbestek waarin de morfologische veranderingen zijn ontstaan. 3) Onderzoeken of de morfologische veranderingen een relatie hebben met de omgevingsveranderingen. 4) Vaststellen of de morfologische veranderingen adaptief zijn. 5) Aanwijzingen vinden voor het mechanisme achter de morfologische veranderingen (natuurlijke selectie, fenotypische plasticiteit, hybridisatie of een combinatie van die drie). Fenotypische plasticiteit wordt gedefinieerd als de door de omgeving geïnduceerde aanmaak van verschillende fenotypen met een gegeven genotype. Cichliden vertonen een hoge mate van plasticiteit in het lab en kunnen onder andere de lichaamsvorm, ogen en kaken aanpassen aan verschillende omgevingsomstandigheden tijdens hun leven.

Voor de bovenstaande onderzoeksdoelstellingen werden de volgende hypothesen opgesteld:

1) Als de haplochrominen morfologische veranderingen in dezelfde richting vertonen is het waarschijnlijk dat deze door de omgeving zijn geïnduceerd. Als de vissen geen morfologische veranderingen vertonen, zou dit een indicatie kunnen zijn dat de omgeving geen invloed heeft op de morfologie van de vissen of dat de vissen niet in staat zijn zich aan te passen.

2) Door het tijdbestek van de morfologische veranderingen te bepalen wordt er informatie verzameld die met name belangrijke is voor de bepaling van het mechanisme achter de morfologische veranderingen (doelstelling 5). Als morfologische veranderingen over de tijd geleidelijk worden waargenomen, is het waarschijnlijker dat deze worden veroorzaakt door genetisch gebaseerde veranderingen zoals natuurlijke selectie. Daarnaast kan een grotere variatie in de kenmerken van de oude populatie (van voor de veranderde omgeving) vergeleken met de kenmerken van moderne populaties (na de veranderde omgeving) ook een teken zijn van natuurlijke selectie. Door de kenmerken van verschillende soorten met elkaar te vergelijken op verschillende tijdstippen, kan er worden vastgesteld of deze kenmerken meer op elkaar gaan lijken en er eventueel hybridisatie is ontstaan tussen soorten.

3) Aangezien alle omgevingsveranderingen ongeveer tegelijkertijd plaats vonden (jaren '84-'87) kan het bepalen van het tijdstip van zowel morfologische, ecologische als omgevingsveranderingen inzicht bieden in de oorzaken en gevolgen. Daar komt bij dat het vergelijken van de morfologie van teruggekomen met uitgestorven soorten, informatie kan verschaffen waarom sommige soorten zijn teruggekomen terwijl andere dit niet deden.

4) Als de morfologische veranderingen adaptief zijn, zullen ze de fitness van de cichliden in de veranderde omgeving moeten verhogen. Aan de ander kant kunnen de morfologische veranderingen ook willekeurig en daarom neutraal of zelfs maladaptief zijn. Wanneer de morfologische kenmerken van de terug gekomen soorten in dezelfde richting veranderen is het waarschijnlijker dat deze relevant zijn om te overleven in de veranderde omgeving. Hierbij zal een vergelijking tussen teruggekomen en uitgestorven soorten ook meer duidelijkheid verschaffen.

5) Naast geleidelijke of directe aanpassingen van kenmerken, variatie van kenmerken en de inter-specifieke vergelijking van kenmerken, kan genetische informatie helderheid geven over welk mechanisme (natuurlijke selectie, fenotypische plasticiteit, hybridisatie of een combinatie van deze) verantwoordelijk is voor de morfologische veranderingen. Zo kan de afwezigheid van genetische veranderingen duiden op een belangrijke rol van fenotypische plasticiteit in de morfologische veranderingen.

Aanpassingen van het oog aan troebel water en prooigrootte (Hoofdstuk 2)

Twee van de doelstellingen van dit proefschrift waren het aantonen van morfologische veranderingen en het tijdsbestek ervan vaststellen. In **Hoofdstuk 2** wordt aangetoond dat de ogen van twee Victoriameer cichlidensoorten morfologische aanpassingen binnen twee decennia vertonen. Beide soorten kregen kleinere ogen, waarschijnlijk het resultaat van een soort morfologische "trade-off" (wisselwerking/uitruil). Deze trade-off vond vermoedelijk plaats met andere morfologische kenmerken die in grootte toegenomen waren zoals de wangdiepte (**Hoofdstuk 3**), de kieuwen (**Hoofdstuk 5**) en mogelijk ook andere kenmerken die gerelateerd zijn aan voedselopname zoals de omvang van de kauwspieren, terwijl het volume van het hoofd gelijk bleef of kleiner was geworden (**Hoofdstuk 3**). Hierdoor lijkt het dat sommige morfologische veranderingen niet direct aan de omgeving zijn gerelateerd, maar aan ruimtelijke beperkingen.

Het oog van *H. pyrrhocephalus* gevangen in de jaren '90 en '00 vertoonde een lagere dichtheid van de dubbele kegeltjes ten opzichte van *H. pyrrhocephalus* gevangen in de jaren '70, wat betekent dat de vis met een minder hoge resolutie ziet dan voorheen. Dubbele kegeltjes zijn gevoelig voor lange golflengtes en zijn daardoor meer gevoelig voor rood en groen licht. Ondanks dat het oog kleiner is geworden bleef de grootte van deze dubbele kegeltjes gelijk. Dit betekent dat de hoeveelheid licht wat opgevangen wordt door het oog hetzelfde blijft. Het oog van *H. tanaos* vertoonde zelfs grotere dubbele kegeltjes. De enkele kegeltjes waren bij beide soorten gereduceerd of helemaal verdwenen. Enkele kegeltjes zijn gevoelig voor korte golflengtes en vangen voornamelijk blauw licht op wat vrij zeldzaam is geworden in het troebele water van de Mwanza Golf. De afname van de helderheid van het water is waarschijnlijk de oorzaak van de morfologische veranderingen aan het oog.

Een ander doel van dit proefschrift was te onderzoeken of er een relatie was tussen de veranderde omgeving en de veranderde morfologie. In het geval van de cichliden ogen is het moeilijk om maar één omgevingsfactor aan te wijzen. Het behoud of het groter worden van de dubbele kegeltjes, en de degradatie van de enkele kegeltjes zijn waarschijnlijk een aanpassing op het troebeler geworden water. Het verlies van resolutie zou ook door een zogenaamde "trade-off" kunnen zijn veroorzaakt. Een kleiner oog met grotere kegeltjes kan ervoor gezorgd hebben dat er geen ruimte was voor een hoge dichtheid van de dubbele kegeltjes. Aan de andere kant zou dit gecompenseerd kunnen zijn door de afname of het verlies van de enkele kegeltjes.

Daarnaast zou de verschuiving naar grotere prooien in het dieet van de vissen (**Hoofdstuk 4**) een belangrijke rol kunnen hebben gespeeld. Het zou kunnen zijn dat, door deze verschuiving, een lagere resolutie "werd toegestaan" om de gevoeligheid van het oog te behouden. Deze gevoeligheid is onder andere belangrijk voor soortherkenning terwijl een hoge resolutie belangrijk is voor het zien van kleine prooien en misschien niet meer nodig was. Aan de andere kant zou de afname van de resolutie in het oog de vissen gedwongen kunnen hebben om op grotere prooien te foerageren. Alhoewel dit proefschrift geen duidelijk antwoord geeft op deze vraag, geeft dit onderzoek wel aan dat twee van deze haplochrominen al een verschuiving in hun dieet vertoonden in 1987 terwijl ze in 1984 nog voornamelijk zooplankton aten (**Hoofdstuk 4**; **Hoofdstuk 6**). De periode 1986-87 is kenmerkend voor een afname van zuurstof niveaus (**Hoofdstuk 5**), een afname van water helderheid (**Hoofdstuk 5**), maar ook een toename van grotere prooien, voornamelijk garnalen, en een afname van groot zooplankton (**Hoofdstuk 4**). Hoewel ze allemaal tot een trofische groep behoren, zijn de Victoriameer cichliden vrij opportunistisch met betrekking tot hun voedsel. Daarom is mijn opinie dat, de verschuiving naar grotere prooien het mogelijk heeft gemaakt dat het oog een lagere resolutie kon krijgen in plaats van dat de lage resolutie ervoor gezorgd heeft dat de vissen grotere prooien zijn gaan eten.

Veranderingen in lichaamsvorm als aanpassing aan predatie

(Hoofdstuk 3)

Om te bepalen in welk tijdbestek de morfologische veranderingen plaats hebben gevonden, heb ik haplochrominen geselecteerd die in de afgelopen 30 jaar gevangen zijn met een tijdsinterval van ongeveer 3 jaar. Drie van de vier teruggekomen soorten vertoonden morfologische veranderingen binnen een decennium. Aangezien verschillende soorten

vergelijkbare morfologische aanpassingen hadden, is het waarschijnlijk dat deze veranderingen adaptief zijn. Er lijkt een vrij duidelijk verband te zijn tussen het aantal Nijlbaarzen in de Mwanza Golf en de lichaamsvorm van de haplochrominen. Zodra de Nijlbaarspopulatie toeneemt in 1983-84 vertonen de cichliden een kleinere kop-staart ratio. Een kleinere kop en een grotere staart zijn essentieel voor het ontsnappen aan predatoren. De voordelen van een kleine kop-staart ratio bij het ontsnappen aan predatoren zijn al eerder aangetoond bij andere vissoorten, zoals stekelbaarsjes en guppies. Een recent literatuur overzicht heeft aangetoond dat 16 verschillende vissoorten een kleinere kop-staart ratio hebben zodra ze in een omgeving zijn waar een predator is.

Opmerkelijk was dat, toen de Nijlbaarspopulatie in aantallen afnam, de lichaamsvorm van de cichliden terugkeerde naar de oorspronkelijke vorm van de jaren 70. Het terug veranderen van morfologische kenmerken na het terug veranderen van omgevingsomstandigheden is niet ongebruikelijk in vertebraten. Verschillende soorten waaronder Darwinvinken, driedoornige stekelbaarsjes en *Anolis* hagedissen vertoonden een terugverandering van morfologische kenmerken door middel van selectie nadat de verstoorde omgeving was hersteld. Dit zou ook het geval kunnen zijn bij de cichliden uit het Victoriameer. Hoewel de flexibiliteit die deze soorten vertonen ook een indicatie van fenotypische plasticiteit kan zijn, aangezien de lichaamsvorm van cichliden zeer plastisch is.

Een van de soorten die heel zeldzaam is of waarvan gedacht wordt dat deze uitgestorven is, *H. piceatus*, vertoonde in jaren '80 geen veranderingen in de kop-staart ratio, terwijl een ander "uitgestorven" soort *H. heusinkveldi*, lichaamsvorm veranderingen vertoonde in de tegenovergestelde richting vergeleken met de teruggekomen soorten. Dus het lijkt erop dat het ontbreken van, of de verkeerde richting van, aanpassingen aan predatie een rol gespeeld kan hebben in het verdwijnen van deze soorten. Aan de andere kant, deze soorten zijn voor het laatst gevangen in 1985-86 terwijl de succesvol teruggekomen soort *H. pyrrhocephalus* pas in 1987 een kleinere kop-staart ratio vertoonde. Daarom zou het zo kunnen zijn dat er andere factoren een rol hebben gespeeld in het verdwijnen van deze soorten.

Veranderingen in de bovenkaak als aanpassing aan het verschoven dieet (Hoofdstuk 4)

Zodra de haplochrominen hun dieet verschuiven naar grotere en meer robuuste prooien, vertonen alle vier de teruggekomen soorten een bovenkaak (premaxilla) die meer aangepast lijkt aan bijten dan aan zuigen. Alle vier de soorten vertoonden een kortere opstijgende arm van de premaxilla, wat er voor zorgt dat de bijtkracht groter wordt, en een langere tandendragende arm die er voor zorgt dat bekgrootte toeneemt. In de zoöplanktivoren *H. (Y.) pyrrhocephalus* en *H. (Y.) laparogramma* was het oorspronkelijk tandeloze deel van de bovenkaak bijna helemaal gevuld met tanden. Dit is temeer opmerkelijk aangezien het tandenloze gedeelte van de premaxilla als diagnostisch kenmerk werd gebruikt bij de beschrijving van het genus *Yssichromis*. Vanwege de aangetoonde variatie is dit kenmerk niet meer te gebruiken om een geslacht te bepalen.

Alhoewel de daadwerkelijke methode om het nieuwe voedsel van deze haplochrominen op te nemen onbekend is, maakt het feit dat deze soorten vergelijkbare

aanpassingen vertoonden het erg waarschijnlijk dat deze morfologische veranderingen adaptief zijn. Voor één soort, *H. laparogramma*, was er zelfs een duidelijke correlatie tussen de veranderingen in de premaxilla en de prooigrootte. Het tijdsbestek van de morfologische veranderingen was vrij kort. Drie van de vier soorten veranderden hun dieet en premaxilla in 1987 terwijl ze in 1984 nog hun oorspronkelijke dieet hadden met een nauwelijks veranderde premaxilla. Dit betekent dat de adaptieve aanpassingen hebben plaats gevonden binnen drie jaar. Bij dit soort snelle aanpassingen moet een snel adaptatie mechanisme betrokken zijn. De orale kaken van cichliden worden gereguleerd door relatief weinig genen wat kan resulteren in een extreem snelle reactie van de morfologie op selectie.

Net als bij de lichaamsvorm, was er een terugverandering van de premaxilla vorm. Tijdens de jaren '00, veranderde de premaxilla van de zoöplanktivoren *H. pyrrhocephalus* en *H. laparogramma* terug naar dezelfde vorm die ze hadden voor de dieet veranderingen. Deze morfologische terugverandering gebeurde tegelijkertijd met een gedeeltelijke terugverandering van het dieet naar zooplankton. De flexibiliteit van de terugverandering zou op fenotypische plasticiteit kunnen duiden alhoewel genetische veranderingen ook vrij waarschijnlijk een rol hebben gespeeld. Aanpassingen aan de hand van fenotypische plasticiteit in de orale kaken zijn al meerdere malen gevonden voor cichliden in het lab, en sommige van deze aanpassingen komen overeen met de aanpassingen die zijn gevonden in dit proefschrift onder natuurlijke omstandigheden.

De rol van klimaat variabiliteit in de veranderde omgeving (Hoofdstuk 5)

Naast predatie door de Nijlbaars wordt eutrofiëring genoemd als één van de hoofdoorzaken van de dramatische haplochromine cichliden soorten afname. Er wordt aangenomen dat de eutrofiëring en de gevolgen ervan vooral veroorzaakt zijn door menselijk toedoen. Verkeerde landbouw praktijken en ontbossing (met als gevolg bodemerosie) zijn in de afgelopen decennia toegenomen door de bevolkingsgroei en de toegenomen vraag naar voedsel. Aan de ander kant zijn er ook studies die suggereren dat klimaatverandering en met name verlaagde windsnelheden een rol zouden spelen bij de eutrofiëring en stratificatie van het Victoriameer.

In **Hoofdstuk 5**, heb ik meteorologische data en omgevingsvariabelen van de afgelopen 50 jaar verzameld en deze met elkaar en met het kieuwoppervlakte van de vier teruggekomen haplochromine cichliden gerelateerd. De omgevingsdata liet zien dat de lucht temperatuur was toegenomen en dat het waterniveau van het meer was afgenomen in de afgelopen 50 jaar. Interessant was dat gedurende de jaren '80 er een verandering van windrichting was waarbij de windsnelheid afnam. Tegelijkertijd namen de zuurstof niveaus, de waterhelderheid en de water temperatuur af, wat een indicatie van stratificatie is. Het kieuwoppervlak van drie van de vier teruggekomen soorten was toegenomen als een aanpassing op de veranderde omgeving.

Tijdens de jaren '00 veranderde de windrichting weer terug en nam de windsnelheid waarden aan die eerder nog niet zo hoog gemeten waren. Op hetzelfde moment namen de zuurstofniveaus, de waterhelderheid en de water temperatuur weer toe terwijl het

kieuwoppervlakte van de haplochrominen weer afnam, waarschijnlijk ook een aanpassing op de terug veranderde omgeving. De toename van de windsnelheid lijkt ervoor gezorgd te hebben dat de stratificatie tijdens de jaren '00 gedeeltelijk werd opgeheven.

Aangezien de eutrofiëring van het meer inclusief de Mwanza Golf nog steeds gaande is, zijn deze terugveranderingen geen tekenen van verbetering van de staat van het meer, maar eerder een effect van klimaatverandering en met name een hogere windsnelheid. Dit is de reden waarom ik voorspel dat, wanneer er weer een afname van windsnelheid zal plaatsvinden in de komende jaren, de omgevingsomstandigheden nog zwaarder en ongunstiger zullen zijn voor de cichliden dan ze waren in de jaren '80. Wanneer de vissen niet in staat zijn om met deze nog zwaardere omstandigheden om te gaan, zal er een tweede biodiversiteitscrisis plaatsvinden.

Stabiele isotopen als indicators voor ecologische veranderingen

(Hoofdstuk 6)

Stabiele isotopen worden over het algemeen gebruikt om de trofische positie en de koolstof doorname te bepalen in aquatische ecosystemen. Aangezien stabiele isotopen de trofische groep en bron van het dieet weergeven in vissen, zijn deze een belangrijke toevoeging aan de tijdrovende maag en darminhoud analyses, die essentieel zijn om de diversiteit van de prooien te bepalen. Recentelijk is gebleken dat formaline en ethanol geconserveerde haplochromine cichliden gebruikt kunnen worden voor stabiele isotopen analyse.

Hoofdstuk 6 toont aan dat de stabiele isotopen van de vier teruggekomen cichliden zijn veranderd op een manier die overeenkomt met de dieet verandering. Alle vier de soorten vertoonden een toename van stikstof, $\delta^{15}\text{N}$ op het moment dat zij grotere prooien zoals insecten en vissen in het dieet opnamen. Naast dieet veranderingen lijken de verschuivingen in koolstof, $\delta^{13}\text{C}$, habitatverschillen weer te geven, waarbij zwaardere $\delta^{13}\text{C}$ waarden werden gevonden in vissen uit het litorale habitat en lichtere $\delta^{13}\text{C}$ waarden in vissen uit het sublitorale habitat.

Een opmerkelijk verschuiving naar zwaardere $\delta^{13}\text{C}$ waarden werd geobserveerd in 2011. Het zou kunnen zijn dat deze verschuiving een toename van de primaire productie van fytoplankton weergeeft en daarmee dus ook toegenomen eutrofiëring aanduidt, alhoewel er meer onderzoek nodig is om deze hypothese te bevestigen.

Implicaties voor toekomstig onderzoek (Hoofdstuk 7)

Behalve dat **Hoofdstuk 7** de onderzoeksresultaten van dit proefschrift samenvat geeft het ook aanwijzingen waar toekomstig onderzoek zich op zou kunnen en moeten richten. Dit proefschrift toont aan dat een aantal soorten Victoriameer cichliden zeer veerkrachtig zijn met betrekking tot de veranderde omgevingsomstandigheden en dat ze in staat zijn zich extreem snel hieraan aan te passen.

Aan de andere kant zouden toenemende eutrofiëring en soorten introducties verwoestende gevolgen kunnen hebben voor de biodiversiteit van het Victoriameer en de andere grote Afrikaanse meren. Wanneer hypereutrofiëring in het Victoriameer plaats zou vinden, zou dit resulteren in een extreem vijandige omgeving voor de cichliden en andere aquatische soorten waar ze waarschijnlijk niet mee om kunnen gaan. Daarbij komt nog dat

een toename van eutrofiëring gepaard zal gaan met lagere zuurstof concentraties en waterhelderheid. Voor beide is aangetoond dat ze kunnen zorgen voor een afname van biodiversiteit door middel van hybridisatie. Daarom is het essentieel dat voortgaande eutrofiëring stop wordt gezet door middel van het beperken van de overmaat aan voedingsstoffen door menselijk toedoen. De resultaten van dit proefschrift tonen daarnaast aan dat gecontinueerde metingen van meteorologische en omgevingsdata uiterst belangrijk zijn voor ons begrip van de water dynamiek en de ichthyofauna van het meer.

Om te kunnen beantwoorden of de morfologische veranderingen worden veroorzaakt door fenotypische plasticiteit of genetische veranderingen door natuurlijke selectie of hybridisatie, zal er genetische informatie van deze vissen verzameld moeten worden.

Ongelukkigerwijs zijn al de vissen die gebruikt zijn in dit proefschrift gefixeerd en ook voor langere tijd geconserveerd in formaline, waarvan bekend is dat het zorgt voor het zogenaamde "cross linking" van DNA met eiwitten. Dit zorgt ervoor dat het extreem moeilijk is om met gebruikelijke methodes als Polymerase Chain Reaction (PCR) vermenigvuldigbaar DNA te verkrijgen dat groter is dan 200 basenparen. Desalniettemin hebben verschillende proeven in ons lab aangetoond dat, met behulp van microsattelieten, er af en toe vermenigvuldigbaar DNA verkregen kan worden van de vissen gebruikt in dit proefschrift. Deze uitkomst biedt veel mogelijkheden voor de toekomst, aangezien relatief nieuwe technieken als "Single Nucleotide Polymorphism (SNP) discovery" maar kleine DNA fragmenten nodig hebben, wat dus zal uitmonden in nog betere resultaten. Inmiddels is het genoom van de cichlide *Pundamilia nyererei* bekend. Door de genetica van soorten uit verschillende trofische groepen te vergelijken zouden er "kandidaat SNPs" voor morfologische kenmerken ontdekt kunnen worden. Deze kandidaat SNPs zouden weer kunnen leiden tot de ontdekking van genen die verantwoordelijk zijn voor (de verandering van) morfologische kenmerken.

Conclusies (Hoofdstuk 7)

Het tijdsbestek waarin de geobserveerde morfologische veranderingen plaats vinden, kan extreem snel zijn (drie jaar of zelfs minder, **Hoofdstuk 4**). Dit impliceert dat er een heel snel adaptatie mechanisme achter deze aanpassingen zit. Zowel genetisch gebaseerde veranderingen als fenotypische plasticiteit kunnen zo snel optreden.

De variatie van de morfologische kenmerken lijkt niet hoger te zijn in haplochrominen van voor de veranderde omgevingsomstandigheden vergeleken met de variatie tijdens en na deze veranderingen. Wanneer dit wel het geval zou zijn, zou dit een indicatie voor natuurlijke selectie kunnen zijn, alhoewel het gebrek aan verschil in variatie genetische veranderingen natuurlijk niet uitsluit. Nieuwe fenotypes zouden bijvoorbeeld ook kunnen zijn ontstaan door selectie op poligenetische kenmerken (**Hoofdstuk 4**).

Hybridisatie zou ook de morfologie van de vissen beïnvloed kunnen hebben. Convergentie van morfologische kenmerken is aangetoond in de ogen van *H. pyrrhocephalus* en *H. tanaos* (**Hoofdstuk 2**), in de kieuwen van alle vier de soorten (**Hoofdstuk 5**) en in de lichaamsvorm van *H. pyrrhocephalus* en *H. laparogramma*. Alhoewel de gebruikte vissen in dit proefschrift allemaal met grote zorg in het veld zijn gedetermineerd en daarna nogmaals in het lab zijn gecontroleerd om er zeker van te zijn dat

de juiste soort was geselecteerd en geen hybriden, kan ik het effect van hybridisatie niet uitsluiten.

Alle geobserveerde veranderingen in de omgeving van de cichliden; toegenomen Nijlbaars predatie, afgenomen zuurstofniveaus, afgenomen waterhelderheid en de toename van macro-invertebraten en vis zowel in de omgeving als in het dieet van de cichliden, hebben de morfologie van de cichliden beïnvloed (**Hoofdstuk 2-6**). De vergelijking van teruggekomen cichliden met soorten waarvan wordt gedacht dat ze uitgestorven zijn suggereert dat een gebrek aan morfologische veranderingen of veranderingen in de verkeerde richting nadelig kunnen zijn voor de overleving en het voortbestaan van haplochromine cichlidensorten (**Hoofdstuk 3**).

Bijna alle gevonden morfologische veranderingen hebben waarschijnlijk bijgedragen aan een toename van de fitness van de haplochrominen in de veranderde omgeving. Het feit dat de morfologische veranderingen in dezelfde richting en/of op hetzelfde tijdstip plaats vonden of wanneer de vissen geconfronteerd werden met dezelfde veranderingen in de omgeving, suggereert dat deze morfologische veranderingen daadwerkelijk adaptieve aanpassingen in de veranderde omgeving zijn. Het blijft onduidelijk of deze aanpassingen de oorzaak zijn van genetisch gebaseerde veranderingen, fenotypische plasticiteit of, meest waarschijnlijk, een combinatie van beide. Toekomstig onderzoek naar de genetica van de vissen gebruikt in dit proefschrift zal mogelijk kunnen ontrafelen welk(e) mechanisme(s) verantwoordelijk is/zijn voor de adaptaties. Wat de uitkomst hiervan ook moge zijn, het feit dat de cichliden in staat zijn om zich zo snel aan te passen, moet op de een of andere manier hebben bijgedragen aan hun extreem snelle adaptieve radiatie. Meer kennis van de adaptatie mechanismen zal ons begrip over speciatie (soortsvorming) en adaptieve radiatie van, niet alleen cichliden, maar ook van andere bekende radiaties zoals de honingzuigers van Hawaï en de Darwinvinken verbeteren.

