

Diss. ETH No. 17249

EVOLUTIONARY ECOLOGY OF INTRODUCED POPULATIONS
OF THE FRESHWATER SNAIL *LYMNAEA STAGNALIS*
(GASTROPODA: PULMONATA)

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

Kirstin Claudia Kopp

Dipl. Natw. ETH Zurich

born October 21, 1972

from Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Jukka Jokela, examiner

Prof. Dr. Jérôme Goudet, co-examiner

2007

Summary

Invasive species present a paradox to classical evolutionary theory. Introduced populations are often founded by a small number of individuals leading to loss of genetic diversity due to founder effects, genetic drift and increased inbreeding. Likewise, genetic variation should form the basis for adaptive evolution and local adaptation to the new environment. Successful introductions may take advantage of the ecological opportunities of the new environment. One such opportunity might be the lacking coevolutionary history with the new community. According to the enemy release hypothesis an introduction event is also a filtering event, which should free the populations from the burden of their former natural enemies.

In this thesis I studied the introduction of the European freshwater snail *Lymnaea stagnalis* to New Zealand from an evolutionary and ecological point of view. In the first chapter, I asked if introduced populations of *L. stagnalis* are parasite-free and how strongly the native snail community was infected with castrating trematode parasites. I observed that the introduced populations in New Zealand did not carry any of their former castrating parasites and indeed were resistant to the parasites they encountered in the new environment. Some parasites of the New Zealand parasite community showed broad host-specificity, infecting also a native congener of the introduced *L. stagnalis*.

The release or evasion from the parasites encountered in the new habitat can be the result of different scenarios. In chapter 2, I tested if the introduced species can act as a resistant target for the parasites, taking up a proportion of parasite propagules without becoming infected. In a laboratory infection experiment I showed that the presence of the introduced *L. stagnalis* decreased the infection rate of the native hosts. Introduced species may have a positive effect on the

natives by acting as a potential host, but in fact being resistant, thereby ‘diluting’ the risk of infection for the natives.

After I had developed a set of microsatellite markers I examined neutral genetic diversity, population genetic structure and divergence among the introduced populations in New Zealand and compared them to populations from two different geographic regions in the native range. I found the introduced populations to be genetically strongly depauperated, indicating that they had suffered from severe bottlenecks. Native populations from Switzerland and Finland showed strong divergence which may partly be explained by the considerable levels of inbreeding. In the post-glacial Finnish populations divergence was much weaker than in the pre-glacial habitats in Switzerland; a signature probably due to the younger colonization history of the Finnish habitats.

In the last chapter, I analysed if loss of neutral genetic diversity is correlated with a reduction in functional diversity. Processes shaping neutral genetic diversity should also affect the functional parts of the genome. It is conceivable that immune system-related recognition proteins should play a key role for fitness, taken the tight coevolutionary interaction between the snail hosts and their castrating trematode parasites. I discovered that protein diversity was high even in population of low genetic diversity, and further that individuals from populations with lower average heterozygosity carried on average a less diverse protein repertoire. These apparently contradictory results become obvious when considering that individuals from low heterozygosity populations are more different from each other than the individuals within a population with high heterozygosity.

In conclusion, my results emphasize that linking coevolutionary, spatial and evolutionary aspects are important components when evaluating successful invasions.

Zusammenfassung

Invasive Arten oder Neobiota stellen ein Paradox für die klassische Theorie der Evolutionsbiologie dar. Eingeschleppte Populationen werden oft von einer kleinen Anzahl Individuen gegründet, was zu vermehrter Inzucht und Gendrift führt und schlussendlich zu einem Verlust von genetischer Diversität, welche gleichfalls die Basis für natürlichen Selektion ist, um sich der neuen Umwelt anzupassen. Eingeschleppte Arten könnten auch die ökologischen Rahmenbedingungen des neuen Habitats zu ihrem Vorteil nutzen. Gemäss der ‚enemy release‘ Hypothese (wörtlich: Feind-Befreiung) geht die Etablierung einer eingeschleppten Art auch immer mit einem gewissen Filterprozess einher, welcher die invasiven Populationen von der Last seiner ehemaligen, natürlichen Feinde befreit. In dieser Dissertation habe ich die Einschleppung der Europäischen Süsswasserschnecke *Lymnaea stagnalis* in Neuseeland unter ökologischen und evolutionären Gesichtspunkten untersucht.

Im ersten Kapitel stellte ich fest, dass die invasiven Populationen von keinen der vorgängigen und auch nicht von neu angetroffenen Parasiten befallen sind. Zudem konnte ich beobachten, dass einige Arten der Parasitengemeinschaft in Neuseeland Voraussetzungen zeigen, um ihre Wirtsspezifität auszuweiten.

Verschiedene Szenarien können die ‚Befreiung‘, bzw. die Umgehung von den Parasiten, welche die eingeschleppte Art im neuen Habitat antrifft, verursachen. Im zweiten Kapitel testete ich, ob die eingeschleppte Art ein resistentes ‚Ziel‘ für die Parasiten darstellt. In einem Labor-Infektionsexperiment konnte ich zeigen, dass die Präsenz der invasiven *L. stagnalis* das Infektionsrisiko der einheimischen Wirt-Arten verringert. Indem die invasiven Arten als potenzielle, aber resistente Wirt-Art auftreten, ‚verdünnen‘ sie das Infektionsrisiko, bzw. die infektiösen Parasitenstadien.

Nachdem ich ein Set von genetischen Mikrosatelliten-Marker entwickelt hatte, untersuchte ich die neutrale genetische Diversität, die genetische Populationsstruktur und die Divergenz zwischen den invasiven Populationen in Neuseeland. Ich verglich die invasiven Populationen mit Populationen aus zwei geographischen Regionen des einheimischen Verbreitungsgebietes. Die invasiven Populationen verfügten über sehr wenig genetische Variation, was auf einen wiederholten genetischen Flaschenhals hindeutet. Einheimische Populationen in der Schweiz und in Finnland waren stark divergiert, was sich teilweise durch die hohen Inzuchtkoeffizienten erklärt. Das Ausmass der Divergenz war stärker ausgeprägt in den präglazialen Habitats der Schweiz als in den postglazialen Populationen in Finnland, was sich wahrscheinlich durch die jüngere Besiedlungszeit der finnischen Habitats begründen lässt.

Im letzten Kapitel untersuchte ich, ob der Verlust von neutraler genetischer Diversität einen Einfluss auf die funktionale Diversität hat. Kräfte, welche die neutrale genetische Diversität beeinträchtigen, sollten auch die kodierenden Regionen des Genoms beeinflussen. Durch das enge, koevolutionär geprägte Verhältnis zwischen der Schnecke als Wirt und den sterilisierenden Trematodenparasiten sollten Erkennungsproteine des Immunsystems eine Schlüsselrolle für die Fitness haben. Ich fand heraus, dass die Proteindiversität auch in Populationen mit wenig neutraler genetischer Diversität sehr hoch war. Zudem konnte ich aufzeigen, dass Individuen aus Populationen mit durchschnittlich tiefer Heterozygotie ein weniger diverses Proteinprofil aufzeigen. Diese auf den ersten Blick widersprüchlichen Resultate erklären sich dadurch, dass die Individuen aus weniger heterozygoten Populationen untereinander verschiedener sind als die Individuen aus Populationen mit hoher Heterozygotie.

Meine Resultate zeigen auf, dass koevolutionäre Interaktionen, geographische Variation und evolutionäre Aspekte wichtig sind bei der Beurteilung von invasiven Arten.