

DISS. ETH NO. 26657

**Relative importance of ecological and
evolutionary determinants of coral reef fish
biodiversity**

A thesis submitted to attain the degree of
DOCTOR OF SCIENCES of ETH ZURICH

(Dr. sc. ETH Zurich)

presented by

GIULIA FRANCESCA AZZURRA DONATI

MSc in Behaviour, Evolution and Conservation
University of Lausanne

born on 23.09.1989
citizen of Lavizzara TI

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Loïc Pellissier
Dr. Fabien Leprieur
Dr. Camille Albouy
Prof. Dr. Stéphanie Manel

2020

SUMMARY

Occupying less than 0.1% of the Ocean's surface, coral reefs are home to one of the most rich and diverse vertebrate assemblage on Earth, the tropical reef fishes. This exceptional biodiversity, generated over millions of years of diversifications, is facing an uncertain future due to rapid anthropogenic-driven climate change and overexploitation. All around the world, increased efforts are invested in protecting biodiversity on coral reefs to maintain ecosystem services and limit the serious socio-economic and ecological consequences of these threats. However, efficient conservation management strategies are limited as the ecological and evolutionary processes that shaped and maintained this rich biodiversity remain poorly understood. This thesis aims at providing a better understanding of the ecological and evolutionary processes that formed tropical reef fish biodiversity. Biodiversity patterns observed today result from the interplay between extant ecological constraints and past evolutionary dynamics. Through the combination of several fields of research and the integration of multiple biological scales, this thesis investigates these determinants, especially to distinguish those related to macroevolution and the sequence of change in the past environments, and those related to contemporary ecological or micro-evolutionary processes. The main research axes cover how biodiversity in fishes on coral reefs was shaped in interaction with different ecological strategies *i)* at the macroevolutionary scale in interplay with long-term geological dynamics, *ii)* at the microevolutionary scale in a contemporary seascape, and *iii)* whether a congruence between the macro- and microevolutionary processes exists.

Chapter 1 tested whether plate tectonics left an imprint in current global biodiversity patterns as a result of species dispersal abilities. In particular, using a mechanistic model of spatial diversification of lineages through time, accounting for the habitat dynamic during the past 140 million years, it was possible to investigate how plate tectonics in interaction with dispersal, shaped net diversification rates and the global distribution patterns of fish traits related to dispersal ability. This chapter revealed that plate tectonics and dispersal jointly shaped diversification rates and the present-day distribution of ecological traits related to dispersal ability in tropical reef fishes, including adult body size and home range mobility behaviour. Major outcomes of this chapter highlighted the role of dispersal in shaping global gradients of tropical reef fish diversity and functional assemblages at the macroevolutionary scale.

Chapter 2 investigated the role of ecological traits in shaping microevolutionary variations within species. For this purpose, twenty tropical reef fish species, spanning a large variation in ecological traits and co-occurring in four different geographic regions of the Western Indian Ocean (WIO) were selected, and double-digest restriction-site-associated DNA sequencing (ddRADseq) technique was used to obtain genome wide Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) data. This allowed to investigate whether the genetic diversity within individual regions and across the WIO metapopulation, as well as the genetic differentiations between regions varied across species presenting different ecological strategies. Major outcomes indicated that the genetic diversity within a geographic region is negatively associated with species abundance on the reef and aggregative (schooling) behaviour, while genetic differentiation among regions is predominantly linked to pelagic larval duration. At the WIO metapopulation scale, the genetic diversity was associated with adult body size and home range mobility behaviour, where larger species with a wider home range present greater diversity. Overall, the main findings highlight that different spatial components of genetic diversity are associated with different ecological traits and thereby likely to different underlying eco-evolutionary processes.

Chapter 3 explored the continuity of morphological disparity observed above and below the species level and its association with ecological traits and genetic properties of tropical reef fish' lineages. In particular, for eighteen species from ten common reef fish families, this chapter investigated whether morphological disparity within species is associated with different spatial components of genetic diversity across the WIO, as well as with ecological traits of tropical reef fish species. Results showed systematic geographically structured morphological disparities within species, which corresponded to those observed between genera within their respective family. In addition, species feeding on higher trophic levels were found to be characterised by higher genetic diversity and highest morphological disparity. Overall, results revealed a continuum in micro- and macro- morphological evolution associated with genetic diversity.

In this thesis, we found both correspondences and differences in the way ecological strategies shape biodiversity across the micro- and macroevolutionary scales. While the generation of lineage diversity at the macroevolutionary scale was associated with low connectivity, morphological disparity among populations was associated with higher genetic diversity at the WIO metapopulation level, which is generally favoured by connectivity. Our

result suggest that genetically diverse metapopulations could be better able to adapt to a variety of local environmental conditions. In this period of strong environmental change, it is a priority to maintain well connected metapopulations using well designed networks of Marine Protected Areas (MPAs). This thesis provides a better understanding of the eco-evolutionary processes shaping tropical reef fish biodiversity, which is a prerequisite to preserve the functioning of the processes shaping biodiversity on coral reefs in the future.

SINOSI

Benché rappresentino meno dello 0,1% della superficie degli oceani, le barriere coralline ospitano uno dei più ricchi e variegati assemblaggi di vertebrati sulla Terra, i pesci tropicali della barriera corallina. Questa eccezionale biodiversità, generata attraverso milioni di anni di diversificazioni, è confrontata con un futuro incerto a causa del suo eccessivo sfruttamento, nonché del rapido cambiamento climatico accelerato dall'attività umana. In tutto il mondo, sforzi sempre maggiori vengono impiegati per proteggere gli ambienti corallini, al fine di garantire il mantenimento dei benefici tratti dai loro ecosistemi e per limitarne le gravi conseguenze ecologiche, nonché socio-economiche dovute al loro continuo deterioramento. Tuttavia, l'efficacia delle varie strategie di conservazione è limitata poiché i processi ecologici ed evolutivi che hanno plasmato e mantenuto questa ricca biodiversità rimangono tutt'ora scarsamente compresi. Questa tesi mira a fornire una migliore comprensione dei processi ecologici ed evolutivi che hanno formato la biodiversità dei pesci della barriera corallina. Infatti, la disposizione geografica della biodiversità osservata oggi deriva dall'interazione tra vincoli ecologici contemporanei e dinamiche evolutive passate. Attraverso la combinazione di diversi campi di ricerca e l'integrazione di più livelli tassonomici, questo lavoro mira a distinguere tra fattori relativi alla macroevoluzione e la sequenza di cambiamenti negli ambienti storici, e quelli relativi ai processi ecologici e microevolutivi più recenti. I principali temi di ricerca riguardano il modo in cui la biodiversità dei pesci delle barriere coralline si sia generata in interazione con diverse strategie ecologiche *i*) su scala macroevolutiva in interazione con le dinamiche geologiche a lungo termine, *ii*) su scala microevolutiva in un paesaggio marino contemporaneo e *iii*) se esista una congruenza tra i processi macro- e microevolutivi.

Nel *capitolo 1* si testa come la tettonica delle placche, in interazione con i processi di dispersione dei pesci, abbia lasciato un'impronta nella diversificazione delle linee genetiche (o cladi) e sull'attuale distribuzione geografica della biodiversità dei pesci corallini a scala globale. In particolare, utilizzando un modello meccanicistico di diversificazione spaziale delle linee genetiche, che tiene conto della dinamica degli ambienti corallini negli ultimi 140 milioni di anni e dei processi di dispersione, è stato possibile ricostruire e comprendere il modo in cui la tettonica delle placche (fattore estrinseco), in interazione con i processi di dispersione (fattore intrinseco), abbia plasmato i tassi di diversificazione (i.e. speciazione meno estinzione) delle varie linee genetiche e la distribuzione globale di diversi tratti ecologici relativi alla

capacità di dispersione delle specie, tra cui per esempio, le dimensioni corporee dei pesci adulti e la loro territorialità. I principali risultati di questo capitolo evidenziano il ruolo della dispersione nel modellare i gradienti globali della biodiversità dei pesci corallini e dei loro assemblaggi funzionali su scala macroevolutiva.

Nel *capitolo 2* si studia il ruolo delle caratteristiche ecologiche nel modellare le variazioni microevolutive all'interno delle specie. Abbiamo selezionato venti specie di pesci della barriera corallina, che coprono un vasto gradiente di tratti ecologici ed effettuato un campionamento attraverso quattro regioni geografiche dell' Oceano Indiano occidentale (WIO, dall'inglese "Western Indian Ocean"). L'utilizzo del sequenziamento del DNA associato a restrizione a doppia digestione (ddRADseq, dall'inglese "double-digest restriction-site-associated DNA sequencing") ha permesso di ottenere dati su polimorfismi a livello del genoma (SNPs, dall'inglese "Single Nucleotide Polymorphisms") degli individui campionati. Ciò ha reso possibile la quantificazione della diversità genetica all'interno di singole regioni geografiche, tra regioni, e attraverso l'intera metapopolazione dell' Oceano Indiano occidentale (WIO) con lo scopo di indagare se queste diverse componenti spaziali di diversità genetica variano tra specie che presentano strategie ecologiche diverse. I risultati di questo capitolo mostrano che la diversità genetica all'interno di singole regioni è negativamente associata all'abbondanza di specie sulla barriera corallina e al comportamento di aggregazione sociale (i.e. banco), mentre la diversità tra le popolazioni è principalmente legata alla durata pelagica larvale. Inoltre, abbiamo scoperto che la diversità genetica quantificata a scala della metapopolazione dell'Oceano Indiano occidentale è associata alla dimensione del corpo degli adulti e alla territorialità, dove le specie più grandi con un raggio di spostamento maggiore hanno una maggiore diversità genetica. Nel complesso, i nostri risultati evidenziano quindi che diversi aspetti della diversità genetica sono associati a distinti tratti ecologici e quindi probabilmente vengono influenzati da differenti processi eco-evolutivi sottostanti.

Nel *capitolo 3* si esplora la continuità della variazione morfologica al di sopra (i.e. tra specie all'interno di un clade o linea genetica) e al di sotto del livello delle specie (i.e. tra popolazioni appartenenti ad una specie), la sua associazione con i tratti ecologici, e con le proprietà genetiche dei cladi (o linee genetiche). In particolare, per diciotto specie di pesci corallini abbiamo testato se le variazioni morfologiche misurate tra le popolazioni campionate in diverse regioni geografiche siano associate a proprietà genetiche e a strategie ecologiche diverse. Abbiamo trovato variazioni morfologiche sistematicamente strutturate nelle 18 specie,

che corrispondono a variazioni osservate tra i generi (i.e. categoria sistematica superiore alla specie) all'interno delle loro rispettive famiglie. Inoltre, abbiamo osservato che le specie che si nutrono di livelli trofici più elevati sono anche caratterizzate da una maggiore diversità genetica e da variazioni dei tratti morfologici più elevate. Nel complesso, i maggiori risultati di questo capitolo hanno rivelato una continuità nell'evoluzione morfologica dei pesci della barriera corallina associata alla diversità genetica.

Durante lo svolgimento di questo lavoro ho trovato sia corrispondenze che differenze nel modo in cui le strategie ecologiche modellano la biodiversità dei pesci delle barriere coralline su scala micro- e macroevolutiva. Mentre la generazione della diversità dei cladi (in termini di ricchezza specifica) su scala macroevolutiva risulta associata ad una bassa connettività, la variazione morfologica tra le popolazioni è associata a una maggiore diversità genetica a livello di una metapopolazione, che generalmente è favorita dalla connettività. In particolare, i risultati suggeriscono quindi che metapopolazioni geneticamente ricche di diversità potrebbero essere in grado di adattarsi meglio ad una varietà di condizioni ambientali locali. In questo periodo di forti cambiamenti ambientali, è una priorità mantenere metapopolazioni ben connesse usando reti di Aree Marine Protette (MPAs, dall'inglese "Marine Protected Areas") ben progettate. Questa tesi fornisce dunque una migliore comprensione dei processi eco-evolutivi che modellano la biodiversità dei pesci delle barriere coralline, la quale è un prerequisito fondamentale per la preservazione del funzionamento dei processi che genereranno e manterranno la biodiversità dei pesci delle barriere coralline in futuro.