

THE BIODIVERSITY, BIOGEOGRAPHY AND EVOLUTIONARY HISTORY OF THE NORTHERN BASINS OF THE GREAT AFRICAN LAKES: THE ENIGMATIC FISH FAUNAS OF LAKES KIVU, EDWARD AND ALBERT REVISITED

SAMENVATTING

Context

De ichthyofauna van de bekkens van het Kivu-, Edward- en Albertmeer (KEA) in de noordelijke Oost-Afrikaanse riftvallei, is slecht gekend. Tegelijkertijd is het een van de meest enigmatische regio's vanwege zijn complexe ichthyogeografie, die het gevolg is van de turbulente tektonische geschiedenis en fluctuerende klimaatcycli. De drie meren herbergen elk een endemische groep haplochromine cichliden, waarvan een groot deel (her)beschreven moet worden. Aan de niet-cichliden in de regio is nog minder aandacht besteed.

Doelstellingen

Uitgaande van twee biogeografische scenario's uit de literatuur – de (gedeeltelijke) oorsprong van haplochromine cichliden 'out-of-Kivu' en het mogelijke bestaan van refugia in de regio tijdens de megadroogte, zo'n 15.000 jaar geleden – wilden we onderzoeken in welke mate de ichthyo-diversiteit van de regio gevormd werd door de geologische en klimatologische omstandigheden uit het verleden. Daarom voerden we een uitgebreid basisonderzoek uit naar de visfauna van de regio. Dit gebeurde met een multidisciplinaire aanpak, inclusief veldwerk, literatuur- en collectieonderzoek, morfometrische studies van enkele belangrijke groepen, het opzetten van een grote COI-barcode-database en een aanvullende studie van de volledige genoomsequenties van enkele belangrijke groepen. Op basis van deze gegevens werden conclusies getrokken over evolutionaire en biogeografische scenario's voor de vissen in de regio

Conclusies

Wat betreft het onderzoek naar de visdiversiteit hebben we een artikel gepubliceerd over de ichthyofauna van het Nyungwe-woud in Rwanda en een geannoteerde checklist van de visfauna van het Albertmeer-systeem opgesteld. Een geannoteerde checklist van de vissen van het Edwardmeer-systeem was al eerder gepubliceerd. Het opstellen van geannoteerde checklists lijkt misschien een triviale bezigheid, maar dat is het niet. Het vereist een gedetailleerde analyse van literatuur, databases en collecties. De aangehaalde cijfers voor het Albertmeer-systeem in het rapport, geven een idee van de complexiteit van dit werk. Met een gecombineerde morfometrische en genetische benadering hebben we een grote, nog onbekende diversiteit binnen het geslacht *Enteromius* ontdekt, met vier soorten in elk van de drie bestudeerde complexen (*E. apleurogramma*, *E. kerstenii*, *E. pellegrini*) in de regio. Het totale aantal endemische haplochromine cichliden van het Edwardmeer-systeem is nu 56, waarvan er 14 (her)beschreven zijn. Voor zo'n tien soorten worden de beschrijvingen voorbereid. Daarnaast vonden we in totaal twaalf soorten haplochrominen in het Albertmeer, waarvan er zeven nog niet beschreven zijn.

We publiceerden een artikel over DNA-barcodering in het Edwardmeer, waarvan de kracht lag in de bijna volledige dekking van de ichthyofauna. Vervolgens breidden we het onderdeel DNA-barcodering uit en produceerden we vijftien COI ML-bomen (op familie-, subfamilie- of genusniveau) voor de visfauna van de KEA-regio (exclusief haplochrominen en *Enteromius*), op pan-Afrikaans niveau, inclusief alle andere Afrikaanse vertegenwoordigers die in publieke databases (GenBank en Bold) voorkomen. Deze DNA-barcoderingresultaten leverden extra nieuwe soorten en nieuwe waarnemingen op voor verschillende groepen in de regio. Het bracht ook taxonomische problemen aan het licht in bijna elke onderzochte groep, maar bovenal onderstreepte het de problematische kwaliteit van de identificaties in de openbare databases (GenBank en Bold). Dit was een eye-opener en wijst op een mogelijk probleem voor de wetenschappelijke gemeenschap die Afrikaanse vissen bestudeert. Deze gegevens worden steeds vaker gebruikt en zonder meer geaccepteerd in vergelijkende analyses, en niet alleen in barcodeonderzoek.

Het geslacht *Enteromius* werd onderzocht met een multidisciplinaire aanpak. We publiceerden over de nog onontdekte soortenrijkdom van de zaagvinbarbelen (sawfin barbs) in de regio en hun complexe evolutionaire geschiedenis. Dit bevestigde onze eerste resultaten; wat als soorten wordt beschouwd zijn eigenlijk soortencomplexen, elk bestaande uit verschillende sterk gedivergeerde afstammingslijnen. Deze afstammingslijnen, die wij als soorten beschouwen, hebben meestal een allopatrische verspreiding, zijn genetisch zeer divergent (lange scheidingsperiode) maar vertonen morfologisch een bijna-statische situatie zonder ecomorfologische adaptieve kenmerken. Dit is een vrij unieke situatie bij zoetwatervissen. Een van de interessante maar raadselachtige bevindingen is de aanwezigheid, in alle drie de bestudeerde complexen, van een laagland- en een hooglandsoort binnen het Edward-stroomgebied. We passen momenteel biogeografische en genomische methoden toe om meer te weten te komen over het evolutionaire scenario hierachter. Voor het grootschalige fylogenetische en biogeografische kader werd een pan-Afrikaanse database samengesteld met meer dan 1000 COI-barcodes.

De meren Albert, Edward, Kivu en Victoria worden bewoond door zo'n 700 nauw verwante soorten haplochromine cichliden die op zeer korte tijd explosief adaptief geradieerd zijn. Elk van deze soorten leeft in één enkel meer, en veel soorten lijken sterk op elkaar. Dankzij de grote soortendekking die we hebben verkregen van de haplochrominen in het KEA-gebied, konden we veel gevallen van sterke ecomorfologische gelijkenis tussen soorten uit de verschillende meren documenteren, waaronder die van het minder gekende Albertmeer. Onze analyses van het volledige genoom lieten sterke signalen zien van convergente evolutie tussen groepen en snelle divergentie binnen groepen, naast een zwakker signaal van convergentie binnen groepen. We ontdekten dat het scenario van een hybride Congo-Nijl oorsprong van de supergroep in het Victoriameer veel complexer is dan eerder werd gedacht, in overeenstemming met een recente publicatie. We hebben belangrijke nieuwe elementen toegevoegd en het scenario verfijnd.

In een eerste stap van de volledige genomanalyse voor *Enteromius* hebben we het mitochondriale genoom geanalyseerd. We hebben aanwijzingen gevonden voor ten minste twee onafhankelijke

gebeurtenissen waarbij de controleregio, tRNA en ribosomale gen(en) zijn gedupliceerd. Gezien het beperkte aantal exemplaren suggereren deze resultaten dat dergelijke duplicaties vaker voorkomen. We analyseren momenteel de volledige genomen van zo'n 108 exemplaren om de evolutionaire geschiedenis van de taxa in de KEA-regio en aangrenzende regio's te ontrafelen. De mitochondriale afstammingslijnen en hun grote divergentie worden bevestigd door de genomanalyses.

De genomische analyse van *Clarias gariepinus* bevestigde het bestaan van een clusterpatroon dat overeenkomt met de belangrijkste biogeografische regio's in Afrika. Er is een duidelijke Kivu/Edward-clade, terwijl de exemplaren uit het Albertmeer deel uitmaken van een Nilotische clade. Exemplaren uit het Victoriabekken vormen een aparte clade met die uit het Tanganyikabekken. Deze nieuwe gegevens suggereren ook dat *C. gariepinus* zijn oorsprong vindt in Oost-Afrika, maar niet echt binnen de KEA-regio. De resultaten van een analyse van het volledige genoom van *Oreochromis niloticus* stonden in schril contrast met die van *C. gariepinus*. Er werd voor nijltilapia geen correlatie gevonden tussen fylogenie en geografische regio. Bijgevolg kon er ook geen evolutionair scenario worden afgeleid.

We hebben meegewerkt aan een meer toegepaste studie naar de commercieel belangrijke vissoorten in de regio. Overbevissing neemt toe en is alomtegenwoordig in de regio. Met name voor het Edwardmeer werden belangrijke informatie-lacunes gevonden die het duurzame beheer van de visbestanden belemmeren. Bovendien vonden we een slechte status bij 22 van de 24 onderzochte visbestanden uit de meren Edward, George, Albert, Kyoga en Victoria. Deze resultaten corresponderen met de dalende vangsten die in vele Afrikaanse regio's worden gemeld, als onderdeel van wat wij de 'stille crisis' noemen.

Introducties en translocaties nemen ook toe en vormen daarmee een steeds grotere bedreiging voor de inheemse fauna. Dit werd benadrukt in ons onderzoek in Nyungwe, maar is symptomatisch voor de hele KEA-regio. De meeste hiervan lijken het resultaat te zijn van ondoordachte of willekeurige pogingen in plaats van zorgvuldige overwegingen.

De biogeografische en evolutionaire scenario's voor de KEA-regio lijken zeer complex te zijn, met discrepanties tussen de verschillende visgroepen (zie hoger op). We vonden geen verder bewijs voor een algemene hypothese van migratie vanuit het Kivubekken. Gedetailleerde analyses, met name voor *Enteromius*, leverden geen aanwijzingen op dat de regio als toevluchtsoord fungeerde tijdens megadroogtes. Wat duidelijk is geworden, is de sterke ichthyofaunale verwantschap het Kivu- en het Edwardmeer, terwijl de verwantschappen tussen het Edward- en het Albertmeerbekken, die tijdens het Plioceen één paleomeer vormden, nu veel minder sterk zijn. Daarentegen zijn er in de verspreiding van vissoorten en in het bijzonder bij *Enteromius*, duidelijke aanwijzingen gevonden voor de oude verbinding (tot in het Pleistoceen) van de riviersystemen in het gebied (die destijds westwaarts stroomden) met het Congobassin.

Trefwoorden

Oost-Afrika, visdiversiteit, barcodering, Edwardmeer, biogeografie