

## Samenvatting

Uitheemse soorten die door menselijk handelen worden geïntroduceerd in nieuwe ecosystemen vormen een wereldwijde bedreiging voor natuurlijke levensgemeenschappen. Deze biologische invasies kan men gebruiken als 'natuurlijke experimenten', waarin ecologische en evolutionaire processen op een brede ruimtelijke schaal en over langere tijdsperiodes bestudeerd kunnen worden. Deze invasiestudies richten zich met name op predator-prooi relaties en competitieve interacties tussen invasieve en inheemse soorten en op de effecten van invasies op inheemse levensgemeenschappen. Voor het parasitisme, de meest voorkomende levensstrategie ter wereld, zijn de effecten van biologische invasies veel minder bekend. Ook binnen het parasitisme kunnen biologische invasies als natuurlijke experimenten worden gebruikt om bijvoorbeeld het effect van invasieve parasieten- en gastheersoorten op inheemse levensgemeenschappen te bestuderen. Het verschijnsel dat gastheren tijdens het invasieproces hun parasieten kunnen verliezen heeft in de literatuur bijzonder veel aandacht gekregen. Volgens de populaire verlies-van-vijand hypothese zijn invasieve gastheren zonder parasieten competitief sterker dan inheemse soorten die wel met hun parasieten moeten leven. Daarom kan het verlies van parasieten mogelijk bijdragen aan het succes van een invasieve soort. Sinds kort zijn er echter nieuwe ontwikkelingen binnen de onderzoeksvelden van de invasiebiologie en parasietenecologie en zijn er andere manieren ontdekt waarop invasieve soorten parasitaire relaties kunnen beïnvloeden. Tot dusver zijn al deze manieren echter nog nooit tegelijk bestudeerd voor een enkele invasieve soort.

In dit proefschrift speel ik in op deze kenniskloof. Ik onderzoek de talrijke manieren waarop een enkele invasieve soort, de Japanse oester *Crassostrea gigas*, parasitaire interacties in geïnvadeerde ecosystemen kan beïnvloeden. Deze invasieve soort heeft zich eerst vanuit Oost-Azië (het oorspronkelijke verspreidingsgebied) verspreid naar Noord-Amerika, waarna secundaire introducties volgden naar Europa en andere continenten. In de Europese Waddenzee, het belangrijkste onderzoeksgebied in dit proefschrift, vestigde de Japanse oester zich na een natuurlijke spreiding van oesterlarven vanuit oesterkwekerijen in Zeeland en de Noord-Duitse Waddenzee. Zoals in vele andere Europese kustgebieden komt de Japanse oester nu in grote dichtheden in de hele Waddenzee voor en zijn mosselbedden van de inheemse mossel *Mytilus edulis* getransformeerd tot complexe oesterriffen. In de Waddenzee wordt de Japanse oester met vijf macroparasieten geassocieerd, waarvan twee invasieve en drie inheemse parasietensoorten. Dit maakt de oesterinvasie in de Waddenzee tot een geschikt modelsysteem om de ontwikkeling van parasitaire relaties als resultaat van een enkele biologische invasie te bestuderen.

Het doel van mijn proefschrift was om de verschillende rollen van invasieve soorten in parasitaire interacties in geïnvadeerde ecosystemen te ontrafelen en om de daaropvolgende ecologische effecten te identificeren. Mijn specifieke doelen waren om **I**) een conceptueel kader te ontwikkelen om parasitaire interacties als gevolg van mariene invasies te bestuderen (*Hoofdstuk 2*), **II**) de diverse rollen van de Japanse oester (*Crassostrea gigas*) in parasitaire interacties in de Waddenzee te onderzoeken (*Hoofdstuk 3-6*), en **III**) de resulterende ecologische implicaties voor het Waddenzee-ecosysteem in kaart te brengen (*Hoofdstuk 7-9*). Het proefschrift eindigde met een algemene discussie waarin ik de resultaten in de bredere context van het ecosysteem beschreef en suggesties deed voor verder onderzoek (*Hoofdstuk 10*).

## Deel I - Mariene invasies en parasieten: een overzicht

In *Hoofdstuk 2* liet ik een conceptueel kader zien van zes manieren waarop invasieve soorten parasitaire interacties in geïnvadeerde mariene ecosystemen kunnen beïnvloeden. Daarvoor gaf ik een uitgebreid overzicht van alles wat tot nog toe bekend is over de rollen van invasieve soorten in parasitaire interacties. Dit betreft zowel de conceptuele ontwikkelingen als de empirische bewijzen die beschreven staan in de literatuur. Vervolgens bediscussieerde ik de ecologische en evolutionaire implicaties van elk van deze zes mechanismes voor de betrokken parasiet- en gastheersoorten. De volgende zes mechanismes zijn in *Hoofdstuk 2* geïdentificeerd en bediscussieerd:

1. *Verlies of vermindering van parasieten*: Invasieve soorten kunnen alle of sommige van hun eigen parasieten achterlaten in het oorspronkelijke verspreidingsgebied, wat kan leiden tot een competitief voordeel van invasieve ten opzichte van inheemse soorten in het geïnvadeerde ecosysteem (verlies-van-vijand hypothese).
2. *Parasieten-terugstroom*: Invasieve soorten kunnen geschikte gastheren zijn voor inheemse parasieten, wat kan leiden tot een uitbreiding van de inheemse parasietenpopulatie en vervolgens tot een verhoogde infectiegraad voor inheemse gastheersoorten.
3. *Introductie van vrijlevende parasitaire stadia*: Invasieve soorten kunnen zelf parasieten zijn die worden geïntroduceerd in een vrijlevend stadium (d.w.z. zonder gebruik van de gastheer, meestal microparasieten) en dan inheemse gastheren kunnen infecteren.
4. *Co-introductie van parasieten met hun gastheer*: Invasieve parasieten kunnen samen met hun invasieve gastheer worden geïntroduceerd.
5. *Co-introductie van parasieten en overstrom naar inheemse gastheren*: Invasieve parasieten kunnen samen met hun invasieve gastheer worden geïntroduceerd en vervolgens overstromen door inheemse gastheersoorten te infecteren.
6. *Verhindering van parasitaire transmissie*: Invasieve soorten kunnen als ongeschikte gastheren de transmissie van inheemse parasieten van de ene naar de andere inheemse gastheer verminderen.

## Deel II - Japanse oesters en parasiet-gastheer-interacties

In *Hoofdstuk 3* bestudeerde ik de effecten van de oesterinvasie in de Waddenzee op de verspreiding en dichtheden van parasieten in de inheemse gastheer, de mossel (*Mytilus edulis*), en de invasieve gastheer, de Japanse oester (*Crassostrea gigas*). In deze studie maakte ik gebruik van een hiërarchisch veldbemonsteringsschema op drie ruimtelijke schalen om de spreiding van parasieten in beide gastheersoorten te bepalen. Verder gebruikte ik gemengde statistische modellen om te identificeren welke onderliggende biologische en milieufactoren de belangrijkste invloed hebben op infectiegraden. Uiteindelijk liet ik zien dat de ruimtelijke spreiding van infecties en de onderliggende verklarende factoren specifiek zijn voor elke parasiet- en gastheersoort.

In *Hoofdstuk 4* onderzocht ik de betrouwbaarheid van de morfologische identificatie van twee invasieve parasitaire roeipootkreeftjes (copepoden), *Mytilicola orientalis* en *Mytilicola intestinalis*, die een belangrijke rol spelen in drie van de mechanismes die ik heb geïdentificeerd in Hoofdstuk 2. Deze twee parasietensoorten zijn van oorsprong beschreven op twee

verschillende continenten, maar komen nu samen in dezelfde gastheersoort (de mossel *M. edulis*) en op dezelfde locaties (de Waddenzee en Zeeland) voor, wat de identificatie van beide soorten bemoeilijkt. Door meerdere morfologische variabelen en multivariate statistiek te gebruiken, liet ik zien dat de invasie van beide *Mytilicola* soorten in Zeeland en in de Waddenzee een geval is van 'cryptisch-door-invasie'. Dat wil zeggen dat de twee soorten in het geïnvadeerde gebied niet betrouwbaar van elkaar onderscheiden kunnen worden op basis van morfologie, waardoor ze als cryptische soorten geïnterpreteerd kunnen worden (een fenomeen dat waarschijnlijk vaker voorkomt na soorteninvasies dan tot nu toe bekend is). Aan het eind van dit hoofdstuk doe ik aanbevelingen voor de identificatie van beide parasietensoorten wanneer deze samen in dezelfde gastheren en op dezelfde locaties voorkomen.

In *Hoofdstuk 5* gebruikte ik de aanbevelingen van Hoofdstuk 4 om de rol van de Japanse oester in zowel de co-introductie en parasitaire overstrom van *M. orientalis*, als de parasitaire terugstroom van *M. intestinalis* naar inheemse gastheersoorten te bepalen; twee mechanismes die eerder zijn geïdentificeerd in Hoofdstuk 2. Hiervoor gebruikte ik een uitgebreide veldbemonstering van 11 verschillende invasieve en inheemse weekdiersoorten in Zeeland en in de Waddenzee. De invasieve parasiet *M. orientalis*, die samen met de Japanse oester is geïntroduceerd, heb ik gevonden in drie inheemse schelpdiersoorten in de Waddenzee, wat een bewijs vormt voor het mechanisme van co-introductie en parasitaire overstrom. De parasiet *M. intestinalis*, die tot nu toe alleen in mosselen is gevonden, vond ik in deze studie niet in de Japanse oester. Er was dus geen bewijs voor parasitaire terugstroom van *M. intestinalis* naar inheemse mosselen via invasieve Japanse oesters.

In *Hoofdstuk 6* introduceerde ik een zevende, nieuw mechanisme waarop invasieve biobouwers, zoals Japanse oesters, parasitaire interacties kunnen beïnvloeden. Met een veldexperiment dat is uitgevoerd aan beide uiteinden van de Waddenzee, liet ik zien dat invasieve Japanse oesters via hun complexe habitatstructuur indirecte effecten kunnen uitoefenen op parasitaire interacties. Inheemse mosselen gebruiken de complexe structuur van oesterriffen als schuilplaats voor predatoren. De oester en de aanwezigheid van predatoren veroorzaken dus een gedragsverandering in mosselen, die zich naar de bodem en naar de bovenkant van de oestermatrix bewegen waar ze verschillende infectiegraden ervaren. Deze studie levert het eerste bewijs dat de fysieke structuur van een invasieve biobouwer indirect parasitaire interacties kan beïnvloeden.

### **Deel III – Ecologische implicaties**

In *Hoofdstuk 7* richtte ik me op de nieuwe parasitaire relatie tussen de invasieve copepode *Mytilicola orientalis* en de inheemse mossel *Mytilus edulis*. Door parasietenlarven te kweken in het laboratorium en mosselen gecontroleerd te infecteren, kon ik de effecten van de invasieve parasiet op zijn nieuwe gastheer (de mossel) onderzoeken. Terwijl de conditie van mosselen significant afnam door infecties met *M. orientalis*, werden de filtratiesterkte en de groei van mosselen niet beïnvloed door de parasiet. Met deze studie heb ik bewezen dat gecontroleerde experimentele infecties met *M. orientalis* gebruikt kunnen worden om de effecten van de parasiet op inheemse en invasieve gastheersoorten te bestuderen.

In *Hoofdstuk 8* onderzocht ik het mechanisme achter de afgenomen conditie van inheemse mosselen als resultaat van *M. orientalis*-infecties (Hoofdstuk 7). Ik gebruikte een stabiele-isotopen-analyse om de trofische relatie tussen *M. orientalis* en zijn nieuwe gastheer, de inheemse mossel, te bestuderen. De gemeten trofische verrijking van de parasiet in vergelijking met zijn gastheer bevestigt dat de parasiet zich voedt met gastheerweefsel. Verder kon ik met gemengde-

isotopen-modellen laten zien dat voedingsbronnen van de mossel (fytoplankton en microfyto benthos) ook kunnen bijdragen aan het dieet van de parasiet. Deze resultaten tonen aan dat de invasieve parasiet *M. orientalis* waarschijnlijk zowel een parasitaire als een commensalistische relatie heeft met zijn nieuwe gastheer.

In *Hoofdstuk 9* onderzocht ik of de trofische verrijking, die werd gevonden in *Hoofdstuk 8*, een algemeen patroon is in parasitaire relaties. Op basis van gepubliceerde literatuur over gemeten stabiele isotopen waarden van vele parasiet- en gastheertaxa is eerst een uitgebreide dataset opgesteld. Met een fylogenetische analyse werd vervolgens geen algemeen patroon gevonden in trofische verrijking of verarming in stikstof- en koolstofisotopen van parasieten in vergelijking met hun gastheren. Dit resultaat suggereert dat de conservatieve stabiele isotopen analyse, die in het verleden vaak gebruikt is om predator-prooi relaties te ontrafelen, niet geschikt is voor het analyseren van parasiet-gastheer-relaties. Het resultaat van dit onderzoek nodigt uit tot de ontwikkeling van een nieuw, algemeen kader voor de analyse van parasitaire trofische interacties.

### **Algemene discussie**

In *Hoofdstuk 10* presenteerde ik een overzicht van alle zeven mogelijke manieren (benoemd in de *Hoofdstukken 2* en *6*) waarop invasieve soorten parasitaire interacties in geïnvadeerde ecosystemen kunnen beïnvloeden. Vervolgens liet ik zien dat alle zeven mechanismes ook een rol spelen in de invasie van de Japanse oester in de Waddenzee en bediscussieerde ik de daarbij behorende resultaten uit mijn proefschrift. Verder gaf ik een literatuuroverzicht van het mechanisme van 'verlies van parasieten' en identificeerde ik vijf parasietensoorten die de oester heeft verloren gedurende het invasieproces, wat mogelijk heeft bijgedragen tot de initiële verspreiding van de oester. Daarnaast zijn literatuurbronnen gebruikt om microparasietensoorten (zoals bacteriën, virussen en protozoa) op te nemen in de samenvatting van de zeven mechanismes voor Japanse oesters. In het algemeen laat de samenvatting zien dat de introductie van de Japanse oester in de Waddenzee (en ook elders zoals in Zeeland) heeft gezorgd voor een scala aan complexe veranderingen in parasitaire interactiewebben, waar zowel invasieve als inheemse parasiet- en gastheersoorten bij betrokken zijn. Gedurende de invasie van een enkele soort kunnen daarom alle zeven bediscussieerde mechanismes tegelijk voorkomen.

Uit de grootschalige veldstudie die ik heb uitgevoerd (*Hoofdstuk 3*) blijkt echter dat deze parasitaire interactiewebben van elkaar verschillen binnen een ecosysteem. In de Waddenzee zorgen invloeden van het lokale milieu voor een sterke ruimtelijke spreiding in de dichtheid van parasieten in gastheren (mosselen en oesters), waardoor een verscheidenheid aan lokale interactiewebben wordt gecreëerd. Deze lokale interactiewebben kunnen verschillen in structuur (soortensamenstelling van parasieten en gastheren) en vorm (de aanwezigheid van interacties), maar ook in de sterkte van specifieke interacties tussen parasiet- en gastheersoorten.

De variatie aan parasitaire interactiewebben in een geïnvadeerd ecosysteem zal ook zorgen voor een variëteit aan effecten op gastheren en lokale levensgemeenschappen. Dit belemmert een algemene evaluatie van ecologische en evolutionaire implicaties op de schaal van het ecosysteem. Het is wel mogelijk om de implicaties op kleinere schaal te evalueren, maar alleen op de voorwaarde dat de lokale dichtheden van parasiet- en gastheersoorten bekend zijn. Uitgaande van lokale evaluaties in de Waddenzee, zullen parasitaire interacties met macroparasieten vooral inheemse gastheren negatief beïnvloeden (in het bijzonder de mossel *M.*

*edulis*), terwijl interacties met de meer virulente microparasieten vooral de invasieve Japanse oester zullen treffen.

Dit proefschrift heeft bijgedragen aan het ontrafelen van de complexe effecten van mariene invasieve soorten op parasitaire interacties in geïnvadeerde levensgemeenschappen. Er zijn echter nog steeds veel open vragen voor verder onderzoek. In de studies in dit proefschrift heb ik me in het bijzonder gericht op de mechanismes die invasieve met de inheemse soorten verbinden via parasitaire interacties. Toch zijn de interactiewebben met deze verbindingen nog versimpelde versies van de werkelijkheid, omdat er nog andere interacties tussen parasieten en gastheren bestaan, zoals bijvoorbeeld interacties tussen parasieten en indirecte parasitaire interacties. Al deze interacties tussen invasieve en inheemse soorten kunnen de structuur (soortensamenstelling) en vorm (aanwezigheid van interacties) van interactiewebben verder beïnvloeden door middel van de introductie van nieuwe knopen en schakels.

Concluderend laat het werk in dit proefschrift zien dat zelfs een enkele invasieve soort, geïllustreerd door de Japanse oester *Crassostrea gigas*, al verantwoordelijk kan zijn voor het vormen van verscheidene nieuwe en het veranderen van vele bestaande parasitaire interacties in geïnvadeerde ecosystemen. Gezien de grote hoeveelheid exoten die alleen al in de Waddenzee geïntroduceerd zijn (tenminste 49 soorten), moet het aantal biotische interacties die zijn toegevoegd en/of veranderd groot zijn geweest, waarbij elke type interactie mogelijk kan leiden tot ecologische en evolutionaire effecten voor inheemse mariene levensgemeenschappen. Het is een uitdagende taak om deze complexiteit aan veranderingen en de implicaties voor mariene ecosystemen in kaart te brengen. Toch zullen toekomstige studies in deze richting belangrijke inzichten geven in de rol van invasieve soorten in soorteninteracties, die mariene ecosystemen onder toenemende druk van biologische invasies zullen beïnvloeden.