

RÉSUMÉ

Titre: Histoire évolutive des symbioses entre les microsporidies et leurs hôtes amphipodes: contribution de l'étude de deux hôtes sur leurs aires de repartion géographiques.

Mots clés: Symbioses, phylogénie, phylogéographie, amphipodes, hôte parasite, microsporidies.

Résumé: Les microsporidies sont des endoparasites obligatoires, ils utilisent deux modes de transmission pour exploiter leurs hôtes. Certaines espèces utilisent la transmission verticale et d'autres la transmission horizontale. La première favorise la co-spéciation et la spécificité hôte-parasite, tandis que la seconde favorise les échanges de parasites entre espèces hôtes. Les amphipodes d'eau douce sont des hôtes privilégiés pour de nombreuses espèces de microsporidies, mais aucun schéma général de spécificité hôte-parasite ou de co-diversification n'émerge des recherches menées depuis trente ans.

Dans ce travail, la diversité des infections microsporidiennes, sur la base des données SSU rDNA, ont été évaluées dans deux complexes d'espèces de *Gammarus*, *G. roeselii* et *G. balcanicus*, sur l'ensemble de leur aire de répartition géographique, en s'appuyant sur des efforts d'échantillonnage importants (environ 100 sites et 2 000 individus). L'objectif de ce doctorat est (i) d'explorer la diversité microsporidienne présente dans les deux hôtes et leurs relations phylogénétiques; (ii) vérifier si la phylogéographie de l'hôte peut expliquer l'association hôte-parasite (co-diversifications ou récentes acquisitions à partir de la faune locale); (iii) proposer des scénarios d'histoire évolutive hôte-parasite pour expliquer la diversité et le schéma co-bio-géographique observé chez les deux espèces hôtes chez *N. granulosis*.

Le marqueur SSU d'ADNr a révélé un grand nombre de variants chez ces deux hôtes (c'est-à-dire 24 et 54 haplogroupes de, respectivement), regroupés en 18 taxons d'espèces, presque tous partagés entre les deux espèces hôtes. De nombreux haplogroupes de microsporidia appartenant à une espèce parasite donnée sont spécifiques à l'hôte, ce qui suggère un certain niveau de codiversification à cette échelle. Au sein de chacun des complexes d'espèces hôtes, la confrontation des phylogéographies des hôtes et des parasites suggère également un certain degré de co-diversification. Ceci reste néanmoins à confirmer, principalement parce que l'ADNr SSU

ABSTRACT

Tytuł: Ewolucja symbiozy pomiędzy mikrosporydiami i ich żywicielami, skorupiakami obunogimi: badania dwóch żywicieli w ich zasięgu geograficznym.

Słowa kluczowe: symbioza, filogeneza, filogeografia, skorupiaci obunogie, żywiciel-pasożyt, Mikrosporydia

Streszczenie: Mikrosporydia to obligatoryjne pasożyty wewnętrzne, wykorzystujące swoich żywicieli do transmisji pionowej lub poziomej. Podczas gdy pierwszy sposób transmisji może promować kospecjację i najczęściej jest specyficzny względem żywiciela, ten drugi może promować zdolność od infekowania wielu gatunków żywicieli. Słodkowodne skorupiaci obunogie są żywicielami wielu gatunków mikrosporydii, ale nie jest znany ogólny wzorzec swoistości i kodywersyfikacji żywicieli.

W mojej pracy doktorskiej oceniono stopień zakażenia mikrosporydiami, zidentyfikowane za pomocą rDNA SSU, w dwóch kompleksach gatunków z rodzaju *Gammarus*: *G. roeselii* i *G. balcanicus*, w ich całkowitym zasięgu geograficznym (ok. 100 stanowisk i 2000 osobników dla każdego gatunku) w celu (i) oceny różnorodności mikrosporydii zidentyfikowanych u tych dwóch żywicieli, jak i ich relacji filogenetycznych; (ii) przetestowania, czy historia filogeograficzna żywiciela mogła mieć wpływ na zespół żywiciel-pasożyt (kodywersyfikacja lub niedawne nabycie pasożyta od lokalnej fauny); (iii) zaproponowanie scenariusza historii ewolucji układu żywiciel-pasożyt w celu wyjaśnienia różnorodności i kobiogeograficznego wzoru obserwowanego u dwóch gatunków żywicieli na przykładzie *N. granulosis*.

Na podstawie markera SSU rDNA wykazano dużą liczbę wariantów mikrosporydii (tj. liczba wyznaczonych haplogrup wyniosła odpowiednio 24 i 54), zgrupowanych w 18 gatunków, z których prawie wszystkie są wspólne dla dwóch gatunków żywicieli. Jednak wiele haplogrup w obrębie danego gatunku pasożyta jest specyficznych dla gatunku żywiciela, co sugeruje kodywersyfikację żywiciel-pasożyt. W obrębie każdego kompleksu gatunków badanych obunogów, podczas gdy porównanie filogenezy żywiciela i pasożyta mogła sugerować pewien stopień kodywersyfikacji, stwierdzono, że wzorce te muszą zostać potwierdzone poprzez bardziej

ABSTRACT

Title: Evolutionary histories of symbioses between microsporidia and their amphipod hosts : contribution of studying two hosts over their geographic ranges.

Keywords: Symbioses, Phylogeny, Phylogeography, Amphipods, Host-Parasite, Microsporidia

Abstract: Microsporidia are obligate endoparasites, exploiting their hosts with either vertical or horizontal transmission. While the former may promote co-speciation and host-specificity, the latter may promote shifts between host species. Freshwater amphipods are hosts for many microsporidian species, but no general pattern of host specificity and co-diversification is known.

In my PhD work microsporidian infections, identified with SSU rDNA, were assessed in two *Gammarus* species complexes, *G. roeselii* and *G. balcanicus*, over their full geographic ranges (each *c.* 100 sites and 2000 individuals) in aim of (i) exploring the microsporidian diversity present in both hosts and their phylogenetic relationships; (ii) testing if the host phylogeographic history might have impacted host-parasite association (co-diversifications or recent host-shifts from local fauna); (iii) proposing the host-parasite evolutionary history scenarios to explain the diversity and co-bio-geographical pattern observed in the two host species between using *N. granulosis* as a model.

The SSU rDNA marker revealed a high number of microsporidian variants (*i.e.* haplogroups, 24 and 54, respectively), clustered into 18 species-level taxa, almost all being shared between the two host species. However, many microsporidian haplogroups within a given parasite species are host-specific, suggesting host-parasite co-variation. Within each host species-complex, while the confrontation between hosts and parasites phylogeography suggested some degrees of co-diversification, these patterns remain to be confirmed, mainly as SSU rDNA reached its limits in phylogenetic information content in that matter.

Strikingly, almost all of these microsporidia taxa were previously detected in other gammarids, mainly within the genus *Gammarus*, but also in other genera of Gammaridae. Some were already clearly recognised parasite taxa associated with amphipods: *Nosema granulosis*, *Dictyocoela roeselum*, *D. muelleri*, *D. roeselum*, *D. duebenum*, *D. berillonum*, *Cucumispora*

roeselium, *C. ornata*, *C. dikerogammari*, *Microsporidium* sp 515 and *Microsporidium* sp 505). Many times, my results increased host taxonomic spectrums and extended geographic ranges (often widely). Some other taxa were known to be extremely rare, having scarce literature records often with few or even very few geographic records and being not fully described. My PhD work either extend host taxonomic spectrum and/or deeply extend geographic ranges for these taxa. It allowed a reappraisal for such taxa, changing their status from puzzling anecdotic association to potentially overlooked established associations for amphipods.

Among the most common parasite species detected in *G. roeselii* and *G. balcanicus*, a few were clearly established in the literature as vertically transmitted and having a feminizing effect on their hosts. In *G. balcanicus*, the only species for which it could be logistically tested, we were unable to confirm this feature, showing that a single microsporidia species cannot be considered as totally vertically-transmitted through its entire host spectrum.

Furthermore, focusing on *N. granulosis*, the use of an additional marker, i.e. RPB1, allowed: i) to clearly identify divergent clades (while SSU rDNA was inconclusive) and ii) suggested that some peculiar strains of these supposedly feminizing parasites are not transmitted vertically and not feminizing at all. In addition, for *G. roeseli*, a within-parasite-species polymorphism could exist relative the transmission routes, one lineage being associated with vertical transmission, the other with horizontal transmission. These results are still preliminary, mainly associated with incomplete gammarid host and parasite taxa sampling, and need running further experiments to confirm our hypotheses.

