

The cerato-mandibular ligament: a key trait in the diversification of damselfishes (Pomacentridae)

Olivier Damien

Thesis submitted to obtain the degree of Doctor in Sciences
(Biology) Academic year (2014-2015)

Jury composition:

Prof. **M. J.-P. Thomé**, president (Ulg)

Prof. **M. Thiry** (Ulg), Dr. **A. Herrel** (MNHN, Paris), Dr. **S. Van Wassenbergh**
(UAntwerpen), Dr. **M. Denoël** (Ulg)

Dr. **B. Frédérick**, co-supervisor (Ulg), Prof. **E. Parmentier**, supervisor (Ulg)



Université de Liège
Faculté des Sciences



Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Evolutive

Prof. E. Parmentier

Abstract

The damselfishes (Pomacentridae) are one of the most conspicuous fish radiations in rocky and coral reefs. Despite of this recognized success, no hypothesis has been emitted to explain this extraordinary radiation. Sometimes, the evolutionary success of a taxon can be explained by a key innovation that enables it to interact with its environment in an original way. Damselfishes possess a particular ligament, called cerato-mandibular (c-md) ligament, joining the ceratohyal of the hyoid bar to the coronoid process of the angular of the mandible. This ligament enables the damselfish to slam shut its mouth in a few milliseconds (2-4 ms). A few years ago, it has been discovered this movement provokes teeth collision, emitting a sound that is used in various behavioural contexts. However, because of its relation with the oral jaws, we expected the c-md ligament to have a larger influence on the evolutionary success of damselfishes by its involvement in other tasks such as feeding behaviour. The present thesis first investigated the feeding mechanisms in six damselfish species representing the taxonomic and trophic diversity of the family: the zooplanktivorous *Abudefduf troschelii*, *Amphiprion clarkii* and *Chromis chromis*, and the grazers *Neoglyphidodon nigroris*, *Stegastes leucostictus* and *Stegastes rectifraenum*. Although no role of the c-md ligament has been found for zooplanktivory, we highlight this ligament plays a major role in the grazing of filamentous algae. The c-md ligament allows grazers to perform accurate bites on small filamentous algae which they feed on. Moreover, the c-md ligament represents a novel way to close the mouth in addition to the *adductor mandibulae* complex. That duplication of mouth closing systems mitigates one of the most common functional trade-off in musculo-skeletal systems, the one between force and speed transmission. A study on 32 damselfish species revealed that the *adductor mandibulae* are well-suited for force transmission in grazers. However, those species are also able to close their mouth very quickly thanks to the c-md ligament. That functional decoupling is very useful for grazers for which a fast bite allows the seizure of the small algae with accuracy and a forceful bite allows extracting them from the substrate. The farming behaviour is an unusual activity in fishes

that is widespread in damselfishes and consists of the managing of algae crops on a small territory. The c-md ligament would be the key innovation allowing the emergence of such a behaviour sustaining the fitness of the grazing species and diversification of the family through its evolutionary history. We also discovered that some zooplanktivorous damselfish lineages lack the c-md ligament. The study of numerous species (126) revealed those lineages have colonized a distinct morpho-functional space, unoccupied by species with the c-md ligament. Those species have more elongated body and jaws, characteristic of species preying upon elusive planktonic animals in the water column. A functional analysis on 15 species showed that the lineages without the c-md ligament diverged functionally towards a high ram-feeding mode to capture their prey. The loss of the c-md ligament may have thus acted as a release of evolutionary constraints promoting the exploration of new adaptive zones. Finally, this thesis highlights that both presence and absence of the c-md ligament have shaped and sustained the diversification of the family, making this trait a major element through the evolutionary history of Pomacentridae.

Résumé

Au niveau des récifs coralliens et rocheux, les poissons demoiselles (Pomacentridae) représentent de loin l'une des radiations de poissons les plus impressionnantes. A ce jour, aucune hypothèse n'a néanmoins été avancée pour expliquer, du moins en partie, une telle radiation. Le succès évolutif d'un clade peut parfois être dû à une innovation clé permettant à ce clade d'exploiter différemment son environnement. Les poissons demoiselles possèdent un ligament particulier, le ligament cérato-mandibulaire (c-md), qui joint le cératohyal de la barre hyoïdienne au processus coronoïde de l'angulaire de la mandibule. Il y a quelques années, il s'est avéré que ce ligament permettait aux poissons demoiselles de refermer leur bouche en seulement quelques millisecondes (2 à 4 ms). Cette fermeture très rapide de la bouche induit une forte collision des dents produisant un son. Ce signal sonore est utilisé par les poissons demoiselles dans de nombreux contextes comportementaux. Par ses relations avec la

mâchoire inférieure, il est cependant difficile de considérer que le rôle du ligament c-md soit uniquement limité à la production de son. Le mouvement à l'origine des sons pourrait en fait être une exaptation d'un mouvement de fermeture de la bouche utilisé lors de fonctions de base comme la prise de nourriture. Au cours de cette thèse, nous avons dans un premier temps étudié les mécanismes de prise de nourriture chez six espèces de poissons demoiselles, représentant à la fois la diversité taxonomique et trophique de la famille : les espèces zooplanctonophages *Abudefduf troschelii*, *Amphiprion clarkii* et *Chromis chromis* et les espèces brouteuses *Neoglyphidodon nigroris*, *Stegastes leucostictus* et *Stegastes rectifraenum*. Bien que le ligament c-md ne joue aucun rôle dans la zooplanctonophagie, nous avons découvert que ce trait morphologique est essentiel au broutage d'algues filamenteuses. Le ligament c-md permet de réaliser des morsures précises sur ces petites algues de quelques millimètres de long. De plus, le système de fermeture de bouche est dupliqué par ce ligament, les adducteurs de la mandibule n'assumant plus seuls ce rôle. Cette duplication permet d'atténuer l'un des compromis fonctionnels généralement rencontrés au sein des systèmes musculo-squelettiques, celui entre la transmission de vitesse et de force. En effet, nous avons mis en évidence, grâce à une étude sur 32 espèces de poissons demoiselles, que les adducteurs de la mandibule des espèces brouteuses avaient une configuration favorisant la transmission de force. Ces espèces, grâce au ligament c-md, sont cependant aussi capables de fermer leur bouche de façon très rapide. Ce découplage fonctionnel entre la force et la vitesse est très avantageux pour les espèces brouteuses, une fermeture rapide de la bouche leur permettant de saisir les petites algues avec précision et une fermeture puissante de les arracher du substrat. Le comportement fermier est une activité très particulière chez les poissons mais qui est largement répandue au sein des Pomacentridae. Ce comportement consiste au maintien sur de petits territoires de véritables cultures d'algues filamenteuses dont le poisson « fermier » se nourrit. Le ligament c-md serait l'innovation clé ayant permis l'émergence d'un tel comportement innovateur, favorisant ainsi la compétitivité des espèces brouteuses et soutenant la diversification de la famille au cours de son histoire évolutive. Nous avons également découvert que certaines lignées d'espèces

zooplanctonophages ne possédaient pas de ligament c-md. En se basant sur l'étude de nombreuses espèces (126) nous avons montré que ces espèces avaient exploré un espace morpho-fonctionnel distinct de celui occupé par les autres espèces. Les poissons demoiselles sans ligament c-md ont des mâchoires et un corps plus allongés, éléments caractéristiques d'espèces se nourrissant de petites proies planctoniques dans la colonne d'eau. Une étude fonctionnelle sur 15 espèces a montré que ces espèces se différencient également par leur mode de capture de proies, appelé « high ram-feeding ». La perte du ligament c-md a donc pu libérer ces espèces de certaines contraintes évolutives, favorisant la colonisation de nouvelles zones adaptatives. Pour finir, cette thèse met en évidence que la présence, mais aussi l'absence du ligament c-md, ont façonné et soutenu la diversification de la famille, faisant de ce trait un élément majeur au cours de l'histoire évolutive des Pomacentridae.

Table of contents

<u>Chapter 1: General Introduction</u>	1
1. Context of the study	2
1.1 What can explain the success of a clade?	2
1.2 Key innovations	3
1.2.1 Key innovation definition	3
1.2.2 Link between key innovations and rapid lineages diversification	4
1.2.3 Coral and rocky reef fishes: a good source of morphological key innovations	7
1.3 What about damselfishes?	11
1.3.1 Functional novelties in damselfishes	12
1.3.2 Role of the cerato-mandibular ligament in the sound production of the clownfish <i>Amphiprion clarkii</i>	15
1.3.3 The sound production mechanism: a case of exaptation in damselfishes?	18
2. Aims and thesis outlines	19
2.1 Aims of the thesis	19
2.2 Thesis outlines	20
3. Generalities about Pomacentridae	22
3.1 Taxonomy	24
3.2 Trophic diversity	27
3.2.1 The main trophic guilds	27
3.2.2 The farming behaviour	30

3.2.3 Detritus as food for grazing damselfishes?	34
3.3 The damselfishes: an example of iterative radiation	35
4. Generalities about functional morphology of the skull in teleosts	39
4.1 Brief summary of the morphology of the skull in teleosts	39
4.2 Feeding mechanisms in Actinopterygii, the opening and the closing of the mouth	43
4.2.1 Mouth opening mechanisms	43
4.2.2 Mouth closing mechanisms	50
Part I: role of the cerato-mandibular ligament in the feeding behaviour of Pomacentridae	54
Introduction	55
<u>Chapter 2: Materials and Methods</u>	60
1. Specimens and husbandry	61
2. High-speed movies recordings	63
2.1 Feeding behaviour	63
2.2 Sound production	65
2.3 Transection of the cerato-mandibular ligament	65
2.4 Videos analyses	66
2.4.1 Selection of the variables measured	68
<u>Chapter 3: A morphological novelty for feeding and sound production in the clownfish <i>Amphiprion clarkii</i></u>	78
1. Aim of the chapter	79
2. Methods	79
2.1 Statistical analysis on the kinematic data	79

3. Results	80
3.1 The kinematic pattern of the sound production	81
3.2 The kinematic patterns of feeding mechanisms	83
3.3 Statistical comparative analysis of the kinematic patterns with the c- md ligament	86
3.4 Transection of the cerato-mandibular ligament	90
4. Discussion	91
<u>Chapter 4: The cerato-mandibular ligament, a key functional trait for grazing in damselfishes (Pomacentridae)</u>	96
1. Aim of the chapter	97
2. Methods	97
2.1 Statistical analysis on the kinematic data	97
2.2 3-D reconstruction of the head morphology	98
2.3 Sound recordings	98
2.3.1 Data collection	98
2.3.2 Statistical analysis	100
2.4 Bite rates	100
2.4.1 Data collection	100
2.4.2 Statistical analysis	101
2.5 Electromyography	102
3. Results	104
3.1 Sound	104
3.2 The kinematic patterns of biting and sound production	105
3.3 Transection of the cerato-mandibular ligament	109

3.4 Statistical comparative analysis	110
3.5 Bite rates	113
3.6 Electromyography	114
4. Discussion	115
4.1 Sounds in agonistic behaviour and grazing	115
4.2 What is the role of the cerato-mandibular ligament in <i>Stegastes rectifraenum</i> ?	116
4.3 What is the role of the <i>adductor mandibulae</i> ?	120
4.4 Functional complexity mitigates functional trade-offs	121
4.5 Ecological implications of the cerato-mandibular ligament	122
4.6 Sound production and feeding mechanism in damselfishes: how to kill two birds with one stone?	125
<u>Chapter 5: Insight into the biting diversity in damselfishes (Pomacentridae)</u>	120
1. Aim of the chapter	130
2. Methods	130
2.1 Statistical analysis on the kinematic data	130
3. Results	131
3.1 Kinematic patterns performed by the six species	131
3.2 Stereotypy	134
4. Discussion	134
4.1 No cerato-mandibular ligament, no slam shut of the oral jaws	134
4.2 Versatility in the use of biting-1 or biting-2 in damselfishes	136
4.3 The stereotypy of the cerato-mandibular ligament mechanism	139

Part II: Influence of the cerato-mandibular ligament on the morphological, functional, and ecological diversification of damselfishes **142**

Chapter 6: Anatomical decoupling leads to eco-functional divergence in damselfishes 143

1. Introduction 144

2. Materials and Methods 150

 2.1 Specimens and husbandry 150

 2.2 Kinematic and morphological data 151

 2.2.1 Data collection 151

 2.2.2 Statistical analyses 156

 2.3 Trophic data 158

 2.3.1 Data collection 158

 2.3.2 Statistical analyses 161

3. Results 163

 3.1 Functional analysis 163

 3.2 Trophic analysis 169

4. Discussion 171

 4.1 Trait decoupling and eco-functional divergence 171

 4.1.1 Functional specialization 172

 4.1.2 Trophic specialization 174

 4.2 Trade-off between ram and suction abilities? 175

Chapter 7: Breaking performance trade-offs by duplication of the biting system in damselfishes (Pomacentridae) 178

1. Introduction 179

2. Materials and Methods	183
2.1 Morphology of the <i>adductor mandibulae</i> system	183
2.2 Kinematic study	188
2.3 Co-evolution of the <i>adductor mandibulae</i> and cerato-mandibular ligament systems	190
3. Results	191
3.1 Ecomorphology of the <i>adductor mandibulae</i>	191
3.2 Kinematic analyses	192
3.3 Correlation between functional morphology of the cerato-mandibular ligament and the <i>adductor mandibulae</i>	195
4. Discussion	196
4.1 Trophic evolution and <i>adductor mandibulae</i> morphology	196
4.2 The decoupling of force-velocity trade-off	199
4.3 Macro-evolutionary decoupling of jaw closing systems	200
Part III	202
<u>Chapter 8: The ligaments joining the hyoid bar to the mandible in actinopterygians: is there a cerato-mandibular ligament in other clades than Pomacentridae?</u>	202
1. The “mandibulo-hyoid” ligament through actinopterygians	203
2. Is the cerato-mandibular ligament present in close relatives of Pomacentridae?	206
3. Homology between the cerato-mandibular ligament of Pomacentridae and Pseudochromidae?	207
<u>Chapter 9: General discussion and conclusions</u>	210
1. How the story started	211

2. The role of the cerato-mandibular during feeding	212
3. Advantages conferred by the cerato-mandibular ligament	216
3.1 The cerato-mandibular ligament confers surgical strike	217
3.2 The cerato-mandibular ligament decouples speed and force performances	219
3.3 The cerato-mandibular ligament: a key innovation?	218
4. The cerato-mandibular ligament a key innovation through evolution of Pomacentridae?	221
5. The cerato-mandibular ligament allows easy shift among a small number of trophic niches during evolution	223
6. The loss of the cerato-mandibular ligament opens new adaptive zones	225
7. General conclusions	226
8. Perspectives	228

Supporting information

References