



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## **Islands in the sky : species diversity, evolutionary history, and patterns of endemism of the Pantepui Herpetofauna**

Kok, P.J.R.

### **Citation**

Kok, P. J. R. (2013, May 28). *Islands in the sky : species diversity, evolutionary history, and patterns of endemism of the Pantepui Herpetofauna*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/20908>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/20908>

**Note:** To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/20908> holds various files of this Leiden University dissertation.

**Author:** Kok, Philippe Jacques Robert

**Title:** Islands in the sky : species diversity, evolutionary history, and patterns of endemism of the Pantepui Herpetofauna

**Issue Date:** 2013-05-28

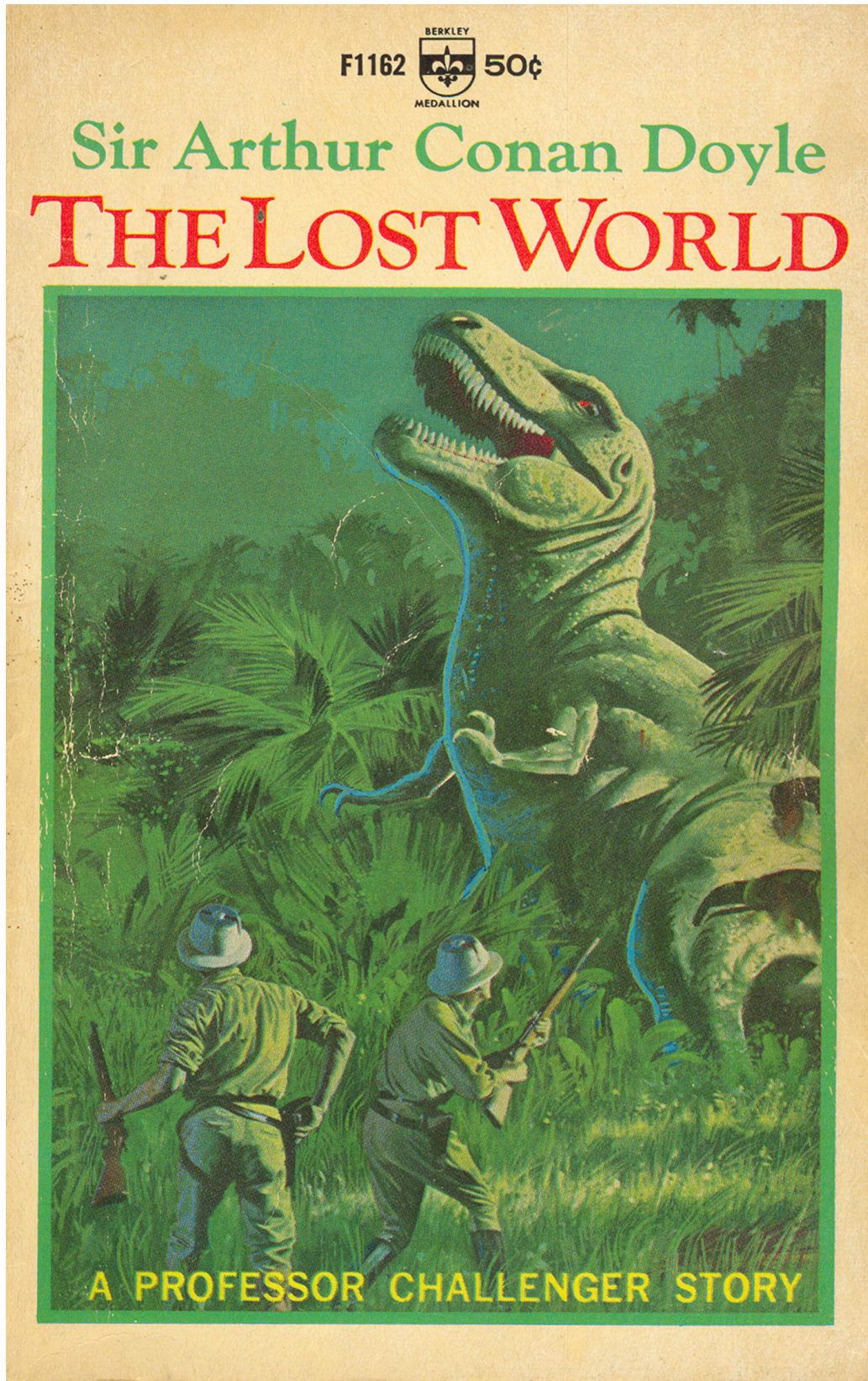
## NEDERLANDSE INLEIDING EN SAMENVATTING

Sinds Darwins evolutietheorie zijn het ontstaan van bestaande soorten en de evolutionaire oorzaken daarvoor in de Neotropen van centraal belang gebleven. Aangezien historische gebeurtenissen zoals verspreiding en vicariantie, genetische sporen (“footprints”) op intraspecifiek niveau achterlaten, zijn moleculaire fylogenieën het ideale werktuig om de evolutionaire verwantschappen van organismen, en hoe en wanneer ze divergeerden, te reconstrueren en te begrijpen. Moleculaire fylogenie-reconstructies en schattingen van de duur van divergentie geanalyseerd in de context van geologische gegevens kunnen helpen om sommige paleogeografische gebeurtenissen die anders moeilijk of onmogelijk gedateerd kunnen worden beter te begrijpen.

Zoals beschreven in Hoofdstuk 1 herbergt het noordwestelijke deel van Zuid-Amerika een gebied van spectaculaire en mysterieuze landschappen, Pantepui geheten. Traditioneel wordt Pantepui gezien als één van de belangrijkste centra van endemisme in de Neotropen, en het is beroemd om zijn typische tafelbergen met honderden meters verticale wanden en platte top, die boven de savannes en tropisch regenwoud uittorenen, voornamelijk in het Guayana gebied van zuidelijk Venezuela, in west-centraal Guyana en in het aangrenzende deel van noordelijk Brazilië. Deze tafelbergen, tepuis genaamd, hebben verticale wanden die tot aan 1000 m hoog kunnen zijn, waardoor zij in het horizontale vlak van elkaar gescheiden zijn, maar ook verticaal van hun directe omgeving. Een consequentie van deze isolatie is dat veel tepuis minder bezocht zijn dan de maan.

Tepuis zijn door erosie ontstane overblijfselen van Proterozoïsche (> 1,5 miljard jaar oud) zandsteensedimenten die gedurende 2 tot 6 miljoen jaar werden afgezet, ofwel in grote binnenmeren, ofwel in ondiepe zeeën. Deze enorme landmassa bleef begraven gedurende miljoenen jaren en werd vervolgens sporadisch, epirogenetisch opgeheven voordat ze door tektonische krachten, wind en verwerking werd geërodeerd, waardoor geleidelijk het hedendaagse sterk ingesneden tepuilandschap ontstond. Alhoewel de Precambrische geschiedenis van het gebied en de meeste erosieprocessen die tot het ontstaan van de tepuis leidden geen onderwerp zijn van verschil in opvatting, zijn de leeftijd, snelheid en grootte van de opheffing(en), evenals de snelheid van erosie van de sedimentlagen onderwerp van controverse en op zijn minst speculatief.

Een eeuw geleden publiceerde Sir Arthur Conan Doyle, sterk geïnspireerd door de tepui geomorfologie, één van zijn bekendste boeken: “The Lost World”, dat de bron vormde voor veel science fiction films. In Doyle’s boek komen er op een tepuitop dinosauriërs voor en een vergeten beschaving die daar miljoenen jaren geïsoleerd geleefd had (Fig. 1). Net zoals Conan Doyle hebben een aantal wetenschappers geloofd dat de Neotropische tepuis voornamelijk oude endemische vormen herbergden, sommige wellicht gelijktijdig met de dinosauriërs en stammende van voor de scheiding van Afrika en Zuid-Amerika. Echter, het onderwerp van Doyle’s boek blijft een mysterie tot op de dag van vandaag: hoe en wanneer diversificeerde de fauna van de tepuitoppen zich?



Figuur 1. Omslag van het boek “The Lost World” van Sir Arthur Conan Doyle, oorspronkelijk gepubliceerd in 1912. Het is fascinerend te zien hoe Doyle’s boek hypothesen betreffende de biogeografie van Pantepui heeft beïnvloed. Eén van de hypothesen is er zelfs naar genoemd: The Lost World Hypothesis.

Vanwege zijn ouderdom en sterk gefragmenteerde topografie werd aangenomen dat Pantepui een ideaal gebied zou zijn voor soortvorming, en tepuis zijn beschouwd als mogelijke vasteland tegenhangers van oceanische eilanden. Tepuis worden vaak “eilanden in de lucht” genoemd en hun toppen lijken inderdaad ideale plekken om relictsoorten te herbergen, geïsoleerd van de wereld gedurende miljoenen jaren. Echter, onze kennis betreffende het ontstaan en de diversificatie van de Pantepui biota is op zijn minst fragmentarisch, evenals de tepui fysiografie zelf. Dit heeft sommige auteurs ertoe gebracht het ontstaan van lokale biodiversiteit en endemisme te beschouwen als een nog niet opgelost vraagstuk.

Er zijn pogingen gedaan om dit mysterie op te lossen, maar onderzoek gebaseerd op moleculair fylogenetisch bewijs is buitengewoon zeldzaam en steunt op erg beperkte collecties. Alle hedendaagse hypothesen die het ontstaan en de diversificatie van de Pantepui biota proberen te verklaren, werden al geruime tijd geleden geformuleerd, en zijn grotendeels gebaseerd op “mobiele” organismen die zich door de lucht kunnen verspreiden (bv. vogels, vliegende insecten, planten). Vanwege hun veronderstelde betere verspreidingsmogelijkheden, zijn deze organismen misschien niet de beste modellen om het raadsel van Pantepui op te lossen. Kleine terrestrische vertebraten met beperkte verticale verspreiding, zoals amfibieën en reptielen, zouden (tenzij anders kan worden aangetoond) veel betrouwbaarder modellen zijn voor fylogeografische studies in zo’n sterk ingesneden landschap. Amfibieën en reptielen zijn de opvallendste vertebraten op de tepuitoppen en 68,5% van de soorten amfibieën en reptielen op tepuis zijn gerapporteerd als voorkomend op slechts één tepui, zodoende voeding gevend aan de opvatting dat zij ideale modellen zijn om de speciatieprocessen in Pantepui op te lossen.

De belangrijkste doelen van dit werk zijn zodoende: (1) beter begrip van de soortenrijkdom, de evolutionaire geschiedenis, de dynamiek van biotische uitwisseling tussen toppen van tepuis, en de patronen van endemisme van de Pantepui fauna, gebruikmakend van morfologische analyses en de moleculaire fylogenie van zes herpetofauna taxa; (2) nieuwe inzichten verschaffen in de geomorfologische evolutie van de tepuis, in het licht van de diversificatie van soorten amfibieën en reptielen afgeleid van moleculair fylogenie reconstructies en schattingen van de diversificatietijd.

De isolatie van de tepuis en de daarmee gepaard gaande technische moeilijkheden (en daaraan gecorreleerde financiële aspecten) om veldwerk in het gebied te verrichten, hebben de verzameling van exemplaren en weefselmonsters voor gedetailleerde en diepgaande fylogenetische analyses van grote datasets ernstig belemmerd. Het meeste veldwerk in het gebied werd verricht voordat er standaard weefselmonsters werden verzameld. De taak was daarom moeilijk en uitdagend omdat de studie bijna met niets begon.

De afgelopen jaren slaagden Ross MacCulloch, Bruce Means en ik erin om in totaal 21 tepuitoppen/massieven en vele hoogland- en laaglandgebieden te bezoeken in het oostelijke Pantepui gebied en andere gebieden in Guiana (van het hoogland van de Gran Sabana in Venezuela tot het laagland van Frans Guiana). We verzamelden daar exemplaren en weefselmonsters van een aanzienlijk aantal tepuitaxa van bijna alle op de tepuitoppen vertegenwoordigde families. Dit veldwerk leidde tot de ontdekking van een nieuw hagedisgenus en verschillende nieuwe soorten amfibieën en reptielen, waarvan er verschillende in de taxonomische hoofdstukken van dit proefschrift beschreven worden.

In Hoofdstuk 2 wordt de hagedis *Arthrosaura hoogmoedi* (Gymnophthalmidae) beschreven en worden de soortengroepen van het genus *Arthrosaura*, wijd verspreid in Amazonisch Zuid-Amerika, behandeld op basis van morfologische kenmerken. Het hoofdstuk behandelt ook het zeldzame voorkomen van een ondoorzichtig, geheel gepigmenteerd onderste ooglid in Gymnophthalmidae.

In Hoofdstuk 3 wordt *Pantepuisaurus rodriguessi*, een nieuw genus en een nieuwe soort gymnophthalmide hagedis beschreven. Verwantschappen met twee andere gymnophthalmide genera die kennelijk ook tot Pantepui beperkt zijn (*Adercosaurus* Myers & Donnelly, 2001 en *Kaieteurosaurus* Kok, 2005) worden besproken, evenals de noodzaak om dit nieuwe genus op te richten voor deze nieuwe soort, om taxonomische verwarring te voorkomen.

In Hoofdstuk 4 wordt een nieuwe soort pad, *Oreophrynella* (Bufonidae) beschreven en het presenteert nieuwe inzichten over de verspreiding van het genus en over de verwantschappen tussen de soorten (allemaal beperkt tot het Pantepui gebied), op basis van morfologische gegevens.

In Hoofdstuk 5 wordt de kikker *Anomaloglossus megacephalus* (Aromobatidae) van Maringma-tepui, Guyana, beschreven. Deze soort werd tot dan verward met *A. tepuyensis*, een taxon beschreven van Auyantepui in Venezuela.

In Hoofdstuk 6 wordt de beschrijving van de kikker *Pristimantis aureoventris* (Strabomantidae) gepresenteerd. Behalve de morfologische beschrijving bevat het hoofdstuk de beschrijving van de paringsroep van de nieuwe soort en aanvullende morfologische gegevens van de slecht bekende *P. yuruaniensis* (inclusief de paringsroep), evenals nieuwe inzichten betreffende de verspreiding van dit genus in Pantepui.

In Hoofdstuk 7 wordt de gymnophthalmide hagedis *Anadia mcdiarmidi* van de top van Auyan-tepui in Venezuela beschreven. *Anadia* is één van de weinige genera die vertegenwoordigd zijn in zowel de Andes als in Pantepui en is daarom van buitengewoon belang in Pantepui studies omdat het licht kan werpen op verspreidingsmechanismes.

Veldwerk verschaftte ook een beter begrip van de taxonomie en de verspreidingspatronen van slecht bekende tepuisoorten, en de resultaten van dit werk worden gepresenteerd in Hoofdstukken 8 en 9. In deze hoofdstukken worden soorten herbeschreven die voorheen slechts bekend waren van de oorspronkelijke beschrijving, en beschouwd werden als zijnde beperkt tot de bovenste hellingen van Mount Roraima. Behalve de herbeschrijving van de soorten bevatten de hoofdstukken beschrijvingen van kikkervissen en paringsroepen. Ook wordt het bekende verspreidingsgebied van de kikkers *Anomaloglossus praderioi* en *A. roraima* aanzienlijk vergroot.

Eén van de belangrijkste resultaten verkregen tijdens dit werk, is de eerste uitgebreide verzameling van weefselmonsters van verschillende geïsoleerde tepuitoppen. Dankzij deze verzameling kon voor het eerst de overall timing en de mate van biotische uitwisseling tussen tepuitoppen en de omringende hooglanden worden bestudeerd. In Hoofdstuk 10 wordt beschreven hoe fylogenetische analyse van twee mitochondriale genfragmenten die verschillend snel evolueerden (het relatief langzame 16S rDNA en het snel evoluerende ND1 mt1) onthulde dat er onverwacht lage genetische divergentie (zo laag als nul) was tussen soorten/populaties van vijf van de zes bestudeerde groepen die op verschillende

teputoppen voorkwamen. Ook tussen sommige soorten/populaties van tepuitoppen en hoogland populaties die als verschillende soorten waren beschreven, bleek de genetische variatie laag te zijn. De resultaten suggereren dat er tot kort geleden (Laat-Pleistoceen-Holoceen) uitgebreide uitwisseling was van fauna tussen momenteel geïsoleerde tepuitoppen, evenals tussen tepuitoppen en de omringende hooglanden. Deze uitwisseling had ook invloed op taxa die leven in sommige van de meest tepuispecifieke habitats en op de meest ontoegankelijke toppen. Indien de tepuis zo oud zijn als vaak gesteld, dan kan de jonge leeftijd van de bestaande tepuitop fauna alleen verklaard worden door actieve verspreiding tussen toppen via de tussenliggende hooglanden, gevolgd door uitsterven (bijvoorbeeld tijdens de ijstijden) in die hooglanden, of door passieve verspreiding (bijvoorbeeld door vogels of stormen). De zeer specifieke ecologische niche voorkeur van sommige taxa die beperkt zijn tot tepuitoppen, gekoppeld aan de uitzonderlijke topografie van de tepuis hebben actieve verspreiding waarschijnlijk beperkt. Er moet echter opgemerkt worden dat tijdschattingen voor de isolatie van individuele tepuis ruwweg variëren van het Krijt tot het Quartair, en de jongste schattingen, alhoewel op grote schaal genegeerd in biologische studies, zouden compatibel zijn met de lage genetische diversiteit en daarom vicariantie als een mogelijk mechanisme voor soortvorming open laten. Onafhankelijk van het mechanisme toont dit hoofdstuk dat, zelfs in kleine vertebraten die beperkt zijn tot alleen op de tepuitoppen aanwezige habitat, er tot recent gene flow was, waardoor voorkomen op een enkele tepui waarschijnlijk eerder een uitzondering dan een regel is.

In Hoofdstuk 11 wordt een algehele conclusie gepresenteerd, gekoppeld aan een kritisch overzicht van de hypothesen die trachten de oorsprong en de diversificatie van de Pantepui biota te verklaren, gezien in het licht van moleculaire fylogenie-reconstructie en schattingen van de divergentietijd. Er zijn verschillende theorieën gepresenteerd om de oorsprong en diversificatie van de Pantepui biota te verklaren, het merendeel gebaseerd op vogels, vervolgens uitgebreid tot planten en andere niet-vliegende organismen. De overheersende theorieën zijn in principe afgeleid van twee, vaak tegenstrijdige, mechanismes: organismen ontwikkelden zich *in situ* vanwege lange isolatie van tepuis (“oude” vicariantie), of taxa koloniseerden tepuitoppen gedurende glaciële-interglaciële perioden (“jonge” vicariantie). Dit laatste hoofdstuk probeert om een verklaring te geven voor het tijdsframe van geomorfologische evolutie van de tepuis en stelt daarbij een fylogenetisch gebaseerde hypothese voor diversificatie voor. Gegevens suggereren dat het ontstaan van Pantepui endemen geworteld is in het Paleogeen en dat de meeste herpetofaunistische diversiteitspatronen in Pantepui reeds ruim voor het Quartair waren uitgekristalliseerd. Fylogenie-reconstructies gekoppeld aan schattingen van diversificatietijd suggereren dat soortdiversiteit aanzienlijk werd gereorganiseerd tijdens of kort na perioden van klimaatinstabiliteit die voorkwamen in de periode van het late Mioceen tot vandaag. De resultaten tonen voornamelijk dat: (1) herhaaldelijk non-exclusieve processen die vicariantie en verspreiding suggereren diversificatie in Pantepui bevorderden, (2) de veronderstelling dat tepuis al waren gevormd en geïsoleerd in het Krijt (70-90 miljoen jaar geleden) niet alleen slecht overeenkomt met de meeste geologische gegevens, maar ook niet overtuigend wordt gesteund door de fylogenetische data, en (3) een periode van versnelde opheffing en sterke fragmentatie zou kunnen hebben plaatsgevonden in het Eoceen/Oligoceen (25-45 miljoen jaar geleden), met een meer recente periode (laat Mioceen tot Holoceen) waarin complete isolatie van individuele tepuitoppen plaatsvond.

