



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Developmental morphological diversity in caecilian amphibians: systematic and evolutionary implications

Müller, H.

Citation

Müller, H. (2007, November 8). *Developmental morphological diversity in caecilian amphibians: systematic and evolutionary implications*. Leiden University Press. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/12462>

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/1887/12462>

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

SUMMARY

Caecilians, or Gymnophiona, constitute one of the three extant orders of the Recent Amphibia and comprise about 170 named species in six families. They are the least known, major living tetrapod clade, which is probably mainly due to their largely subterranean habits and confinement to parts of the wet and seasonal tropics of South and Middle America, Africa and Asia. Because of their unusual skull morphology, as compared to frogs and salamanders, caecilians received considerable interest from early morphologists. With few exceptions, however, most studies on caecilian morphology have been restricted to investigations on adult material and were usually carried out on small samples. This led to uncertainties about bone homologies, because the heavily ossified, burrowing-adapted caecilian skulls are highly modified compared to the skulls of other amphibians, which in turn influenced hypotheses on the phylogenetic position of caecilians. I studied the development of the skull to: a) investigate what bones the caecilian skull is formed of and what their homologues are compared to other amphibians, b) survey and document the developmental diversity of caecilians and the evolution of cranial ontogeny and c) investigate the influences of different life-history strategies on skull development.

For a detailed investigation of caecilian skull morphology, I studied the development of the skull in *Hypogeophis rostratus*, a more derived caeciliid caecilian with direct development (Chapter 2). My results are in conflict with earlier studies (e.g. Marcus et al., 1935) that reported a much higher number of individual bones and their later fusion. In *H. rostratus* (and all other investigated taxa) no evidence is found for several of the reported ossifications, including supra-, infra- and basioccipital, epiotic, pleurosphenoid, preethmoid, posterior vomer, prepalatine, quadratojugal, postparietal, second coronoid, supraangular and complementary. Their previous description by Marcus et al. (1935) has been hugely influential in subsequent studies of caecilian skull morphology and amphibian evolution. Here it is argued that most of Marcus et al.'s reports of non-existent ossifications are based on false phylogenetic preconception,

misinterpretation of the observed morphology and technical error. No evidence is found that would argue for a close relationship with certain Paleozoic forms, such as Microsauria.

The plesiomorphic life history in caecilians, as in other amphibians, is oviparity with a free-living larva that undergoes a metamorphosis to transform into the adult-like morphology. The extent of metamorphic change that occurs during development, however, is largely unknown and very few descriptions of larval morphology exist of rhinatrematid and ichthyophiid larvae and virtually no information is available on the osteology and myology of those of uraeotyphlids and caeciliids. In chapter 3, the larval morphology and metamorphic changes in skull morphology and cranial musculature of rhinatrematid, ichthyophiid, uraeotyphlid and caeciliid (*Sylvacaecilia*, *Grandisonia*, *Praslinia*) caecilians are investigated, representing all genera for which free-living larvae are known. Based on both osteology and myology, it is argued that caecilians are derived from gymno- or zygokrotaphic ancestors and that stegokrotaphy, which is characteristic of the adult skull of most caecilians, evolved within Recent caecilians.

To investigate the influence of different life-histories on early skull development, the postembryonic development of the skull in the direct-developing caeciliids *Boulengerula taitanus* was studied and compared with that of the direct developing *Gegeneophis ramaswamii* and the more basal branching *Ichthyophis* cf. *kohtaoensis*, a form with free-living aquatic larvae. While hatchling *G. ramaswamii* have well-ossified skulls and resemble a miniature adult, *B. taitanus* has very immature hatchlings that have a similar degree of skull ossification to that of larval *Ichthyophis* sp. This is correlated with an extended period of post-hatching parental care in *B. taitanus*, during which juveniles triple in size and feed on the specially modified stratum corneum of their mothers' skin (Chapter 5). Direct development in caecilians is further characterized by ontogenetic repatterning and heterochronic shifts in certain developmental events compared to the more plesiomorphic ontogeny exemplified by *I. cf. kohtaoensis*.

As representative of a viviparous species, the ontogeny of the scolecomorphid *Scolecomorphus kirkii* was studied (Chapter 6). Foetuses and juveniles of *S. kirkii* show a highly unusual skull morphology that is characterized by a massively developed endocranium and a unique configuration of the dental arcades. These and other characteristics of young *Scolecomorphus* are indicative of a highly specialized life-history stage.

Chapter 7 provides a summary and synthesis of the thesis. The emerging picture of available published information, together with observations presented here, suggest a previously unsuspected degree of developmental diversity among caecilians, and the available phylogenetic data imply frequent independent evolution of derived reproductive traits such as viviparity and possibly also direct development. Based on developmental data it is further argued that caecilians are lissamphibians with temnospondyl affinities rather than closely related to lepospondyl microsaur.

SAMENVATTING

De wormsalamanders, of *Caecilia*, vormen één van de drie ordes van de klasse Amfibieën en omvatten ongeveer 170 soorten die onderverdeeld zijn in zes families. Het is de minst bekende, nog levende tetrapoden groep, wat waarschijnlijk te wijten is aan hun grotendeels ondergrondse levenswijze in Zuid en Midden Amerika, Afrika en Azië. Omdat hun schedel morfologie afwijkt van die van kikkers en salamanders, trokken wormsalamanders reeds vroeg de aandacht van morfologen. De meeste morfologische studies tot nu hebben zich gericht op volwassen exemplaren van wormsalamanders. Hierdoor zijn er onzekerheden wat betreft de homologie der beenstructuren omdat de zwaar verbeende schedels, aangepast aan het graven, enorm veranderd zijn in vergelijking met de schedels van andere amfibieën. Dit beïnvloedde de hypothesen omtrent de fylogenetische positie van wormsalamanders. Ik bestudeerde de ontwikkeling van de schedel om a) na te gaan uit welke beenderen de schedel van de wormsalamander gevormd is en welke hun homologen zijn in vergelijking met andere amfibieën, en b) de diversiteit in ontwikkeling van wormsalamanders te bestuderen en documenteren, en de invloed van verscheidene levensgeschiedenissenmerken op vroege ontogenese te onderzoeken.

Voor een gedetailleerde studie van de schedel morfologie in wormsalamanders bestudeerde ik in hoofdstuk twee de schedelontwikkeling in *Hypogeophis rostratus*, een verder gevorderde soort wormsalamander met directe ontwikkeling. Mijn resultaten zijn in tegenspraak met vroegere studies (zoals Marcus et al., 1935) die een veel groter aantal individuele beenderen en een latere vergroeiing beschreven. In *H. rostratus* (en alle andere onderzochte taxa) werd er geen bewijs gevonden voor de vermelde verbeningen, zoals de supra-, infra- en basioccipitale, epioticum, pleurosphenoideum, praeethmoideum, posterior vomer, praepalatinum, quadratojugale, postparietale, tweede coronoïde, supraangulaire en complementaire. De vorige beschrijving door Marcus et al. (1935) had een enorme invloed op de daaropvolgende studies omtrent schedelmorfologie van

wormsalamanders en de evolutie van amfibieën. Hier wordt er geargumenteed dat de meeste beschrijvingen van Marcus en collegae over niet-bestaande verbeningen gebaseerd zijn op foute fylogenetische veronderstellingen, misinterpretatie van de geobserveerde morfologie en technische fouten. Er is geen bewijs gevonden voor een nauwe verwantschap met bepaalde paleozoïsche vormen, zoals de *Microsauria*.

De plesiomorfe levensgeschiedenisvorm van wormsalamanders vergelijkbaar met die van andere amfibieën, namelijk eierlegend met een vrijlevende larve die een metamorfose ondergaat naar een vorm gelijkend op het volwassen stadium. De mate van verandering in die metamorfose is echter grotendeels onbekend, want er bestaan zeer weinig beschrijvingen van larvale morfologie in *Rhinatrematidae* en *Ichthyophiidae* larven, en er is bijna helemaal geen informatie voorhanden over de osteologie en myologie van de soorten behorende tot *Uraeotyphlidae* en *Caeciliidae*. Hoofdstuk 3 beschrijft de larvale morfologie en veranderingen die optreden gedurende de metamorfose in schedel morfologie en craniale musculatuur van wormsalamanders behorend tot de *Rhinatrematidae*, *Ichthyophiidae*, *Uraeotyphlidae* en de *Caeciliidae* (*Sylvacaecilia*, *Grandisonia*, *Praslinia*), alle genera waarbij vrijlevende larven beschreven zijn. Gebaseerd op zowel osteologie als myologie, wordt verondersteld dat wormsalamanders afstammen van gymno- of zygokrotafische voorouders en dat stegokrotafie, kenmerkend voor de volwassen schedel van de meeste wormsalamanders, geëvolueerd is binnen de recente amfibieën

Om de invloed van verscheidene levensgeschiedenissenmerken op vroege schedelontwikkeling te onderzoeken, werd de postembryonale schedelontwikkeling in de wormsalamander met directe ontwikkeling, *Boulengerula taitanus*, bestudeerd en vergeleken met deze in *Gegeneophis ramaswamii* en de meer basaal aftakkende *Ichthyophis* cf. *kohtaoensis*, een soort met een vrijlevende aquatische larve. Waar jongen van *G. ramaswamii* een goed verbeende schedel hebben, gelijkend op een volwassen stadium, heeft *B. taitanus* zeer onvolgroeide jongen met een gelijkaardig patroon van schedel verbening als de jongen van *Ichthyophis* sp. Dit is gecorreleerd met een verlengde periode van

ouderzorg bij *B. taitanus*, gedurende welke juvenielen verdriedubbelen in grootte en zich voeden met de speciaal aangepaste hoornlaag (*stratum corneum*) van hun moeders (Hoofdstuk 5). Directe ontwikkeling in wormsalamanders wordt voorts gekenmerkt door ontogenische ‘re patterning’ en heterochronische verschuivingen in bepaalde ontwikkelingsgebeurtenissen in vergelijking met de meer plesiomorfe ontogenie bij *I. cf. kohtaoensis*.

Als voorbeeld van een levendbarende soort werd de ontogenie van de scolecomorphide *Scolecormorphus kirkii* bestudeerd (Hoofdstuk 6). Foetussen en juvenielen van *S. kirkii* vertonen een hoogst ongewone schedelmorfologie die gekarakteriseerd wordt door een massief ontwikkeld endocranium en een unieke configuratie van de dentale arcaden. Deze en andere kenmerken van jonge *Scolecormorphus* wijzen op een zeer gespecialiseerde ontwikkeling.

Hoofdstuk 7 geeft een samenvatting en synthese van het proefschrift. De informatie uit de literatuur en de observaties die hier beschreven zijn, suggereren een ongekeerde diversiteit in ontwikkelingsvormen in wormsalamanders, en de fylogenetische data voorhanden wijzen op frequente onafhankelijke evoluties van afgeleide voortplantingskenmerken zoals levendbarendheid en mogelijk ook directe ontwikkeling. De ontwikkelingsdata in acht nemend, kan er verder geargumenteed worden dat wormsalamanders beschouwd kunnen worden als Lissamphibia met temnospondyle affiniteiten in plaats van een nauwe verwantschap met lepospondyle Microsauria.