

CONSIDERACIONES METODOLOGICAS SOBRE EL ANALISIS EVOLUTIVO: EL CASO DE LOS MORFOTIPOS VERTEBRALES ACTUALES Y FOSILES DEL GENERO TRITURUS (CAUDATA, SALAMANDRIDAE)

J. E. González y B. Sanchiz

RESUMEN

Se infieren cuantitativamente diversos modelos sobre la evolución del género *Triturus* (Caudata, Salamandridae), utilizando especies actuales y los representantes fósiles medibles más antiguos (Oligoceno basal de Hoogbutsel, Bélgica). Se obtienen diversas estimaciones variando los siguientes factores iniciales: a) número de especies fósiles; b) fórmula de cálculo de semejanza morfológica, y c) unidad anatómica esquelética. Se discute el número de especies presentes en Hoogbutsel mediante comparación con la variabilidad de las especies actuales. Estos modelos se comparan entre sí y con otros no fundamentados morfológicamente. La discrepancia es general entre las distintas inferencias, aunque es menor dentro del primer caso (a) y máxima en el segundo (b). Conjugando estos resultados se presenta un modelo evolutivo que integra a los restos fósiles.

Palabras clave: Biosistemática, metodología, evolución, *Triturus*, Caudata, Oligoceno.

ABSTRACT

Several multivariate models of the evolution of *Triturus* (Caudata, Salamandridae) are inferred using both living species and the oldest measurable fossils of the genus (Lowermost Oligocene, Hoogbutsel, Belgium). Dendrograms are obtained by changes on the following parameters: a) number of fossil forms; b) morphological distance estimation; and c) anatomical skeletal unit. The number of fossil species present at Hoogbutsel is discussed by comparison with the variability of living forms. The models are compared among themselves and with non-morphological ones. The lack of a perfect congruence seems to be a general phenomenon, although less evident concerning changes in the first case (a) and more conspicuous in the second (b) and third (c) cases. These results are combined in order to estimate a general evolutionary model that takes into account the fossil forms.

Key words: Biosystematics, methodology, evolution, *Triturus*, Caudata, Oligocene.

Introducción

Generalmente se admite que la inferencia de la historia evolutiva es objetivo principal, aunque no único ni específico, de la actividad paleontológica. Sin embargo, el cálculo de los límites de precisión con que se realiza esta inferencia mediante el registro fósil sólo ha sido objeto, hasta el momento, de muy escasa consideración. De hecho, la Paleontología de Vertebrados parece carecer de estimaciones sobre su propia fiabilidad en cuanto a la reconstrucción filogenética.

Pudiera argüirse que, puesto que la evolución histórica real nos es desconocida, no existe referencia fija alguna que permita la comparación en cuanto a su eficacia relativa de los diversos métodos de inferencia. Este argumento es sólo parcialmente aceptable. En primer lugar se dispone de inferencias filogenéticas y cronológicas, como las bioquímicas (conceptualmente sustentadas en rasgos aparentemente no sujetos a selección; ver, por ejemplo, revisión de Thorpe, 1982), totalmente independientes de las fundamentadas en base a la morfología, por lo que un análisis de su

Museo Nacional de Ciencias Naturales. C.S.I.C. J. Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

congruencia, que parece no ser absoluta (ver, por ejemplo, González, 1985; González *et al.*, en prensa, para casos batracológicos), puede permitir teóricamente una primera aproximación. Por otra parte, es posible examinar la discrepancia en los modelos evolutivos deducidos utilizando distintos métodos morfológicos y su estabilidad frente a la alteración de las variables y grupos taxonómicos iniciales.

Este trabajo pretende, dentro del contexto mencionado, evaluar comparativamente las distorsiones que se producen en la reconstrucción de la historia evolutiva de un grupo pequeño de vertebrados (entre los que se incluyen los fósiles de mayor antigüedad junto a las especies actuales) al variar el número de unidades taxonómicas, considerando un conjunto de restos fósiles muy similares como pertenecientes a una o varias especies (a⁻) y comparando su estabilidad relativa frente a cambios en: b) la fórmula aplicada para cuantificar la semejanza morfológica, y c) la unidad anatómica, analizando separadamente distintos elementos óseos.

Se ha seleccionado el género *Triturus* Rafinesque, 1815 (Amphibia, Caudata, Salamandridae) por disponerse tanto de restos fósiles susceptibles de ser analizados biométricamente, como de estimaciones filogenéticas basadas en caracteres cariológicos (Herrero, 1985), distancias genéticas (Frelow *et al.*, en prensa) y rasgos anatómicos distintos de los paleontológicos (González, 1985; González *et al.*, en prensa, y referencias allí).

Materiales y métodos

Especies actuales del género *Triturus*

El género *Triturus* está compuesto en la actualidad por una docena de especies similares que habitan la región Paleártica occidental (Thorn, 1968), y al que cabe razonablemente suponer monofilético (ver diagnóstico, por ejemplo, en Wake y Ozeti, 1969). En este trabajo se consideran las siguientes: *T. alpestris*, *T. boscai*, *T. cristatus*, *T. cyreni*, *T. helveticus*, *T. italicus*, *T. marmoratus*, *T. montandoni*, *T. vittatus* y *T. vulgaris*. Entre las admitidas actualmente sólo se excluyen *T. carnifex*, *T. dobrogicus* y *T. karelinii*, para especies o subespecies de *T. cristatus*, cuya separación específica se ha propuesto recientemente (Kalezic y Hedgecock, 1980). Se incluye en cambio a *T. cyreni* siguiendo a Herrero y Arano (en prensa) en su posible consideración como especie independiente. Respecto a procedencia, efectivos y técnicas de preparación y medición de este material puede consultarse González (1985).

Registro fósil del género *Triturus*

El relativamente escaso registro fósil válido de este género ha sido revisado ampliamente por Estes

(1981), y está constituido en su mayor parte, en cuanto a los restos mínimamente informativos por su grado de conservación, por formas del Neógeno terminal o del Cuaternario directamente atribuibles a especies vivientes. Además de esos restos se han detectado probables especies distintas en cinco localidades al menos: La Grive Saint Alban (Francia; Astariense; Estes y Hoffstetter, 1976); Hordle Cliff (Hampshire, Gran Bretaña, Eoceno terminal; Milner *et al.*, 1982); Dormaal (Bélgica, Eoceno inferior; Hecht y Hoffstetter, 1962); Hoeleden y Hoogbutsel (Bélgica; Oligoceno basal; Hecht y Hoffstetter, 1962). En los tres primeros casos los restos no son suficientemente completos ni/o numerosos como para permitir un mínimo tratamiento biométrico. Los dos primeros parecen poder relacionarse evolutivamente con los actuales *T. marmoratus* y *T. vittatus* (Estes y Hoffstetter, 1976; Milner *et al.*, 1982; Sanchiz *et al.*, en prensa), en tanto que el material de Dormaal, pendiente de estudio detallado, no ha sido adscrito a ninguna agrupación intragenérica.

Métodos y procedimientos morfométricos

Las medidas (ver fig. 1 y González, 1985) se han efectuado utilizando un micrómetro digital (precisión 0,001 mm), rodeando al 0,01 mm más cercano. Los datos fueron procesados, respecto a estadística básica y multivariante, mediante diversos programas del paquete BMDP (Dixon, 1981) en el Centro de Cálculo del C.S.I.C., Madrid. Las variables fueron transformadas en estos casos mediante el cálculo de su logaritmo decimal siguiendo los criterios de Lemen (1983), con objeto de reducir el componente alométrico debido al crecimiento continuo de estos animales. La distancia «M» de Cherry *et al.* (1978), se calculó con un programa elaborado por J. R. Elvira, del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Los dendogramas se obtuvieron a partir de las matrices de similitud empleando el ya clásico método UPGMA (ver, por ejemplo, Sneath y Sokal, 1973; Pielou, 1984). Ha sido posible cuantificar la congruencia entre los distintos dendogramas mediante aplicación de las técnicas recientemente desarrolladas por Penny y Hendy (1985).

Análisis paleontológico de Hoogbutsel (Bélgica)

Los restos de Hoogbutsel constituyen el registro más antiguo conocido analizable biométricamente (aún con muestras de efectivo muy reducido, circunstancia frecuente en paleobatracología), y será aquí tratado de la misma manera que la fauna actual. Las generalidades sobre la localización y contexto geológico de esta clásica localidad pueden encontrarse en Hecht y Hoffstetter (1962), quienes ya presentan un

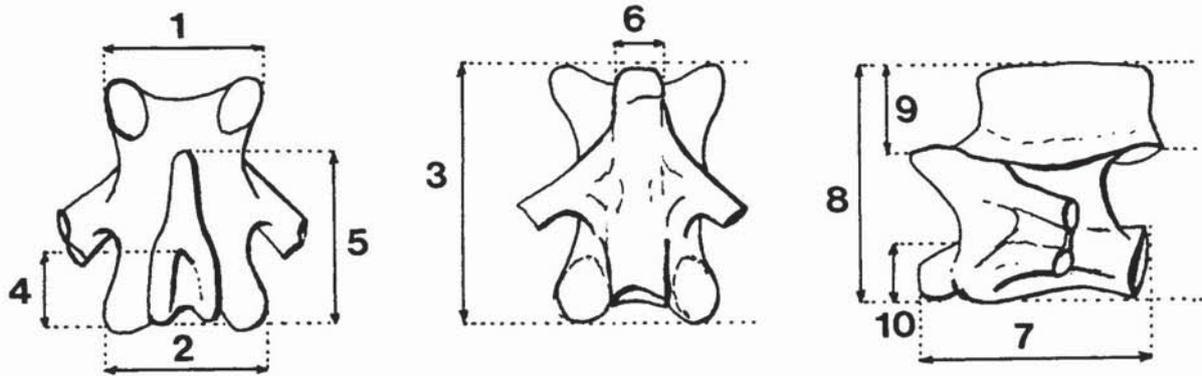


Fig. 1.—Definición de medidas vertebrales.

estudio preliminar sobre la herpetofauna del yacimiento. La edad se fija hoy día en Oligoceno basal (Rage, 1984). Respecto a urodelos, Hecht y Hoffstetter (1962) únicamente mencionan la existencia de gran cantidad de vértebras, que atribuyen a *Triturus* sin precisar sus relaciones intragenéricas. Según nos informó el profesor R. Hoffstetter (comunicación personal, 1981) se ha abandonado el proyecto de realizar un estudio más detallado de esa fauna. En nuestro caso hemos utilizado un material distinto al de Hecht y Hoffstetter (1962), procedente de la colección del Departamento de Sedimentología Comparada de la Universidad Estatal de Utrech (Holanda).

Material utilizado de Hoogbutsel atribuible a *Triturus*

Los restos son exclusivamente vértebras aisladas (fig. 2), observables tridimensionalmente. Entre ellas se han podido medir (tabla 1) 5 de probable rango V_2 , 12 del tronco medio y 2 sacros, de un total de más de 900 fragmentos, en su mayoría troncales, sólo estudiables cualitativamente.

Este material es claramente atribuible a *Triturus*, como lo indican los siguientes rasgos comunes: vértebras opistocélicas con cóndilo redondeado y diferenciado con respecto al centrum; ausencia de crestas ventrales verticales; láminas desarrolladas entre centrum y procesos transversos inferiores; parapófisis y diapófisis vertebrales bien distanciadas, aunque conectadas por lámina ósea en casi toda su longitud; arco neural no aplanado; zigapófisis con facetas articulares elípticas con ejes semejantes y ausencia de curvatura dorso-sagital; neurapófisis alta, bien desarrollada y con engrosamientos notorios de desarrollo variable en el sector medioposterior, aunque sin formar placa neuropofisaria. Esta combinación de rasgos no se ha detectado en nuestro examen, en muestras pequeñas, de los restantes géneros de la familia, pero sí en algunas especies de *Triturus*. Parece claro, por otra parte, que

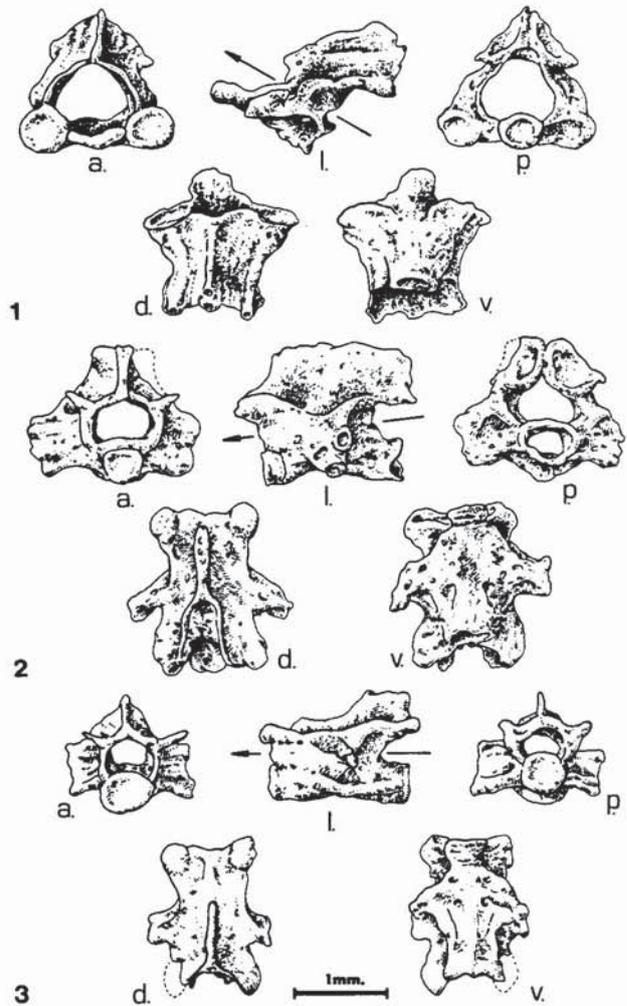


Fig. 2.—Restos vertebrales de *Triturus* del Oligoceno basal de Hoogbutsel (Bélgica): 1: Atlas. 2: Vértebra troncal tipo neurapofisis ensanchada (HC). 3: Vértebra troncal tipo neurapofisis no ensanchada (HS).—a: Norma anterior; d: dorsal; l: lateral; p: posterior; v: ventral.

Tabla 1.—Estadísticos básicos del material de Hoogbutsel (Bélgica). N=Efectivo de la muestra. \bar{x} =Media aritmética (en mm). S=Desviación típica. C.V.=Coeficiente de variación. Dada la estructura de V_2 , no procede la medición de las variables 6 y 7.

Variable	N	\bar{X}	S	C.V.
Vértebra rango 2				
1	5	1,304	0,106	8,12
2	5	1,256	0,092	7,31
3	5	1,742	0,257	14,74
4	5	0,558	0,409	73,32
5	5	1,152	0,119	10,37
8	5	1,908	0,597	31,27
9	5	0,488	0,104	21,36
10	5	0,384	0,029	7,75
Vértebra troncal (morfotipo HS)				
1	5	1,162	0,061	5,24
2	5	1,188	0,066	5,56
3	5	1,806	0,129	7,16
4	5	0,296	0,117	39,51
5	5	1,390	0,167	12,00
6	5	0,424	0,068	16,13
7	5	1,532	0,136	8,84
8	5	1,318	0,144	10,93
9	5	0,416	0,097	23,40
10	5	0,406	0,050	12,26
Vértebra troncal (morfotipo HC)				
1	7	1,333	0,085	6,36
2	7	1,356	0,102	7,54
3	7	2,110	0,158	7,50
4	7	0,577	0,140	24,25
5	7	1,559	0,200	12,85
6	7	0,463	0,092	19,90
7	7	1,761	0,146	8,30
8	7	1,470	0,128	8,67
9	7	0,421	0,108	25,62
10	7	0,411	0,027	6,64
Vértebra sacra				
1	2	1,535	0,021	1,32
2	2	1,625	0,120	7,39
3	2	2,180	0,000	0,00
4	2	0,715	0,233	32,63
5	2	1,545	0,035	2,28
6	2	0,540	0,057	10,47
7	2	1,900	0,071	3,72
8	2	1,425	0,276	19,35
9	2	0,290	0,212	73,14
10	2	0,405	0,021	5,23

se trata de una o varias especies diferentes de las conocidas, pero es preferible posponer su diagnosis y descripción formal al estudio del material depositado

en otras colecciones, donde quizás puedan encontrarse restos de otras partes del esqueleto que completen el conocimiento anatómico.

Dentro de las vértebras troncales y sacras se pueden distinguir dos tipos morfológicos según la estructura de la neurapófisis. En algunas ésta es prácticamente una lámina algo engrosada dorsalmente (fig. 2,3d), en tanto que en otras (fig. 2,2d) se produce un ensanchamiento de la neurapófisis, más marcado posteriormente y acentuando la imbricación intervertebral. Estos morfotipos han sido denominados HS (neurapófisis poco engrosada) y HC (neurapófisis engrosada) y sus valores biométricos se relacionan por separado en la tabla 1.

Delimitación del número de especies presentes en Hoogbutsel

La interpretación del registro fósil en cuanto a determinar cuantas especies de un mismo género se han encontrado asociadas en un yacimiento debiera guiarse por los patrones actuales de variabilidad, susceptibles de ser mucho mejor conocidos que los fósiles. En el caso que nos ocupa, la aparición de dos morfotipos vertebrales en Hoogbutsel puede interpretarse como variabilidad interespecífica, intraespecífica, ontogenética, intracolumnar o combinaciones de las anteriores. Entre las formas actuales, *T. boscai* y *T. montandoni* muestran asimismo neurapófisis engrosadas en vértebras de algunas zonas columnares, permitiendo una comparación directa. En este sentido, habiéndose analizado con detalle en otro lugar la variación intraespecífica e intracolumnar al respecto de *T. boscai* (González, 1985), utilizaremos esta especie como base de comparación.

Dentro del conjunto de vértebras troncales de Hoogbutsel, como hemos indicado, se observa la existencia de dos grupos morfológicos cualitativos. Una comparación biométrica multivariante entre ambos mediante la «distancia generalizada» D_M , de Mahalanobis (ver, por ejemplo, Cuadras, 1981), arroja un valor de 3,86 para 10 variables, en tanto que la distancia media entre pares de especies del género fue de 4,73, oscilando su rango entre 2,94 y 7,14. La distancia entre Hoogbutsel HS y HC es superior a la detectada entre especies como *T. vulgaris-T. alpestris* (2,98), *T. vulgaris-T. helveticus* (2,94), o *T. vulgaris-T. italicus* (3,04), y de una magnitud semejante a la existente entre *T. boscai-T. montandoni* (3,94), *T. alpestris-T. marmoratus* (3,87) o *T. montandoni-T. alpestris* (3,79), todas ellas razonablemente bien diferenciadas en la actualidad. Debe tenerse en cuenta que para estas comparaciones se utilizaron muestras de una misma clase de edad (adultos reproductores), lo que no cabe suponer necesariamente de la muestra fósil.

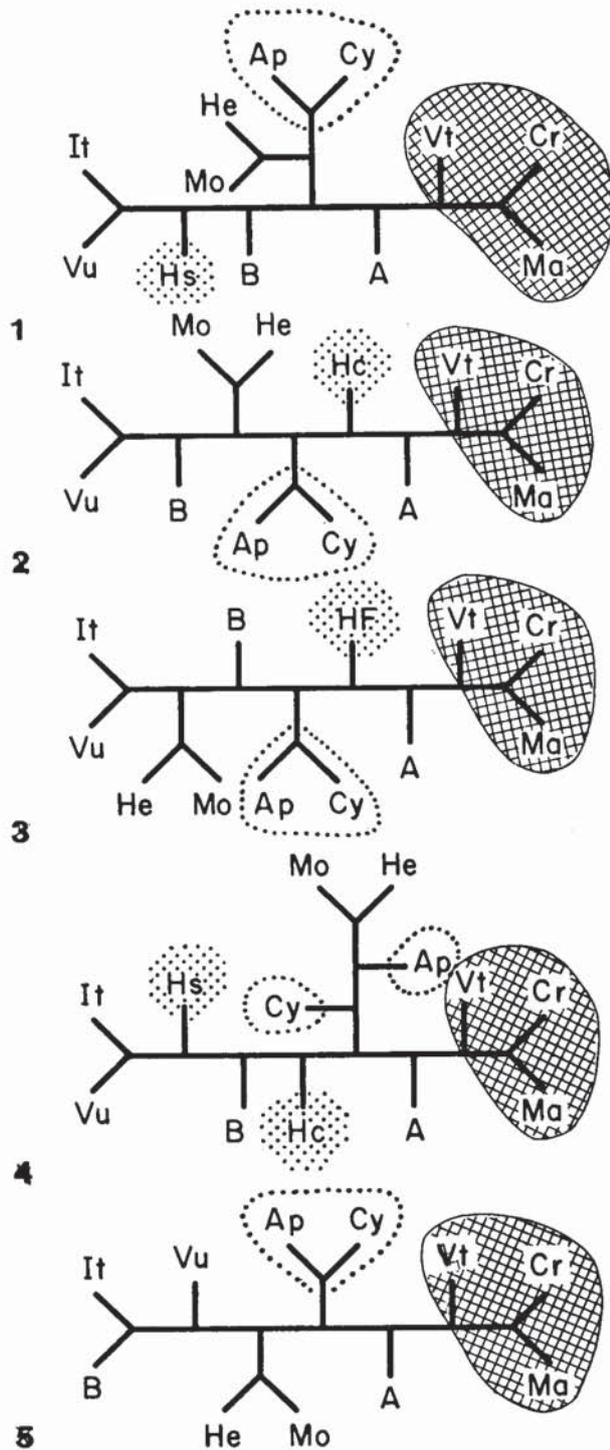


Fig. 3: Dendrogramas UPGMA para V_6 variando el número de especies fósiles consideradas. 1: Hoogbutsel morfotipo HS; 2: HC; 3: HS+HC; 4: HS y HC; 5: sin fósiles.—A=Antecesor común. Ap=*T. alpestris*. B=*T. boscai*. Cr=*T. cristatus*. Cy=*T. cyreni*. He=*T. helveticus*. It=*T. italicus*. Ma=*T. marmoratus*. Mo=*T. montandoni*. Vt=*T. vittatus*. Vu=*T. vulgaris*. Hc y Hs=Morfotipos de Hoogbutsel. HF=HC+HS.

Tabla 2.—Congruencia entre dendrogramas según el número de especies fósiles consideradas. HC y HS=morfotipos vertebrales de *Triturus* en Hoogbutsel

	HS	HC	HS+HC	HS y HC	Sin fósil
HS	—	—	—	—	—
HC	6	—	—	—	—
HS+HC	6	2	—	—	—
HS y HC	2	8	8	—	—
Sin fósil	4	2	4	6	—

Resultados

Efectos de la variación en el número de especies

Los resultados del párrafo anterior muestran que los dos morfotipos de la muestra de Hoogbutsel (HC y HS) se sitúan, por comparación con la fauna actual, en el límite entre su consideración como una o dos especies. En este apartado utilizaremos esta característica de la muestra fósil para observar la variación que se produce en el modelo evolutivo deducido al incluir en el análisis: 1) sólo HS; 2) sólo HC; 3) HS+HC, como única forma; 4) HS y HC separadamente, y 5) excluyendo Hoogbutsel. Para las especies actuales se utilizaron vértebras de rango V_6 . La matriz de similitud se calculó mediante distancias de Mahalanobis, y los dendrogramas se obtuvieron mediante el método UPGMA.

La figura 3 muestra las inferencias filogenéticas obtenidas bajo los distintos postulados y sus diferencias se cuantifican (tabla 2) con arreglo al método de Penny y Hendy (1985), comparando únicamente la disposición de las 10 especies comunes a todas ellas. El subgénero *Neotriton*, que agrupa (*sensu* Sanchíz y Szyndlar, 1984) a *T. vittatus*, *T. marmoratus* y *T. cristatus*, queda estable e individualizado en todos los modelos. No sucede lo mismo con las muy cercanas *T. alpestris*-*T. cyreni* (subgénero *Mesotriton sensu* Bolkay, 1928), que en un caso no son reconocidas como grupo monofilético (modelo 3.4). El subgénero *Paleotriton* no resulta monofilético en dos ocasiones (3.1 y 3.4). La ubicación de los restos de Hoogbutsel fluctúa entre situarse en la raíz del dendrograma (fig. 3.2 y 3.3) o integrarse en el conjunto *T. boscai*-*T. vulgaris*-*T. italicus* (3.1 y 3.4).

Efectos de la variación en la estimación de la similitud

Para evaluar las alteraciones producidas en la inferencia evolutiva por el uso de distintas medidas de similitud morfológica se utilizó la vértebra de rango seis en las muestras actuales y las subpoblaciones HC, HS y HS+HC (=sin distinción de morfotipos) en la

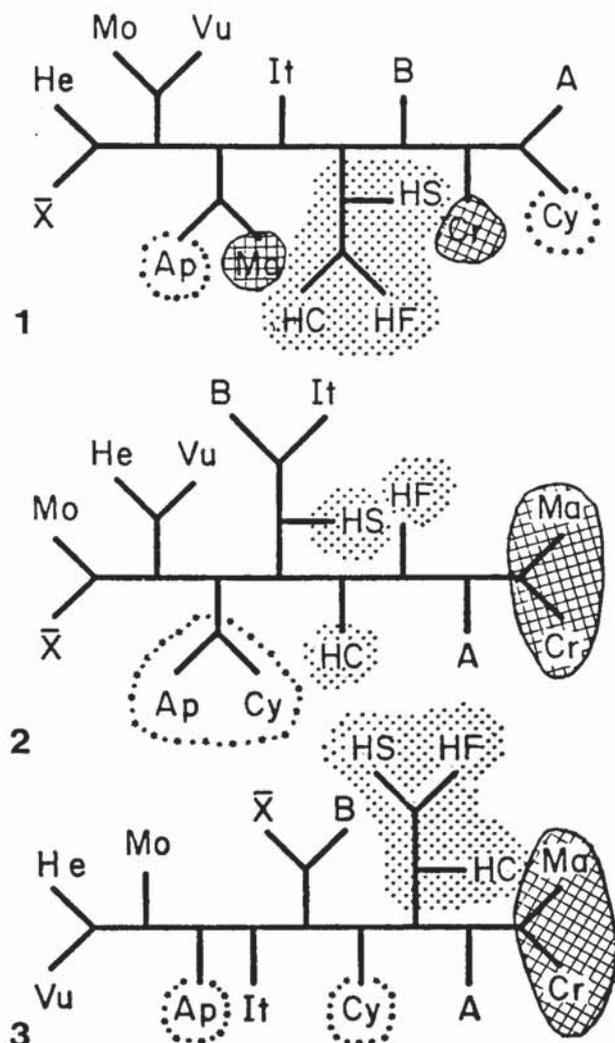


Fig. 4.—Dendrogramas UPGMA para V_6 utilizando matrices de similitud según 1: Distancia «M», de Cherry *et al.* (1978). 2: Distancia euclídea. 3: Distancia generalizada de Mahalanobis. \bar{x} = Media especies actuales *Triturus*. Restantes símbolos como en fig. 3.

fósil. Se incluyó asimismo una forma hipotética construida a partir de los valores medios de las especies actuales. Los dendrogramas UPGMA se basaron en matrices de similitud fundamentadas en: a) Distancia «M», de Cherry *et al.* (1978), que implica una transformación en porcentajes de las medidas y no toma en consideración la correlación existente entre las variables; b) distancias euclídeas o pitagóricas « D_E » (ver, por ejemplo, Sneath y Sokal, 1973), clásicas estimaciones de similitud sin incorporar tampoco información sobre la correlación entre variables, y c) distancias generalizadas de Mahalanobis « D_M » (ver, por ejemplo, Cuadras, 1981), estimaciones multivariantes de similitud que incorporan las correlaciones entre variables.

Los resultados (fig. 4) muestran gran disparidad, no apareciendo congruencia ni en la detección de subgéneros (ninguno de ellos se reconoce como monofilético en todos los casos) ni en la agrupación de los restos fósiles entre sí o en la raíz del árbol filogenético. Las discrepancias según el método de Penny y Hendy (1985) alcanzaron valores de 20 ($M-D_E$, $M-D_M$) y 18 (D_E-D_M), de un máximo en este caso de 22.

Estos resultados muy probablemente pudieran repetirse, en cuanto a falta de congruencia, si se hubieran utilizado otros índices de similitud. De hecho, no existe consenso alguno en cuanto a la mejor cuantificación de la similaridad morfológica con fines evolutivos, pues si bien se utilizan de manera creciente distancias como la de Mahalanobis, que presentan la obvia ventaja de incorporar la correlación existente entre las variables, su robustez es menor al quedar estas distancias bastante afectadas por desviaciones no muy grandes en los postulados exigidos de normalidad multivariante (ver, por ejemplo, polémica acerca de la distancia «M», de Cherry *et al.* (1978), (Atchley, 1980; Kunkel *et al.*, 1980).

Efectos del cambio de la unidad anatómica seleccionada

La selección de la unidad anatómica en la que cuantificar la semejanza morfológica incide también en el modelo evolutivo final, produciendo resultados diversos, como han demostrado González *et al.* (en prensa), en especies actuales con distintas partes del esqueleto. Aquí hemos analizado, utilizando distancias de Mahalanobis y agrupación por UPGMA, las desviaciones que además se producen en el reconocimiento de las relaciones filogenéticas de las formas fósiles (en este caso Hoogbutsel sin distinción de morfotipos). Se analizan por separado: a) vértebras de rango dos; b) vértebras de rango seis, y c) sacros.

Los resultados muestran (fig. 5) el reconocimiento como unidades monofiléticas de los subgéneros *Mesotriton* y *Neotriton* (aunque sin estabilidad interna en este último), pero no siempre de *Paleotriton*. Los fósiles de Hoogbutsel se sitúan junto a la raíz del dendrograma, aunque no en solitario en todos los casos. La discrepancia entre dendrogramas se sitúa en valores de 14 (V_2 -Sacros), 12 (V_2 - V_6) y 6 (V_6 -sacro), de un máximo restringido en este caso a 18 asociaciones distintas de especies.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran, en primer lugar, la falta de una congruencia absoluta en los modelos evolutivos inferidos. Si bien este resultado cabía esperar de cambios en la formulación de los índices de similitud, resulta desafortunadamente también real en los

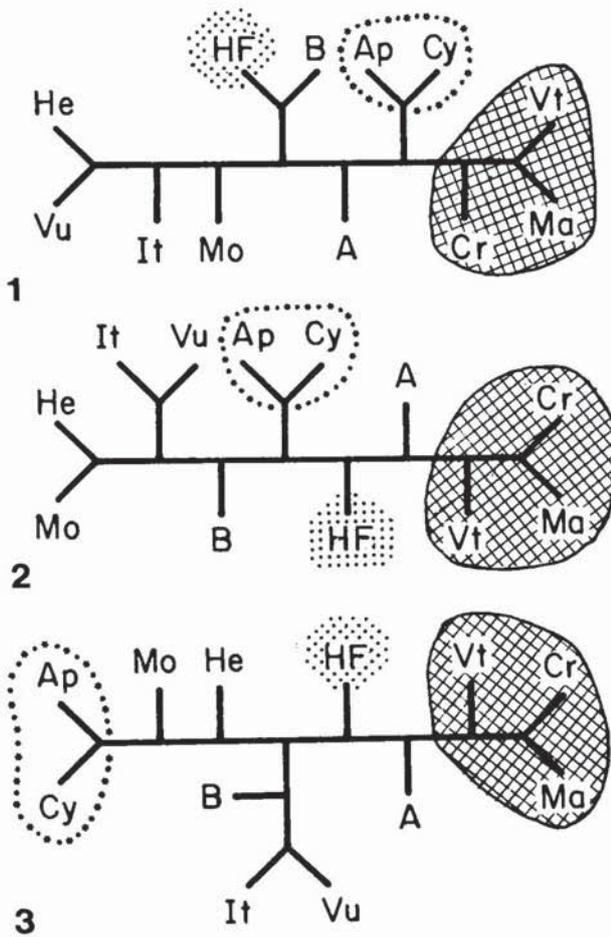


Fig. 5.—Dendrogramas UPGMA basadas en distancias de Mahalanobis para vértebras de rango 1: segundo; 2: sexto; 3: sacral. Símbolos como en fig. 3.

casos de variación en el número de grupos y sistemas anatómicos considerados. Este hecho, que ha pasado desapercibido entre los paleontólogos, debe tenerse especialmente en cuenta en esta disciplina, donde la escasez del registro suele proporcionar sólo algunas opciones.

Con el fin de poder evaluar el grado relativo de distorsión que se produce al variar estos parámetros, se ha cuantificado la congruencia entre dendrogramas siguiendo el método de Penny y Hendy (1985) para las especies comunes a todos los modelos. Los resultados se muestran en la tabla 3, donde se pone de manifiesto que los valores son mucho menores ($n=10$, media 3,6) para la variación del número de especies fósiles consideradas que para el cambio en la unidad anatómica ($n=3$, media 7,3), o para el cálculo de la distancia morfológica ($n=3$, media 10), aunque no hay diferencia significativa ($p>95\%$) entre los dos últimos valores. Parece pues que, en este caso al menos, un cambio en el factor «variación de unida-

Tabla 3.—Congruencia general entre dendrogramas (especies comunes a todos). Los números se refieren a los modelos representados en figs. 3-5

	3,1	3,2	3,3	3,4	3,5	4,1	4,2	4,3	5,1	5,2	5,3
3,1	—										
3,2	2	—									
3,3	4	2	—								
3,4	2	4	6	—							
3,5	4	2	4	6	—						
4,1	14	14	14	14	14	—					
4,2	8	8	8	10	6	12	—				
4,3	10	10	10	10	10	12	6	—			
5,1	10	8	6	12	8	14	8	10	—		
5,2	4	2	0	6	4	14	8	10	6	—	
5,3	2	4	6	4	6	14	8	10	10	6	—

des taxonómicas» produce resultados menos discrepantes entre sí que variaciones en la unidad anatómica base. La elección de la fórmula matemática adecuada para reflejar la similitud morfológica es de importancia crucial y su elección y fundamentación debiera ser justificada de manera explícita en los trabajos paleontológicos. Existe un cuarto eslabón en esta cadena de factores del análisis de inferencia filogenética: la elección del tipo de agrupamiento («cluster») a emplear para transformar la matriz de similitud en dendrograma. Este área ha sido objeto de considerable literatura en los últimos años (ejemplo, Felsenstein, 1983, 1985), e impone variación de forma acumulativa a la resultante de los tres niveles aquí tratados.

Este conjunto de modelos evolutivos discrepantes puede servirnos para fundamentar una mínima inferencia filogenética, que basaremos en la selección de

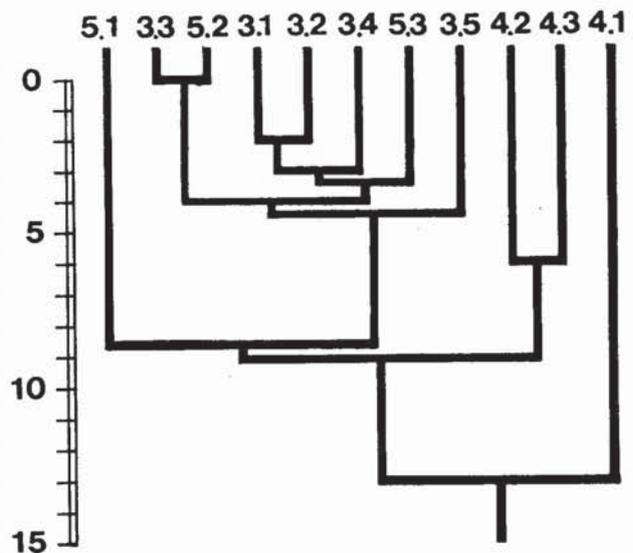


Fig. 6.—Dendrograma de congruencia entre modelos evolutivos. Los números de dendrogramas corresponden a los representados en las figs. 3-5.

los sectores más estables del conjunto de dendrogramas (ver Lanyon, 1985, y referencias allí, para otros sistemas cuantitativos). Si se utiliza la matriz de congruencia general entre dendrogramas (tabla 3) para obtener un nuevo árbol (fig. 6), puede observarse: 1) el reconocimiento casi general del grupo *Neotriton*, que sólo el uso del «M», de Cherry *et al.*, no considera monofilético; 2) *Mesotriton* aparece individualizado en gran parte del dendrograma (agrupación de variaciones anatómicas y especies) salvo un caso (HC y HS) en que se une parafiléticamente a *T. helveticus* y *T. montandoni*. En general se asocia a los paleotritones, como sugieren los experimentos de hibridación de Bucci-Innocenti *et al.* (1983); 3) las formas fósiles se sitúan dentro del conjunto *Paleotriton*+*Mesotriton* junto a la raíz del árbol (excepto 3.1, 3.4 y 4.1); 4) las agrupaciones de los componentes de *Paleotriton*, y en especial de *T. boscai*, son poco estables. Es de resaltar que el registro fósil, al presentar aparentemente ya diferenciados los subgéneros *Neotriton* (Milner *et al.*, 1982) y *Paleotriton* (este trabajo) desde el límite Eoceno-Oligoceno, antedata claramente las cronologías bioquímicas respecto a grandes grupos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a J. R. Elvira la confección de programas de ordenador, y a J. Arroyo y M. Merino por el dibujo de las figuras. El profesor H. Macgregor nos proporcionó amablemente los resultados inéditos sobre distancias genéticas en *Triturus*. El profesor H. de Bruijn (Utrecht) nos cedió el material para su estudio. Este trabajo ha sido posible gracias al proyecto 211 del C.S.I.C.

Referencias

- Atchley, W. R. (1980): M-Statistic and Morphological Divergence. *Science*, 208, 1054-1060.
- Bolkay, St. J. (1928): Die Schädel der Salamandrinen mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. *Zeitsch. Anat. Entw.*, Munich y Berlín, 86, 249-319.
- Bucci-Innocenti, S.; Raghianti, M., y Mancino, G. (1983): Investigations of Karyology and Hybrids in *Triturus boscai* and *T. vittatus*, with a Reinterpretation of Species Groups Within *Triturus* (Caudata, Salamandridae). *Copeia*, 1983, 662-672.
- Cuadras, C. M. (1981): *Métodos de análisis multivariante*, EUNIBAR, Barcelona, 642 pp.
- Cherry, L. M.; Case, S. M., y Wilson, A. C. (1978): Frog Perspective on the Morphological Difference Between Humans and Chimpanzees. *Science*, 200, 209-211.
- Dixon, W. J. (1981): *BMDP. Biomedical Computer Programs*. University of California Press, Berkeley, 792 pp.
- Estes, R. (1981): *Gymnophiona, Caudata. Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fisher. Stuttgart, 115 pp.
- Estes, R. y Hoffstetter, R. (1976): Les Urodèles du Miocène de La Grive-Saint-Alban (Isère, France). *Bull. Mus. Nat. d'Histoire Naturelle* (Sciences de la Terre 57), París, 398, 297-343.
- Felsenstein, J. (1983): *Numerical Taxonomy*. Springer, Berlín, Nueva York y Tokio, 644 pp.
- Felsenstein, J. (1985): Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1-15.
- Frelow, M. M.; Macgregor, H., y Wake, D. B. (en prensa): Genetic differentiation among newts of the genus *Triturus* in Western Europe.
- González, J. E. (1985): *Morfología comparada y relaciones filogenéticas de Triturus boscai (Caudata, Salamandridae)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense de Madrid, 203 pp.
- González, J. E.; Arano, B. y Sanchiz, B. (en prensa): Comparative Anatomical Variation on *Triturus* (Salamandridae). In: *Studies in Herpetology* (Z. Roček *et al.*, edits.), Praga.
- Hecht, M. y Hoffstetter, R. (1962): Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landénien Supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. royal des Sciences naturelles de Belgique*, 38, 1-30.
- Herrero, P. (1985): *Estudios citogenéticos en las especies del género Triturus Rafinesque de la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, 147 pp.
- Herrero, P. y Arano, B. (en prensa): Cytogenetic and morphological studies on *Triturus alpestris cyreni*. In: *Studies in Herpetology* (Z. Roček *et al.*, edits.), Praga.
- Kalezic, M. L. y Hedgecock, D. (1980): Genetic variation and differentiation of the three common European newts (*Triturus*) in Yugoslavia. *British Journal of Herpetology*, 6, 49-57.
- Kunkel, J. G.; Cherry, L. M.; Case, S. M., y Wilson, A. C. (1980): Reply to W. R. Atchley's «M-Statistic and Morphometric Divergence», *Science*, 208, 1060-1061.
- Lanyon, S. M. (1985): Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology*, 34, 397-403.
- Lemen, C. (1983): The effectiveness of methods of shape analysis. *Fieldiana, Zoology*, 1343 (New Series 15), 1-17.
- Milner, A. C.; Milner, A. R., y Estes, R. (1982): Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire, a preliminary report. *Tertiary Research*, 4, 149-154.
- Penny, D. y Hendy, M. D. (1985): The Use of tree Comparison Metrics. *Systematic Zoology*, 34, 75-82.
- Pielou, E. C. (1984): *The interpretation of Ecological data*. John Wiley and Sons, Nueva York, 263 pp.
- Rage, J. C. (1984): La «Grande Coupure» eocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bull. Soc. géol. France*, 26, 1251-1257.
- Sanchiz, B. y Szyndlar, Z. (1984): Filogeneza *Triturus marmoratus*. *Sprawozdania z posiedzen Komisii naukowych, Polska Akademia Nauk*, Cracovia, 26, 173.
- Sanchiz, B. y Szyndlar, Z. (en prensa): Relaciones filogenéticas de *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) (Caudata, Salamandridae). *Folia Vertebrata*.
- Sneath, P. H. A. y Sokal, R. R. (1973): *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco, 573 pp.
- Thorn, R. (1968): *Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Paul Lechevalier, París, 376 pp.
- Thorpe, J. P. (1982): The molecular clock hypothesis: Biochemical Evolution, Genetic Differentiation and Systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 139-168.
- Wake, D. B. y Ozeti, N. (1969): Evolutionary Relationships in the Family Salamandridae. *Copeia*, 1969, 124-137.

Recibido el 16 de julio de 1986
Aceptado el 16 de diciembre de 1986