



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Evolución morfológica y ontogenia: un enfoque paleobiológico

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área de Ciencias Geológicas

Celeste Marina Pérez Ben

Directores de Tesis: Dra. Ana María Báez
 Dr. Rainer Schoch

Consejero de Estudios: Dr. Ricardo Palma

Lugares de Trabajo: Laboratorio de Paleontología Evolutiva de Vertebrados,
 Departamento de Ciencias Geológicas, FCEN-UBA
 Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania

Buenos Aires, 20 de Marzo de 2018

RESUMEN

Evolución morfológica y ontogenia: un enfoque paleobiológico

Entender la evolución del desarrollo ontogenético es esencial para comprender cómo la evolución morfológica se mueve en el espacio fenotípico y el origen de la disparidad morfológica resultante. No todas las variantes morfológicas son igualmente posibles de ocurrir porque las propiedades variacionales del desarrollo influyen en qué tan propensos son los rasgos a variar, limitando la respuesta evolutiva a factores externos de selección a ciertas direcciones del espacio fenotípico.

Como aporte a esta problemática desde un punto de vista paleobiológico, presento en esta tesis el análisis de tres patrones morfológicos que son relevantes para discutir distintos mecanismos ontogenéticos de evolución morfológica: alometría, integración morfológica y miniaturización. Estos aspectos fueron analizados utilizando como modelo a los temnospóndilos, un clado de anfibios particularmente especioso durante el Paleozoico tardío y el Triásico. La elección de este grupo se debe a que su abundante y exquisito registro fósil permite el análisis cuantitativo de patrones ontogenéticos y de formas adultas a gran escala taxonómica y, además, hipótesis actuales proponen que miembros de un clado de temnospóndilos paleozoicos, los dissorophoideos, fueron ancestrales a los batracios (anuros y salamandras). Por lo tanto, el estudio de ese grupo también contribuye a comprender la evolución de uno de los grandes grupos de vertebrados vivos.

Primeramente, utilizando herramientas de morfometría geométrica, muestro que los patrones alométricos del desarrollo del dermatocráneo son altamente conservados en temnospóndilos y que dichos patrones también se observan a nivel macroevolutivo, lo cual indica que la alometría ontogenética pudo haber actuado como una línea de menor resistencia para la evolución morfológica del clado.

Paralelamente, comparo los patrones de integración morfológica craneana intraespecífica y evolutiva en distintas especies y clados de temnospóndilos, respectivamente. A diferencia de la alometría ontogenética, la integración intraespecífica resulta ser muy variable en temnospóndilos y los patrones a nivel

evolutivo no se correlacionan con los correspondientes a nivel de especie. Esto sugiere que la integración craneana podría haberse visto más condicionada por factores extrínsecos como la selección natural que por mecanismos intrínsecos del desarrollo.

Por último, pongo a prueba hipótesis previas que proponen que la miniaturización (i.e., la evolución de un tamaño corporal extremadamente pequeño) en dissorophoideos fue la principal causa de cambios morfológicos drásticos, jugando un rol central en la evolución morfológica del clado y en el origen de los batracios a partir del mismo. En base a observaciones cualitativas y datos morfométricos lineales y geométricos, expongo que no hay evidencia que sostenga que la morfología de los dissorophoideos más pequeños sea radicalmente distinta a la de taxones emparentados de mayor tamaño corporal. En cambio, la similitud entre los patrones alométricos craneanos a nivel evolutivo en dissorophoideos y los alométricos ontogenéticos de un dissorophoideo basal indica que muchos rasgos del cráneo de los taxones pequeños son pedomórficos. A partir de estos resultados, concluyo que el truncamiento de la ontogenia, y no la miniaturización, pudo haber jugado un rol predominante en la evolución morfológica del clado. Teniendo esto en cuenta, discuto el supuesto rol de la miniaturización en el origen de los batracios dentro de los dissorophoideos.

Palabras clave: Evolución morfológica - Ontogenia - Temnospóndilos - Alometría - Integración morfológica – Miniaturización

ABSTRACT

Morphological evolution and ontogeny: a paleobiological approach

Understanding the evolution of development is essential to unravel how morphological evolution moves in phenotypic space and how the resulting morphological disparity develops. Not every morphological variant is equally likely to occur because the variational properties of development influence the variation of traits, limiting the evolutionary response to extrinsic selection factors to certain directions of phenotypic space.

To shed light on this issue from a paleobiological perspective, in this dissertation I present the analyses of three morphological patterns that are relevant to discuss different ontogenetic mechanisms of morphological evolution: allometry, morphological integration, and miniaturization. These analyses were addressed using temnospondyls, an amphibian clade particularly speciose (speciose) during the late Paleozoic and Triassic, as model. This group was selected because its large and exquisite fossil record enables quantitative analyses of ontogenetic and adult morphological patterns in a broad taxonomic scale and, in addition, current hypotheses propose that members of a Paleozoic temnospondyl clade, the dissorophoids, are ancestral to batrachians (anurans and salamanders). Thus, the study of this latter group also helps us to understand the evolution of one of the major living clades of vertebrates.

Firstly, using geometric morphometric methods, I show that allometric patterns of dermatocranium development are highly conserved in temnospondyls and that the same patterns occur at the macroevolutionary level, indicating that the ontogenetic allometry might have acted as a line of least resistance for the morphological evolution of the clade.

I also compare the patterns of morphological integration of the skull at the intraspecific and macroevolutionary levels in different species and clades of temnospondyls, respectively. In contrast to the ontogenetic allometry, intraspecific

integration is retrieved as highly variable in temnospondyls and the patterns at the macroevolutionary level do not correlate with those at the species level. This suggests that cranial integration might have been more conditioned by extrinsic factors such as natural selection than by intrinsic developmental mechanisms.

Lastly, I test previous hypotheses that propose that miniaturization (i.e., the evolution of extremely small body size) in dissorophoids was the main cause of drastic morphological changes, having played a major role in the morphological evolution of small dissorophoids and the origin of batrachians within this clade. Based on qualitative observations and linear and geometric morphometric data, I argue that there is no evidence to support the idea that the morphology of the smallest dissorophoids is significantly different from that of larger related species. Instead, the similarity between cranial allometric patterns at the macroevolutionary level in dissorophoids and allometric patterns at the ontogenetic level in a basal dissorophoid indicates that many features of the skull of small-bodied taxa are paedomorphic. Based on these results, I conclude that the truncation of the ancestral ontogeny, and not miniaturization, might have been the factor that played a major role in the morphological evolution of small dissorophoids. Taking this into account, I further discuss the putative role of miniaturization in the origin of batrachians within Dissorophoidea.

Keywords: Morphological evolution - Ontogeny - Temnospondyls - Allometry - Morphological integration – Miniaturization

AGRADECIMIENTOS

Primero quiero agradecer a quienes hicieron que esta tesis fuera posible en lo que respecta a lo académico. Gracias a mis directores Ana Báez y Rainer Schoch por haberme brindado un lugar de trabajo y haberme orientado y ayudado desinteresadamente en estos años, así como a mi consejero de estudios Ricardo Palma. Agradezco también a los que me abrieron las puertas de las colecciones que visité para llevar a cabo este trabajo: Adriana López-Arbarallo y Oliver Rauhut (Múnich), Boris Ekrt (Praga), Carl Mehling y Mark Norell (Nueva York), David Wake (Berkeley, MVZ), Davit Vasilyan (Tübingen), Florian Witzmann y Thomas Schlossleitner (Berlín), Hans Hagdorn (Ingelfingen), Hebert Lutz y Thomas Engel (Mainz), Jessica Cundiff y Stephanie Pierce (Harvard), Ursula Göhlich (Viena), Josef Klembara (Bratislava), Kevin Padian (Berkeley, UCMP), Rainer Schoch (Stuttgart).

Esta tesis no habría sido posible sin el financiamiento público de la educación y la ciencia. Este doctorado es el resultado directo de doce años, entre el secundario y la universidad, de educación gratuita y de calidad seguidos de seis años de financiamiento mediante becas del CONICET y del Ministerio de Educación de la Nación junto con el DAAD. Esto fue complementado por una beca del KLI que me permitió realizar una estancia en dicho instituto que marcó un punto de inflexión en mi carrera. Es por ello que quiero agradecer a los responsables más directos, Yogi Jäger y Gerd Müller, por haberme dejado ser parte de un espacio de discusión y crecimiento intelectual único en el cual se valoran las ideas de doctorandos e investigadores jóvenes.

Más allá de lo estrictamente académico, quiero agradecer a los que me acompañaron e incentivaron en lo personal. Nuevamente, pero desde otro punto de vista, quiero dar las gracias a mis directores. Gracias Ana por haberme apoyado sin

dudar cuando quise irme a vivir afuera y haberme ayudado a conseguirlo. También por haberme dado la libertad necesaria para descubrir qué es lo que me apasiona hacer y haber hecho el esfuerzo de aventurarte en nuevas temáticas para poder acompañarme en mi decisión. Gracias Rainer por recibirme en Stuttgart y por haber compartido generosamente tus ideas conmigo incentivándome a desafiarlas.

Gracias mamá y papá por absolutamente todo lo que me brindaron desde siempre. Realmente creo que uno es el producto de sus circunstancias y, en este sentido, este doctorado fue posible gracias a que me apoyaron en cada etapa. Las decisiones más importantes de mi vida, incluyendo el dedicarme a la ciencia e irme a vivir afuera, no las habría tomado de no saber que ustedes estarían incondicionalmente para atajarme en una eventual caída. También gracias, por qué no, a Pucho Tucho por sacarme siempre una sonrisa y obligarme a hacer una pausa del trajín diario para avocarme asuntos más urgentes como dónde está la pelota.

Gracias a todos con los que compartí los distintos lugares de trabajo. A los del labo de la facu por los mates y la terapia. En particular, a Emi por el optimismo y a Raúl por haber sido mi mentor (aunque no lo sepas) y haberme dado la confianza para animarme a investigar aquello que realmente me interesa. A los compañeros del SMNS por haberme hecho sentir bienvenida y particularmente a Erin por el intercambio de ideas. A los del KLI por los delirios y las risas y el haberme enseñado la importancia de un enfoque verdaderamente interdisciplinario, tanto para la ciencia como para la vida. Finalmente, a la banda de Educ.ar (porque sí, ¡ese también fue un lugar de tesis!), por ser unos locos lindos que me dieron ánimos para dar los últimos pasos del doctorado.

También agradezco el apoyo de los amigos de acá y de los que fui haciendo en el camino. Los de acá por estar aún en la distancia. Maru, ¿qué te puedo decir? Ya lo

sabés. A los de allá por haber hecho que el estar lejos de casa haya sido la mejor de las experiencias.

Por último quiero agradecer a Luigi, mi gran compañero de aventuras. Gracias por compartir conmigo todos estos años de locura, de mudanzas, de viajes, de risas, de broncas, de dudas y seguridades, de decisiones. Gracias por enseñarme que hay pocas cosas en la vida por las cuales vale la pena preocuparse realmente, que los percances y desaciertos del doctorado no son una de ellas y, fundamentalmente, que siempre hay tiempo para un café.

ÍNDICE

ÍNDICE	1
CAPÍTULO 1 Introducción a la tesis.....	3
Objetivos.....	4
Consideraciones teóricas previas	5
Referencias bibliográficas	16
CAPÍTULO 2 Los temnospóndilos	21
Plan corporal.....	23
Grupos de temnospóndilos	25
Ontogenia y ciclos de vida	27
El origen de los grupos de anfibios vivientes.....	31
Los temnospóndilos como modelo de estudio y el desarrollo de mi investigación doctoral.....	34
ABREVIATURAS INSTITUCIONALES.....	37
Referencias bibliográficas	39
CAPÍTULO 3 Alometría ontogenética y su impacto en la evolución morfológica	45
Materiales y métodos.....	47
Resultados.....	59
Discusión	77
Referencias bibliográficas	82
CAPÍTULO 4 Integración y evolución morfológica	91
Materiales y métodos.....	96
Nivel intraespecífico	96
Nivel evolutivo	104
Resultados.....	109
Integración intraespecífica	109
Disparidad e integración evolutiva	111
Discusión	114
Referencias bibliográficas	119
CAPÍTULO 5 Miniaturización.....	127
Miniaturización: estado del arte	129
Miniaturización: hacia un marco teórico explícito	148

Discontinuidades en atributos morfológicos potencialmente ligados a reducciones de tamaño	158
Identificación de miniaturización morfológica: mapa de ruta.....	167
Referencias bilbiográficas	173
CAPÍTULO 6 Miniaturización en temnospóndilos.....	185
Materiales y métodos.....	188
Resultados.....	204
Discusión	215
Referencias bibliográficas	229
CAPÍTULO 7 Conclusiones.....	243

CAPÍTULO 1 Introducción a la tesis

La evolución morfológica se ve influenciada por numerosos procesos que ocurren a diferentes niveles, desde moléculas a comunidades y ecosistemas, y que son intrínsecos, como aspectos del desarrollo, y extrínsecos, como selección natural. La contribución de cada uno de estos procesos a la evolución morfológica de los linajes, lo cual al fin y al cabo resulta en su rol como mediadores en el éxito de estos grupos, sigue siendo una de las grandes preguntas en la biología evolutiva (Hanken 1992).

Ontogenia y evolución están íntimamente relacionadas de manera recíproca ya que los cambios en caracteres morfológicos requieren cambios en los procesos del desarrollo que los producen y, a su vez, es esa variación la que constituye el material crudo para la selección natural (Klingenberg 1998). Con el reciente auge de la corriente sobre la biología evolutiva del desarrollo, denominada Evo-Devo, ha cobrado protagonismo la idea de que entender la evolución del desarrollo es esencial para comprender cómo la evolución morfológica se mueve en el espacio fenotípico (Wilson 2013) y el origen de la disparidad morfológica resultante. En este sentido, el estudio de la evolución del desarrollo y de la morfología en taxones extintos es particularmente importante para comprender la relación entre ambos fenómenos porque permite la incorporación directa del componente temporal al análisis. En contraste con los estudios netamente neontológicos, donde los cambios en el tiempo solo pueden ser inferidos a partir de la reconstrucción de los nodos de una hipótesis filogenética, los grupos fósiles nos permiten observar morfologías que realmente existieron en el pasado.

Objetivos

Como aporte a esta problemática desde un punto de vista paleobiológico, en esta tesis presento el estudio de tres patrones morfológicos que son la base para discutir distintos mecanismos ontogenéticos de evolución morfológica; alometría, integración morfológica y miniaturización. En particular, el objetivo general es aportar evidencia para tratar de comprender:

- El rol de la alometría ontogenética como modulador de la evolución morfológica (Capítulo 3).
- El rol de la integración morfológica en el origen de la disparidad (Capítulo 4).
- El rol de la miniaturización en la evolución morfológica y el origen de grandes clados (Capítulos 5 y 6).

Para abordar estos aspectos seleccioné como modelo fósil a los anfibios temnospóndilos, presentados en el capítulo 2, porque el registro fósil de este grupo es abundante, incluyendo series ontogenéticas muy completas y exquisitamente preservadas y estadios tempranos del desarrollo de muchos taxones representativos (Schoch 2002). Esto convierte a los temnospóndilos en el único taxón extinto de vertebrados que permite el análisis cuantitativo de patrones ontogenéticos y de formas adultas a gran escala taxonómica y con un grado de precisión sin precedentes (Schoch 2002). A su vez, se ha propuesto que los grupos de anfibios actuales (anuros, salamandras y cecilias) se originaron dentro de uno o más grupos de temnospóndilos paleozoicos (e.g., Anderson et al. 2008). Por lo tanto, el estudio de la evolución morfológica en estos taxones extintos ofrece una oportunidad única para aportar información respecto al origen de los grandes clados.

Consideraciones teóricas previas

En esta tesis indago en dos conceptos que son centrales y transversales: alometría y heterocronía. Cuestiones más puntuales son discutidas en los capítulos pertinentes.

Alometría

El termino alometría tiene diferentes significados, pero todos coinciden en que la alometría se refiere a la variación de rasgos asociada con la variación del tamaño de los organismos. El rango de los rasgos considerados difiere entre las diferentes acepciones, incluyendo el tamaño y forma¹ de estructuras morfológicas y características fisiológicas, ecológicas y comportamentales (Klingenberg 1998). Debido al enfoque de esta tesis me limito a discutir la alometría de rasgos morfológicos.

La concepción clásica de Huxley (1932) se basó en modelos de crecimiento multiplicativo para medidas de tamaño, como el largo de huesos y otras distancias lineales, áreas, peso de los órganos o volúmenes. Según esta concepción, la alometría se expresa como una función entre rasgos $Y=bX^k$ o, equivalentemente, como una relación lineal entre variables transformadas logarítmicamente $\log Y= k \log X + b$, siendo Y el rasgo morfológico considerado, X el estimador de tamaño, b la ordenada al origen y k la pendiente, denominada coeficiente alométrico. En la terminología definida por Huxley y Teisser (1936), la cual es la estándar usada hoy en día, Y presenta una alometría positiva respecto a X si $k>1$; contrariamente, una alometría negativa equivale a una k

¹ La palabra castellana “forma” agrupa dos conceptos que se diferencian en idioma ingles: “shape” y “form”. En ingles, “shape” se refiere a la configuración de un objeto, la cual es independiente del tamaño del mismo. Por su parte, “form” es shape más tamaño. En esta tesis utilizo “forma” para referirme al concepto de “shape”.

<1 . Si $k=1$, los rasgos son isométricos. En este marco, el término “alometría” se refiere al patrón de covariación entre partes y la forma del organismo se define de manera informal como los tamaños relativos entre dichas partes (Klingenberg 1998). La versión generalizada multivariada de este concepto de alometría fue desarrollada por Jolicoeur (1963), quien propuso analizar el tamaño relativo multivariado usando el primer componente principal (PC1 o autovector) de la matriz de varianza-covarianza de los valores de los rasgos escalados logarítmicamente. Mediante este enfoque, las cargas de las variables en el PC1 son equivalentes a sus exponentes alométricos y la variación isométrica se define como un PC1 con todos los elementos iguales a $1/\sqrt{n}$, siendo n el número de rasgos considerados en el análisis (Pelabon et al. 2014). El concepto de tamaño es un componente importante en este enfoque de la alometría y, a menos que una medida de tamaño sea identificada a priori en un análisis bivariado (e.g., snout-vent length,) el tamaño debe ser derivado de las variables utilizadas en el estudio. En este sentido, dado que la posición sobre la trayectoria de crecimiento es una medida intuitiva del tamaño global, tradicionalmente se ha utilizado a los scores sobre el PC1 como scores de tamaño global (Klingenberg 1998).

Un enfoque distinto de alometría fue propuesto por Gould (1966), para quien alometría significa “el estudio del tamaño y sus consecuencias”. Mediante su definición más generalizada, Gould desvinculó explícitamente a la alometría de cualquier relación matemática concreta entre variables, aunque reconociendo que la ecuación de Huxley suele encajar bien con los datos empíricos (Klingenberg 1998). En sintonía con Gould, Mosimann (1970) propuso una definición formal de la alometría: es la relación estadística entre forma y tamaño. Debido al foco que se le da a la forma, los métodos de morfometría geométrica han resultado ser de gran utilidad para el estudio de la alometría bajo esta concepción (e.g., Mitteroecker et al. 2013). En morfometría

geométrica, las variables utilizadas son landmarks que reflejan la forma y consisten en sets de coordenadas, no en medidas lineales, y se utiliza al tamaño de centroide como medida de tamaño. En este contexto, isometría significa que la forma es invariable respecto al tamaño y es utilizada como hipótesis nula en regresiones de forma vs. tamaño de centroide (o su logaritmo). Por su parte, no es posible inferir alometría negativa o positiva a partir de coordenadas de forma aisladas, sino que todas las coordenadas de forma deben ser visualizadas conjuntamente para hacer inferencias acerca del aumento o reducción relativa de tamaño de un rasgo con respecto a los otros rasgos (Mitteroecker et al. 2013).

Independientemente de la concepción de alometría utilizada, se pueden reconocer tres niveles de análisis para la misma: ontogenética, estática y evolutiva (Cheverud 1982). La alometría ontogenética refleja la covariación de rasgos a través de diferentes estadios etarios y se usa generalmente, como en esta tesis, como un estimador de la trayectoria ontogenética de la población o especie, especialmente cuando no se conocen las edades calendario. La alometría estática, por su parte, se refiere a la covariación de rasgos entre individuos de un estadio del desarrollo particular (usualmente en adultos) y la alometría evolutiva, a la covariación de rasgos en un clado. Comparaciones empíricas de alometría ontogenética y estática han mostrado una correspondencia bastante cercana entre ambas (e.g., Klingenberg y Zimmerman 1992), sugiriendo que gran parte de la variación entre individuos surge a partir de la extensión del desarrollo a lo largo de trayectorias alométricas relativamente constantes (Klingenberg 1998). Por su parte, también se ha demostrado que la alometría evolutiva puede ser similar tanto a la ontogenética (e.g., Cardini y Polly 2010; Gunz 2012) como a la estática (e.g., Klingenberg y Zimmerman 1992), cobrando importancia el estudio

de estas últimas como factores potencialmente importantes en la evolución morfológica, como se discute en el capítulo 3.

Heterocronía

La heterocronía es un concepto recurrente en las discusiones acerca de cómo se relacionan el desarrollo ontogenético y la evolución. El término fue acuñado por Haeckel (1866) para referirse a una secuencia de eventos en la ontogenia que no recapitulan la secuencia filogenética (Smith 2001). Fue de Beer (1930, 1958) quien redefinió y amplió el concepto en un intento de separarlo de la idea de recapitulación. Según él, la heterocronía consiste en el enlentecimiento o aceleración de la tasa de desarrollo del cuerpo respecto a los órganos reproductivos, pudiendo variar de órgano en órgano (Mitteroecker et al. 2005). Posteriormente, Gould (1977) adoptó una mirada morfométrica del asunto, abandonando el foco puesto por los autores precedentes en el tiempo relativo de los eventos del desarrollo. Gould entendió a la heterocronía como la disociación evolutiva (i.e., respecto al ancestro) de tamaño, edad y forma durante la ontogenia. Bajo este concepto, propuso una terminología para referirse a los distintos tipos de disociación denominada como el modelo de reloj (“clock model”). El modelo del reloj consiste en un implemento gráfico que compara las ontogenias de ancestros y descendientes. El reloj posee tres escalas: tamaño, forma y edad. Estas son calibradas para el ancestro y las agujas reflejan la ontogenia del descendiente, mostrando las posibles diferencias del desarrollo (Fig. 1.1).

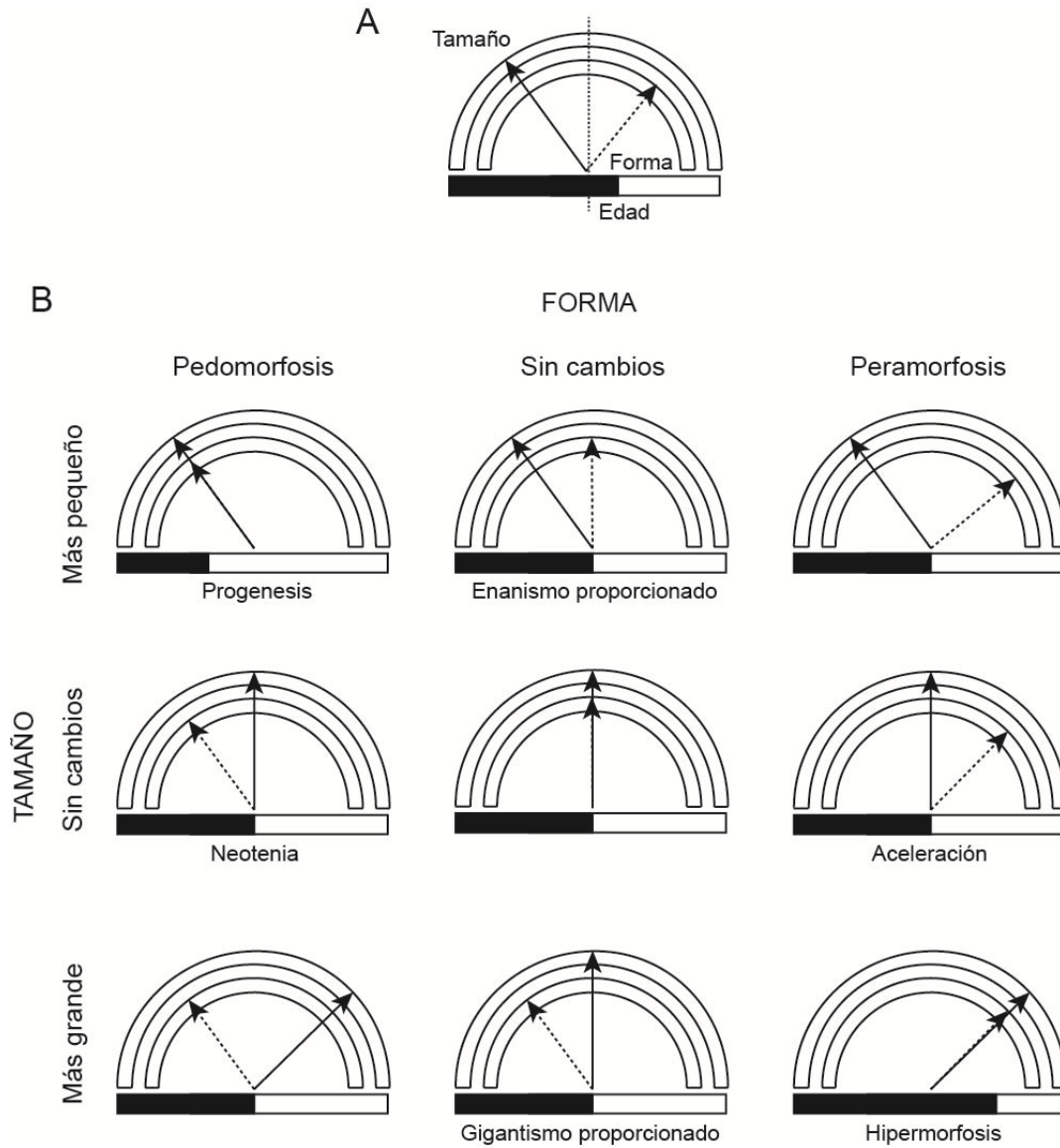


Figura 1.1. “Clock model” de Gould (1977). (A) La flecha de línea sólida y la escala más externa indican tamaño, la flecha punteada y la escala interna se refieren a la forma. El área sombreada de la línea horizontal indica la edad. La línea vertical punteada muestra la calibración para el tamaño, forma y edad ancestral de un estadio estándar. (B) Clasificación de cambios heterocrónicos según Gould (1977) y las consecuencias morfológicas respectivas. Figura modificada de Klingenberg 1998.

Alberch et al. (1979) extendieron y generalizaron en términos cuantitativos el concepto de Gould al comparar las trayectorias ontogenéticas en gráficos de edad o tamaño versus forma. Según ellos, las trayectorias lineales o linearizadas pueden ser parametrizadas mediante cinco variables: la edad del comienzo de un evento del desarrollo (α ; e.g., aparición de la calcificación de diferentes huesos craneanos), la de finalización (β ; se refiere a una edad particular o al tamaño o forma final de la estructura en desarrollo), la tasa de cambio de tamaño (k_s), la tasa de cambio de forma (k_σ) y el tamaño inicial al comienzo del período de crecimiento (S_0). De esta manera, estos autores definieron una terminología para referirse a los distintos procesos heterocrónicos según los parámetros que se modifiquen entre la trayectoria ancestral y la del descendiente (Fig. 1.2; Tabla 1.1). Es importante destacar que Alberch et al. (1979) no relacionan la terminación del crecimiento somático a la madurez sexual, la cual es el marco de referencia para de Beer (1930, 1958).

La redirección del concepto de heterocronía propuesta en los trabajos de Gould (1977) y Alberch et al. (1979) fue rápidamente fijada como el marco de estudio de la heterocronía y de la relación entre ontogenia y filogenia, siendo aceptada hoy en día prácticamente de manera universal por los biólogos evolutivos (Smith 2001). Sin embargo, desde la biología del desarrollo se ha marcado que este enfoque es limitado porque no contempla eventos críticos que suceden tempranamente en el desarrollo para los cuales el tamaño y la forma no son referencias apropiadas (e.g., diferenciación y “patterning” de los principales elementos corporales, surgimiento de la identidad de los segmentos y regiones corporales, patrones de regulación de la expresión génica; Smith 2001). Asimismo, se ha puesto en evidencia que esta concepción no considera a los mecanismos del desarrollo; cambios en estos mecanismos distintos a cambios temporales per se también pueden ser la causa de un cambio clasificable dentro de las

categorías de heterocronía de estos autores (Raff 1996). En este sentido, Raff (1996) señaló que la primacía del tiempo en este marco de heterocronía no tiene un equivalente en los procesos del desarrollo involucrados. Por ejemplo, el control del desarrollo y la diferenciación también pueden ser afectados por la cantidad de tejido en crecimiento o el tamaño de una condensación celular; de esta manera, cambios observados en el orden temporal de estos eventos pueden ser consecuencias indirectas de estos procesos, los cuales son independientes del tiempo (Klingenberg 1998). Es así como los biólogos del desarrollo tienden a definir heterocronía de manera más acotada, entendiéndola como cambios en el tiempo relativo de eventos del desarrollo durante la ontogenia (i.e., un cambio en el orden de estos eventos entre especies relacionadas; Klingenberg 1998). Teniendo esto en cuenta, enfoques alternativos han sido planteados para superar las limitaciones del marco propuesto por Gould y Alberch et al., como el caso de Smith (2001), quien propone referirse al concepto de los primeros autores como “heterocronía del crecimiento” (“growth heterocrony”) para diferenciarlo de la “heterocronía secuencial”, la cual entiende a la trayectoria del desarrollo como una secuencia de eventos morfogenéticos.

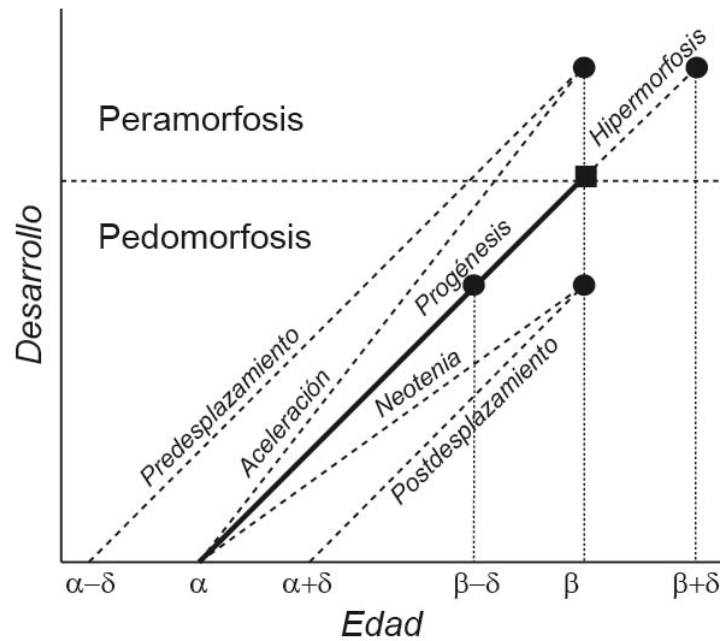


Figura 1.2. Terminología de heterocronía para trayectorias ontogenéticas simples siguiendo a Alberch et al. (1979). La línea sólida representa la trayectoria del ancestro y el cuadrado indica la morfología al momento de la finalización del crecimiento. Las líneas punteadas indican trayectorias modificadas por distintos cambios heterocrónicos. α , comienzo de un evento del desarrollo; β , finalización; δ , desplazamiento de tiempo. Figura redibujada de Klingenberg 1998.

Tabla 1.1. Terminología utilizada por Gould (1977) y Alberch et al. (1979)

<i>Proceso heterocrónico</i>	<i>Parámetro modificado</i>	<i>Expresión morfológica</i>
Progénesis	Terminación temprana del crecimiento	Pedomorfosis
Neotenia	Decrecimiento en la tasa de crecimiento de forma	Pedomorfosis
Posdesplazamiento	Comienzo tardío del crecimiento	Pedomorfosis
Enanismo proporcionado	Decrecimiento en la tasa de crecimiento de tamaño	Pedomorfosis
Hipermorfosis	Finalización tardía del crecimiento	Peramorfosis
Aceleración	Incremento en la tasa de crecimiento de forma	Peramorfosis
Pre-desplazamiento	Comienzo temprano del crecimiento	Peramorfosis
Gigantismo proporcionado	Incremento en la tasa de crecimiento	Peramorfosis

Heterocronía, alometría y su uso en esta tesis

En términos prácticos, muchos de los trabajos sobre heterocronía se han limitado a los cambios en tamaño y forma, dejando de lado la variable del tiempo de desarrollo y utilizando al tamaño como un proxy temporal debido a que generalmente no se dispone de datos etarios. En relación a esto, McKinney (1986) formalizó el marco de la “heterocronía alométrica” usando gráficas alométricas bivariadas para inferir procesos heterocrónicos. Sin embargo, a pesar de que muchas veces el tamaño es un proxy adecuado de la edad, tamaño y edad pueden evolucionar de manera desacoplada, por lo que muchos consideran (e.g., Smith 2001, Mitteroecker et al. 2013) que, a menos de que se ponga a prueba de manera explícita que la dinámica del desarrollo del tamaño se conserva entre el ancestro y el descendiente, un estudio comparativo de tamaño y forma no es necesariamente un estudio de heterocronía, sino uno puramente alométrico. En

otras palabras, a partir del análisis comparado de las alometrías ontogenéticas no se pueden inferir los procesos heterocrónicos ocurridos entre ancestros y descendientes (Klingenberg 1998). Teniendo esto en cuenta y debido a la naturaleza del material fósil, en esta tesis me limito a inferir las consecuencias morfológicas de la heterocronía – pedomorfosis y peramorfosis– mediante análisis alométricos, sin referirme a los procesos heterocrónicos subyacentes. Es así como, por ejemplo, cuando en el capítulo 6 propongo que las especies más pequeñas de temnospóndilos presentan rasgos pedomórficos, evito discutir si los mismos fueron producidos mediante neotenia, progénesis o posdesplazamiento ya que no dispongo de datos etarios.

En relación al hecho de evitar referirme a los procesos heterocrónicos subyacentes, considero necesario explicar a lo que me refiero cuando utilizo “truncamiento de la ontogenia”, concepto que utilizo repetidamente en varios capítulos. Por truncamiento de la ontogenia me refiero a que algún proceso heterocronico impide llegar a la forma adulta del ancestro, derivando en una estructura pedomórfica. Es decir, el truncamiento, según como lo utilizo en esta tesis y siguiendo la nomenclatura de Alberch et al. 1979, engloba a la progénesis, la neotenia y el posdesplazamiento. En trabajos previos, el truncamiento ontogenético no es explícitamente definido (e.g., Schoch 2010) o se utiliza, según entiendo, como sinónimo de progénesis (e.g., Alberch y Alberch 1981). En cambio, Fink (1982) y Alberch y Blanco (1996), en su definición de pedomorfosis, parecerían aplicar la misma acepción amplia que utilizo aquí. Para los últimos autores, “la pedomorfosis [es] una morfología reminiscente de una forma ancestral embrionaria o juvenil producto de la delección terminal (truncamiento) de la secuencia ontogenética ancestral”.

Otro término relacionado a heterocronía y alometría que considero pertinente aclarar es el de “trayectoria ontogenética”. Alberch et al. (1979) definen a la trayectoria

ontogenética como $X(t)=(a, S, \sigma)$, siendo “a” la edad, S el tamaño y σ la forma. La trayectoria ontogenética es una idealización del crecimiento de un único individuo de una población, por lo que una población puede ser vista como una nube de puntos, cada una trazando una trayectoria ontogenética individual (Alberch et al. 1979). En esta tesis, adopto la definición de trayectoria ontogenética más amplia en dos sentidos, siguiendo a trabajos previos. Primero, me refiero a las trayectorias ontogenéticas de las especies (e.g., Mitteroecker et al. 2004), no de los individuos, por limitaciones obvias de la paleontología. Y segundo, equiparo este tipo de trayectorias a las trayectorias alométricas (e.g., Cardini and O’Higgins 2005). Es decir, no tengo en cuenta el parámetro de edad comprendido en la definición de Alberch et al. (1979).

Referencias bibliográficas

- Alberch, P. y J. Alberch. 1981. Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the Neotropical salamander *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). *Journal of Morphology* 167: 249–264.
- Alberch, P. y M. J. Blanco. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *International Journal of Developmental Biology* 40:845–858.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster y D. B. Wake. 1979. Size and forma in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5:296–317.
- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch, y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453:515–518.
- Cardini, A. y P. O'Higgins 2005. Patterns of morphological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:385–407.
- Cardini, A., y P. D. Polly. 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature communications* 4:2458.
- Cheverud, J. M. 1982. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology* 59:139–149.
- De Beer, G. R. 1930. *Embriology and evolution*. Clarendon Press, Oxford.

- De Beer, G. R. 1958. Embryos and ancestors. Tercera Edición. Clarendon Press, Oxford.
- Fink, W. L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 8:254–264.
- Gerber, S. 2014. Not all roads can be taken: development induces anisotropic accessibility in morphospace. *Evolution & development* 16:373–381.
- Gould S.J., 1966. Allometry and size in ontogeny and evolution. *Biological Reviews* 41:587–640.
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press, Cambridge, UK.
- Gunz , P. 2012. Evolutionary relationships among robust and gracile australopiths: an “evodevo” perspective. *Evolutionary Biology* 39:472–487.
- Hanken, J. 1992. Life history and morphological evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 5:549–557.
- Huxley, J. S. 1932. Problems of Relative Growth. Methuen, London. Vuelto a imprimir en 1993, Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Huxley, J. S. y G. Teissier 1936. Terminology of relative growth. *Nature* 137:780–781.
- Jolicoeur P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19:497–499
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73:70–123.

- Klingenberg, C.P. y M. Zimmermann 1992. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *American Naturalist* 140:601–620.
- McKinney, M. L. 1986. Ecological causation of heterochrony: a test and implications for evolutionary theory. *Paleobiology* 12:282–289.
- Mitteroecker, P., P. Gunz y F. Bookstein. 2005. Heterochrony and geometric morphometrics: A comparison of cranial growth in *Pan paniscus* versus *Pan troglodytes*. *Evolution and Development* 7:244–258.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., y Schaefer, K. 2013. A brief review of forma, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24:59–66.
- Mitteroecker, P., P. Gunz, M. Bernhard, K. Schaefer y F. Bookstein. 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46:679–697.
- Mosimann, J. E. 1970. Size allometry: size and forma variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* 65:930–945.
- Pelabon, C., C. Firmat, G. H. Bolstad, K. L. Voje, D. Houle, J. Cassara, A. Le Rouzic y T. F. Hansen. 2014. Evolution of morphological allometry. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1320:58–75.
- Raff, R. A. 1996. *The forma of life: genes, development, and the evolution of animal form*. University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Schoch, R. R. 2002. The early formation of the skull in extant and Paleozoic amphibians. *Paleobiology* 28:278–296.
- Schoch, R. R. 2010. Heterochrony: the interplay between development and ecology exemplified by a Paleozoic amphibian clade. *Paleobiology* 36:318–334.
- Smith, K. K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:169–186.
- Wilson, L. A. 2013. Allometric disparity in rodent evolution. *Ecology and evolution* 3:971–984.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56:628–641.

CAPÍTULO 2 Los temnospóndilos

Los temnospóndilos constituyen el clado más especioso de tetrápodos no amniotas del Paleozoico y Mesozoico. Actualmente se reconocen alrededor de 300 especies, con una proporción similar entre formas paleozoicas y mesozoicas (Schoch 2014). El clado se originó en el Carbonífero temprano (Mississippiano, Viseano) y ya en el Carbonífero tardío presentaba una alta diversidad. Se reconocen diferentes fases de radiación y extinción, con picos de diversidad en el Pérmico y el Triásico. Los últimos registros que se conocen son del Cretácico Temprano (Aptiano), por lo que el rango estratigráfico es de al menos 220 millones de años. Como se discutirá después en detalle, se cree que los grupos de anfibios vivientes (anuros, salamandras y cecilias; lisanfibios), o al menos los batracios (anuros y salamandras) se originaron a partir de un grupo de temnospóndilos paleozoicos (e.g., Milner 1993; Ruta et al. 2003; Anderson et al. 2008). De esta manera, si al menos uno de los grupos actuales de anfibios se hubiese originado a partir de temnospóndilos, el rango se extendería a 340 millones de años, convirtiéndolo en el clado de tetrápodos con el rango temporal más grande (Schoch y Milner 2014). Por cuestiones históricas y para simplificar la nomenclatura, en esta tesis llamo temnospóndilos al grupo que excluye a los grupos de anfibios actuales, a sabiendas de que probablemente se trate de un grupo parafilético.

Los registros paleozoicos de temnospóndilos se restringen casi totalmente a localidades de Norteamérica, Europa y la región europea de Rusia que se hallaban en ese momento dentro del cinturón tropical del Paleozoico tardío. En el Triásico su distribución se hizo más amplia según las evidencias paleontológicas, incluyendo registros en Gondwana como los de la Cuenca del Karoo, Sudáfrica, con restos del Triásico temprano y medio (Schoch y Milner 2014). Los temnospóndilos

stereospóndilos fueron prácticamente el único clado sobreviviente, aunque muy abundante en diversidad, posteriormente al límite permo-triásico con una distribución pangeica. Solo algunos grupos sobrevivieron el límite Triásico-Jurásico, con registros jurásicos en el centro y este de Gondwana. El registro mas reciente proviene de Australia (Schoch y Milner 2000).

La mayoría de los temnospóndilos del Paleozoico y el Mesozoico temprano se conocen de lagerstätten, depósitos sedimentarios de preservación excepcional, formados bajo condiciones acuáticas. Un ejemplo sobresaliente son los depósitos lacustres vinculados a la orogenia varscana, un sistema montañoso que se extendía por Europa durante el Carbonífero y el Pérmico. De allí, principalmente de la cuenca de Saar-Nahe en Alemania, se conocen individuos no solo con un esqueleto exquisitamente preservado, sino también, en muchos casos, con piel y filamentos branquiales (Fröbisch et al. 2010). Aquí, decenas e incluso cientos de individuos de una misma especie han sido exhumados de un mismo horizonte, conformando poblaciones “time-averaged”. Varias de estas poblaciones son abundantes en larvas de distintos estadios (Schoch 1992, Boy 1995, Boy y Sues 2000), lo que ha permitido el estudio detallado de la ontogenia de algunas especies (e.g., Schoch 1992). En esta tesis estudio aspectos ontogenéticos utilizando individuos de algunas de estas poblaciones “time-averaged”: de las especies *Apateon pedestris* de la localidad Ederbach (capítulo 4) y *Micromelerpeton credneri* de Odernheim (capítulos 3 y 6).

Dentro de los temnospóndilos se encuentran los tetrápodos no amniotas más grandes (stereospóndilos, de largo entre 3 y 6m), pero también formas muy pequeñas (anfibámidos y branquiosáuridos, de largo entre 5 y 10cm; Schoch 2013). Muchos aspectos de la paleobiología de los temnospóndilos fueron recientemente estudiados, desde estudios histológicos (e.g., Sanchez et al. 2010) hasta patrones macroevolutivos

(e.g., Ruta y Benton 2008). Aspectos de la biología del grupo fueron recopilados recientemente por Schoch (2014) y la taxonomía y registro fósil fueron revisados por Schoch y Milner (2014; complementario a Schoch y Milner 2000). Los siguientes dos apartados –plan corporal y grupos– se basan principalmente en estas publicaciones.

Plan corporal

El plan corporal de los temnospóndilos es consistente con la estructura básica de los tetrápodos más tempranos, presentando la mayoría de los elementos esqueléticos conocidos de los tetrápodos del stem (*Acanthostega*, *Ichthyostega*) y tetrápodos del crown tempranos, como los anthracosaurios, bafétidos, colosteidos y seymouriamorfos (Schoch y Milner 2014). A su vez, la anatomía esquelética también es muy conservada dentro de Temnospondyli: los mismos elementos óseos se documentan en la mayoría de los taxones, manteniéndose tanto su número (excepto en algunos grupos como los plagiosáuridos) como su disposición en el esqueleto y su morfología general (Schoch y Milner 2014).

El cráneo, estructura sobre la cual enfoqué los análisis de la tesis, se caracteriza por la combinación de un techo craneano cerrado junto a grandes aberturas palatales (Fig. 2.1). El techo craneano se compone de los nasales, frontales, parietales y postparietales en la serie medial, el intertemporal, supratemporal y tabulares en la serie temporal, el escamoso, yugal y cuadrado-yugal en la mejilla y los huesos circumorbitales: lagrimal, prefrontal, posfrontal y postorbital. En muchos linajes de temnospóndilos el intertemporal se perdió, ya sea por fusión con huesos vecinos o tal vez por su falta de osificación. Los huesos circumorbitales forman un grupo de elementos que se redujeron o se perdieron en algunos grupos, como los disorofóideos y

los plagiosáuridos. La superficie de los huesos dérmicos del techo suele presentar una fuerte ornamentación que cambia durante la ontogenia. Mientras que en los adultos esta ornamentación consiste usualmente en crestas dispuestas en polígonos, los huesos dérmicos de los juveniles y las larvas usualmente están cubiertos solo por algunos hoyuelos y surcos. Las especies acuáticas, a su vez, suelen presentar en el techo craneano amplios surcos que alojaban órganos de la línea lateral (Schoch y Milner 2014).

El paladar está formado por todos los huesos conocidos para otros tetrapodomorfos, pero con una disposición particular. En temnospóndilos, los dientes se sitúan en cavidades superficiales disponiéndose típicamente en tres filas: una lateral en la premaxila y la maxila, una intermedia en el vómer, palatino y ectopterigoides y una medial en el pterigoides y el paraesfenoides. Los dientes se caracterizan por presentar un plegamiento del esmalte y la dentina, lo cual les otorga un aspecto de laberinto en corte transversal. Este tipo de diente solo está ausente en larvas o en adultos muy pequeños. En las larvas, los dientes son delgados y con forma de aguja. Por su parte, algunos disorfoideos pequeños presentan dientes pedicelados (i.e., en los cuales la corona se separa de la base mediante una zona no mineralizada; típica de lisanfibios adultos, Duellman y Trueb 1986) y bicúspides. La dentición palatal se pierde en muchos linajes, limitándose a la presencia de colmillos pares sobre el vómer, el palatino y el ectopterigoides. Los vómeres son característicamente grandes, formando láminas amplias que rodean medialmente a las coanas y contribuyen posteriormente, a delimitar anteriormente a las grandes aberturas palatales conocidas como vacuidades interpterigoideas. Mientras que estas vacuidades usualmente forman hendiduras angostas en tetrápodos stem y reptiliomorfos, en temnospóndilos ocupan la mayor parte central del paladar, bordeadas por los muy reducidos pterigoides o, en el caso de una

mayor reducción, por los palatinos y los ectopterigoides. El parasfenoides, que consiste anteriormente en un proceso cultriforme angosto y posteriormente en una placa basal ancha, separa las vacuidades completamente (Schoch y Milner 2014).

Respecto al cartílago palatocuadrado, su proceso ascendente se observa muchas veces osificado formando el epipterigoides y el cuadrado suele presentarse osificado.

El endocráneo era muchas veces cartilaginoso, llegando al extremo de no presentar ningún tipo de osificación en especímenes larvales y taxones neoténicos (micromelerpetontidos, branquiosáuridos). Sin embargo, la mayoría de los temnospóndilos adultos tienen al menos una porción de la caja craneana osificada como el esfenetmoides. En la región occipital del cráneo, los exoccipitales forman la mitad dorsal del cóndilo occipital. En edopoideos, dendrerpetidos y dinosaurios, el basioccipital forma una porción ventral amplia, formando un único cóndilo occipital. Los temnospóndilos más derivados presentan facetas pares porque el basioccipital está reducido o ausente.

Las cápsulas óticas están osificadas en taxones de gran talla corporal como *Edops*, *Eryops*, *Mastodonsaurus* o pequeños bien osificados como algunos anfibámidos. También se han documentado en *Trimerorhachis* y *Dendrerpeton* (Schoch y Milner 2014).

Grupos de temnospóndilos

Dentro de temnospóndilos se reconocen diferentes clados de acuerdo a la hipótesis taxonómica de Schoch (2014):

- Edopoidea: eran predadores con un tamaño corporal de 1 a 3m hallados en depósitos lacustres de carbón del Pensilvaniano (e.g., *Cochleosaurus*

bohemicus), “red beds” de canales fluviales pérmicos (e.g., *Edops*) y depósitos de bases de troncos provenientes de Nueva Escocia, Canadá (e.g., *Cochleosaurus florensis*).

- *Dendrerpeton* y *Balanerpeton* eran formas terrestres de 30-50cm de tamaño. Corresponden a la radiación temprana de los temnospóndilos, provenientes del Viseano de East Kirkton, Escocia, y del Bashkiriano de Joggins, respectivamente.
- Dvinosauria: es un grupo abundante que se conoce del Pensilvaniano. Eran todos acuáticos, con pequeños miembros, cuerpos elongados y branquias que permanecían durante toda su vida.
- Zatracheidae: es un pequeño grupo del Pérmico temprano de Europa y Norteamérica compuesto por especies terrestres de pequeño tamaño.
- Dissorophoidea: es un grupo diverso que existió desde el Carbonífero hasta el Triásico temprano. Como se discute más adelante en este capítulo, hipótesis recientes sugieren que los grupos de anfibios vivientes se originaron dentro de este clado, particularmente entre los anfibámidos. Ecológicamente se puede dividir en tres grupos:
 - Carnívoros terrestres fuertemente acorazados pertenecientes a dos clados: Dissorophidae y Trematopidae.
 - Insectívoros terrestres pequeños y no acorazados, los Amphibamidae.
 - Perennibranquiados acuáticos: a) Branshiosauridae, un clado de formas pequeñas neoténicas y filtradoras, aunque se conocen adultos metaforfoseados de una especie, *Apateon gracilis*; b) Micromelerpetontidae.

- Eryopoidea: habitaban ríos y lagos en herradura (“oxbow lakes”) durante el Pensilvaniano. La especie mejor conocida, *Eryops megacephalus*, poseía miembros robustos, lo que sugiere que tal vez era capaz de caminar en tierra, aunque su larga cola nadadora y la dentición piscívora típica indican que probablemente pasaba mucho tiempo en el agua.
- Stereospondylomorpha: formas acuáticas de mediano y gran tamaño, llegando a 6m en el triásico *Mastodonsaurus giganteus*. El “stem” de este clado está constituido por especies paleozoicas bien conocidas como *Sclerocephalus haeuseri* y *Archegosaurus decheni* (Fig. 2.1). Los Stereospondyli, por su parte, se diversificaron en el Triásico temprano, sobreviviendo hasta el cretácico, y fueron casi los únicos temnospóndilos presentes en el Mesozoico. Dentro de este grupo tan diverso, en esta tesis se incluyeron especies pertenecientes a los siguientes clados: Capitosauria, Trematosauroida, Brachiopoidea y Plagiosauridae.

Existe un consenso respecto a que los edopoideos forman el grupo hermano del resto de los temnospóndilos, seguido de los dendrerpétidos (Ruta et al. 2003; Schoch 2013). En cambio, las interrelaciones de los otros grandes clados no han sido resueltas de manera satisfactoria; las diferentes hipótesis han sido recopiladas y comparadas recientemente por Schoch y Milner (2014).

Ontogenia y ciclos de vida

El exquisito registro fósil de varios taxones de temnospóndilos, compuesto por numerosos individuos de diferentes tamaños de un mismo horizonte, ha permitido el estudio detallado de la ontogenia, principalmente del cráneo (e.g., Boy 1974; Schoch

1992; Boy y Sues 2000). A partir de esta información se han reconocido diversas estrategias de vida dentro del grupo.

Si bien se cree que todos los temnospóndilos poseían un estado larval acuático, la transición al adulto se lograba por diferentes caminos. El ciclo de vida primitivo de los temnospóndilos era principalmente acuático y el estadio adulto se alcanzaba mediante cambios morfológicos progresivos, a diferencia de la metamorfosis drástica de los anfibios vivientes (Fröbisch et al. 2010), en la cual existe una concentración de eventos del desarrollo en una fase corta del desarrollo (Schoch y Fröbisch 2006). Este ciclo de vida era el más común en temnospóndilos, tanto en formas paleozoicas como en los grandes stereospóndilos mesozoicos. Característica del el pasaje de larva a adulto compartidas entre muchas especies con este ciclo de vida consisten en: la modificación de la ornamentación de los huesos dérmicos (de hoyuelos radiales a crestas poligonales), la reorganización del aparato branquial, la posterior reabsorción de los dentículos branquiales larvales y la remodelación de los arcos branquiales, lo cual indica el cerramiento de las hendiduras branquiales (necesarias para la alimentación por succión en las larvas acuáticas) y la pérdida de las branquias externas (Fröbisch et al. 2010). Uno de los ejemplos mejor estudiados es el stereospondilomorfo *Sclerocephalus haeuseri* (Fig. 2.1), una especie de tamaño entre 1m y 1,7m del cual se conocen cientos de individuos de sedimentos lacustres del Carbonífero tardío y Pérmico temprano de Alemania (Schoch 2009). Se ha propuesto que su ontogenia representa razonablemente bien la condición primitiva del grupo (Schoch 2014b). *Sclerocephalus* habitaba en lagos, donde usualmente era el predador tope (Boy y Sues 2000). Se cree que, si bien era capaz de realizar excursiones a la tierra, era una especie principalmente acuática ya que la osificación de huesos que se asocian a la locomoción en tierra de animales de gran talla, como la de carpales y tarsales, solo se observa en pocos especímenes

particularmente grandes (Schoch 2009a). Interesantemente, muestras de distintos lagos de la cuenca de Saar-Nahe sugieren que esta especie era capaz de responder a parámetros ambientales modificando la extensión de su ontogenia, resultando en morfologías y tamaños adultos considerablemente variables. En el lago Odernheim, el cual era inestable por temporadas y pobre en nutrientes, *Sclerocephalus* producía adultos pequeños que se alimentaban de presas chicas. En contraste, en el lago Jeckenbach, donde las condiciones ambientales eran más benévolas, *Sclerocephalus* alcanzaba tamaños mayores (Schoch 2009). Otra especie ampliamente estudiada es el disorfoideo *Micromelerpeton credneri* (Fig. 2.1), de 20 a 30cm en longitud. Al igual que *Sclerocephalus*, *Micromelerpeton* es conocido por cientos de individuos de la cuenca de Saar-Nahe (Boy 1995). Se conocen dos morfotipos: uno pequeño proveniente del lago Odernheim y uno más grande del lago Niederkirchen. Se ha interpretado que los individuos más grandes de Odernheim son adultos perennibranciados debido a la presencia de dentículos branquiales, ductos nasolacrimales larvales y un postcráneo poco osificado (Boy 1995). En contraste, los individuos más grandes de Niederkirchen no poseen dentículos branquiales, los ductos nasolacrimales están cerrados, no poseen surcos de la línea lateral, el húmero presenta cóndilos osificados y los intercentros están agrandados, de manera que los adultos de este lago no serían perennibranciados. La condición perennibranciada de *Micromelerpeton* en Odernheim fue nombrada como neoténica por Boy (1995), entendiendo a la neotenia como a la madurez sexual alcanzada en un estadio larval, no en los términos heterocrónicos de Alberch et al. (1979) presentados en la introducción a la tesis. Schoch (2014b), por su parte, prefiere reservar este término para los casos en que esta condición se alcanza de manera derivada al suprimirse la metamorfosis en un ciclo bifásico. En esta tesis, cuando digo que una especie es neoténica, me refiero al concepto según Boy (1995) y no según

Schoch (2014b) ya que el primero es el más ampliamente utilizado en la literatura sobre temnospóndilos y porque la mayoría de los casos la presencia de un ciclo bifásico es meramente hipotética.

Transformaciones morfológicas drásticas durante la ontogenia han sido documentadas principalmente dentro de tres clados con adultos más o menos terrestres - Eryopidae, Zatrachydidae y Dissorophoidea- y otras formas menos conocidas como los temnospóndilos tempranos *Edops craigi* y *Dendrerpeton acadianum* (Schoch 2002). Los cambios morfológicos ocurridos durante la ontogenia de estos taxones, fueron analizados por Schoch (2002). Particularmente relevante para esta tesis es el ciclo de los disorofos.

Dentro de Dissorophoidea se documentan distintos ciclos de vida. Por un lado, el descrito anteriormente para *Micromelerpeton credneri*, el cual comparten el resto de los micromelerpetontidos. Contrariamente, los anfibámidos y olsoniformes eran formas terrestres, por lo que, a pesar de que no se conocen larvas que sean asignables de manera inequívoca a estos grupos, se infiere que poseían un ciclo bifásico definido por una metamorfosis similar a la de los anfibios actuales que resultaba en adultos marcadamente diferentes a las larvas, acoplada al pasaje de la vida acuática larval a la terrestre. Por su parte, los branquiosáuridos son especies con adultos perennibranquiados. El carácter adulto de estas formas fue confirmado por estudios paleohistológicos (Sanchez et al. 2010) y se hipotetiza que la retención de caracteres larvales en el adulto se dio por el truncamiento de un ciclo bifásico. Distintas líneas de evidencia soportan la hipótesis de un ciclo bifásico: 1) análisis filogenéticos recientes recuperan a los branquiosáuridos anidados dentro de los anfibámidos terrestres (Fröbisch y Schoch 2009); 2) el poscráneo de los branquiosáuridos es típicamente corto y bien osificado con respecto al cráneo, lo que podría deberse al haber derivado de

formas adaptadas a la vida terrestre (Boy y Sues 2000); y 3) se documentaron individuos metamórficos en el branquiosáurido *Apateon gracilis* (Fröbisch y Schoch 2006). El reconocimiento en *Apateon gracilis* de individuos metamórficos es interesante no solo como evidencia de la condición ancestral de un ciclo bifásico en branquiosáuridos, sino también porque constituye el único caso documentado en temnospóndilos de una metamorfosis similar a la de los anfibios actuales (Fröbisch y Schoch 2006; vale aclarar que la condensación de los eventos del desarrollo que marcaría la metamorfosis en esta especie se infiere utilizando al tamaño corporal como proxy de tiempo). A su vez, debido a la posición filogenética de los branquiosáuridos, lo documentado en *Apateon gracilis* también aporta evidencia respecto a la presencia de una metamorfosis en anfibámidos, dissorófidos y trematópidos.

El origen de los grupos de anfibios vivientes

Los tetrapodos no-amniotas están representados hoy día por las ranas y sapos (Anura), las salamandras (Caudata), y las cecilias (Gymnophiona). Si estos tres grupos constituyen o no un grupo monofilético (hipótesis de Lissamphibia) y que grupos de formas paleozoicas están más cercanamente emparentados con ellos son tópicos vigentes y sin respuestas unánimes, con diferencias que responden no solo al hallazgo de nuevas evidencias paleontológicas sino también a la aplicación de diferentes metodologías. Por otra parte, las pronunciadas diferencias morfológicas entre las formas vivientes de estos grupos y los representantes más antiguos conocidos de los respectivos linajes, por un lado, y sus parientes paleozoicos, por otro, determinan un salto que no contribuye a la dilucidación del problema. Asimismo tampoco hay consenso con respecto a las interrelaciones de los grupos vivientes aunque la hipótesis de una mayor cercanía filogenética entre anuros y salamandras (hipótesis de Batrachia) (Trueb y

Cloutier 1991; Laurin y Reisz 1997) contra la hipótesis de Procerá ([Caudata + Gymnophiona]) ha cobrado aceptación, refrendada por un análisis filogenético amplio de secuencias moleculares (Zhang et al. 2005). Los resultados de este último a priori no convalidarían las propuestas de una mayor cercanía de salamandras y cecilias cuyo origen habría ocurrido entre un grupo de anfibios paleozoicos (Lepospondyli) no perteneciente al clado en el cual se originarían los anuros y salamandras (Temnospondyli), como algunos han propuesto (e.g., Carroll et al. 1999).

Si se acepta el concepto de Batrachia, dos hipótesis contemplan la monofilia de Lissamphibia: el origen del primero con los Gymnophiona entre los temnospóndilos (Milner, 1988; Trueb y Cloutier, 1991); o su origen entre los lepospóndilos, de registro Mississipiano-Pérmico (Laurin y Reisz 1997). Una tercera hipótesis propone que los Batrachia se originaron entre los temnospóndilos, pero no así los gimnofiones, que habrían derivado de los lepospóndilos (e.g., Carroll 2001), por lo que los anfibios vivientes no constituirían un grupo monofilético. Los resultados de recientes análisis filogenéticos de parsimonia y bayesiano (76 taxones, 345 caracteres morfológicos; Pardo et al 2017), sin embargo, no soportan esta última hipótesis y reiteran la monofilia de los tres grupos de anfibios vivientes.

Formas fósiles descritas en los últimos 50 años reiteradamente resultan anidadas dentro del clado Temnospondyli y ubicadas en el stem de Batrachia en distintos análisis filogenéticos, ya que ellos presentan algunos, pero en general no los mismos en todos, caracteres de Batrachia. Todos estos taxones forman parte del subclado de los disorfoideos, aunque el orden de la sucesión de estos stem-batraquios difiere ligeramente en esos estudios (e.g., Carroll y Holmes 1980; Bolt y Lombard 1985; Milner 1988; Trueb y Cloutier 1991). *Dolesempetron annectens* del Pérmico de Oklahoma (Bolt 1969; Sigurdson y Bolt 2010), representado por varios ejemplares no

completamente articulados, fue uno de esos taxones desde su descripción original, su relación con los anfibios vivientes fundamentada principalmente en la presencia de dentición pedicelada y bicúspide y vértebras casi monospondílicas. Es una forma relativamente pequeña ya que el tamaño corporal del holotipo se ha estimado en 55mm. Si bien el material conocido muestra cierta evidencia de variación ontogenética, se consideró que los ejemplares pertenecen a individuos adultos con hábitos terrestres, sin que se conozcan estadios larvales. No obstante, su cercanía filogenética con otras formas de las que se conocen estadios larvales (e.g. *Branchiosaurus*, Boy y Sues 2000) sugiere que podrían haberlos tenido.

Otro taxón filogenéticamente cercano a la divergencia de Batrachia es el pequeño disorofoideo *Amphibamus grandiceps* de los nódulos pennsylvanianos de Mazon Crick, Illinois, representado por distintos estadios ontogenéticos (Milner, 1982). Fue considerado “remarkably frog-like” por Watson (1940), quien lo describió en primer lugar en forma más completa, después de la desaparición del holotipo. Por otra parte *Platyrhinops lyelli* (antes asignado a *Amphibamus*) del Pennsylvaniano medio de Lincoln, Ohio también presenta dientes marginales que son bicúspides (Clack y Milner 2010) como en los batraquios.

Asimismo los branquiosáuridos del Permo-Carbonífero de Europa central fueron señalados como formas cercanas a Lissamphibia por Trueb y Cloutier (1991). Estos temnospóndilos de vida acuática (considerada como adquirida secundariamente por Boy) comparten con los anfibámidos más terrestres tablas craneanas muy abreviadas, ectopterigoides reducidos o ausentes e interclavícula reducida a un disco pobremente osificado. Los branquiosáuridos fueron considerados anfibámidos neoténicos, pero Boy (1987) realizó una revisión de estos anfibios y reafirmó su status taxonómico y validez. En ellos, como en Batrachia, una fenestra subtemporal separa pterigoides (y

ectopterigoides y palatino posterior) del margen de la mandíbula superior, a diferencia de otros temnospóndilos. Según Milner (1993), el éxito de los lisanfibios está atado a la forma en que han evolucionado caracteres larvarios y de adultos a través de heterocronismos y miniaturización, dando origen a nuevas morfologías. Ese autor propuso (1993) que la miniaturización crítica y subsecuente diversificación de los lisanfibios ocurrió post-*Dolesepeton* o post-Branchiosauridae (según otra hipótesis de relaciones), ya que caracteres de los lisanfibios no se encuentran en ningún temnospóndilo. Esta propuesta se hace eco de un estudio de Carroll (1990) en lepospóndilos diminutos donde se plantea que muchos de los caracteres inusuales de estas formas se deben a su pequeño tamaño, inclusive la pérdida de ciertos elementos óseos dérmicos. La importancia de las cápsulas sensoriales y caja craneana podrían limitar el desarrollo de otras estructuras craneanas, como advirtió Hanken en salamandras (1983, 1984).

Los temnospóndilos como modelo de estudio y el desarrollo de mi investigación doctoral

Los temnospóndilos constituyen un modelo excepcional para explorar cuestiones cuantitativas del desarrollo y evolución morfológica en formas extintas debido a su exquisito registro fósil que incluye especies representadas por decenas e incluso cientos de individuos excelentemente preservados de poblaciones time-averaged, incluyendo ejemplares de distintos estadios ontogenéticos. A su vez, el extenso registro del clado permite analizar cambios morfológicos a través de millones de años. Por otro lado, su supuesta relación con los grupos de anfibios vivientes hace que los temnospóndilos sean de particular interés para el estudio del origen de los grupos actuales y, de manera más general, del origen de los grandes clados.

Tomando como eje la relación entre el desarrollo y la evolución morfológica, la primera fase de mi investigación doctoral consistió en evaluar la potencialidad del grupo como modelo para análisis cuantitativos de distinta naturaleza. Es así como primero me dediqué a recorrer colecciones que me eran fácilmente accesibles tomando fotos, haciendo dibujos con cámara clara y recolectando datos morfométricos de todo taxón bien representado que hallara. De esta primera etapa obtuve varios resultados: a) un amplio archivo gráfico y de datos; b) adquirí una buena aproximación a la gran diversidad de formas que componen el clado; c) adquirí experiencia en el reconocimiento de estructuras anatómicas en distintos tipos de preservaciones fósiles, con énfasis en la interpretación de fósiles bidimensionales; y d) a partir de todo lo anterior, pude formarme una idea acabada de las posibilidades y, principalmente, de las limitaciones del registro. Por ejemplo, pude concluir que, pesar de que se conocen cientos de individuos de especies de los branquiosáuridos *Apateon pedestris* (Fig. 2.1) y *A. caducus*, muy pocos presentan el esqueleto completo (ya sea por fragmentación o por la falta de osificación en estadios tempranos), de manera que tuve que descartar uno de los objetivos que me había planteado al comienzo de la tesis: evaluar cómo cambia la variación a lo largo de la ontogenia. También tuve que abortar el intento de comparar la variación entre diferentes poblaciones time-averaged de estas especies y con otros taxones bien representados con un registro fósil numeroso como *Micromelerpeton credneri* y *Sclerocephalus haeuseri*. A su vez, me hizo poner en duda la validez de estudios previos, como el que documenta un desarrollo de los miembros de polaridad preaxial en *Apateon*, *Micromelerpeton* y *Sclerocephalus* (Fröbisch et al. 2015). En este sentido, mediante el estudio de los materiales originales de *Apateon* del trabajo de Fröbisch et al. (2015) junto a otros especímenes de la misma procedencia, pude observar que en muchos individuos es difícil identificar la identidad de los dígitos y de

los elementos del zeugopodio ya que no se diferencian morfológicamente y la orientación en que los miembros se encuentran preservados no es clara. Por otro lado, observé que existe variación respecto a la secuencia de osificación, de manera que la evidencia de polaridad preaxial no es inequívoca cuando se tiene en cuenta una muestra amplia de individuos. A partir de esta primera fase exploratoria delimité los objetivos concretos de la tesis y me enfoqué posteriormente en reforzar el muestreo taxonómico visitando colecciones adicionales. Los materiales incluidos en los análisis se detallan en los capítulos correspondientes, pero me parece importante resaltar que esta tesis es fundamentalmente el resultado de haber observado cientos de ejemplares que finalmente no pudieron ser considerados para los estudios cuantitativos. En este sentido, uno de los mayores esfuerzos consistió en la selección del material de estudio. Por ejemplo, observé más de 600 individuos de *Apateon pedestris* de los cuales terminé utilizando solo cerca de 20 de ellos en los estudios de morfometría.

Como puede apreciarse en los capítulos subsiguientes, en muchos casos decidí utilizar reconstrucciones en lugar de material fósil original. Esto se debe, por un lado, a que al tratarse de un grupo pangeico con un registro temporalmente muy extenso, los materiales originales se encuentran alojados en instituciones alrededor del mundo, de manera que me fue materialmente imposible acceder a ellos. Por otro lado, el uso de reconstrucciones permite incluir a taxones representados únicamente por material desarticulado o deformado tectónicamente. Excepto en los casos puntuales mencionados en los capítulos siguientes, solo utilicé reconstrucciones que consideré confiables tras evaluar material original de primera mano o mediante fotografías del mismo.

Aclaración nomenclatorial

Muchos de los taxones utilizados en esta tesis pertenecen a géneros monoespecíficos por lo que, siguiendo el estilo hallado en la literatura sobre

temnopódidos, me refiero a ellos utilizando solo el nombre genérico. A su vez, en los capítulos en los cuales utilizo una sola especie de un género, también me limito a nombrarla de manera genérica en el texto.

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

AMNH: American Museum of Natural History

BP: Bernard Price Institute for Palaeontological Research

BSM y BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Alemania

CM: Carnegie Museum, Pittsburgh, USA

GPIM, VAT y ATD: Geowissenschaftliches Institut, Johannes Gutenberg-Universität, Mainz, ahora alojado en Naturhistorisches Museum Mainz, Alemania

GPIT: Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Eberhard Karls-Universität, Tübingen, Alemania

KO: Comenius University, Bratislava, Eslovaquia

LFUG: Landesamt für Umwelt und Geologie, Freiberg, Alemania

MB.Am: Museum für Naturkunde Berlin, Alemania

MHI.KU: Muschelkalkmuseum Hagdorn Ingelfingen

MMG-SaP: Staatliches Museum für Naturkunde, Dresden, Alemania

MVZ: Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley, USA

NHMM: Naturhistorisches Museum Mainz, Alemania

NHMW: Naturhistorisches Museum Wien, Austria

PolF: Colección Pollichia, Geoskop, Thallichtenberg, Alemania

SAM: South African Museum

SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Alemania

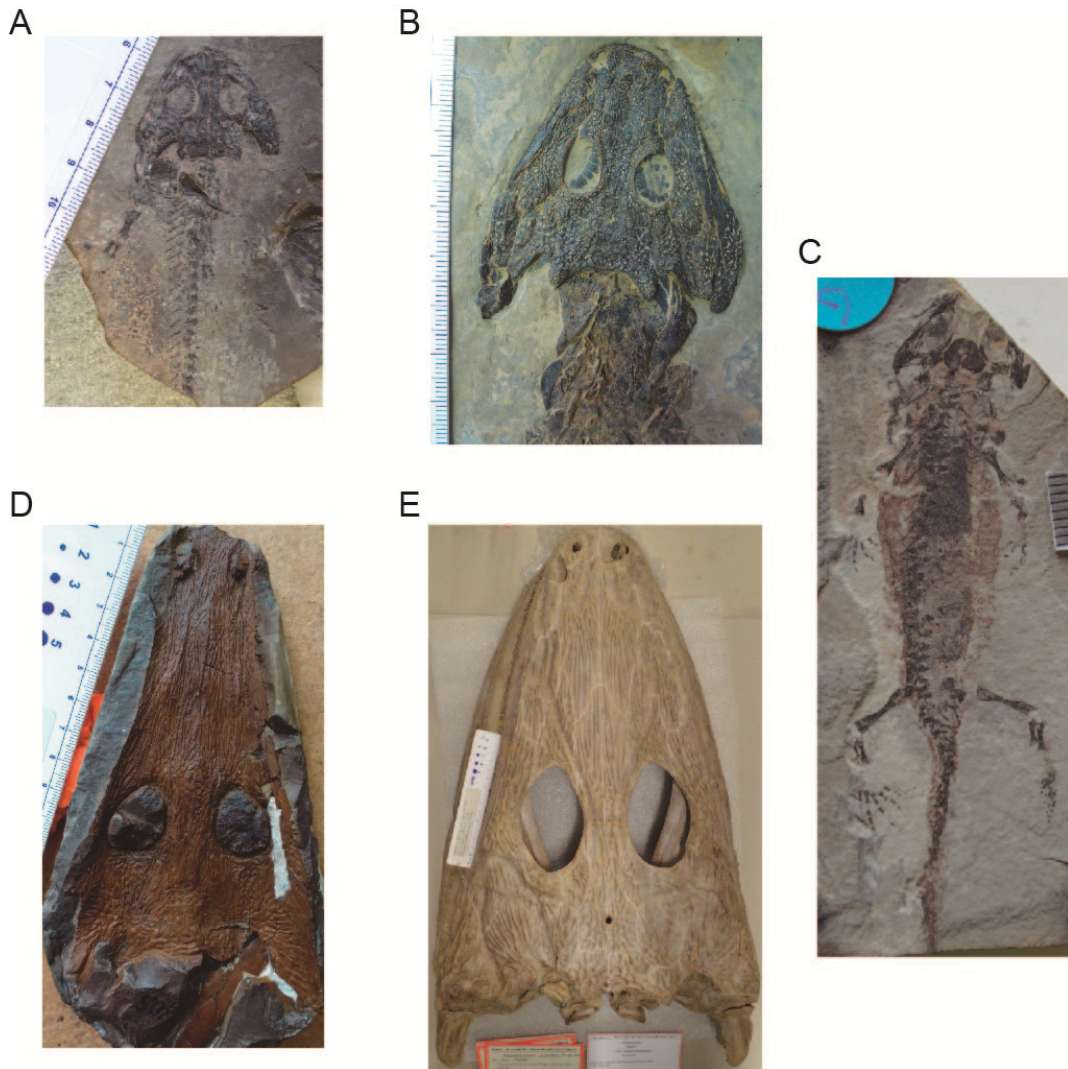


Figura 2.1. Fotografías de ejemplares seleccionados en vista dorsal. (A) *Micromelerpeton credneri* (MB.Am 381.1); (B) *Sclerocephalus haeuseri* (NHMM.PW 2009-3); (C) *Apateon pedestris* (SMNS 16258); (D) *Archegosaurus decheni* (MB.Am 138); (E) *Mastodonsaurus giganteus* (SMNS 54677)

Referencias bibliográficas

- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453:515–518.
- Bolt, J. R. 1969. Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science* 166:888–891.
- Bolt, J. R. y R. E. Lombard. 1985. Evolution of the tympanic ear and the origin of frogs. *Biological Journal of the Linnean Society* 24:83–99.
- Boy, J. A. 1974. Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli; Karbon–Trias). *Paläontologische Zeitschrift* 48:236–268.
- Boy, J. A. 1987. Studien über die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli; Ober-Karbon–Unter-Perm) 2. Systematische Übersicht. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 174:75–104.
- Boy, J. A. 1995. Über die Micromelerpetontidae (Amphibia: Temnospondyli). 2. *Micromelerpeton ulmetense* n. sp. und *Micromelerpeton* (?) *boyi* Heyler. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 223:241–274.
- Boy, J. A. y H.–D. Sues. 2000. *Branchiosaurs*: larvae, metamorphosis and heterochrony in temnospondyls and seymouriamorphs. Pp. 1150–1197 en H. Heatwole y R. L. Carroll, (eds.). *Amphibian Biology* vol. 4: Palaeontology. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.

- Carroll, R. L. 1990. A tiny microsauro from the Lower Permian of Texas: size constraints in Palaeozoic tetrapods. *Palaeontology* 33:893–909.
- Carroll, R. L., A. Kuntz y K. Albright. 1999. Vertebral development and amphibian evolution. *Evolution and development* 1: 36–48.
- Carroll, R. L. 2001. The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. *Journal of Paleontology* 75:1202–1213.
- Carroll, R. L. y R. Holmes. 1980. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society* 68:1–40.
- Clack, J. A. y A. R. Milner. 2010. Morphology and systematics of the Pennsylvanian amphibian *Platyrhinops lyelli* (Amphibia: Temnospondyli). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 100:275–295.
- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. John Hopkins Press, Baltimore, USA.
- Fröbisch, N. B. y R. R. Schoch. 2009. Testing the impact of miniaturization on phylogeny: Paleozoic dissorophoid amphibians. *Systematic Biology* 58:312–327.
- Fröbisch, N. B., C. Bickelmann, J. C. Olori y F. Witzmann. 2015. Deep-time evolution of regeneration and preaxial polarity in tetrapod limb development. *Nature*, 527:231.
- Fröbisch, N. B., J. C. Olori, R. R. Schoch y F. Witzmann. 2010. Amphibian development in the fossil record. *Seminars in cell and developmental biology* 21:424–431.

- Hanken, J. 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 23:55–75.
- Hanken, J. 1983. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia, Plethodontidae). II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution. *Journal of Morphology* 177:255–268.
- Hanken, J. 1993. Adaptation of bone growth to miniaturization of body size. Pp. 79–104 en B. K. Hall (ed.) *Bone*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Laurin, M., y R. R. Reisz. 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. Pp. 9–59 en S. S. Sumida y K. L. Martin (eds.). *Amniote origins*. Academic Press, Nueva York.
- Milner A. R. 1982. Small temnospondyl amphibians from the middle Pennsylvanian of Illinois. *Palaeontology* 25:635–664.
- Milner A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. Pp. 59–102 en M. J. Benton (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Milner A. R. 1993. The Paleozoic relatives of lissamphibians. *Herpetological Monographs* 7:8–27.
- Pardo, J. D., B. J. Small y A. K. Huttenlocker. 2017. Stem caecilian from the Triassic of Colorado sheds light on the origins of Lissamphibia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*: 201706752.

- Ruta, M., M. I. Coates, y D. L. J. Quicke. 2003. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews* 78:251–345.
- Sanchez, S., A. De Ricqlès, R. R. Schoch y J. S. Steyer. 2010. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in *Apateon*: histological evidence of paedomorphic conditions in branchiosaurs. *Evolution and Development* 12:315–328.
- Schoch, R. R. 1992. Comparative ontogeny of early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. *Palaeontographica Abteilung A* 222:43–83.
- Schoch, R. R. 2002. The early formation of the skull in extant and Paleozoic amphibians. *Paleobiology* 28:278–296.
- Schoch, R. R. 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:135–162.
- Schoch, R. R. 2013. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis. *Journal of Systematic Palaeontology* 11:673–705.
- Schoch, R. R. 2014a . Amphibian evolution: the life of early land vertebrates. John Wiley, Nueva York, USA.
- Schoch, R. R. 2014b. Life cycles, plasticity and palaeoecology in temnospondyl amphibians. *Palaeontology* 57:517–529.
- Schoch R. R. y N. B. Fröbisch. 2006. Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution* 60:1467–1475.
- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2000. Handbook of Paleoherpetology– Temnospondyli II. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.

- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2014. Handbook of Paleoherpetology– Temnospondyli I. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y H. –D. Sues. 2013. A new dissorophid temnospondyl from the Lower Permian of north-central Texas. *Comptes Rendus Palevol* 12:437–445.
- Sigurdson, T. y J. R. Bolt. 2010. The Lower Permian amphibamid *Doleserpeton* (Temnospondyli: Dissorophoidea), the interrelationships of amphibamids, and the origin of modern amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1360–1377.
- Trueb, L. y R. Cloutier. 1991. A phylogenetic investigation of the inter– and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). Pp. 223–313 en H. –P. Schultze and L. Trueb (eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York, USA.
- Watson, D. M. S. 1940. The origin of frogs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 60:195–231.
- Zhang, P., H. Zhou, Y. Q. Chen, Y. F. Liu y L. H. Qu. 2005. Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology* 54:391–400.

CAPÍTULO 3 Alometría ontogenética y su impacto en la evolución morfológica

“In evolution, selection may decide the winner of a given game but development non-randomly defines the players” (Alberch, 1980)

Analizar la evolución del desarrollo es esencial para comprender cómo la evolución morfológica se mueve en el espacio fenotípico (Hall 2000; Wilson 2013) y como se origina la disparidad morfológica. La morfología es el resultado del desarrollo (Zelditch et al. 2016) y las vías de este último afectan tanto la dirección como la extensión del cambio morfológico (Wagner y Altenberg 1996; Adams y Nistri 2010; Gerber 2014). Es así como no todas las variantes morfológicas son igualmente posibles de ocurrir porque propiedades variacionales del desarrollo influyen en qué tan propensos a variar son los rasgos, limitando la respuesta evolutiva a factores externos de selección a ciertas direcciones del espacio fenotípico (Schwenk y Wagner 2004; Gerber 2014).

Entre los múltiples factores que dirigen y caracterizan a las vías del desarrollo, el estudio de los patrones alométricos durante la ontogenia y su evolución son particularmente relevantes porque se postula que la alometría limita la evolución de la forma a ciertas direcciones de cambio mediante la integración y, al mismo tiempo, actúa como un acelerador a través de la producción de diferencias fenotípicas pronunciadas a lo largo de líneas de menor resistencia evolutiva (Cardini y Polly 2013). Por lo tanto, establecer el componente ontogenético de las transformaciones alométricas es esencial para llegar a comprender la diversificación morfológica en tamaño y forma.

Las ontogenias de formas extinguidas preservadas en el registro paleontológico, en contraste con las de formas vivientes, ofrecen la posibilidad de una perspectiva

temporal sobre el tema al permitir el estudio de la evolución de las alometrías ontogenéticas a lo largo de un intervalo de tiempo prolongado. En este sentido, los temnospóndilos constituyen un modelo único para estudiar la relación entre desarrollo y evolución morfológica en el tiempo profundo porque se conocen numerosas especies fósiles representadas por individuos de diferentes estadios ontogenéticos (Boy y Sues 2000).

Como se expuso en el capítulo 2, los temnospóndilos vivían en una amplia variedad de hábitats – lagos, ríos, y ambientes marinos y terrestres (Schoch 2014a)– y presentaban diferentes estrategias de vida: especies con larvas acuáticas que se transformaban gradualmente en adultos acuáticos, otras con larvas acuáticas con una metamorfosis drástica que resultaba en adultos completamente terrestres y también especies neoténicas (Schoch 2014a). Esta multiplicidad de ecologías y ciclos de vida se ve reflejada en la gran diversidad de morfotipos y tamaños corporales en el grupo, incluyendo grandes predadores acuáticos con un tamaño corporal de hasta seis metros (e.g., muchos stereospondylomorfos; Schoch y Milner 2000), formas terrestres fuertemente acorazadas (e.g., dissorófiidos), formas semejantes a pequeños lagartos (i.e., amphibámidos terrestres) y perennibranquiados acuáticos (e.g., micromelerpetontidos y branquiosáuridos) (Schoch 2014a; Witzmann et al. 2009). Sin embargo, a pesar de esta diversidad de formas corporales, es llamativo que el techo dérmico craneano es extremadamente conservado dentro del clado y a través del tiempo geológico. En temnospóndilos, exceptuando el de algunas especies (e.g., algunos plagiosaurios; Schoch y Milner 2014), el techo craneano está formado por un mismo conjunto de huesos dérmicos con posiciones relativas conservadas.

El techo craneano de los temnospóndilos ya ha sido objeto de estudio de trabajos morfométricos a nivel macroevolutivo (e.g., Stayton y Ruta 2006; Fortuny et al. 2011;

Angielczyk y Ruta 2012) y ontogenético (Witzmann et al. 2009), tanto de morfometría lineal como geométrica. Sin embargo, a mi entender, ningún estudio ha tratado ambos niveles comparativamente. Por otro lado, el único trabajo que aborda el cambio de forma durante la ontogenia (i.e., Witzmann et al. 2009) se basa en una metodología que implica asumir desde un principio que el patrón alométrico entre las especies es conservado y, por lo tanto, no sirve para poner a prueba si esto es así (ver discusión del presente capítulo para más detalles). Es así como en este capítulo pretendo complementar los trabajos previos mediante: 1) el estudio comparativo de los patrones de alometrías ontogenéticas craneanas en temnospondilos; 2) la exploración de los factores que podrían llegar a explicar dichos patrones; y 3) el análisis de si la alometría ontogenética influyó en la diversificación morfológica craneana adulta del clado y, de ser así, en qué grado. Para ello, utilicé morfometría geométrica, por lo que el presente trabajo es un estudio de alometría entendida como la relación estadística entre tamaño y forma (Mitteroecker et al. 2013; ver capítulo 1).

Materiales y métodos

Relaciones filogenéticas— Un contexto filogenético explícito es un requerimiento tanto para abordar la discusión sobre evolución morfológica y de la ontogenia como para calcular la alometría evolutiva utilizando cuadrados mínimos generalizados filogenéticos (PGLS por su sigla en inglés, ver más adelante). Dado que las especies estudiadas en este trabajo pertenecen a distintos grupos dentro de Temnospondyli y que actualmente no hay ninguna hipótesis filogenética publicada disponible que las incluya a todas, el marco filogenético utilizado fue un árbol sintético (Fig. 3.1) que construí a

mano combinando diferentes topologías obtenidas previamente. En este superárbol, la topología recuperada por Schoch (2013) en su estudio de los grandes clados de temnospóndilos fue utilizada como “backbone tree”. Para la parte de la filogenia correspondiente a los sterospondilomorfos no stereospóndilos, reemplacé la topología de Schoch (2013) por la recuperada por Schoch y Witzmann (2009a) ya que la misma considera a una mayor cantidad de especies, incluyendo a las dos especies de *Glanochthon* utilizadas en el análisis ontogenético. La única discrepancia entre las dos topologías consiste en que en el árbol preferido por Schoch (2013), *Archegosaurus* y *Glanochthon* son recuperados como un clado, mientras que independientemente forman parte del stem hacia Sterospondyli en el estudio de Schoch y Witzmann (2009a). A pesar de esto, Schoch también recupera la última variante en algunos escenarios alternativos. El clado Dissorophoidea recuperado por Schoch (2013) también fue reemplazado por la topología más detallada que se explica en el capítulo 6, pero podando las especies de las que consideré que no se podían tomar datos morfogeométricos confiables.

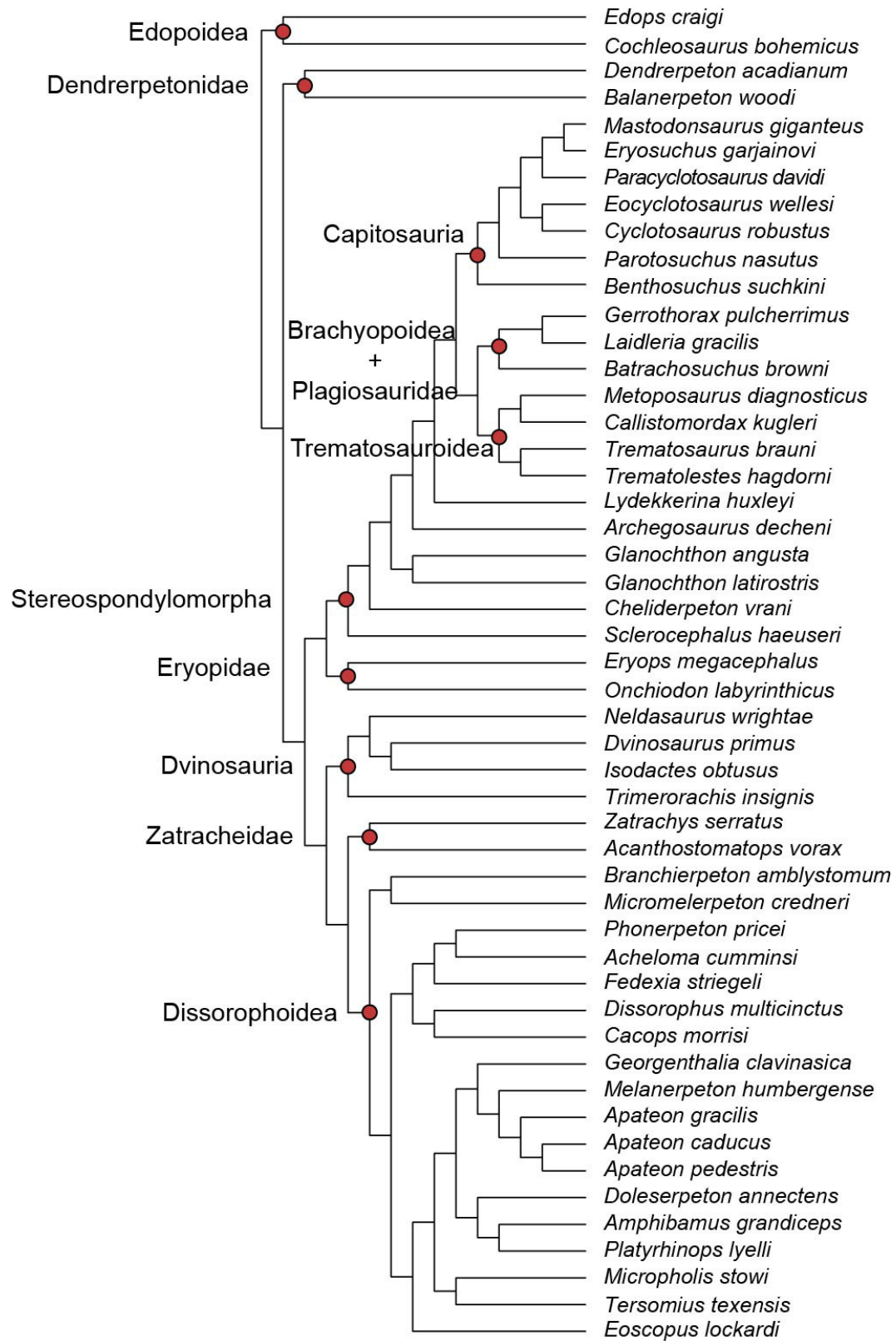


Figura 3.1. Hipótesis filogenética utilizada.

Patrones ontogenéticos— Calculé la alometría ontogenética del techo craneano de 14 especies de temnospóndilos. Dichas especies son representantes de diferentes grandes clados dentro de Temnospondyli y de distintos estilos de vida (Tabla 3.1); fueron seleccionadas para el estudio todos los taxones a los que pude tener acceso y que se encuentran representados por al menos dos cráneos relativamente bien preservados de distintos estadios ontogenéticos. A falta de datos etarios, la distinción entre diferentes estadios se basó en el largo diferencial del cráneo entre los especímenes y, en los casos disponibles, características cualitativas que se conocen que cambian durante la ontogenia, como el grado de ornamentación de los huesos dérmicos (ver Boy y Sues 2000 para discusión al respecto). En este sentido, en ausencia de caracteres cualitativos, la distinción entre si dos cráneos de diferente tamaño de una misma especie representan dos estadios ontogenéticos distintos o variación dentro de un mismo estadio fue subjetiva. El estudio fue limitado al techo craneano porque generalmente es la región mejor preservada y se encuentra totalmente formada en estadios tempranos de la ontogenia en la mayoría de los temnospóndilos (Witzmann et al. 2009). A su vez, solo se consideró la región medial del techo craneano ya que los elementos laterales no se preservan adecuadamente en muchos especímenes y aquellos con componente vertical se preservan con una posición diferente a la natural en las especies con preservación bidimensional (e.g., *Micromelerpeton*, *Sclerocephalus*, *Glanochthon*).

Tabla 3.1. Lista de taxones, material utilizado en los análisis, estilos de vida considerados y fuentes bibliográficas. Aquellas especies incluídas en el análisis intraespecífico se indican en negrita junto con el número de individuos utilizados para cada una.

Taxones	Material estudiado	Número de individuos en análisis de ontogenia	Estilo de vida	Fuente bibliográfica de estilo de vida
<i>Acanthostomatops vorax</i>	LFUG 13235, 13245, 13417, 13522, SN1, SN2; MMG-SaP 129 (de Schoch y Witzmann 2005, Fig. 2), 130 (de Schoch y Witzmann 2005, Fig. 2)	8	Terrestre	Schoch y Witzmann 2005
<i>Acheloma cumminsi</i>	Dilkes y Reisz 1987 (Fig. 3)		Terrestre	Schoch 2009
<i>Amphibamus grandiceps</i>	Schoch and Milner 2014 (Fig. 30A)		Terrestre	Schoch 2002
<i>Apateon caducus</i>	Schoch 1992 (estadios XVI a XXV)	10	Neoténico	Schoch 2014a
<i>Apateon gracilis</i>	Schoch y Fröbisch 2006 (Fig.1 A-D)	4	Anfibio	Schoch 2014a
<i>Apateon pedestris</i>	Schoch 1992 (estadios XII a XX)	11	Neoténico	Schoch 2014a
<i>Archegosaurus decheni</i>	MB.Am 116, 117, 134 (de Schoch y Witzmann 2006, Fig. 4B), 135, 138, 202, 221, 272, 986; NHMW 1947-I; SMNS 3706	11	Acuático	Witzmann 2006
<i>Balanerpeton woodi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 17A)		Terrestre	Milner y Sequeira 1993
<i>Batrachosuchus browni</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 46E)		Acuático	Schoch 2014a

<i>Benthosuchus suchkini</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 74)		Acuático	Schoch 2014b
<i>Branchierpeton amblystomum</i>	MB.Am 378; Werneburg 1991 (Fig. 10 a-d)	5	Acuático	Schoch 2009
<i>Cacops morrisi</i>	Reisz et al. 2009 (Fig. 3 a-b)	2	Terrestre	Reisz et al. 2009
<i>Callistomordax kugleri</i>	Schoch 2008 (Fig. 1)		Acuático	Schoch 2008
<i>Cheliderpeton vranyi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 45)		Acuático	Schoch y Witzmann 2009
<i>Cochleosaurus bohemicus</i>	AMNH 23371; BSP 1904XIV45a; MB.Am 80 (reconstrucción Sequeira 2004, Fig. 6), 83, 389	4	Acuático	Sequeira 2004
<i>Cyclotosaurus robustus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 101)		Acuático	Schoch 2014b
<i>Dendrerpeton acadianum</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 16B)		Terrestre	Schoch 2009
<i>Dissorophus multicinctus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 35C)		Terrestre	Schoch 2014b
<i>Doleserpeton annectens</i>	Sigurdsen y Bolt 2010 (Fig. 4)		Terrestre	Schoch 2014b
<i>Dvinosaurus primus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 21)		Acuático	Schoch 2002
<i>Edops craigi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 13A)		Terrestre	Schoch 2002
<i>Eocyclotosaurus wellsi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 102C)		Acuático	Schoch 2014b
<i>Eoscopus lockardi</i>	Schoch and Milner 2014 (Fig. 29K)		Terrestre	Schoch 2014
<i>Eryops megacephalus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 41G)		Anfibio	Schoch 2009
<i>Eryosuchus garjainovi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 97)		Acuático	Schoch 2014b
<i>Fedexia striegeli</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 32B)		Terrestre	Schoch 2014b

<i>Georgenthalia clavinasica</i>	Anderson et al. 2008 (Fig. 3)		Terrestre	Schoch 2009
<i>Gerrothorax pulcherrimus</i>	Schoch y Witzmann 2012 (Fig. 7 a-c)	3	Acuático	Schoch y Witzmann 2012
<i>Glanochthon angusta</i>	GPIM 1217; MB.Am 1271, 1310; PolF 002, 1994; SMNS 91003, 91274	7	Acuático	Schoch y Witzmann 2009a
<i>Glanochthon latirostris</i>	MB.Am 113, 211a, 224; GPIT 34, 673	5	Acuático	Schoch y Witzmann 2009a
<i>Isodactes obtusus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 20E)		Acuático	Schoch 2002
<i>Laidleria gracilis</i>	Warren 1998 (Fig. 4)		Acuático	Warren 1998
<i>Lydekkerina huxleyi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 57B)		Terrestre	Pawley y Warren 2005
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>	MHI.KU 1991-1, 1992-20, 1992-21, 1992-31, SN; SMNS 54677, SN1, SN2, SN3	9	Acuático	Schoch 2009
<i>Melanerpeton humbergense</i>	Boy 1987 (Fig. 7C)		Neoténico	Schoch 2014b
<i>Metoposaurus diagnosticus</i>	Sulej 2002 (Fig. 3)		Acuático	Schoch 2014b
<i>Micromelerpeton credneri</i>	MB.Am 381.1, 1152, 1193, 1197, 1230; SMNS 51282, 51323, 54978, 51329	9	Neoténico	Boy 1995
<i>Micropholis stowi</i>	BP 1-2501 (de Schoch y Rubidge 2005, Fig. 3), 5573 (de Schoch y Rubidge, 2005 Fig. 3); BSM 1934VIII43B, 1934VIII43E;	6	Terrestre	Schoch 2014b

	SAMK 1099 (de Schoch y Rubidge 2005, Fig. 3), 8550 (de Schoch y Rubidge 2005, Fig. 3)		
<i>Neldasaurus wrightae</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 20C)	Acuático	Schoch y Milner 2014
<i>Onchiodon labyrinthicus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 42)	Anfibio	Schoch 2009
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>	Damiani 2001 (Fig. 21)	Acuático	Schoch y Milner 2000
<i>Parotosuchus nasutus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 3B)	Acuático	Schoch y Milner 2000
<i>Phonerpeton pricei</i>	Dilkes 1990 (Fig. 1)	Terrestre	Schoch 2014b
<i>Platyrhinops lyelli</i>	Schoch and Milner 2014 (Fig. 29B)	Terrestre	Schoch 2002
<i>Sclerocephalus haeuseri</i>	BSP 1981I99 (de Schoch y Witzmann 2009b, Fig. 5); MB.Am 1277, 1301, 1316, 1308, 1311, 1323, 1346, 1347; SMNS 90055, 91280, 91282, 91283	13 Acuático	Schoch 2009
<i>Tersomius texensis</i>	Schoch and Milner 2014 (Fig. 29H)	Terrestre	Schoch 2014b
<i>Trematolestes hagdorni</i>	Schoch 2006 (Fig. 4)	Acuático	Schoch 2006
<i>Trematosaurus brauni</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 77)	Acuático	Schoch y Milner 2014
<i>Trimerorachis insignis</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 20A)	Acuático	Schoch 2002
<i>Zatrachys serratus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 40B)	Terrestre	Schoch 2002

Utilicé imágenes del techo craneano en vista dorsal que consisten en fotografías de material fósil estudiado de primera mano. Entre este material, se incluyen especímenes con deformaciones menores que reconstruí parcialmente de manera digital. Para taxones relevantes a los cuales no pude tener acceso, utilicé fotografías, dibujos interpretativos o reconstrucciones disponibles en la literatura. Solo incluí dibujos y reconstrucciones cuya precisión pude corroborar.

Once landmarks (Fig. 3.2; Tabla 3.2) fueron digitalizados sobre cada imagen utilizando TPSDIG2 (Rohlf 2006). La selección de landmarks se basó en el compromiso entre capturar la forma craneana en detalle y maximizar el número de individuos en los cuales los landmarks pueden ser digitalizados con confianza. La digitalización se llevó a cabo en la mitad del cráneo mejor preservada, espejando las imágenes cuando fue necesario para obtener una muestra uniforme.

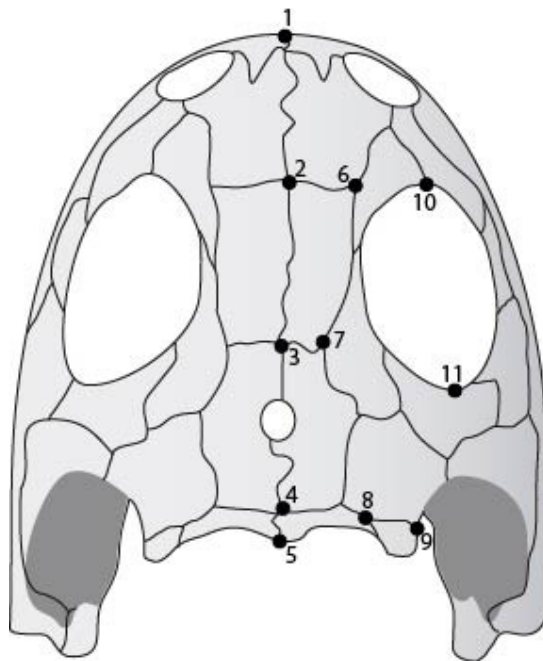


Figura 3.2 Landmarks utilizados en este estudio (imagen modificada de Schoch y Millner 2014).

Tabla 3.2. Descripción de landmarks (ver Fig. 3.2)

Landmark	Definición
1	Extremo anterior del cráneo
2	Punto más medial de la sutura entre nasal y frontal
3	Punto más medial de la sutura entre frontal y parietal
4	Punto más medial de la sutura entre postparietal y parietal
5	Punto más posterior de la sutura entre postparietales
6	Punto más lateral de la sutura entre nasal y frontal
7	Punto más lateral de la sutura entre frontal y parietal
8	Punto más medial de la sutura entre postparietal y tabular
9	Punto más lateral de la sutura entre supratemporal y tabular
10	Extremo anterior de la órbita
11	Extremo posterior de la órbita

Los siguientes análisis fueron llevados a cabo en R utilizando el paquete geomorph (Adams y Otárola-Castillo 2013). Las configuraciones de landmarks de la totalidad de los individuos fueron superimpuestas mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA por su sigla en inglés; Rohlf y Corti 1990; Bookstein 1991) y el tamaño del centroide (CS por su sigla en inglés) fue calculado. Para determinar las alometrías ontogenéticas se llevó a cabo por separado una regresión lineal de las coordenadas de forma sobre ln CS para cada especie representada por al menos tres individuos. Teniendo en cuenta el bajo número de individuos de cada especie, decidí no testear la alometría estadísticamente. En otras palabras, no rechacé estadísticamente la hipótesis nula de isometría (i.e., forma constante) durante la ontogenia. Esto se debe a que cambios en la forma durante la ontogenia son obvios al ojo desnudo y, si se testeara

la alometría estadísticamente, el no rechazo de la hipótesis nula de isometría se debería probablemente al tamaño muestral pequeño y no tendría sentido biológico alguno. Los cambios en forma durante la ontogenia en cada especie fueron observados mediante grillas de deformación. Las mismas muestran la deformación entre la media de la especie y las formas predichas sobre el vector de regresión (i.e., vector alométrico) correspondientes a diferentes valores de $\ln CS$. Para *Cacops*, una especie que está representada solo por dos individuos, se generó una grilla de deformación que grafica las diferencias en forma desde el individuo más joven al más avanzado de los dos disponibles.

Las alometrías ontogenéticas de las distintas especies fueron comparadas cualitativamente a partir de las grillas de deformación y mediante el enfoque de espacio alométrico, el cual ha demostrado proveer un mejor entendimiento de la evolución de las trayectorias ontogenéticas y su relación con la disparidad morfológica (Gerber y Hopkins 2011; Strelin et al. 2017). El espacio alométrico es una ordenación multivariada de taxones basada en los coeficientes de la pendiente de regresiones multivariadas de forma sobre tamaño (Gerber y Hopkins 2011). En dicho espacio, cada trayectoria ontogenética está representada por un único punto. Para construir el espacio alométrico, los vectores de coeficientes de la pendiente que resultaron de las distintas regresiones fueron normalizados y sometidos a un PCA (Mitteroecker et al. 2013) para facilitar la visualización de los taxones en un espacio reducido (Gerber y Hopkins 2011). Dado que *Gerrothorax* fue recuperado como un outlier en el espacio alométrico en base a la distancia euclídeana desde la media, oscureciendo las relaciones entre los restantes taxones, el PCA fue llevado a cabo excluyendo esta especie. A partir del mismo, analicé de dos maneras si los taxones se agrupan por clado y/o estilo de vida en el espacio alométrico: 1) cualitativamente, evaluando los agrupamientos en el espacio

reducido formado por los primeros tres PCs; 2) mediante un análisis de cluster a partir de la matriz de distancias euclidianas entre los taxones y utilizando UPGMA como método de agrupamiento. Cuatro estilos de vida fueron definidos (i.e., completamente acuático, terrestre, anfibio y neoténico) y la asignación a los grupos se basó en la literatura (Tabla 3.1). No puse a prueba estadísticamente los agrupamientos por el bajo número de especies y el desbalance de los tamaños de los grupos.

Patrones macroevolutivos— A fin de evaluar la diversidad de forma craneana adulta en temnospóndilos, digitalicé en 50 especies el mismo set de landmarks utilizado en el apartado ontogenético. La digitalización fue hecha utilizando un individuo por especie y sobre los mismos tipos de imágenes descritas anteriormente. En la selección de taxones a incluir en el análisis, busqué representar los grandes clados de temnospóndilos y capturar la diversidad morfológica del grupo. Solo incluí taxones cuya posición filogenética es razonablemente bien conocida y los cuales se encuentran representados por material fósil bien preservado. Dada la falta de información etaria, los individuos utilizados fueron aquellos de gran tamaño respecto al rango conocido de cada especie en particular.

Luego, las configuraciones de landmarks digitalizados fueron sometidas a un GPA y las resultantes configuraciones de forma, a un PCA. De manera similar al análisis del espacio alométrico, *Gerrothorax* es recuperado como un outlier en el morfoespacio de formas adultas. Por lo tanto, el PCA se llevó a cabo excluyendo a esta especie.

Para evaluar la influencia del estilo de vida en la variación de forma craneana, ajusté la variable dummy estilo de vida a los primeros tres PCs, los cuales dan cuenta del 84,2% de la varianza, mediante PGLS (Martins y Hanse 1997; Rohlf 2001). PGLS

es un método de regresión que tiene en cuenta la no independencia de los datos interespecíficos (Rohlf 2001; Garland et al. 2005) y se encuentra implementado en la función ProcD.pgls de geomorph. Los estilos de vida utilizados fueron los mismos que para el análisis ontogenético (Tabla 3.1). Debido al bajo número de especies con estilo anfibio y neoténico, llevé a cabo un segundo test agrupando estos taxones con las especies completamente acuáticas. Dado que el PGLS requiere de la especificación de los largos de rama de la filogenia y que la topología utilizada deriva de análisis cladísticos, fijé todos los largos de rama en uno, lo cual corresponde a un modelo de evolución especiativo (Garland et al. 1992) y ha sido implementado previamente en estudios alométricos (e.g., Yeh 2002; Kimmel et al. 2009). El grado de significancia estadística fue estimado mediante 1000 permutaciones.

Paralelamente, calculé la alometría evolutiva mediante la regresión de las formas de todos los taxones, excepto *Gerrothorax*, sobre ln CS. La regresión fue hecha mediante PGLS y la alometría fue testeada estadísticamente con 1000 permutaciones. La alometría evolutiva fue visualizada mediante grillas de deformación de la misma manera que para las alometrías ontogenéticas.

Resultados

Alometría ontogenética— Los cambios de forma durante la ontogenia se observan en las grillas de deformación que componen las figuras 3.3 a 3.9. En todas las especies evaluadas, excepto *Gerrothorax*, se recuperan los siguientes patrones de cambio de forma en la ontogenia: 1) elongación del hocico; 2) acortamiento de las órbitas; y 3) estrechamiento mediolateral de parietales y postparietales. En cambio, *Gerrothorax* es la única especie en la cual el hocico se acorta en el transcurso de la

ontogenia. Otros patrones comunes son el acortamiento de los postparietales (en branchiosaurios, *Acanthostomatops*, *Archegosaurus*, *Glanocthon angusta*, *Sclerocephalus* y *Micromelerpeton*; tendencia opuesta en *Cacops*, *Mastodonsaurus* y *Gerrothorax*; sin cambio en el resto de los taxones) y la elongación del área entre el borde posterior de la órbita y el margen anterior del tabular (en *A. caducus*, *Cochleosaurus*, *Archegosaurus*, *G. angusta*, *G. latirostri*, *Sclerocephalus*, *Micropholis*, *Cacops* y *Gerrothorax*; sin cambio en el resto de los taxones). La extensión de la sutura entre el supratemporal y el tabular también cambia marcadamente en la ontogenia, pero con tendencias opuestas: mientras se incrementa en branchiosaurios, *Acanthostomatops*, *G. latirostri* y *Gerrothorax*, la sutura se vuelve más estrecha en *Cochleosaurus*, *Archegosaurus*, *G. angusta*, *Sclerocephalus*, *Micromelerpeton* y *Mastodonsaurus*.

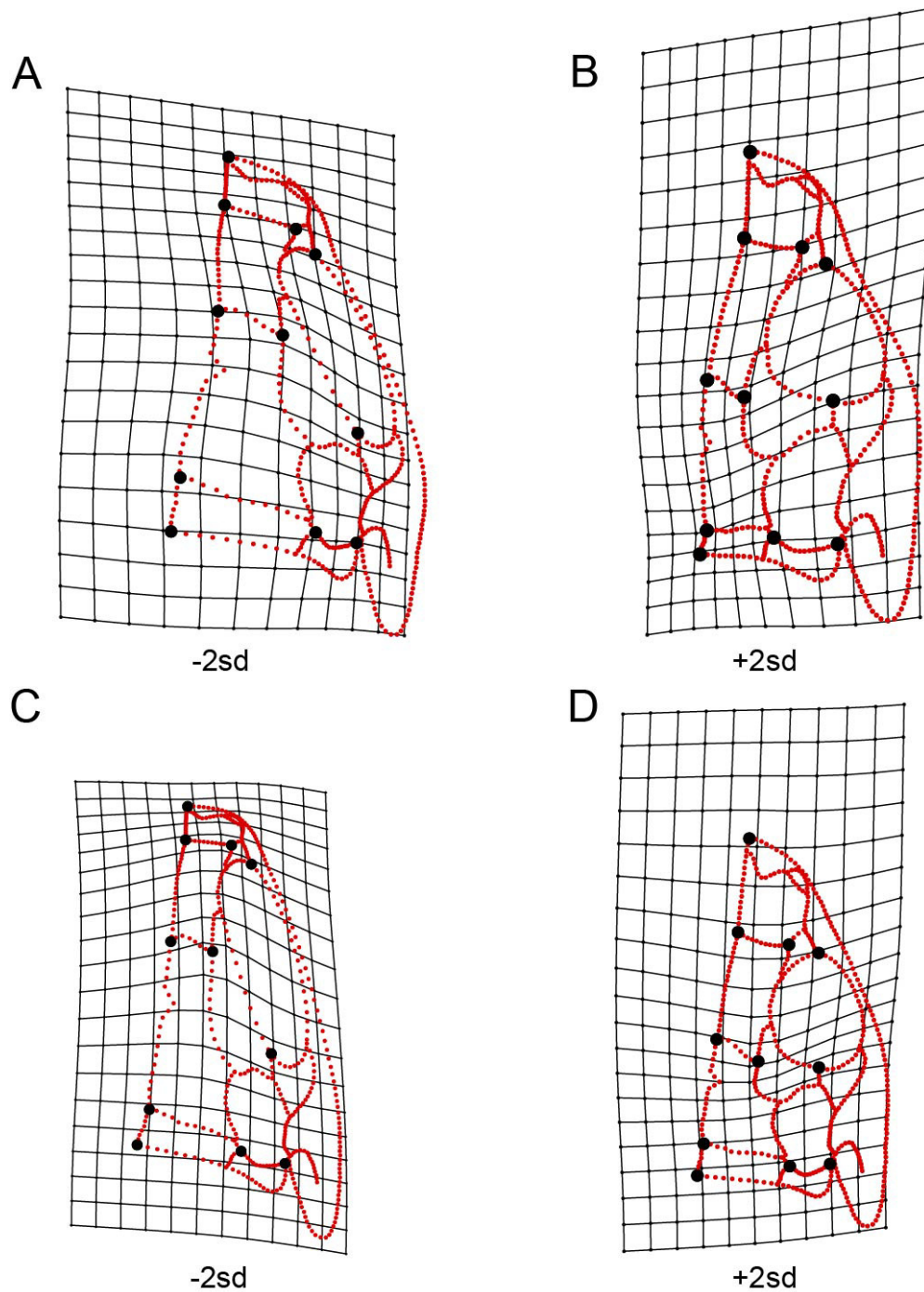


Figura 3.3. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. (A-B) *Apateon caducus*; (C-D) *A. pedestris*.

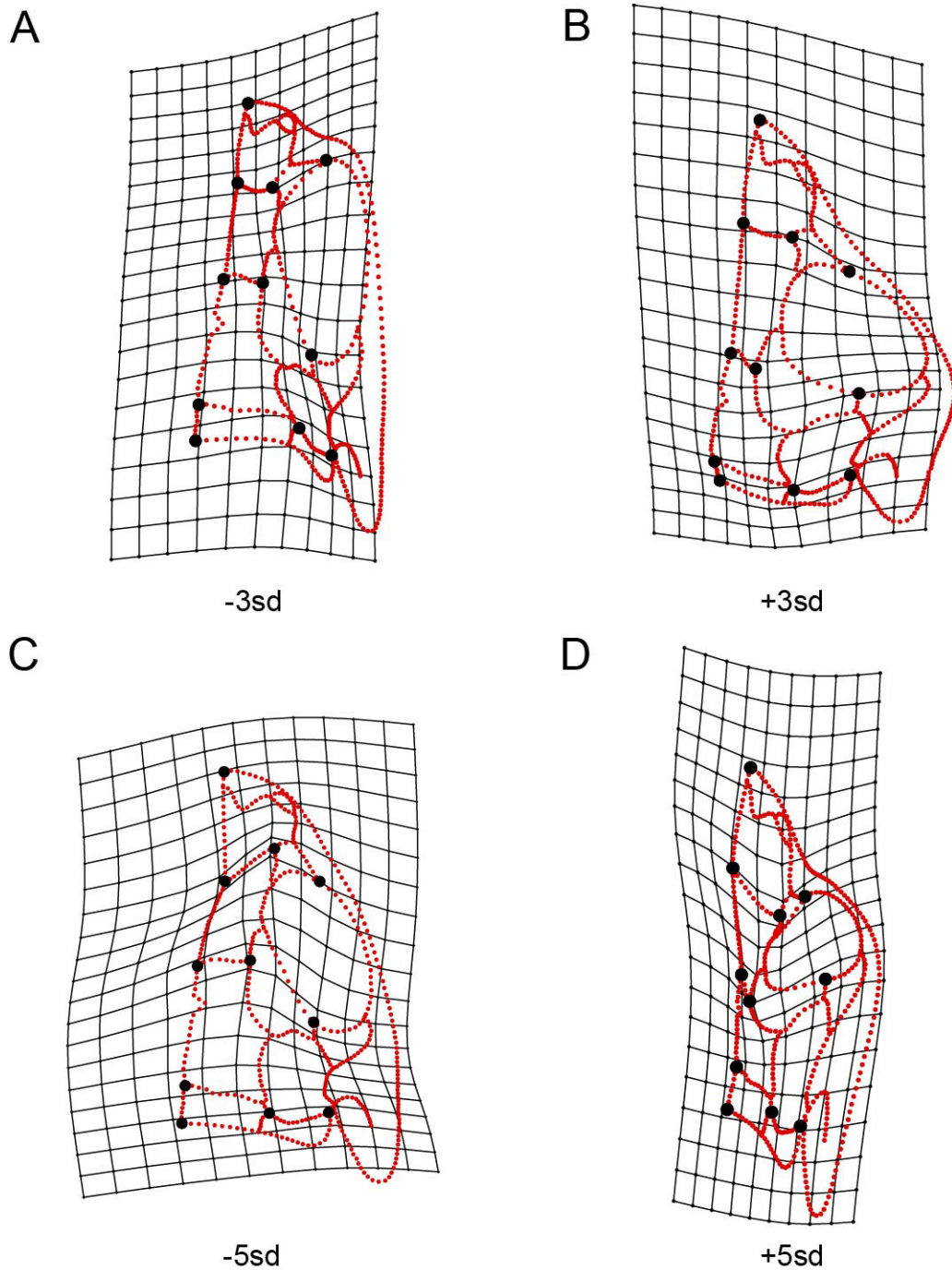


Figura 3.4. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. (A-B) *Apateon gracilis*; (C-D) *Micropholis*.

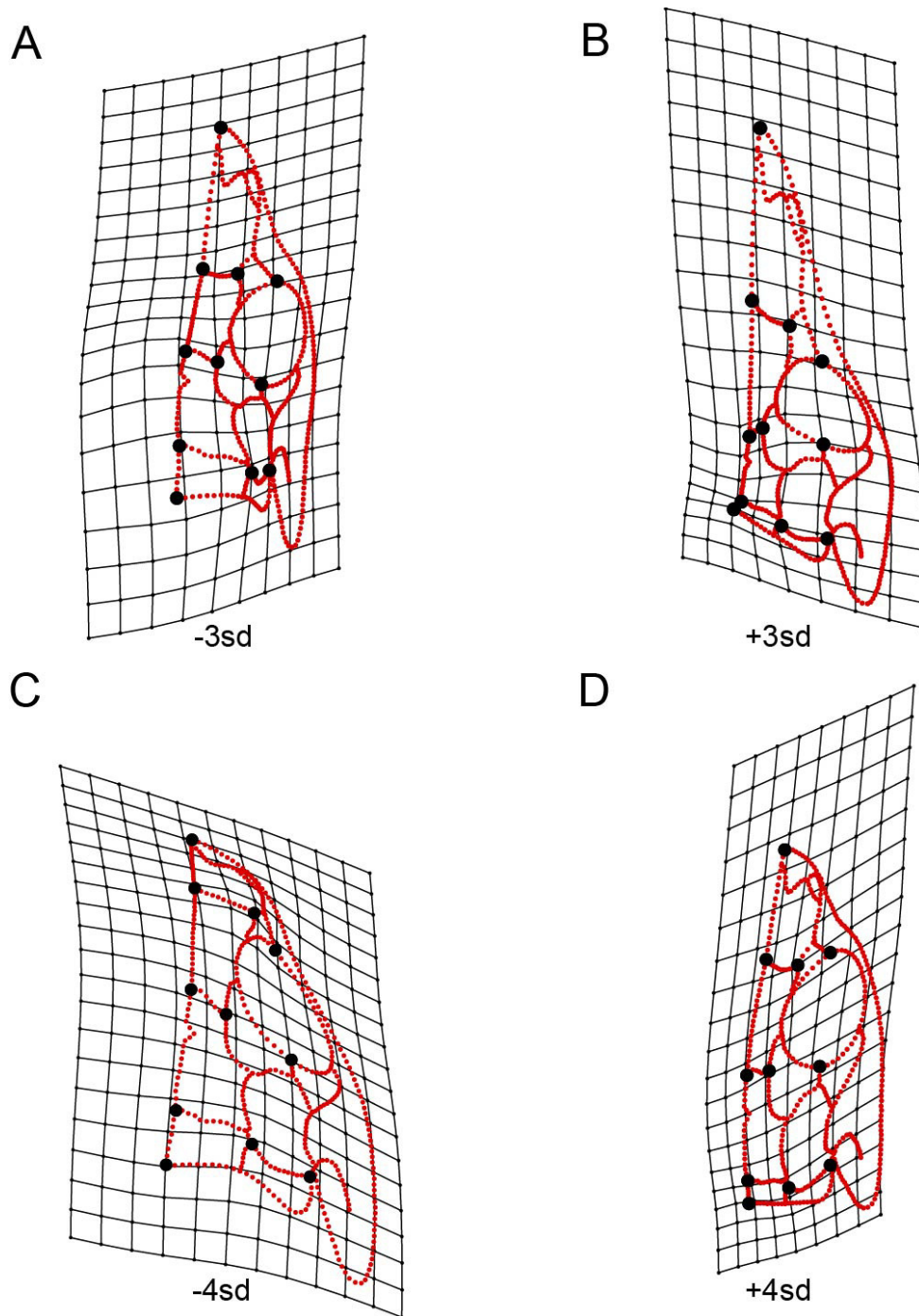


Figura 3.5. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. A-B, *Acanthostomatops*; C-D, *Micromelerpeton*.

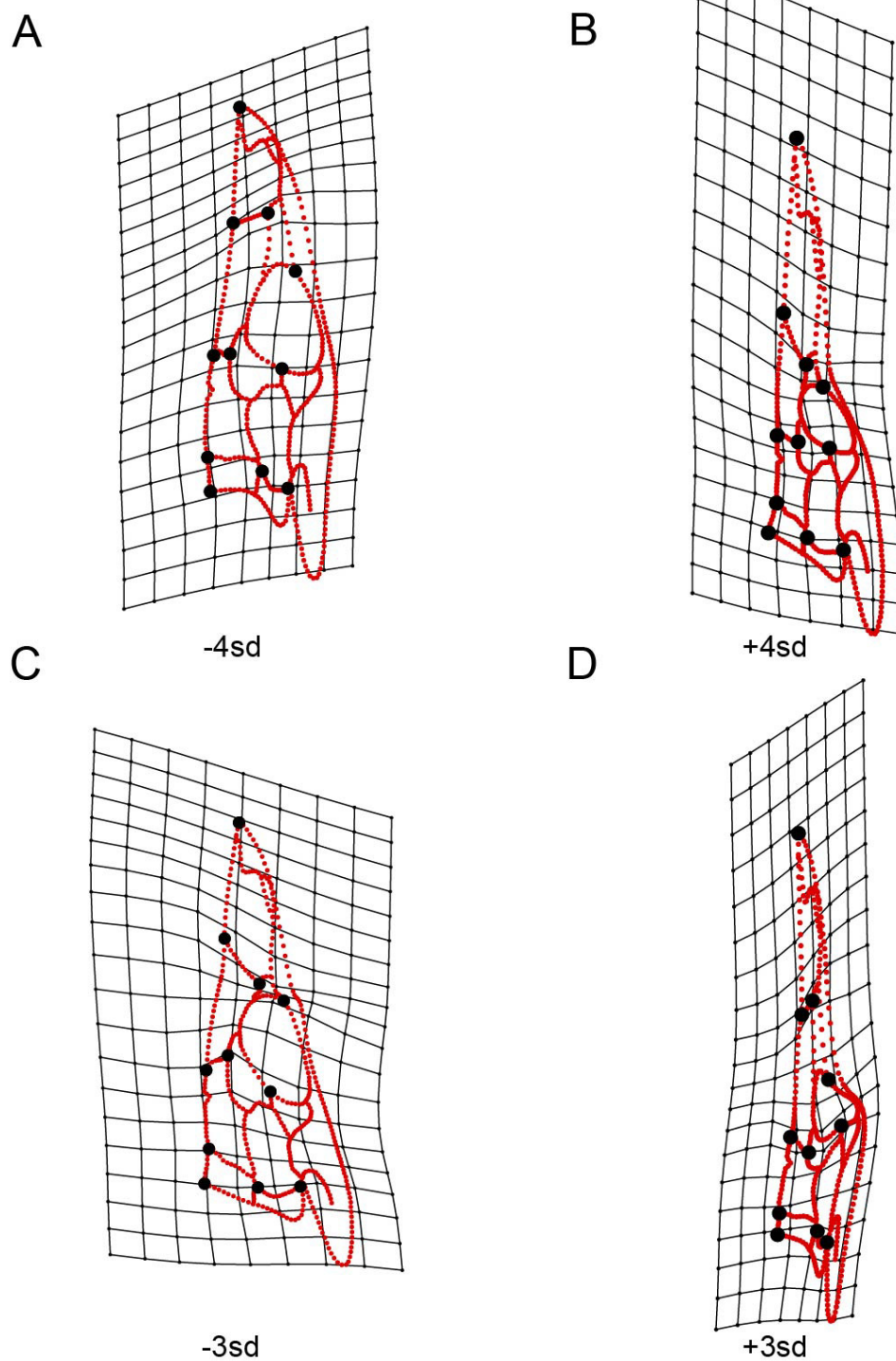


Figura 3.6. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. (A-B) *Glanochthon latirostri*; (C-D) *G. angusta*.

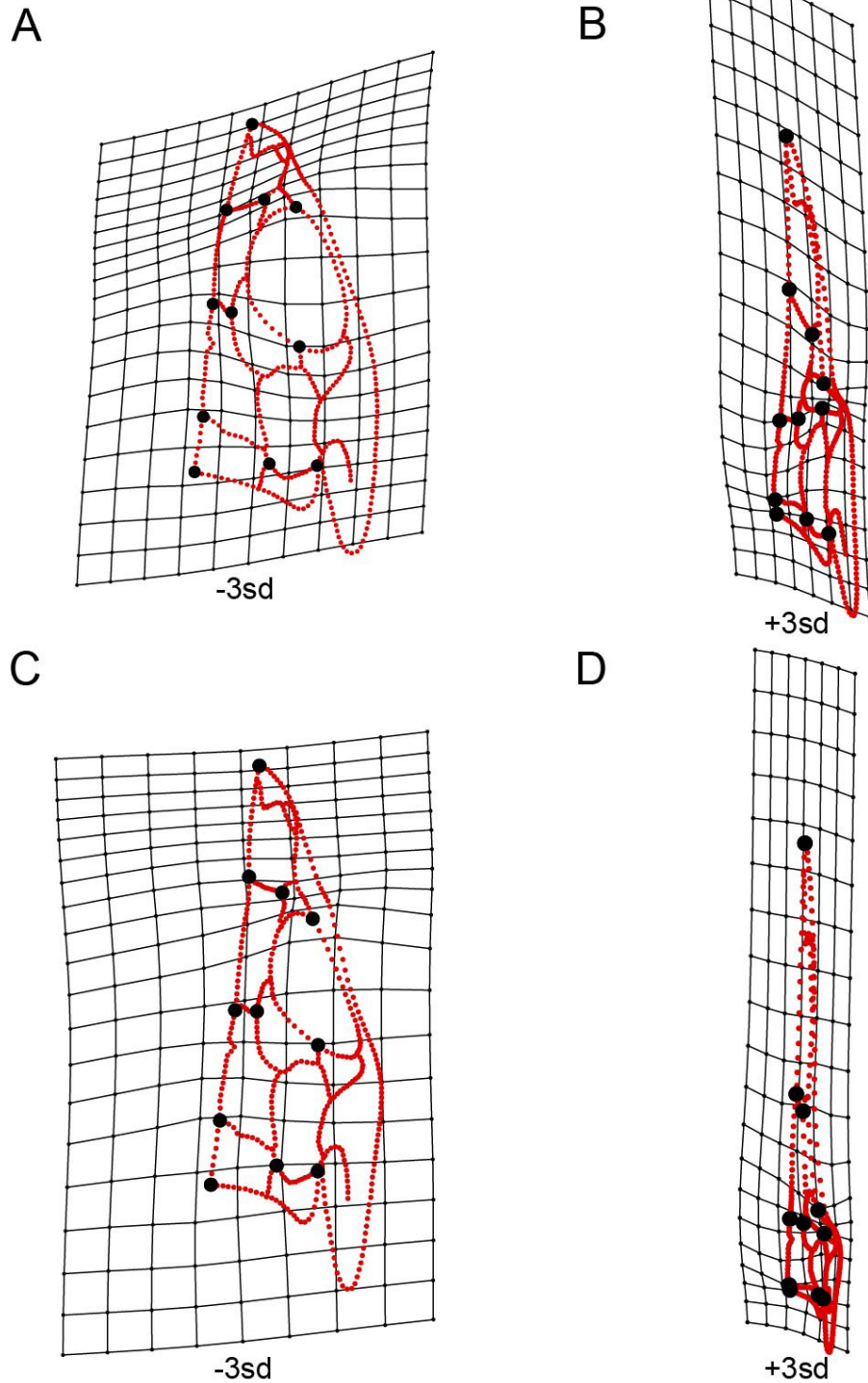


Figura 3.7. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. (A-B) *Sclerocephalus*; (C-D) *Archegosaurus*.

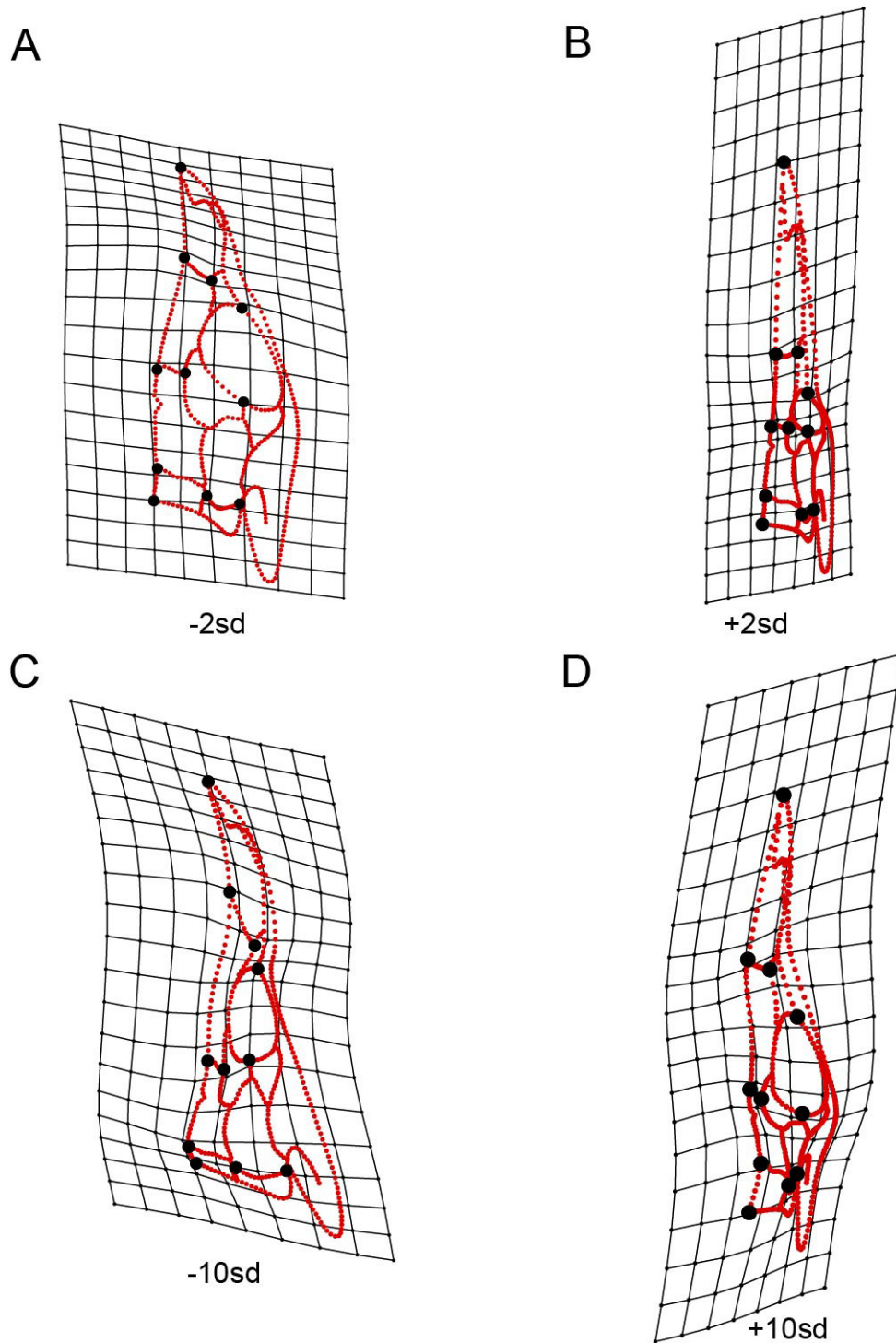


Figura 3.8. Visualización de la alometría ontogenética craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media de cada especie y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de cada taxón; las grillas muestran la deformación de este trazado. (A-B) *Cochleosaurus*; (C-D) *Mastodonsaurus*.

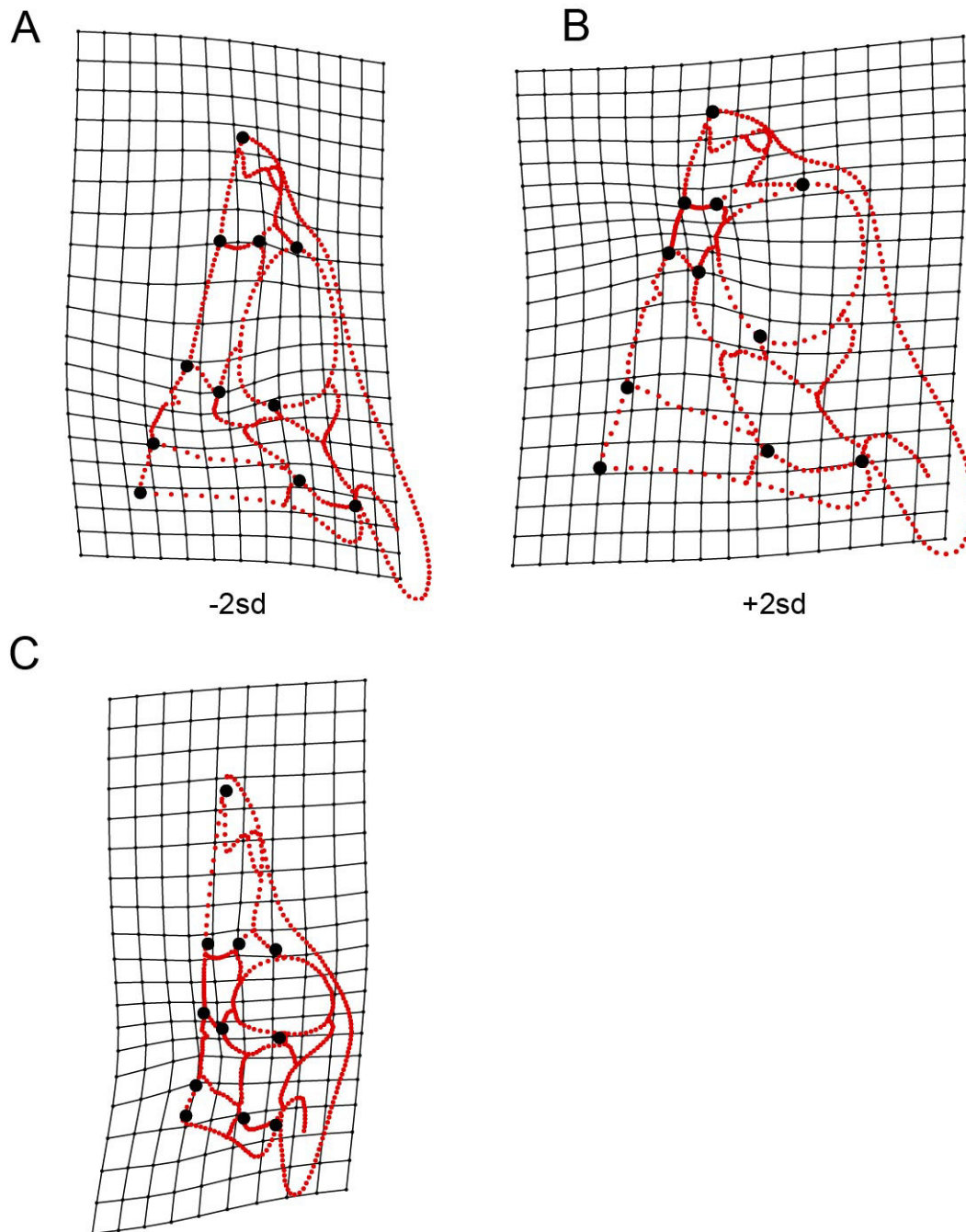


Figura 3.9. (A-B) Visualización de la alometría ontogenética craneana de *Gerrothorax* estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Para facilitar la comparación gráfica entre especies, se adaptó un trazado (en rojo) de un cráneo genérico de temnospóndilo a la forma media de *Gerrothorax*; las grillas muestran la deformación de este trazado. (C) Grilla mostrando la deformación de forma en *Cacops* desde un individuo joven a uno más avanzado.

Espacio alométrico— *Gerrothorax* es recuperado como un outlier en el espacio alométrico (Fig. 3.10), oscureciendo las relaciones entre los otros taxones. Por lo tanto, los siguientes resultados corresponden a análisis en los cuales se excluyó esta especie. Los primeros tres PCs del PCA de la regresión de los vectores alométricos normalizados dan cuenta del 66,8% de la varianza (PC1: 28.5%; PC2: 23.7% y PC3: 14.6 %; Tabla 3.3). Al observar los espacios alométricos reducidos PC1-PC2 y PC1-PC3 (Fig. 3.11 y 3.12), no se puede discernir claramente si la posición relativa de los taxones sigue patrones filogenéticos o de estilo de vida ya que los taxones se agrupan parcialmente siguiendo ambas categorías. El análisis de clusters confirma que no hay agrupamientos claros (Fig. 3.13).

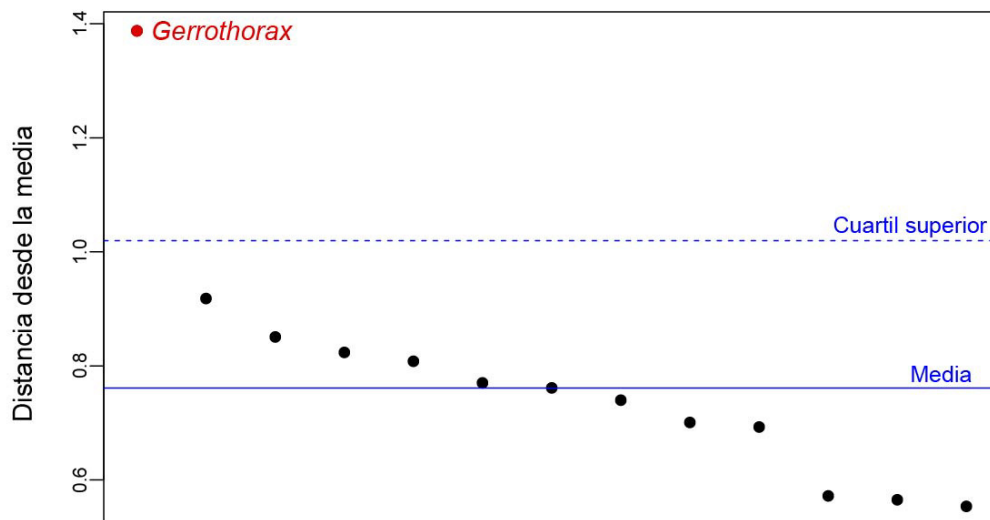


Figura 3.10. Distancias en el espacio alométrico de cada una de las especies respecto al punto medio (ordenadas de forma decreciente). *Gerrothorax* es recuperado como un outlier.

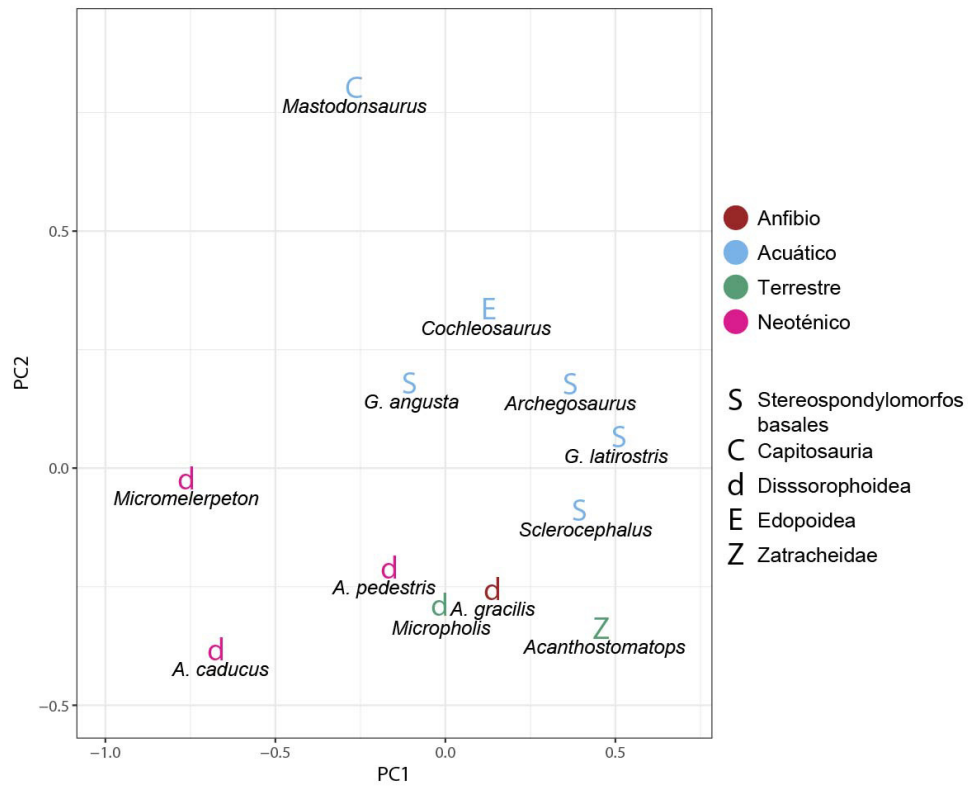


Figura 3.11. Espacio alométrico reducido PC1-PC2. Los estilos de vida se indican mediante colores. El clado al que pertenecen las especies se indica con letras.

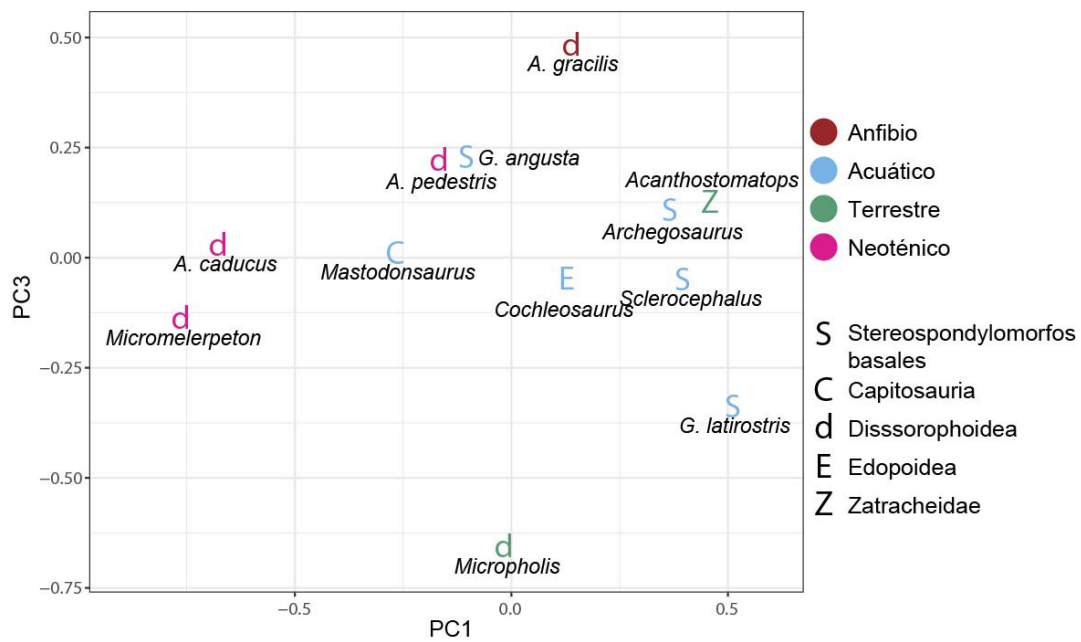


Figura 3.12. Espacio alométrico reducido PC1-PC3. Los estilos de vida se indican mediante colores. El clado al que pertenecen las especies se indica con letras.

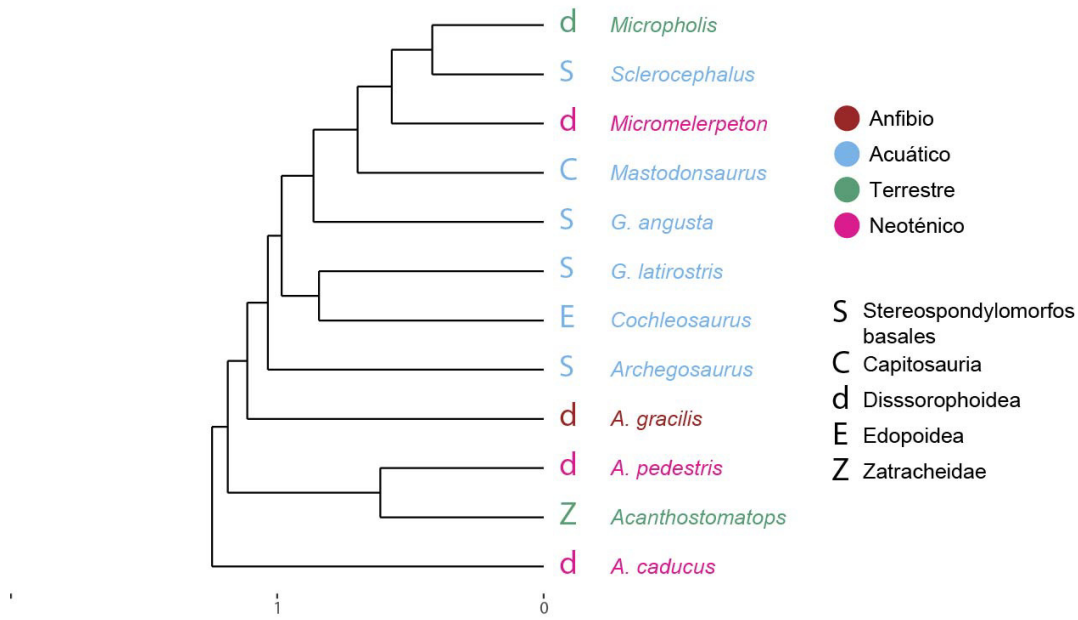


Figura 3.13. Análisis de clusters basado en las distancias euclidianas entre taxones. Los estilos de vida se indican mediante colores. El clado al que pertenecen las especies se indica con letras.

Formas adultas en el morfoespacio— *Gerrothorax* también es recuperado como outlier en el morfoespacio (Fig. 3.14), por lo que fue excluido de los análisis posteriores. PC1, PC2 y PC3 dan cuenta del 84,2% de la varianza (PC1: 60.4%; PC2: 15.1%; y PC3: 8.7%; Tabla 3.4). La ordenación de los taxones en el morfoespacio reducido PC1-PC2 y las grillas de deformación correspondientes a valores extremos de los PCs 1 y 2 se muestran en las figuras 3.15 y 3.16. Con respecto a la configuración consenso, valores positivos del PC1 indican hocicos más cortos, órbitas más alargadas y una región posorbital del techo craneano ligeramente más alargada y ancha. Por su parte, valores positivos del PC2 también coinciden con órbitas más alargadas y una región posorbital más ancha, pero, en contraposición al PC1, indican un hocico ligeramente más alargado y una región posorbital marcadamente más corta (Fig. 3.16). La ordenación de los taxones en el morfoespacio reducido PC1-PC3 se muestra la figura 3.17. Valores positivos del PC3 se correlacionan con órbitas y frontales alargados y un

acortamiento del área entre el margen posterior de las órbitas y el margen anterior de los tabulares.

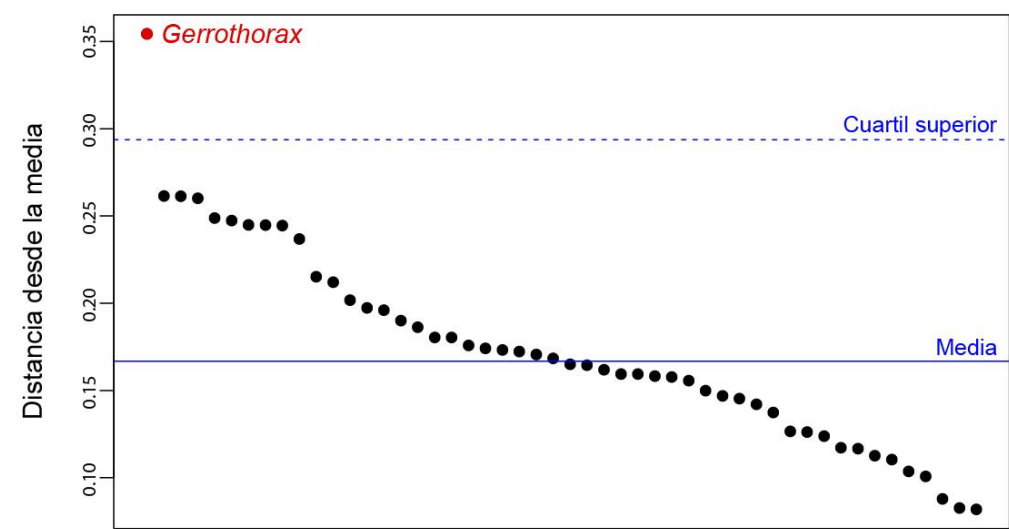


Figura 3.14. Distancias en el morfoespacio de cada una de las especies respecto a la configuración consenso (ordenadas de forma decreciente). *Gerrothorax* es recuperado como un outlier.

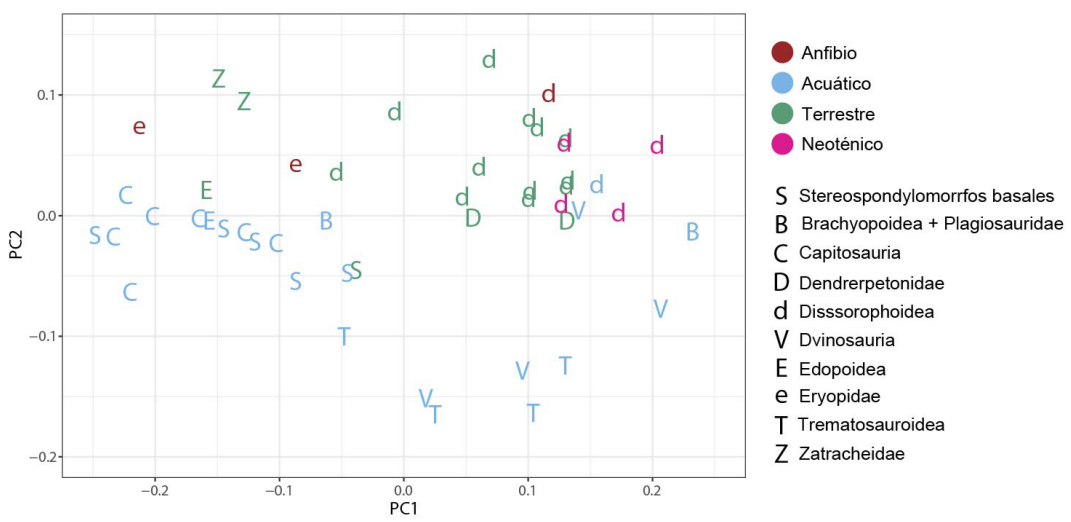
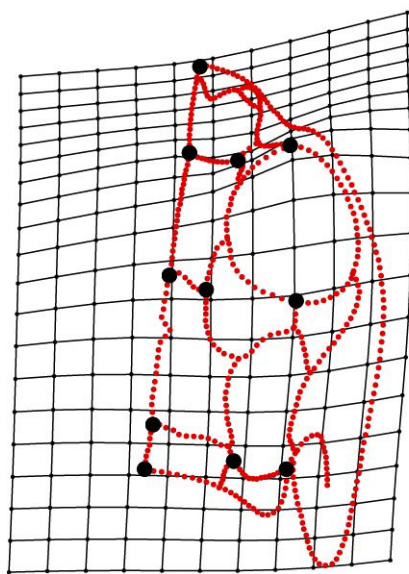


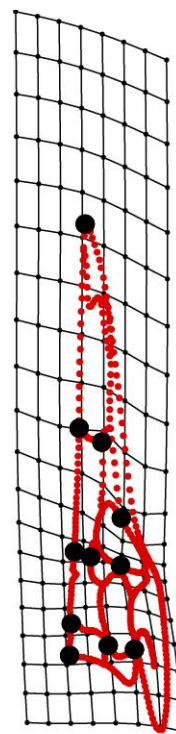
Figura 3.15. Morfoespacio reducido PC1-PC2. Los estilos de vida se indican mediante colores. El clado al que pertenecen las especies se indica con letras.

A



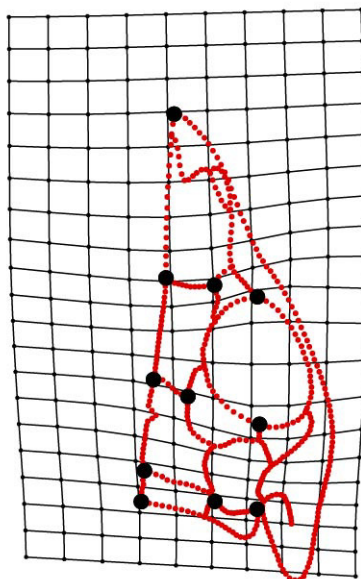
PC1 máx

B



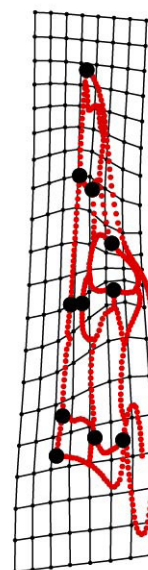
PC1 mín

C



PC2 máx

D



PC2 mín

Figura 3.16. Grillas de deformación respecto a la configuración media en valores extremos (A-B) del PC1 y (C-D) PC2.

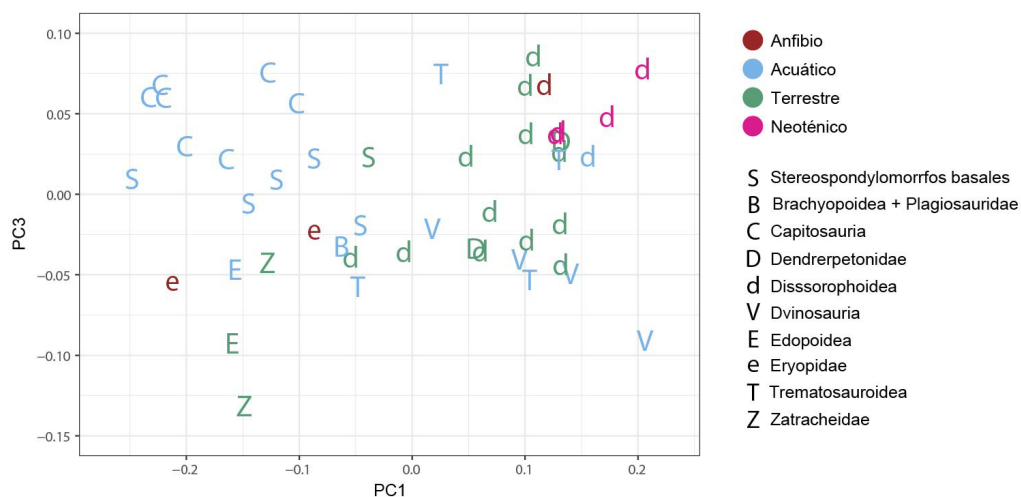


Figura 3.17. Morfoespacio reducido PC1-PC3. Los estilos de vida se indican mediante colores. El clado al que pertenecen las especies se indica con letras.

En el morfoespacio reducido PC1-PC2, los clados representados se agrupan. Una excepción es *Batrachosuchus*, que se ubica en una posición lejana respecto a su taxón hermano, *Laidleira*, y los otros stereospondylomorfos. Es necesario aclarar que, a fines prácticos, en las figuras 3.15 y 3.17 considero a los stereospondylomorfos no estereospondilos como un clado, a pesar de que constituyen un grupo parafilético. Esto se debe a que en el Paleozoico, previo a la radiación triásica de los stereospondilos, formaban un grupo monofilético según el marco filogenético aceptado para el presente trabajo. Si bien los clados se agrupan en el morfoespacio reducido PC1-PC2, también hay ciertos clados solapados, como los stereospondylomorfos no estereospondilos y los capitosaurios, o los trematosaurios y dvinosaurios. En el morfoespacio reducido PC1-PC3 (Fig. 3.17), casi todos los agrupamientos se mantienen, pero los solapamientos se modifican: capitosaurios y stereospondylomorfos no estereospondilos se separan, mientras que los dissorophoideos se acercan y solapan más con otros clados.

Respecto a los estilos de vida, el único que se observa claramente formando un grupo en el morfoespacio es el acuático, que se diferencia del resto de los estilos sobre el PC2 (Fig. 3.15). La relación entre forma y estilo de vida es estadísticamente no significativa, sin importar el número de estilos definidos (i.e., dos o cuatro).

Alometría evolutiva— La regresión de alometría evolutiva resultó estadísticamente significativa ($p < 0.05$) y el vector alométrico explica el 10,8% de la varianza. El cambio de forma a lo largo del vector alométrico evolutivo consiste en la elongación del hocico, el acortamiento de las órbitas, la elongación de la región posorbital a través del alargamiento de los postparietales y el angostamiento del cráneo conforme el CS aumenta (Fig. 3.18).

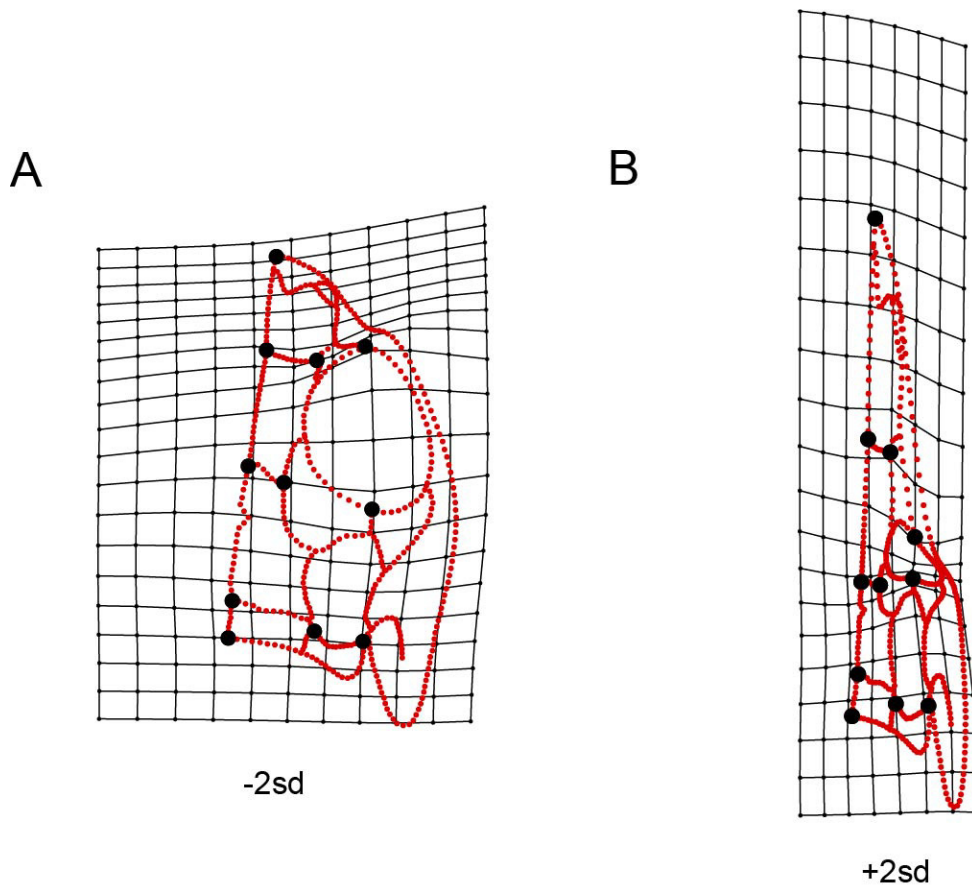


Figura 3.18. Visualización de la alometría evolutiva craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico.

Discusión

Existe un patrón conservado de cambio de forma durante la ontogenia en temnospóndilos que consiste en la elongación del hocico, el acortamiento de las órbitas y el estrechamiento de parietales y postparietales. El mismo patrón general fue documentado previamente a partir de observaciones cualitativas de series ontogenéticas de un número de especies de temnospóndilos (e.g., Steyer 2003 para *Watsonisuchus madagascariensis*) y en estudios basados en morfometría lineal en *Micromelerpeton credneri* (Witzmann y Pfretzschner 2003) y *Archegosaurus decheni* (Witzmann y Scholz 2007), exceptuando el patrón del ancho de los postparietales, el cual no fue evaluado. Por su parte, Witzmann et al. (2009), en su estudio comparativo de ontogenias de temnospóndilos basado en morfometría geométrica, también recuperaron el mismo patrón. Sin embargo, los resultados de este último trabajo se basan, según mi opinión, en una metodología no apropiada. Los autores llevan a cabo un único PCA de todos los estadios ontogenéticos de todas las especies consideradas en el estudio y analizan cómo se distribuyen las trayectorias ontogenéticas en el PC1. Esto no es correcto ya que, por un lado, el PC1, que siempre representa el eje de mayor varianza global de la muestra, no corresponde a ninguna varianza biológica y, por el otro lado, el PC1 no apunta necesariamente en la misma dirección que las diferentes trayectorias ontogenéticas. En otras palabras, no es posible mediante este PCA el visualizar las potencialmente diferentes direcciones de las distintas trayectorias ontogenéticas y, por lo tanto, es imposible testear de esta manera si los patrones ontogenéticos son conservados o no entre las especies. Teniendo esto en cuenta, el presente trabajo es el primero en abordar morfométricamente de manera comparativa las trayectorias ontogenéticas en temnospóndilos.

Algunas explicaciones pueden plantearse respecto a por qué los aspectos alométricos ontogenéticos listados se conservaron en la evolución de los temnospódilos. Parietales y postparietales son elementos del techo craneano y yacen sobre la caja craneana y las cápsulas óticas, por lo que el ancho de estos huesos dérmicos sirve como proxy del tamaño de estas estructuras, las cuales raramente se encuentran completamente osificadas en temnospódilos. Teniendo esto en cuenta, parietales y postparietales proporcionalmente más anchos en estadios jóvenes, como resulta del presente trabajo, podrían relacionarse con constraints sobre el tamaño funcional del cerebro y el oído interno. De la misma manera, constraints sobre el tamaño funcional de los ojos y la musculatura relacionada pueden explicar la alometría negativa recuperada para el largo de las órbitas. Por otro lado, la tendencia a presentar cajas craneanas proporcionalmente más grandes en estadios tempranos del desarrollo coincide con el patrón observado en otros vertebrados, donde el tamaño de la caja craneana escala negativamente con el tamaño corporal a nivel intra e interespecífico (Emerson y Bramble 1993). Este patrón ha sido explicado biomecánicamente: para mantener la fuerza masticatoria conforme aumenta el tamaño corporal, el área transversal de los músculos masticatorios debe presentar alometría positiva. La alometría negativa de la caja craneana permite que en animales más grandes haya mayor espacio para acomodar esta musculatura (Emerson y Bramble 1993). En el caso de los temnospódilos, esto equivale a una cámara aductora (sensu Witzmann y Schoch 2013) más amplia. Por su parte, el alargamiento del hocico durante la ontogenia coincide con lo documentado en diversos clados de mamíferos (Cardini y Polli 2013), por lo que podría atribuirse a una condición plesiomórfica de tetrápodos.

El hecho de que el patrón se haya conservado durante millones de años y en especies con estilos de vida radicalmente diferentes y pertenecientes a clados distantes,

como el branquiosáurido filtrador *Apateon pedestris* del Carbonífero-Pérmico (Schoch 2014a) y el capitosaurio predador tope *Mastodonsaurus* del Triásico, indicaría que la conservación resulta principalmente de constraints en el desarrollo heredados de los primeros temnospóndilos y no de presiones selectivas actuando independientemente en cada taxón. Por supuesto esto no implica la ausencia de presiones selectivas, sino que las relega a un segundo lugar. En este sentido, vale aclarar que el desarrollo mismo se ve restringido tanto morfogenéticamente como por el componente histórico (Gould y Lewontin 1979; Peterson y Müller 2016), el cual incluye características heredadas del desarrollo ancestral que fueron moldeadas por presiones selectivas previas. En contraposición, el desarrollo de otras regiones del techo craneano parece ser más propenso al cambio evolutivo, dado que los patrones de cambio de forma durante la ontogenia para estas partes difieren aun en especies filogenéticamente cercanas, como el ensanchamiento latero-medial del tabular en *Glanochthon latirostris* vs. el angostamiento en *G. angusta*. Por otro lado, estos cambios tampoco se asocian a los diferentes estilos de vida, por lo que no se les puede adjudicar un valor adaptativo directo relacionado a esta variable.

La comparación cualitativa de las alometrías ontogenéticas, que pone en evidencia la existencia de cambios ontogenéticos craneanos extensamente conservados y otros que varían independientemente de la filogenia y del estilo de vida, se refleja en el espacio alométrico, en el cual no se evidencian agrupaciones claras ni por clado ni por estilo de vida.

En la escena macroevolutiva, la diversificación en forma relacionada con el tamaño parece haber jugado un rol fundamental en la evolución morfológica en temnospóndilos porque los cambios de forma sobre el eje con mayor varianza en el morfoespacio (i.e., PC1) son muy similares a los que ocurren sobre el vector de

alometría evolutiva. De hecho, el vector alométrico explica más del 10% de la variación en forma del clado.

Las alometrías evolutivas pueden explicarse mediante dos hipótesis: una relacionada a adaptaciones funcionales entre rasgos y otra basada en constraints del desarrollo actuando en la evolución de los rasgos (Voje et al. 2013). En el caso del presente estudio, la siguiente evidencia soporta la hipótesis de constraints en el desarrollo y no apoya la adaptativa: 1) el cambio de forma sobre el vector de alometría evolutiva es similar al patrón conservado de alometría ontogenética y 2) la forma adulta se relaciona a la filogenia y no al estilo de vida. En este escenario, constraints del desarrollo podrían haber canalizado la evolución del forma adulto en la dirección de cambio de forma ontogenético, limitando el efecto de las fuerzas selectivas relacionadas a adaptaciones a un determinado estilo de vida. De esta manera, la diversificación de tamaño y forma habría sido producida en gran parte por heterocronía: cambios en la longitud de la trayectoria ontogenética ancestral habrían resultado en cambios de tamaño y forma, los cuales se encuentran acoplados por la alometría ontogenética. De ser este el caso, quedaría pendiente resolver si las mayores presiones selectivas se dieron sobre el tamaño o sobre rasgos que varían en el transcurso de la ontogenia, como el forma.

Gerrothorax, una especie no metamórfica y “bottom dweller” (Schoch y Witzmann 2012), parece haber “escapado” de los constraints del desarrollo mencionados, dado que es la única especie estudiada donde el patrón conservado de cambio ontogenético no es observado; esto, a su vez, explica la posición de outlier de esta especie tanto en el espacio alométrico como en el morfoespacio adulto. Es de desatacarse que, haciendo un paralelismo con lo que se discutió para el clado de temnospóndilos, la ontogenia permite comprender la evolución morfológica

intraespecífica de *Gerrothorax*: la ontogenia de *Gerrothorax* ha sido descrita como no presentando cambios morfológicos acentuados, en la cual los individuos más pequeños se parecen mucho a los adultos (Schoch y Witzmann 2012); a su vez, la morfología de esta especie permaneció prácticamente invariable a lo largo de 35 millones de años y en un amplio rango de ambientes acuáticos, representando un raro ejemplo de estasis morfológica (Schoch y Witzmann 2012).

En conclusión, los resultados del presente trabajo sugieren que constraints del desarrollo llevaron a un cambio de forma estereotipado en la ontogenia de temnospóndilos, salvo excepciones como *Gerrothorax*. Estos patrones conservados, a su vez, habrían actuado como líneas de menor resistencia para la evolución del forma craneano adulto y podrían explicar la relativamente baja disparidad craneana del clado.

Referencias bibliográficas

- Adams, D. C. y A. Nistri. 2010. Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evolutionary Biology* 10:216.
- Adams, D. C. y E. Otarola-Castillo. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric form data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:393–399.
- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch, y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453:515–518.
- Angielczyk, K. D. y M. Ruta. 2012. The roots of amphibian morphospace: a geometric morphometric analysis of Paleozoic temnospondyls. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5:40–58.
- Bookstein, F. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Boy, J. A. 1987. Studienüber die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli; Ober-Karbon-Unter-Perm) 2. Systematische Übersicht. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 174:75–104.
- Boy, J. A. 1995. Über die Micromelerpetontidae (Amphibia: Temnospondyli). 1. Morphologie und Paläoökologie des *Micromelerpeton credneri* (Unter-Perm; SW-Deutschland). *Paläontologische Zeitschrift* 69:429–457.

- Boy, J. A., y H.-D. Sues. 2000. *Branchiosaurs*: larvae, metamorphosis and heterochrony in temnospondyls and seymouriamorphs. Pp. 1150–1197 en H. Heatwole y R. L. Carroll (eds.). *Amphibian Biology* vol. 4: Palaeontology. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.
- Cardini, A. y P. D. Polly. 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications* 4:2452.
- Emerson, S. B. y D. M. Bramble. 1993. Scaling, allometry, and skull design. Pp. 384–421 en Hanken, J. y B. K. Hall (eds.). *The skull*, Volume 3. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Damiani, R.J. 2001. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133:379–482.
- Dilkes, D. W. 1990. A new trematopsid amphibian (Temnospondyli: Dissorophoidea) from the Lower Permian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:222–243.
- Dilkes, D. W., y R. R. Reisz. 1987. *Trematops milleri* Williston, 1909 identified as a junior synonym of *Acheloma cumminsi* Cope, 1882, with a revision of the genus. *American Museum Novitates* 2902:1–12.
- Fortuny, J., J. Marcé Nogué, S. de Esteban Trivigno, L. Gil y A. Galobart 2011. Temnospondyli bite club: ecomorphological patterns of the most diverse group of early tetrapods. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2040–2054.
- Garland, T. Jr., A. F. Bennett, y E. L. Rezende. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208:3015–3035.

- Garland, T. Jr., P. H. Harvey, y A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18–32.
- Gerber, S. 2014. Not all roads can be taken: development induces anisotropic accessibility in morphospace. *Evolution and Development* 16:373–381.
- Gerber, S., y M. J. Hopkins. 2011. Mosaic heterochrony and evolutionary modularity: the trilobite genus *Zacanthopsis* as a case study. *Evolution* 65: 3241–3252.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London* 205:581–598.
- Hall, B. K. 2000. Guest editorial: evo–devo or devo–evo – does it matter? *Evolutionary Development* 2:177–178.
- Kimmel, C. B., B. Sidlauskas, y J. A. Clack. 2009. Linked morphological changes during palate evolution in early tetrapods. *Journal of Anatomy* 215:91–109.
- Martins, E. P., y T. F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* 149:646–667.
- Milner, A. R. y S. E. K. Sequeira. 1993. The temnospondyl amphibians from the Viséan of east Kirkton, West Lothian, Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 84: 331–361.

- Mitteroecker, P., P. Gunz, S. Windhager y K. Schaefer. 2013. A brief review of form, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammology* 24:59–66.
- Pawley, K. y A. Warren. 2005. A terrestrial stereospondyl from the Lower Triassic of South Africa: the postcranial skeleton of *Lydekkerina huxleyi* (Amphibia: Temnospondyli). *Palaeontology* 48:281–298.
- Peterson, T. y G. B. Müller. 2016. Phenotypic novelty in EvoDevo: the distinction between continuous and discontinuous variation and its importance in evolutionary theory. *Evolutionary Biology* 43:314–335.
- Reisz, R. R., R. R. Schoch, y J. S. Anderson. 2009. The armored dissorophid *Cacops* from the Early Permian of Oklahoma and the exploitation of the terrestrial realm by amphibians. *Naturwissenschaften* 96:789–796.
- Rohlf, F. J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55:2143–2160.
- Rohlf, F. J. 2006. TPSDIG 2.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, Nueva York.
- Rohlf, F. J. y D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40–59.
- Schoch, R. R. 1992. Comparative ontogeny of early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. *Palaeontographica Abteilung A* 222:43–83.
- Schoch, R. R. 2002. The evolution of metamorphosis in temnospondyls. *Lethaia* 35: 309–327.

- Schoch, R. R. 2006. A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 29–43.
- Schoch, R. R. 2008. A new stereospondyl from the German Middle Triassic, and the origin of the Metoposauridae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152:79–113.
- Schoch, R. R. 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:135–162.
- Schoch, R. R. 2013. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis. *Journal of Systematic Palaeontology* 11:673–705.
- Schoch, R. R. 2014a. Life cycles, plasticity and palaeoecology in temnospondyl amphibians. *Palaeontology* 57:517–529.
- Schoch, R. R. 2014b . Amphibian evolution: the life of early land vertebrates. John Wiley, Nueva York, USA.
- Schoch R. R., y N. B. Fröbisch. 2006. Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution* 60:1467–1475.
- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2000. Handbook of Paleoherpertology– Temnospondyli II. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2014. Handbook of Paleoherpertology– Temnospondyli I. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y B. S. Rubidge. 2005. The amphibamid *Micropholis* from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:502–522.

- Schoch, R. R. y F. Witzmann. 2009a. The temnospondyl *Glanochthon* from the Permian Meisenheim Formation of Germany. *Special Papers in Palaeontology* 81:121–136.
- Schoch, R. R. y F. Witzmann. 2009b. Osteology and relationships of the temnospondyl genus *Sclerocephalus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157:135–168.
- Schoch, R. R. y F. Witzmann. 2012. Cranial morphology of the plagiosaurid *Gerrothorax pulcherrimus* as an extreme example of evolutionary stasis. *Lethaia* 45:371–385.
- Schwenk, K., y G. P. Wagner. 2004. The relativism of constraints on phenotypic evolution. Pp. 390–408 en M. Pigliucci y K. Preston (eds.). *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford University Press, New York, USA.
- Sequeira S. E. K. 2004. The skull of *Cochleosaurus bohemicus* Fric, a temnospondyl from the Czech Republic (Upper Carboniferous) and cochleosaurid interrelationships. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 84:21–43.
- Sigurdson, T., y J. R. Bolt. 2010. The Lower Permian amphibamid *Doleserpeton* (Temnospondyli: Dissorophoidea), the interrelationships of amphibamids, and the origin of modern amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1360–1377.
- Stayton, C. T. y M. Ruta. 2006. Geometric morphometrics of the skull roof of stereospondyls (Amphibia: Temnospondyli). *Palaeontology* 49:307–337.
- Steyer, J. S. 2003. A revision of the Early Triassic “Capitosaurs” (Stegocephali, Stereospondyli) from Madagascar, with remarks on their comparative ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:544–555.

- Strelin, M. M., S. M. Benitez–Vieyra, J. Fornoni, C. P. Klingenberg y A. A. Cocucci. 2017. The evolution of floral ontogenetic allometry in the Andean genus *Caiophora* (Loasaceae, subfam. Loasoideae). *Evolution and Development*: advance online, DOI: 10.1111/ede.12246.
- Sulej, T. 2002. Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 535–546.
- Voje, K., T. F. Hansen, C. K. Egset, G. H. Bolstad y C. Pelabon. 2013. Allometric constraints and the evolution of allometry. *Evolution* 68:866–885.
- Wagner, G. P. y L. Altenberg. 1996. Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967–976.
- Warren, A. 1998. *Laidleria* uncovered: a redescription of *Laidleria gracilis* Kitching (1957), a temnospondyl from the Cynognathus Zone of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society* 122: 167–185.
- Werneburg, R. 1991. Die Branchiosaurier aus dem Unterrotliegend des Döhlener Beckens bei Dresden. *Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen* 6:75–99.
- Wilson, L. A. B. 2013. Allometric disparity in rodent evolution. *Ecology and Evolution* 3:971–984.
- Witzmann, F. 2006. Developmental patterns and ossification sequence in the Permian–Carboniferous temnospondyl *Archegosaurus decheni* (Saar-Nahe Basin, Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 7–17.

- Witzmann, F. y H-U Pfretzschner. 2003. Larval ontogeny of *Micromelerpeton credneri* (Temnospondyli, Dissorophoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:750–768.
- Witzmann, F. y R. R. Schoch. 2005. Skeletal development of the temnospondyl *Acanthostomatops vorax* from the Lower Permian Döhlen Basin of Saxony. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 96:365–385.
- Witzmann, F. y R. R. Schoch. 2006. The postcranium of *Archegosaurus decheni*, and a phylogenetic analysis of temnospondyl postcrania. *Palaeontology* 49: 1211–1235.
- Witzmann, F. y R. R. Schoch. 2013. Reconstruction of cranial and hyobranchial muscles in the Triassic temnospondyl *Gerrothorax* provides evidence for akinetic suction feeding. *Journal of morphology* 274: 525–542.
- Witzmann, F. y H. Scholz. 2007. Morphometric study of allometric skull growth in the temnospondyl *Archegosaurus decheni* from the Permian/Carboniferous of Germany. *Geobios* 40:641–554.
- Witzmann, F., H. Scholz y M. Ruta. 2009. Morphospace occupation of temnospondyl growth series: a geometric morphometric approach. *Alcheringa* 33:237–255.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56:628–641.
- Zelditch, M. L., Z. T. Calamari, D. L. Swiderski. 2016. Disparate postnatal ontogenies do not add to the forma disparity of infants. *Evolutionary Biology* 43:188–207.

CAPÍTULO 4 Integración y evolución morfológica

Las diferentes partes de un organismo están integradas entre ellas respecto a su tamaño y forma, constituyendo una entidad funcional (Klingenberg 2013). La integración morfológica se refiere a esta interdependencia fenotípica de dos o más estructuras y se estima mediante el nivel de covariación o correlación entre las mismas (Klingenberg 2008). El concepto de integración morfológica ha existido por más de medio siglo (Olson y Miller 1958) y ha ganado una atención renovada en años recientes (e.g., Pigliucci y Preston 2004). Las ideas fundamentales detrás de la integración morfológica, sin embargo, son mucho más antiguas y datan desde el origen de la biología como ciencia (e.g., contribuciones de Cuvier; Mayr 1982). Un concepto ligado a la integración es el de modularidad. Los módulos consisten en conjuntos de rasgos fuertemente integrados que solo se integran débilmente con los rasgos por fuera del módulo, de manera que son unidades semi-autónomas (Goswami y Polly 2010a). La integración, y por lo tanto la modularidad, pueden estudiarse a diferentes niveles. En este capítulo, exploro la relación entre dos de ellos: nivel intraespecífico y evolutivo. Por nivel intraespecífico me refiero a la covariación de rasgos en adultos de una especie. El nivel evolutivo se refiere a la covariación de los rasgos entre distintas especies (Fig. 4.1).

A nivel intraespecífico, la covariación resulta de la interacción entre rasgos a nivel genético, del desarrollo y funcional (Goswami et al. 2014). En particular, ciertos módulos a nivel morfológico pueden reflejar componentes morfogenéticos (Hall 2003), los cuales consisten en poblaciones celulares delimitadas espacialmente, coordinados internamente en respuesta a interacciones epigenéticas y casi autónomos respecto a los patrones de formación y diferenciación (Zelditch et al. 2008). Por su parte, la

covariación de rasgos a nivel evolutivo se da porque se heredan de forma conjunta o porque fueron seleccionados de manera acoplada (Monteiro y Nogueira 2009). De esta manera, el estudio de la integración permite, a partir del estudio de rasgos morfológicos en individuos adultos, recuperar información acerca de los mecanismos que funcionan a otros niveles (Goswami et al. 2015). Esto convierte a los estudios de integración en una poderosa herramienta para los paleontólogos, ya que los métodos cuantitativos para identificar los patrones de integración pueden aplicarse a todos los taxones, sean estos vivientes o extinguidos (Goswami y Polly 2010b).

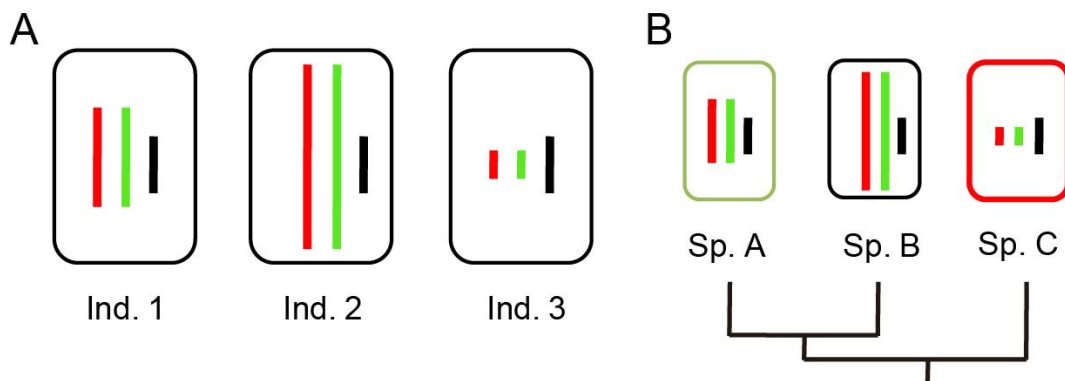


Figura 4.1. (A) Cada cuadro equivale a un individuo con tres caracteres representados por barras de colores. Se observa que los caracteres rojo y verde varían de manera acoplada entre individuos (i.e., covarían), mientras que la variación del carácter negro es independiente. Es decir, los caracteres rojo y verde tienen una alta integración intraespecífica entre sí, pero baja respecto al negro. (B) Los recuadros representan distintas especies. Aquí, los caracteres rojo y verde evolucionaron de manera acoplada, por lo que presentan una alta integración evolutiva.

Se ha propuesto que la integración intraespecífica direcciona fuertemente la evolución morfológica al ser un modulador de la variabilidad (Goswami et al. 2014). Por un lado, una fuerte integración entre varios rasgos, como ocurre dentro de un módulo, puede restringir la evolución morfológica a un rango de variabilidad más pequeño o disminuir su tasa evolutiva porque el cambio en una parte de una estructura fuertemente integrada difícilmente será ventajosa para las otras partes o para la estructura en su conjunto, por lo que la variabilidad de las partes individuales será

seleccionada negativamente (Wagner y Altenberg 1996). De esta manera, una alta integración a nivel intraespecífico puede resultar en una menor disparidad morfológica en el clado, siendo la disparidad una medida de la divergencia morfológica entre taxones (Goswami y Polly 2010a). De manera contraria, la misma estructura de covariación puede incrementar la variación o acelerar las tasas de evolución morfológica ya que la variación en un único rasgo seleccionada positivamente podría alterar otros rasgos de manera indirecta, facilitando la transformación de estructuras funcionales y generando un desplazamiento más rápido en el morfoespacio (Goswami y Polly 2010a). A su vez, se considera que la modularidad juega un rol fundamental en la evolución de fenotipos complejos porque los módulos pueden variar y evolucionar independientemente entre ellos mientras mantienen la integridad de la unidad funcional o del desarrollo (Wagner et al. 2007; Goswami y Polly 2010b). Por lo tanto, el estudio de la integración es clave para entender los mecanismos que subyacen a la evolución morfológica. Para ello, es necesario relacionar los patrones de integración a nivel intraespecífico con aquellos de integración evolutiva y disparidad morfológica (Goswami y Polly 2010a; Klingenberg y Marugán-Lobón 2013).

Se ha hipotetizado que los patrones de integración también pueden evolucionar y nuevas conformaciones de módulos podrían surgir a partir de la fragmentación de un grupo grande de rasgos integrados en grupos más pequeños; de esta manera, los nuevos módulos podrían variar de manera independiente, favoreciendo su potencial de evolución morfológica y contrarrestando la canalización del desarrollo y la pleiotropía génica. De manera contraria, módulos más grandes que los ancestrales podrían formarse a través del tiempo evolutivo debido, por ejemplo, a nuevas asociaciones funcionales (Wagner y Altenberg 1996; Goswami y Polly 2010a).

Teniendo todo esto en cuenta, el comprender las consecuencias macroevolutivas de los patrones de integración y modularidad observados y de los cambios en estos patrones es una de las preguntas que ha atraído la atención de un amplio espectro de biólogos evolutivos, incluyendo geneticistas, biólogos del desarrollo y morfólogos (Goswami et al. 2014). En este capítulo intento aportar a la discusión desde un punto de vista paleobiológico utilizando como modelo a los temnospóndilos. Es de destacarse que estos y muchos otros aspectos de la integración morfológica, como su variación durante la ontogenia (e.g., Goswami et al. 2012), han sido abordados en los últimos años. Sin embargo, los estudios han estado casi exclusivamente centrados en clados de mamíferos vivos como Primates (e.g., Ackerman y Cheverud 2000) y Carnivora (e.g., Goswami 2006). Por lo tanto, el presente estudio suma información al conocimiento general de la integración, no solo sobre su impacto macroevolutivo, ya que se basa en un clado no-mamaliano y que incluye de especies extintas.

En particular, estudié y comparé mediante herramientas de morfometría geométrica los patrones de integración del techo craneano en diferentes especies y clados de temnospóndilos de manera de:

- 1) Explorar cómo varía la integración en el grupo. Concretamente testé si en temnospóndilos se conserva o varía:
 - a) El grado de integración craneana intraespecífica total.
 - b) El patrón de integración de: i. la forma total y ii. entre los huesos del dermatocráneo. Me refiero como forma total a la configuración de landmarks completa en contraposición a los sub-sets que representan cada hueso de manera individual. El énfasis en el estudio de los huesos como unidades individualizadas se debe a que constituyen módulos morfogenéticos.

- c) Evaluar el rol de la integración intraespecífica en la evolución de la morfología craneana en temnospóndilos. Más específicamente, quise testear si la integración intraespecífica pudo haber direccionado la evolución morfológica dentro de diferentes clados de temnospóndilos. Para ello, evalué dos aspectos de la integración comparando patrones intraespecíficos y evolutivos:
- d) Cómo la magnitud de la integración en huesos craneanos individuales (i.e. intrahueso) (patrón intraespecífico) influencia la disparidad de cada uno de estos elementos en distintos clados de temnospóndilos (patrón evolutivo). Partí de dos hipótesis opuestas: a) una alta integración en el hueso limita la variabilidad y conlleva, a nivel macroevolutivo, a una baja disparidad de forma de dicho hueso vs b) una alta integración promueve o facilita la variación en el hueso, resultando en una alta disparidad.
- e) Si los patrones de integración a nivel evolutivo entre diferentes huesos craneanos siguen los patrones a nivel intraespecífico, siendo estos últimos un proxy de los patrones de integración heredables.

Vale aclarar que los análisis de integración intraespecífica son muy sensibles a la calidad de los datos y que después de evaluar desde decenas hasta cientos de especímenes por especie (e.g., *Micromelerpeton credneri* y *Apateon pedestris*, respectivamente), solo pude encontrar unos pocos individuos suficientemente bien preservados como para ser incluidos en el estudio, variando desde 11 a 19 por especie. A su vez, estos individuos son de diferentes tamaños y, por lo tanto, presumiblemente representan diferentes estadios de la ontogenia. Esto no es lo óptimo ya que la integración podría variar en el transcurso de la ontogenia (e.g., Goswami et al. 2012). Si bien análisis previos de submuestreo han mostrado que tamaños muestrales de 10 individuos pueden ser suficientes para comparaciones de integración a nivel de especie

(Goswami y Polly 2010b), el hecho de trabajar con fósiles, los cuales pueden presentar deformaciones imperceptibles, sumado al factor ontogenético hace que el número de individuos que utilicé no sea lo suficientemente elevado como para poder obtener resultados confiables. A pesar de esto, decidí incluir este estudio en la tesis porque me parece que es un ejercicio interesante y porque, en lo personal, la extensa literatura que tuve que leer, los métodos que aprendí y la integración de conceptos que me requirió su ejecución impactaron fuertemente en el desarrollo de los otros capítulos.

Materiales y métodos

La integración morfológica ha sido mayormente estudiada mediante métodos de “morfometría tradicional” basados en distancias interlandmark (e.g., Bell et al. 2011). Sin embargo, recientemente se han empezado a desarrollar y utilizar herramientas de morfometría geométrica en este tipo de estudios (e.g., Monteiro y Nogueira 2009). En el presente estudio opté por utilizar morfometría geométrica porque ofrece la ventaja de caracterizar los patrones de variación morfológica en mayor detalle manteniendo el contexto anatómico de las estructuras estudiadas (Klingenberg 2015). Todos los análisis cuantitativos fueron llevados a cabo en R (R Core Team 2014).

Nivel intraespecífico

Estudié diferentes aspectos de integración craneana intraespecífica en los temnospóndilos *Apateon pedestris* (n=15), *Micromelerpeton credneri* (n=19), *Archegosaurus decheni* (n=11) y *Mastodonsaurus giganteus* (n=12). Estos taxones fueron seleccionados porque tuve acceso a una cantidad relativamente alta de individuos

bien preservados. Como grupo externo utilicé al discosaurisco *Discosauriscus austriacus* (n=21). El material usado se lista en la Tabla 1.

Tabla 4.1. Taxones incluidos en los análisis con la fuente de la literatura o los especímenes a partir de los cuales las imágenes fueron digitalizadas. Los taxones en negrita se incluyeron en los análisis intraespecíficos.

Taxón	Fuentes de las imágenes digitalizadas
<i>Discosauriscus austriacus</i>	KO 4, 5, 10, 25, 29, 30, 38, 41, 67, 74, 77, 84, 102, 120, 129, 182, 200, 202, 210, 225, 242
DISSOROPHOIDEA	
<i>Acheloma cumminsi</i>	Dikes y Reisz 1987 (Fig. 3)
<i>Acheloma dunni</i>	Polley y Reisz 2011 (Fig. 1)
<i>Amphibamus grandiceps</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 30)
<i>Anconastes vesperus</i>	CM 41711
<i>Apateon caducus</i>	Schoch 1992 (Fig. 14)
<i>Apateon dracyi</i>	Werneburg 2001 (Fig. 2D)
<i>Apateon flagrifer</i>	Werneburg 1986 (Fig. 1B)
<i>Apateon gracilis</i>	Schoch y Fröbisch 2006 (Fig. 1D)
<i>Apateon pedestris</i>	ATD 50, 197, 198, 205, 233, 235, 251, 290, 300, 382, 383, 598; GPIM-N 1238, 1570, 1589
<i>Branchiosaurus salamandroides</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 26A)
<i>Broiliellus brevis</i>	Schoch 2012b (Fig. 1F)
<i>Cacops morrisoni</i>	Reisz et al. 2009 (Fig. 3D)
<i>Cacops woehri</i>	Fröbisch y Reisz 2012 (Fig. 1)
<i>Dissorophus multicinctus</i>	Schoch 2012b (Fig. 1C)
<i>Doleserpeton annectens</i>	Sigurdson y Bolt 2010 (Fig. 4A)
<i>Eoscopus lockardi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29K)
<i>Fedexia striegeli</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 32B)
<i>Georgenthalia clavinasica</i>	Anderson et al. 2008 (Fig. 3C)
<i>Leptorophus tener</i>	Boy 1986 (Fig. 4)
<i>Melanerpeton eisfeldi</i>	Werneburg 1988 (Fig. 7B)

<i>Melanerpeton humberguense</i>	Boy 1987 (Fig. 7C)
<i>Melanerpeton sembachense</i>	Werneburg 1989 (Fig. 1D)
<i>Micromelerpeton credneri</i>	MB.Am 381.1, 1197, 1205, 1230; SMNS 51265, 51309, 51310, 51312, 51315, 51318, 51323, 51324, 51329, 51331, 51335, 51338, 54978, 54991, 54994
<i>Micropholis stowi</i> (morfortipo de cráneo <i>elongado</i>)	Schoch y Rubidge 2005 (Fig. 3B)
<i>Pasawioops mayi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29E)
<i>Phonerpeton pricei</i>	Dilkes 1990 (Fig. 1A)
<i>Platyrrhinops lyelli</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29B)
<i>Scapanops neglectus</i>	Schoch y Sues 2013 (Fig. 3D)
<i>Schoenfelderpeton prescheri</i>	Boy 1986 (Fig. 13A)
<i>Tambachia trogallas</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 32C)
<i>Tersomius texensis</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29H)

ERYOPIDAE + "STEM"-STEREOSPONDYLI

<i>Actinodon fossardi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 41B)
<i>Archegosaurus decheni</i>	MB.Am 117, 135, 138, 202, 221, 272, 690, 986; NHMW 1984; SMNS 3706, 55907
<i>Australerpeton cosgriffi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 48)
<i>Cheliderpeton vranyi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 45)
<i>Eryops megacephalus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 41G)
<i>Glanochton angusta</i>	Schoch y Witzmann 2009a (Fig. 2B)
<i>Glanochton latirostris</i>	Schoch y Witzmann 2009a (Fig. 2C)
<i>Iberospondylus schultzei</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 41A)
<i>Intasuchus silvicola</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 46)
<i>Memonomenos dyscriton</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 46)
<i>Onchiodon labyrinthicus</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 41D)
<i>Platyoposaurus stuckenbergi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 47)
<i>Sclerocephalus bavaricus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 43)
<i>Sclerocephalus haeuseri</i>	Schoch y Witzmann 2009b (Fig. 4A)
<i>Sclerocephalus jogischneideri</i>	Werneburg 1992 (Fig. 2D)

CAPITOSAURIA

<i>Cherninia denwai</i>	Damiani 2001 (Fig. 15)
<i>Cyclotosaurus robustus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 101)
<i>Eocyclotosaurus lehmani</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 102)
<i>Eryosuchus garjainovi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 97)
<i>Kupferzellia wildi</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 104)
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>	MHI.KU 1794-1, 1991-1, 1991-11, 1992-20, 1992-31, 1992-41, 1992-42, SN; SMNS 4698, 54677, 54679, SN1, SN2, SN3, SN4
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>	Schoch 2008 (Fig. 1)
<i>Paracyclotosaurus crookshanki</i>	Damiani 2001 (Fig. 20)
<i>Parotosuchus haughtoni</i>	Damiani 2001 (Fig. 22)
<i>Parotosuchus nasutus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 3B)
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>	Schoch 2008 (Fig. 4)
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>	Schoch 2000 (Fig. 6)
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>	Schoch 2008 (Fig. 3)
<i>Stanocephalosaurus pronus</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 99)
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>	Damiani 2001 (Fig. 29)
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>	Schoch y Milner 2000 (Fig. 73)

Restringí el análisis al techo craneano, más específicamente a los frontales, parietales, postparietales y tabulares, porque son generalmente los huesos mejor preservados y son relativamente chatos, lo cual permitió comparar las especies que se preservan de manera tridimensional (i.e., *Mastodonsaurus* y *Archegosaurus*) con las de preservación bidimensional (i.e., *Micromelerpeton*, *Apateon* y *Discosauriscus*). Los elementos laterales del dermatocráneo fueron excluidos porque en los individuos bidimensionales no suelen estar bien preservados ni en su orientación original.

Fotografié o dibujé mediante una lupa con cámara clara el cráneo en vista dorsal de cada individuo. Sobre cada imagen, digitalicé 12 landmarks sobre el techo craneano (Fig. 4.2, Tabla 2) utilizando TPSDIG2 (Rohlf 2006). La selección de landmarks se basó en el compromiso entre capturar la forma craneana en detalle y maximizar el

número de individuos en los cuales los landmarks pueden ser digitalizados con confianza. La digitalización se llevó a cabo en la mitad del cráneo mejor preservada, espejando las imágenes cuando fue necesario para obtener una muestra uniforme. Solo landmarks homólogos entre los temnospóndilos y *Discosauriscus* fueron considerados.

Tabla 4.2. Descripción de landmarks (ver Fig. 4.2)

Landmark	Definición
1	Punto más medial de la sutura entre nasal y frontal
2	Punto más medial de la sutura entre frontal y parietal
3	Punto más medial de la sutura entre postparietal y parietal
4	Punto más posterior de la sutura entre postparietales
5	Punto más lateral de la sutura entre nasal y frontal
6	Punto más lateral de la sutura entre frontal y parietal
7	Punto más anterior de la ssutura entre parietal y supratemporal
8	Punto más posterior de la sutura entre parietal y supratemporal
9	Punto más anterior de la sutura entre postparietal y tabular
10	Punto más lateral de la sutura entre supratemporal y tabular
11	Punto más posterior de la sutura entre postparietal y tabular
12	Extremo posterolateral del tabular

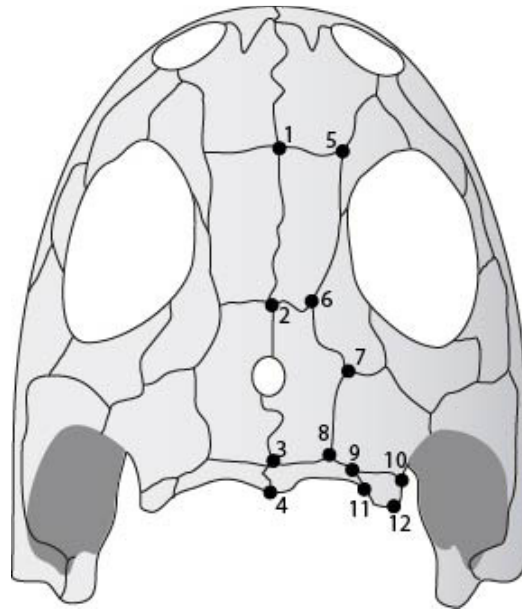


Figura 4.2. Landmarks utilizados en este estudio (imagen modificada de Schoch y Millner 2014).

Repetibilidad de la matriz de correlación, grado de integración craneana total y patrones de integración de la forma total

Para cada especie por separado, las configuraciones de landmarks fueron superimpuestas mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA por su sigla en inglés; Rohlf y Sclice 1990; Bookstein 1991) con el paquete geomorph (Adams y Otárola-Castillo 2013). Posteriormente, calculé la matriz de correlación de las coordenadas de Procrustes resultantes. Para ello utilicé coeficientes de congruencia (Burt 1948) como medida de correlación entre rasgos. Elegí utilizar el coeficiente de congruencia por sobre el similar coeficiente de correlación canónico porque el primero parecería ser más robusto frente a tamaños muestrales pequeños (Goswami y Polly 2010b). Esta matriz representa el patrón de integración de la forma total (Goswami y Polly 2010b).

Para estimar la robustez estadística de los patrones de correlación estimados para cada especie, calculé la repetibilidad de la matriz de correlación mediante

autocorrelación (Goswami y Polly 2010b). Para ello, el set de datos de cada especie fue remuestreado 1000 veces con reemplazo y la matriz de correlación fue calculada en cada repetición. Las nuevas matrices de correlación fueron comparadas con la original mediante análisis de correlación matricial. El promedio de la correlación matricial de las 1000 repeticiones fue tomado como estimador de repetibilidad de la matriz de correlación (Goswami et al. 2012).

Comparaciones de los patrones de integración morfológica de la forma total entre pares de especies fueron llevadas a cabo mediante análisis de correlación matricial entre las respectivas matrices de correlación (Goswami 2006). Dado que el error de muestreo lleva a que el rango teórico $+1 -1$ de las correlaciones de matriz no pueda ser nunca alcanzado, corregí por este error como sugiere Cheverud (1996). Esta corrección consiste en ajustar las correlaciones de matriz observadas al dividir las por máxima correlación alcanzable, esta última calculada como la raíz cuadrada del producto de las repetibilidades de las matrices siendo comparadas (Goswami y Polly 2010b). La significación estadística de los análisis fue estimada mediante el test de Mantel. El test de Mantel es un test de permutación que evalúa si la similitud entre dos matrices es significativamente mayor a la esperada entre dos matrices aleatorias del mismo tamaño (Goswami y Polly 2010b).

La integración total del techo craneano de cada especie fue cuantificada mediante la desviación estándar relativa de autovalores (DEA de aquí en más) a partir de las matrices de correlación (Pavlicev et al. 2009). La dispersión de los autovalores es útil para resumir el nivel de integración o modularidad de un set de datos porque los componentes principales (i.e., autovectores) reflejan la covariación entre las variables. Así, un sistema muy integrado tendrá la mayor parte de su varianza explicada por pocos componentes principales, de manera que la dispersión de los autovalores será alta ya

que pocos ejes tendrán altos autovalores y el resto, autovalores muy bajos (Goswami et al. 2012).

Para calcular si las DEAs son significativamente diferentes entre cada par de especies, llevé a cabo un remuestreo con reemplazo 1000 veces para cada especie, recalculando la DEA de cada una para cada repetición. La probabilidad de que la DEA de una especie sea mayor que el de otra es la cantidad de veces que eso ocurre en el remuestreo, dividido por el número de réplicas (Young y Hallgrimsson 2005). Por lo que el valor de significación p es uno menos la anterior probabilidad.

$$P(DEA_a > DEA_b) = (\#DEA_a > DEA_b \text{ en remuestreo}) / \#r plicas$$

$$p = 1 - P(DEA_a > DEA_b)$$

Integraci n de huesos d rmicos individuales y patrones de integraci n entre ellos

Para evaluar la integraci n de cada hueso d rmico por separado, separ  en sub-sets al set total de landmarks, de manera que cada partici n representa a un  nico elemento. Aquellos landmarks que se ubican en una sutura entre dos de los elementos d rmicos considerados en el an lisis fueron incluidos en las particiones de ambos elementos. Al igual que con la configuraci n total de landmarks, calcul  la matriz de correlaci n para las coordenadas de Procrustes de cada partici n y estim  la DEA. Para cada especie, calcul  si existen diferencias significativas entre las DEAs de cada par de huesos de la misma manera que para las DEAs totales entre especies.

Para evaluar el patr n de integraci n entre los huesos, seg  el protocolo de Monteiro et al. (2005) modificado por Zelditch et al. (2012), el cual permite examinar las correlaciones entre rasgos complejos (Zelditch et al. 2008) como los huesos craneanos. Para cada especie por separado y para cada hueso (i.e., partici n), calcul  la distancia euclidea entre cada par de individuos, obteniendo una matriz de distancia

para cada elemento craneano. Mediante este procedimiento, las correlaciones son estimadas entre formas en lugar de entre landmarks individuales (Zelditch et al. 2008). Posteriormente, siempre para cada especie por separado, calculé la correlación matricial entre cada par de matrices de distancia, obteniendo lo que Monteiro et al. (2005) denominaron “matriz de integración”. La correlación entre matrices de distancia indica si la variación en la forma de una partición (i.e., en este caso, un hueso) se asocia con la variación en forma de otra. En el caso en que ambas particiones muestren el mismo patrón de diferenciación entre individuos, las dos matrices de distancia deberían estar fuertemente asociadas, por lo que se obtendrían correlaciones matriciales estadísticamente significativas. De manera contraria, correlaciones matriciales cercanas a cero indicarían que ambas particiones difieren en su estructura de variación (Zelditch et al. 2008). Las correlaciones matriciales entre los pares de matrices de distancia fueron calculadas como correlaciones parciales relativas a las matrices del resto de los huesos y la significación estadística estimada mediante el Test de Mantel (Monteiro y Nogueira 2009).

Nivel evolutivo

Trabajé con tres clados: 1) Dissorophoidea, 2) Capitosauria y 3) Eryopidae + Stereospondilomorpha no Stereospondyli. Estos clados incluyen a las cuatro especies de temnospondílos consideradas en los análisis intraespecíficos. Consideré a los eryopidos y a los Stereospondilomorpha no Stereospondyli juntos para poder trabajar con un número razonable de especies. Aunque constituyen un grupo parafilético respecto a los stereospondílos, eran un grupo monofilético hasta fines del Pérmico, antes de la radiación del “crown” Stereospondyli. Solo se incluyeron taxones cuya posición filogenética se conoce relativamente bien. A diferencia de los otros análisis de la tesis,

en esta sección trabajé con reconstrucciones de algunas especies (de los clados 2 y 3) de las cuales no pude observar material fósil de primera mano ni mediante fotografías. Sin embargo, estas especies se listan en Schoch y Milner (2000, 2014) como representadas por cráneos bien preservados. La decisión de incluirlas se basó en que era necesario aumentar el número de especies para poder evaluar los patrones. Los taxones utilizados se listan en la Tabla 1.

Las hipótesis filogenéticas utilizadas para cada clado (Figs. 4.3-4.5) fueron obtenidas de la literatura. Para los disorofoideos usé la topología descrita en el capítulo 6. Para los capitosaurios seguí el árbol obtenido por Schoch (2008). Para los eryópidos y Stereospondilomorpha no Stereospondyli utilicé el árbol recuperado por Schoch y Witzmann (2009a) con la adición a mano de *Sclerocephalus bavaricus* y *S. jogischneideri* siguiendo a otro trabajo de los mismos autores (Schoch y Witzmann 2009b).

Digitalicé el mismo set de landmarks utilizado en los análisis intraespecíficos en reconstrucciones de cráneos publicados o sobre fotografías de material fósil (Tabla 1).

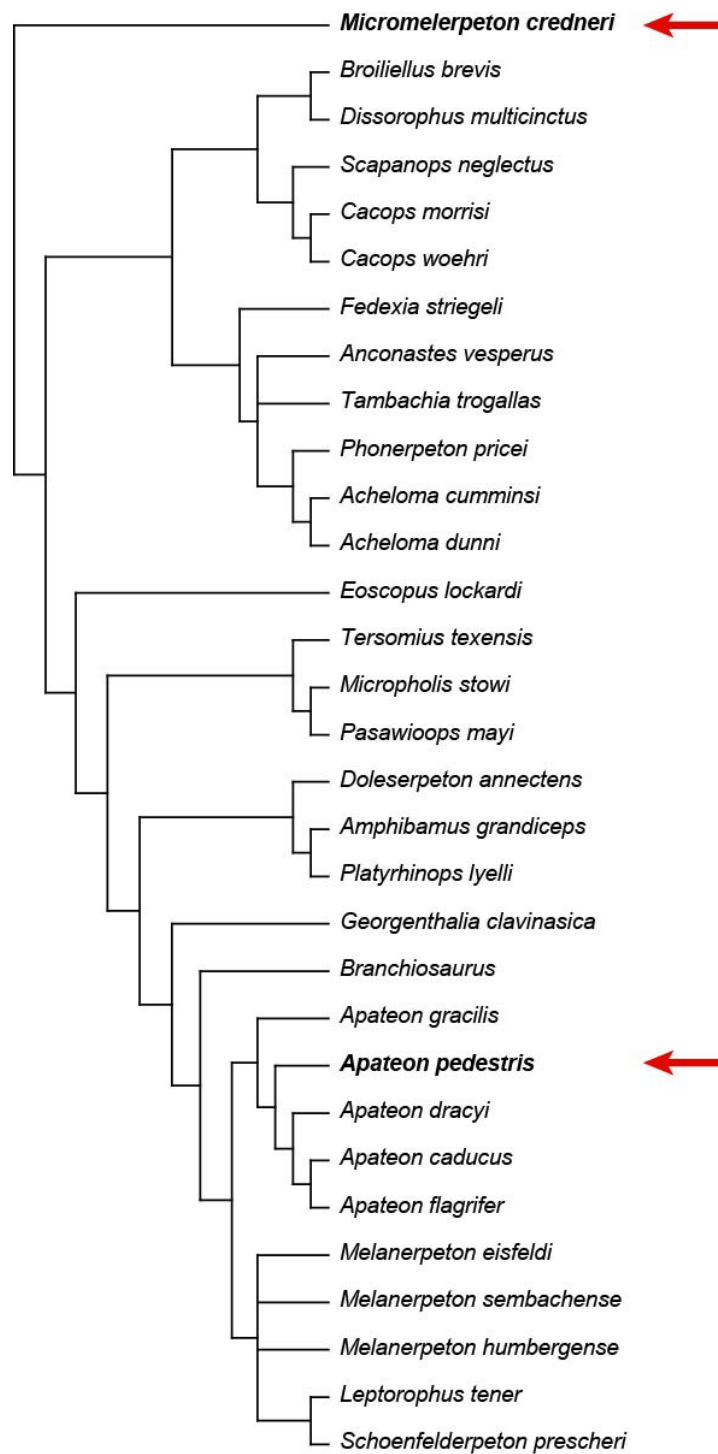


Figura 4.3. Hipótesis filogenética utilizada para Dissorophoidea

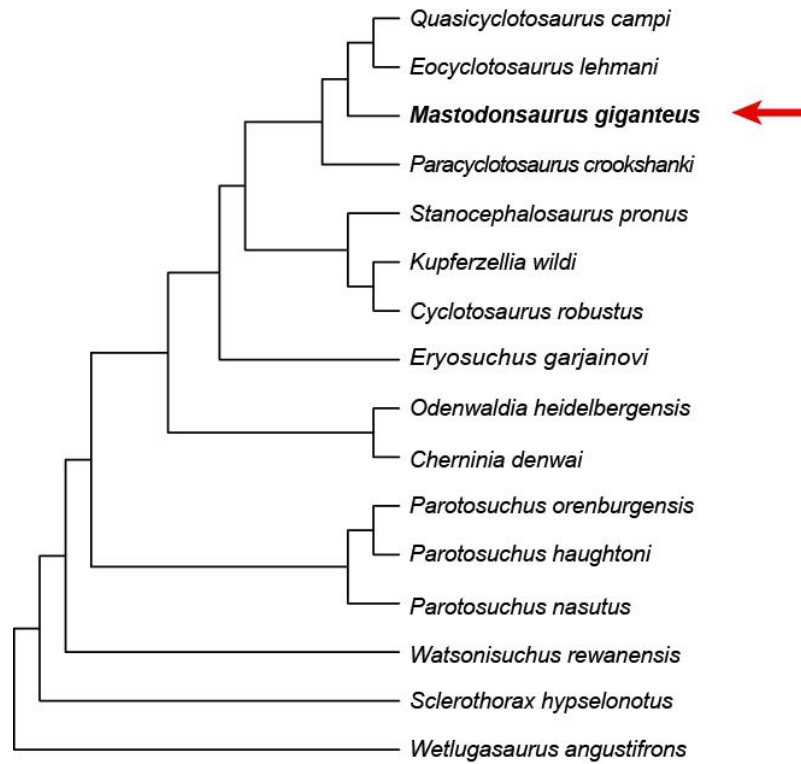


Figura 4.4. Hipótesis filogenética utilizada para Capitosauroidea

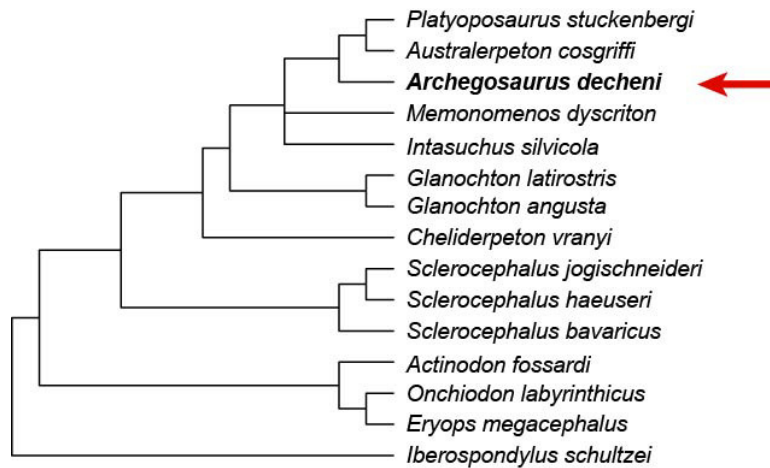


Figura 4.5. Hipótesis filogenética utilizada para Eryopidae + Stereospondilomorpha no Stereospondyli

Patrones de integración entre los huesos dérmicos

El patrón de integración entre los huesos fue calculado de la misma manera que en el análisis intraespecífico, utilizando las mismas particiones, pero utilizando especies de un mismo clado en lugar de individuos de una misma especie. La matriz de distancias filogenéticas fue incluida en el cálculo de las correlaciones parciales para tener en cuenta la estructura filogenética, siguiendo a Monteiro y Nogueira (2009). Para calcular las distancias filogenéticas y dado que las topologías utilizadas derivan de análisis cladísticos, fijé todos los largos de rama en uno, lo cual corresponde a un modelo de evolución especiativo (Garland et al. 1992).

Disparidad de los huesos dérmicos

Para medir la disparidad de cada hueso dérmico en cada uno de los tres clados seguí el protocolo de Goswami y Polly (2010a). Para cada partición y cada especie, calculé la distancia parcial de Procrustes (i.e., la raíz cuadrada de la suma de de las distancias euclidianas al cuadrado entre landmarks homólogos de la especie respecto a la configuración consenso). La disparidad de cada partición, por clado, fue definida como la suma de las distancias parciales de Procrustes de todas las especies para los landmarks de dicha partición. Dado que la disparidad de cada hueso no puede ser comparada porque las particiones tienen diferente número de landmarks, las comparaciones fueron hechas mediante un test de randomización. Este consistió en comparar la disparidad observada en cada hueso con la distribución de disparidades de configuraciones aleatorias random con el mismo número de landmarks sacadas del set total. Consideré que un hueso tenía una disparidad significativamente alta si esta era mayor al 95% de los valores generados a partir de la generación de configuraciones

aleatorias. Inversamente, consideré como una disparidad significativamente baja a aquella menor al 95%. Para cada partición, a partir del set total de landmarks, tomé 1000 sets aleatorios con el mismo número de landmarks que la partición en cuestión. Cada set fue sometido a un GPA. La disparidad fue calculada para las 1000 configuraciones de la manera que fue descrita anteriormente.

Resultados

Integración intraespecífica

Los resultados de la repetibilidad de matriz y la integración total se muestran en la Tabla 4.3. No se obtuvo una diferencia significativa en la integración total para ningún par de especies de temnospóndilos, excepto entre *Archegosaurus* y el seymouriamorfo *Discosauriscus* (Tabla 4.4). La correlación matricial entre las especies se muestra en la Tabla 4.5. Los resultados de la integración intra-hueso y las diferencias significativas entre los pares de huesos se muestran en la Tabla 4.6. Los patrones de integración entre los huesos (correlaciones parciales) se muestran en la figura 4.6. Solo se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$). Como se observa, los patrones difieren en todas las especies.

Tabla 4.3. Resultados de la repetibilidad de matriz y de la integración total de la forma total medida como desviación estándar relativa de autovalores (DEA) para cada especie.

	<i>Discosauriscus</i>	<i>Apateon</i>	<i>Micromelerpeton</i>	<i>Archegosaurus</i>	<i>Mastodonsaurus</i>
# de individuos	21	15	19	11	15
Repetibilidad de Matriz	0,94	0,93	0,94	0,9	0,92
DEA	0,26	0,32	0,29	0,33	0,32

Tabla 4.4. Comparación de la desviación estándar relativa de autovalores (DEA) entre las especies. Se reporta el valor p correspondiente al DEA-fila>DEA-columna. En negrita, $p < 0,05$.

	<i>Discosauriscus</i>	<i>Apateon</i>	<i>Micromelerpeton</i>	<i>Archegosaurus</i>
<i>Apateon</i>	0,1			
<i>Micromelerpeton</i>	0,22	0,75		
<i>Archegosaurus</i>	0,02	0,3	0,08	
<i>Mastodonsaurus</i>	0,12	0,63	0,7	0,4

Tabla 4.5. Resultados de la correlación de matriz entre cada par de especies (triángulo superior de la matriz). Entre paréntesis se indican los valores obtenidos utilizando la corrección por error de muestreo. Todas las correlaciones con $p < 0,05$

	<i>Discosauriscus</i>	<i>Apateon</i>	<i>Micromelerpeton</i>	<i>Archegosaurus</i>
<i>Apateon</i>	0,71 (0,76)			
<i>Micromelerpeton</i>	0,78 (0,83)	0,75 (0,8)		
<i>Archegosaurus</i>	0,73 (0,8)	0,8 (0,87)	0,77 (0,84)	
<i>Mastodonsaurus</i>	0,7 (0,75)	0,76 (0,82)	0,77 (0,83)	0,75 (0,82)

Tabla 4.6. Integración intra-hueso medida como la desviación estándar relativa de autovalores (DEA). Las diferencias significativas entre los pares de huesos se reportan debajo del nombre de los taxones. Fr: Frontal; P: Parietal; PP: Postparietal; Ta: Tabular.

	Frontal	Parietal	Postparietal	Tabular
<i>Discosauriscus</i> Fr>P, PP PP>P T>P	0,52	0,29	0,48	0,49
<i>Micromelerpeton</i> Fr > Ta PP > Pa, Ta	0,5	0,35	0,46	0,37
<i>Apateon</i> PP > Fr, Pa, Ta	0,43	0,35	0,5	0,42
<i>Archegosaurus</i> Fr > Pa, Ta	0,6	0,43	0,45	0,38
<i>Mastodonsaurus</i> Fr > Ta PP > Pa, Ta	0,55	0,45	0,59	0,39

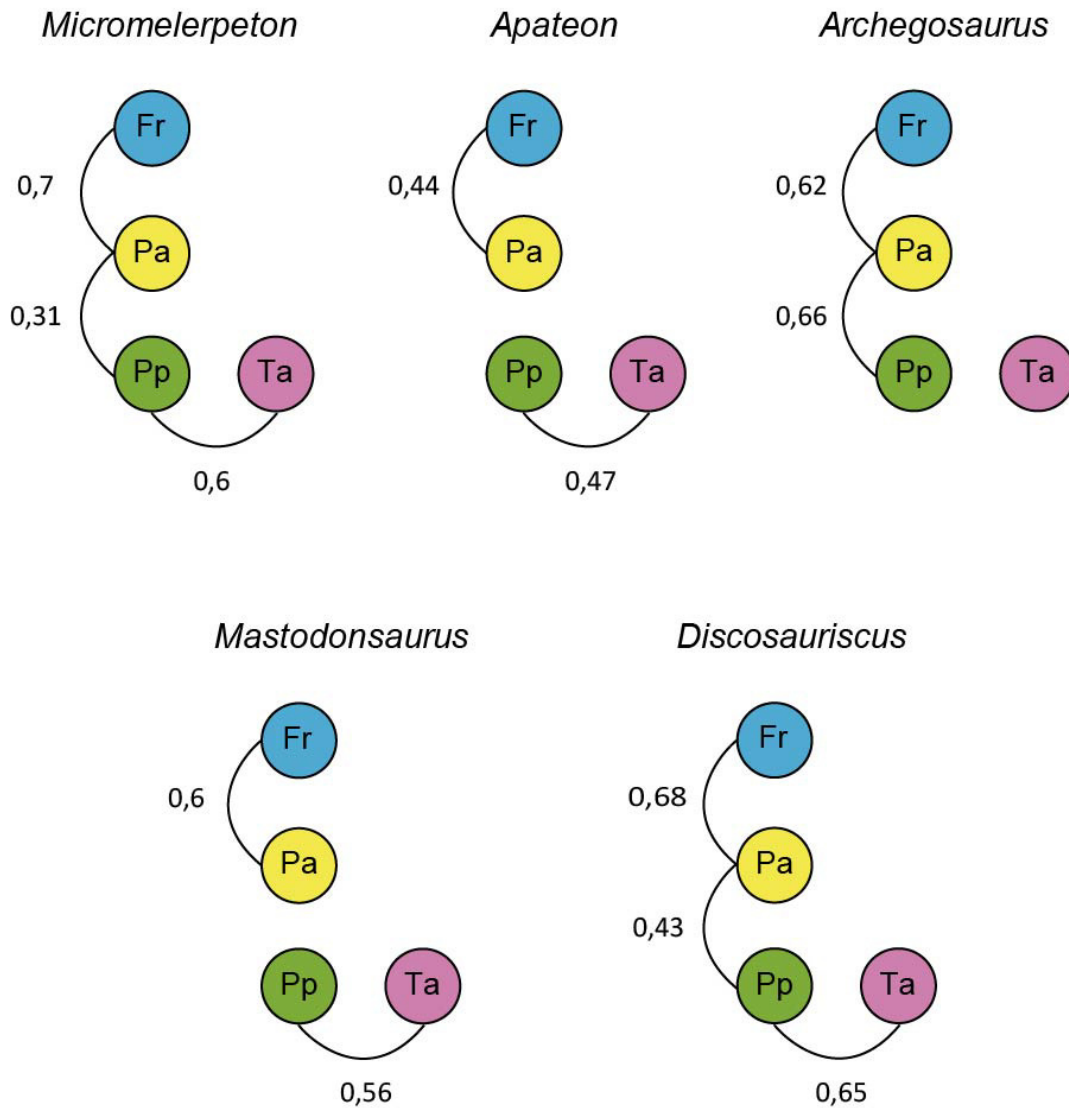


Figura 4.6. Patrones de integración intraespecífica entre los huesos (correlaciones parciales). Solo se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$)

Disparidad e integración evolutiva

Los resultados de la disparidad de los huesos para los tres clados se muestran en la Tabla 4.7. No se obtuvo una baja integración para ninguno los huesos considerados en ninguno de los tres clados. Notablemente, el postparietal fue el único elemento que mostró una alta disparidad en todos los clados. Los patrones de integración entre los huesos se muestran en la figura 4.7. Solo se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$). Como se puede ver, los patrones difieren entre los tres clados.

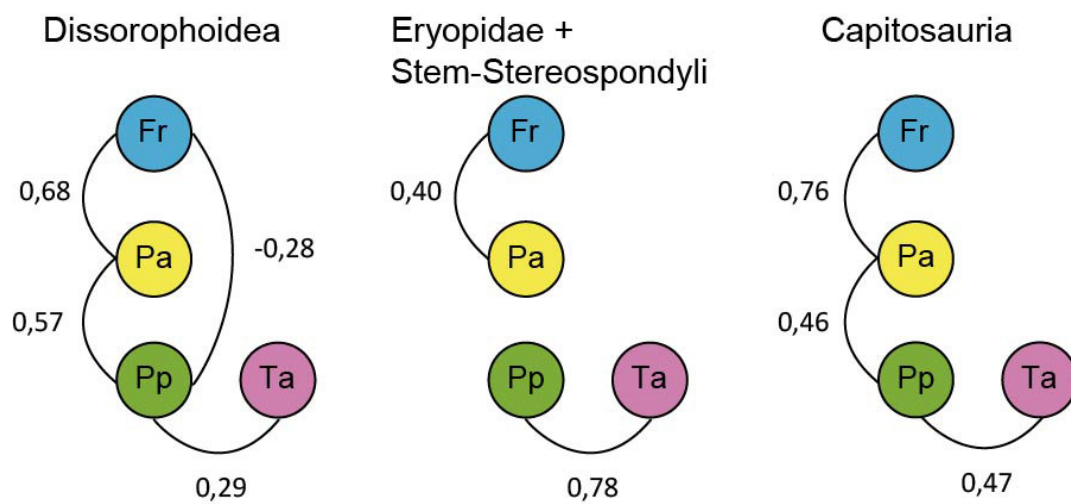


Figura 4.7. Patrones de integración evolutiva entre los huesos. Solo se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$)

Tabla 4.7. Disparidad de los huesos dérmicos en cada clado. En negrita se muestran los resultados estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

	Dissorophoidea			Capitosauria			Eryopidae + Stem-Stereospondyli		
	<i>Disparidad</i>	<i>p de Alta</i> <i>Disparidad</i>	<i>p de Baja</i> <i>Disparidad</i>	<i>Disparidad</i>	<i>p de Alta</i> <i>Disparidad</i>	<i>p de Baja</i> <i>Disparidad</i>	<i>Disparidad</i>	<i>p de Alta</i> <i>Disparidad</i>	<i>p de Baja</i> <i>Disparidad</i>
Frontal	0,013	0,232	0,768	0,011	0,062	0,938	0,026	0,008	0,992
Parietal	0,020	0,082	0,918	0,016	0,002	0,998	0,016	0,070	0,930
Postparietal	0,024	0,044	0,956	0,019	0,002	0,998	0,023	0,018	0,982
Tabular	0,045	0,000	1,000	0,010	0,080	0,920	0,041	0,000	1,000

Discusión

Integración intraespecífica

La integración total del cráneo no difiere estadísticamente entre las especies de temnospóndilos y la correlación matricial es alta en todas las comparaciones entre pares de especies (i.e., mayor a 0,7); esto indica una conservación en los patrones de integración de la forma total en el clado y en el tiempo geológico dado que la muestra de especies comprende tanto a formas paleozoicas (i.e., *Apateon*, *Micromelerpeton* y *Archegosaurus*) como al triásico *Mastodonsaurus*. Esto es consistente con estudios comparativos en especies vivientes que documentan que las matrices de correlación de rasgos muestran una divergencia limitada entre taxones cercanamente emparentados (Ackermann and Cheverud 2000; Maxwell y Dececchi 2013). El hecho de que tampoco se encuentren diferencias entre los temnospóndilos y *Discosauriscus* (excepto en la integración total entre este último y *Archegosaurus*, el cual está en el extremo del espectro recuperado para temnospóndilos) sugiere que estos patrones no son exclusivos del clado Temnospondyli. De manera contraria, el análisis de integración entre los huesos a partir de correlaciones parciales sí revela diferencias: estos patrones varían entre todas las especies consideradas, aún entre *Apateon* y *Micromelerpeton*, taxones cercanamente emparentados filogenéticamente (Fröbisch y Schoch 2009). La discrepancia entre los resultados obtenidos a partir de la matriz de correlación y aquellos provenientes de las correlaciones parciales (i.e., conservación vs. no conservación de los patrones) se debe a que los análisis utilizan diferentes tipos de caracteres. La construcción de la matriz de correlación y los cálculos basados en ella (i.e., integración total y correlación de matriz) se basan en utilizar a cada landmark individual como carácter. De esta manera, estos análisis evalúan la integración entre

landmarks (Goswami y Polly 2010b). Por el contrario, como se mencionó anteriormente, el método de Monteiro et al. (2005) modificado por Zelditch et al. (2012) que utilicé para examinar las correlaciones entre los huesos craneanos mediante correlaciones parciales consideran como carácter a cada subconjunto de landmarks que representa a dichos huesos.

Respecto a la integración intra-hueso, se recupera que los tabulares y parietales presentan las integraciones más bajas en todas las especies de temnospóndilos. Esto es interesante porque, mientras que los parietales son de los primeros huesos dérmicos en osificarse en la ontogenia de *Apateon caducus* y *A. pedestris* (las únicas especies de temnospóndilos para las cuales se conocen secuencias tempranas de osificación; Schoch 1992), los tabulares son de los últimos en formarse. Por lo tanto, la integración intra-hueso no parece estar relacionada con el tiempo de osificación. Asimismo, este tipo de integración tampoco parece asociarse a la posición relativa a otros huesos craneanos: el parietal se encuentra rodeado completamente por otros huesos, mientras que el tabular solo articula con otros elementos en sus márgenes anterior y medial. El hecho de que este patrón de integración se halle en especies de temnospóndilos de diferentes clados, tiempos geológicos y hábitats pero no se encuentre en *Discosauriscus* podría indicar constraints más acentuados en el desarrollo de los frontales y postparietales que en el de los parietales y tabulares heredados del ancestro temnospóndilo.

Integración evolutiva

A nivel evolutivo, los tres clados analizados difieren entre sí respecto a los patrones de integración evolutiva entre los huesos craneanos. Por otro lado, tampoco se encuentra correlación entre los patrones evolutivos de ninguno de los tres clados con los patrones intraespecíficos de las especies estudiadas pertenecientes a dichos clados.

Estos resultados sugieren que la evolución coordinada de los huesos del cráneo pudo haberse debido más a presiones selectivas que a constraints comunes del desarrollo heredados del último ancestro común. Esto es consistente con la labilidad que parecieran tener los patrones de integración entre los huesos a nivel intraespecífico en temnospóndilos. También concuerda con estudios empíricos en los cuales la integración evolutiva observada es generalmente atribuida mayormente a una selección común que a la herencia común de patrones del desarrollo (Monteiro et al. 2005).

Disparidad e integración intra-hueso

La hipótesis de constraint predice que los huesos con una alta integración intra-hueso a nivel intraespecífico muestran una baja disparidad morfológica. De manera contraria, la hipótesis de facilitación predice que los huesos con baja integración intra-hueso se asocian a una alta disparidad. En todos los clados analizados, el conjunto de huesos con alta disparidad combina tanto elementos con alta integración como aquellos con baja integración a nivel intraespecífico. Es decir, la integración intra-hueso no se corresponde de manera consistente con la disparidad observada para cada elemento en ninguno de los clados (Fig. 4.8). Por lo tanto, no se puede deducir si una alta integración facilita o restringe la disparidad morfológica. La falta de evidencia que soporte alguna de las dos hipótesis podría deberse a que efectos de facilitación y constraint se superponen entre sí en el tiempo geológico o, efectivamente, a que no existe una relación fuerte entre integración y disparidad (Goswami y Polly 2010a). De cualquier manera, sin no se tuvieran en cuenta problemas instrumentales reales que probablemente invaliden los resultados como un número bajo de individuos y de especies en el estudio a nivel intraespecífico, se podría concluir que la integración intra-

hueso no habría influido de manera significativa en la evolución morfológica de los temnospóndilos en una escala de decenas de millones de años.

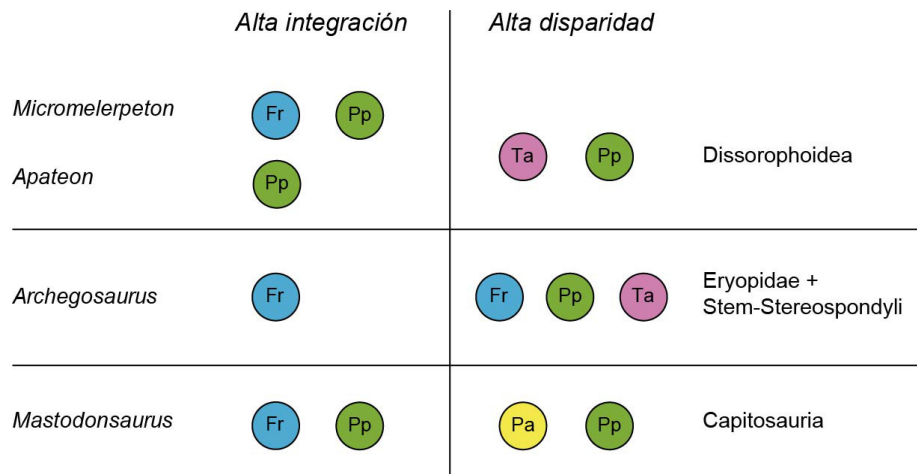


Figura 4.8. Comparación entre el grado de integración intra-hueso a nivel intraespecífico y disparidad

Este capítulo representa el primer estudio sobre integración en temnospóndilos y, más aún, el primero en tetrápodos paleozoicos. Como fue mencionado, es evidente que el número de especímenes fue crítico en los análisis a nivel intraespecífico, así como también el bajo número de especies estudiadas. Futuros estudios que amplíen la muestra de individuos y de especies serán necesarios para obtener resultados más robustos. Si bien la cantidad de material a la que tuve acceso fue muy grande, el número de individuos que resultaron ser aptos para este trabajo por su grado de preservación fueron muy pocos. Sin embargo, hay más individuos disponibles en colecciones europeas y norteamericanas a las que no pude acceder por limitaciones materiales. Asimismo, nuevo material de especies como *Apateon pedestris* y *Micromelerpeton credneri* podría ser exhumado con relativa facilidad de localidades fosilíferas como algunas de la cuenca de Saar-Nahe. Por lo tanto, estudios más rigurosos son posibles. En este sentido, quiero enfatizar la necesidad de trabajos subsiguientes sobre integración

en temnospóndilos ya que estos constituyen la única posibilidad disponible entre los tetrapodos, tanto por su excelente registro fósil como por la antigüedad y duración del linaje, para poner a prueba diferentes hipótesis sobre la evolución de la integración en el tiempo geológico.

Referencias bibliográficas

- Ackermann, R.R y J. M. Cheverud. 2000. Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. American Journal of Physical Anthropology 111: 489–501.
- Adams, D. C. y E. Otárola–Castillo. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric form data. Methods in Ecology and Evolution 4:393–399.
- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch, y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. Nature 453:515–518.
- Bell, E., B. Andres y A. Goswami. 2011. Integration and dissociation of limb elements in flying vertebrates: a comparison of pterosaurs, birds and bats. Journal of evolutionary biology 24:2586–2599.
- Bookstein, F. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Boy, J. A. 1986. Studienüber die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli) 1. Neue und wenig bekannte Arten aus dem mitteleuropäischen Rotliegenden (?oberstes Karbon bis unteres Perm). Paläontologische Zeitschrift 60:131–166.
- Boy, J. A. 1987. Studienüber die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli; Ober–Karbon–Unter–Perm) 2. Systematische Übersicht. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 174:75–104.

- Burt, C. 1948. Factor analysis and canonical correlations. *British Journal of Psychology* 1:95–106.
- Cheverud, J. M. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36:44–50.
- Damiani, R.J. 2001. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133:379–482.
- Dilkes, D. W. 1990. A new trematopsid amphibian (Temnospondyli: Dissorophioidea) from the Lower Permian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:222–243.
- Dilkes, D. W., y R. R. Reisz. 1987. *Trematops milleri* Williston, 1909 identified as a junior synonym of *Acheloma cummingsi* Cope, 1882, with a revision of the genus. *American Museum Novitates* 2902:1–12.
- Fröbisch, N. B. y R. R. Reisz. 2012. A new species of dissorophid (*Cacops woehri*) from the Lower Permian Dolese quarry, near Richards Spur, Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 35–44.
- Fröbisch, N. B., y R. R. Schoch. 2009. Testing the impact of miniaturization on phylogeny: Paleozoic dissorophoid amphibians. *Systematic Biology* 58:312–327.
- Garland, T. Jr., P. H. Harvey, y A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18–32.

- Goswami, A. 2006. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *The American Naturalist* 168: 270–280.
- Goswami, A. y P. D. Polly. 2010a. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PloS one* 5.3: e9517.
- Goswami, A. y P. D. Polly. 2010b. Methods for studying morphological integration and modularity. *The Paleontological Society Papers* 16:213–243.
- Goswami, A., W. J. Binder, J. Meachen y F. R. O’Keefe. 2015. The fossil record of phenotypic integration and modularity: A deep-time perspective on developmental and evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:4891–4896.
- Goswami, A., P. D. Polly, O. B., Mock y M. R. Sánchez–Villagra. 2012. Forma, variance and integration during craniogenesis: contrasting marsupial and placental mammals. *Journal of evolutionary biology* 25:862–872.
- Goswami, A., J. B. Smaers, C. Soligo y P. D. Polly. 2014. The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130254.
- Hall, B. K. 2003. Unlocking the black box between genotype and phenotype: cell condensations as morphogenetic (modular) units. *Biology and Philosophy* 18:219–247.
- Klingenberg, C. P. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 39:115–132.

- Klingenberg, C. P. 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24:43–58.
- Klingenberg, C. P. 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry* 7:843–934.
- Maxwell, E. E. y T. A. Dececchi. 2013. Ontogenetic and stratigraphic influence on observed phenotypic integration in the limb skeleton of a fossil tetrapod *Paleobiology* 39:123–134.
- Klingenberg, C. P. y J. Marugán–Lobón. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic biology* 62:591–610.
- Monteiro, L. R. y M. R. Nogueira. 2009. Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution* 64:724–744.
- Monteiro, L. R., V. Bonato y S. F. Dos Reis. 2005. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible forma divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution and Development* 7:429–439.
- Olson, E.C. y R. L. Miller. 1958. *Morphological Integration*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Pavlicev, M. , J. M. Cheverud y G. P. Wagner. Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evolutionary Biology* 36:157–170.

- Pigliucci, M. y K. A. Preston. 2004. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Polley, B., and R. R. Reisz. 2011. A new Lower Permian trematopid (Temnospondyli: Dissorophioidea) from Richards Spur, Oklahoma. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:789–815.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org/>.
- Reisz, R. R., R. R. Schoch, y J. S. Anderson. 2009. The armored dissorophid *Cacops* from the Early Permian of Oklahoma and the exploitation of the terrestrial realm by amphibians. *Naturwissenschaften* 96:789–796.
- Rohlf, F. J. 2006. TPSDIG 2.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, Nueva York.
- Rohlf, F. J. y D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40–59.
- Schoch, R. R. 1992. Comparative ontogeny of early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. *Palaeontographica Abteilung A* 222:43–83.
- Schoch, R. R. 2008. A new stereospondyl from the German Middle Triassic, and the origin of the Metoposauridae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152:79–113.
- Schoch, R. R. 2012. Character distribution and phylogeny of the dissorophid temnospondyls. *Fossil Record* 15:121–137.

- Schoch R. R., y N. B. Fröbisch. 2006. Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution* 60:1467–1475.
- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2000. Handbook of Paleoherpetology– Temnospondyli II. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y A. R. Milner. 2014. Handbook of Paleoherpetology– Temnospondyli I. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y B. S. Rubidge. 2005. The amphibamid *Micropholis* from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:502–522.
- Schoch, R. R., y H. –D. Sues. 2013. A new dissorophid temnospondyl from the Lower Permian of north–central Texas. *Comptes Rendus Palevol* 12:437–445.
- Schoch, R. R. y F. Witzmann. 2009a. The temnospondyl *Glanochthon* from the Permian Meisenheim Formation of Germany. *Special Papers in Palaeontology* 81:121–136.
- Schoch, R. R. y F. Witzmann. 2009b. Osteology and relationships of the temnospondyl genus *Sclerocephalus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157:135–168.
- Sigurdson, T., y J. R. Bolt. 2010. The Lower Permian amphibamid *Doleserpeton* (Temnospondyli: Dissorophoidea), the interrelationships of amphibamids, and the origin of modern amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1360–1377.
- Wagner, G. P., M. Pavlicev y J. M. Cheverud. 2007. The road to modularity. *Nature Reviews Genetics* 8:921–931.
- Wagner, G. P. y L. Altenberg. 1996. Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967–976.

- Werneburg, R. 1986. Die Stegocephalen (Amphibia) der Goldlauterer Schichten (Unterrotliegendes, Perm) des Thüringer Waldes. Teil 1. *Apateon flagrifer* (Whittard). Freiberger Forschungshefte C 410:88–101.
- Werneburg, R. 1988. Die Stegocephalen der Goldlauterer Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm). Teil II: *Apateonkontheri* n. sp., *Melanerpetoneisfeldi* n. sp. Des Thüringer Waldes und andere. Freiberger Forschungshefte C 427:7–29.
- Werneburg, R. 1989. Die Amphibienfauna der Manebacher Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm) des Thüringer Waldes. Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen 4:55–68.
- Werneburg, R. 1992. *Sclerocephalus jogischneideri* n. sp. (Eryopoidea, Amphibia) aus dem Unterrotliegenden (Unterperm) des Thüringer Waldes. Freiberger Forschungsheft C 445:29–48.
- Werneburg, R. 2001. *Apateon dracyi*ensis – eine frühe Pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegenden. Teil 1: Morphologie. Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen 16:17–36.
- Young, N. M. y B. Hallgrímsson. 2005. Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution* 59: 2691–2704.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski y H. D. Sheets. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Academic Press, Nueva York, USA.
- Zelditch, M. L., A. R. Wood, R. M., Bonett y D. L. Swiderski. 2008. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution and development* 10:756–768.

CAPÍTULO 5 Miniaturización

Miniaturización es un concepto filogenético definido como la evolución de un tamaño corporal adulto inusualmente pequeño en un linaje (Hanken y Wake 1993). Ha sido documentado repetidamente entre los metazoos y en todos los grandes clados de vertebrados (Hanken y Wake 1993; Schmidt y Wake 1997; Yeh 2002).

Un amplio rango de ventajas adaptativas ha sido propuesto para explicar la recurrencia de la disminución evolutiva de tamaño: la invasión de nichos solo accesibles a formas pequeñas, la posibilidad de evitar depredadores, la explotación de diferentes recursos alimenticios, la invasión de hábitats con recursos alimenticios limitados (e.g., islas y fondo marino profundo del océano antártico) y el alcance rápido de la madurez reproductiva (Yeh 2002).

La miniaturización tiene implicancias amplias, relacionadas tanto a niveles orgánicos como función, morfología, fisiología y ecología, así como también a nivel macroevolutivo. Con respecto a este último, se ha documentado que, en ciertos linajes de metazoos, un tamaño corporal pequeño se correlaciona positivamente con la diversidad de especies (Stanley 1973; Blanckenhorn 2000, McClain y Boyer 2009). Además, los grupos stem de ciertos grandes clados, como Aves (Puttick et al. 2014; Lee et al. 2014) y Lissamphibia, se componen de especies de pequeño tamaño corporal. En este contexto, se ha sugerido que la miniaturización podría ser un factor clave en el origen de grandes clados (Hanken y Wake 1993).

En particular, todas las hipótesis actuales sobre el origen de los grupos de anfibios vivientes (i.e., salamandras, anuros y cecilias) involucran una instancia de marcada reducción de tamaño corporal, ya sea a partir de los temnospóndilos (Bolt

1969, 1991; Milner 1988, 1993; Trueb y Cloutier 1991; Ruta et al. 2003; Schoch y Milner 2004; Anderson 2007; Anderson et al. 2008; Maddin y Anderson 2012; Maddin et al. 2012), lepospóndilos (Laurin y Reisz 1997; Vallin y Laurin 2004; Marjanovic y Laurin 2013), o ambos (i.e., origen polifilético; Carroll 2009) (Ver el capítulo 2 para mayor detalle). Entre estas hipótesis, hay un consenso creciente acerca de que al menos las salamandras y los anuros se originaron dentro del clado de los temnospóndilos disorofoideos más pequeños, los anfibámidos, y que muchos de los caracteres en los cuales se soporta esta hipótesis están relacionados a miniaturización (Milner 1988). Teniendo esto en cuenta, me propuse analizar los efectos de la reducción de tamaño corporal en anfibámidos para evaluar qué posible rol cumplió la miniaturización en la evolución del clado y el posible origen de los lisanfibios dentro del mismo. Si bien este objetivo específico es sobre el caso particular de miniaturización en temnospóndilos, el presente proyecto pretende aportar información para ayudar a esclarecer preguntas más amplias sobre evolución morfológica: ¿cuál es la relación causal entre la reducción evolutiva de tamaño y el origen de grandes clados? Es decir, ¿qué atributos particulares tienen los clados miniaturizados que los hace tener propiedades evolutivas especiales? Por otro lado, ¿hay una relación causal única entre miniaturización y los patrones macroevolutivos observados o depende del clado considerado? En otras palabras: ¿son estos atributos los mismos en todos los casos o el origen de los grandes clados a partir de formas miniaturizadas tiene que ver con distintas propiedades? Un problema central que imposibilita las comparaciones reside en que el término “miniaturización” ha sido usado con distintas connotaciones, implicando distintos tipos de reducción de tamaño. Por lo tanto, siendo el objetivo general de esta parte de la tesis el aportar información sobre el impacto macroevolutivo de la miniaturización, consideré que primero era imprescindible definir un marco teórico concreto de discusión. Es por ello que en el

presente capítulo: 1) presento un resumen de lo que se ha dicho sobre miniaturización en vertebrados, con énfasis en morfología de tetrápodos; 2) planteo que la falta de un marco teórico explícito sobre miniaturización ha limitado una discusión profunda sobre su rol macroevolutivo y propongo dicho marco teórico para trabajar basado en la discriminación de diferentes tipos de miniaturización; 3) discuto los atributos que potencialmente indican miniaturización morfológica y que pueden actuar como moduladores evolutivos y 4) propongo lineamientos para testear el impacto de la reducción de tamaño en la morfología en casos concretos. En el capítulo siguiente aplico estos lineamientos para estudiar miniaturización en temnospóndilos disorfoideos y discutir el posible rol de la miniaturización en el origen de los lisanfibios.

Miniaturización: estado del arte

En el presente apartado recopiló algunas cuestiones que se han dicho acerca de la miniaturización en vertebrados que son relevantes para entender las discusiones que planteo en el resto del capítulo. Profundizando en aspectos relacionados a la morfología de anfibios batracios por su cercanía filogenética a los temnospóndilos y porque es en este clado donde la miniaturización está mejor estudiada. En el siguiente apartado propongo que se restrinja el uso del término “miniaturización” a casos donde se satisfagan ciertas condiciones. Dado que en ningún trabajo previo sobre miniaturización se han puesto a prueba esas condiciones, en esta sección uso dicho término como lo usaron originalmente los autores. Sin embargo, excluyo referencias donde es evidente que el término “miniaturización” ha sido aplicado con un significado distinto al que planteo posteriormente. Paralelamente, como detallaré, diversos autores han listado y discutido que la miniaturización suele estar ligada a novedades morfológicas, pero sin

hacer referencia a lo que entienden como novedad. El concepto de novedad fenotípica, y particularmente novedad morfológica, es un tema de extenso debate en el campo de la biología evolutiva y diversas acepciones han sido propuestas (Peterson y Müller 2013), por lo que su uso puede ser poco claro si no se precisa lo que el autor entiende por dicho término. Siendo consciente de ello, en el presente apartado uso “novedad morfológica” de manera amplia como originalmente aparece en la literatura sobre miniaturización para poder presentar los casos documentados. A partir de estos últimos, discuto el término de novedad en el contexto de miniaturización en el siguiente apartado.

Ontogenia y miniaturización

La reducción evolutiva del tamaño corporal adulto ha sido explicada como el resultado de distintos procesos heterocrónicos (ver capítulo 1 para discusión del término). Típicamente, la miniaturización involucra cambios respecto a la ontogenia ancestral en dos parámetros del desarrollo: la edad a la cual el crecimiento se detiene y la tasa de crecimiento. Diferentes combinaciones de cambios en estos parámetros pueden resultar en la disminución de tamaño, como se ilustra y explica en la figura 5.1. Por otro lado, heterocronías que consisten en cambios de las tasas de diferenciación de tejidos y órganos, morfogénesis y crecimiento respecto al tamaño corporal resultan en diferentes tipos de rasgos adultos. Siguiendo la nomenclatura de Alberch et al. 1979, cuando el crecimiento se detiene más tempranamente pero la tasa ancestral es retenida, los rasgos adultos resultantes son pedomórficos. Es decir que rasgos juveniles del ancestro son retenidos en el adulto miniaturizado. Si por el contrario, la tasa aumenta, los rasgos del adulto miniaturizado pueden resultar ser versiones proporcionalmente escaladas del ancestro de mayor tamaño (i.e., enanismo proporcional *sensu* Gould 1977)

o incluso peramórficos (Fig. 5.2). Es frecuente que las especies miniaturizadas presenten rasgos pedomórficos, por lo cual se ha propuesto que el truncamiento de la ontogenia es un mecanismo común de reducción de tamaño (Yeh 2002). Sin embargo, dado que cambios similares en la morfología adulta, como ser rasgos pedomórficos, pueden resultar de diferentes modificaciones de la trayectoria ancestral del desarrollo, no es posible inferir dichas modificaciones a partir de la morfología adulta. Por lo tanto, es necesario el estudio comparativo de la ontogenia derivada y de la presunta ontogenia ancestral para poder entender los mecanismos responsables tanto de la disminución de tamaño como de los rasgos adultos de las formas miniaturizadas. Un ejemplo claro es el de la reducción de estructuras óseas en las especies miniaturizadas de vertebrados. Mientras que la explicación más parsimoniosa para esta reducción es la de pedomorfosis, no se puede descartar sin previo análisis de la ontogenia que sea producto de una reducción secundaria, como podría ser la reabsorción de material óseo. Esta última posibilidad implica, en claro contraste con los patrones pedomórficos, el “alargamiento” de la trayectoria ontogenética ancestral, dado que en la ontogenia derivada se adicionarían etapas de reducción no presentes en la ancestral. La distinción entre ambas posibilidades no es trivial, ya que mientras la hipótesis de pedomorfosis implica la conservación de la trayectoria ontogenética ancestral, la segunda implica que los patrones de desarrollo han sufrido alteraciones más fundamentales (Hanken 1993).

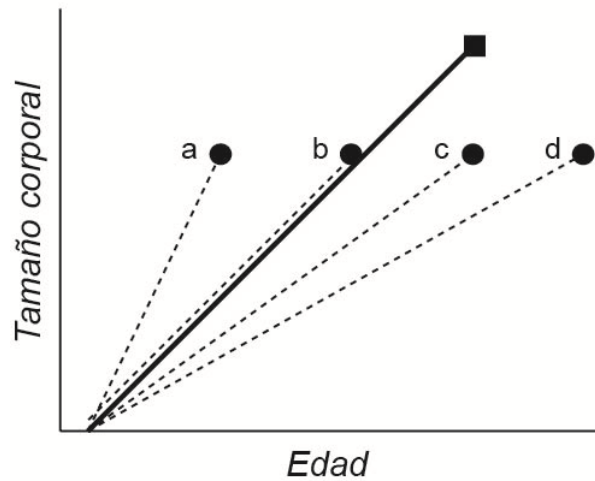


Figura 5.1. Mecanismos hipotéticos para la reducción evolutiva del tamaño corporal adulto. La línea sólida representa la trayectoria ontogenética ancestral relacionando tamaño con edad. Un tamaño adulto reducido en un descendiente puede deberse a: *a*) un incremento en la tasa de crecimiento junto a una finalización temprana del crecimiento; *b*) terminación temprana del crecimiento; *c*) reducción de la tasa de crecimiento; *d*) extensión del período de crecimiento junto con una tasa de crecimiento baja. Figura redibujada y epígrafe de Hanken (1993).

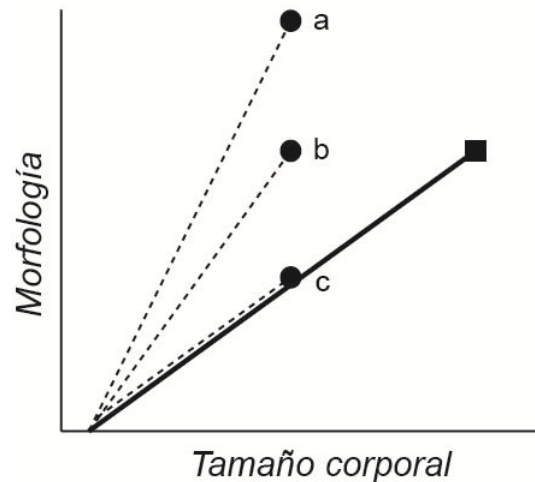


Figura 5.2. Posibles efectos de la reducción del tamaño adulto en la morfología de los órganos y tejidos. Si las tasas ancestrales de diferenciación, morfogénesis y crecimiento respecto al tamaño corporal (línea sólida) se mantienen, la morfología del descendiente será pedomórfica (*a*). Si estas tasas aumentan, se puede llegar a obtener la morfología del ancestro (*b*). Si las tasas aumentan aun más, la morfología resultante será peramórfica (*c*). Figura redibujada y epígrafe de Hanken (1993).

A pesar de presentar frecuentemente rasgos juveniles, los fenotipos adultos de taxones miniaturizados nunca son completamente consistentes con un truncamiento ontogenético, sino que son un mosaico de caracteres pedomórficos y no pedomórficos (Hanken y Wake 1993; Yeh 2002). Por ejemplo, muchos taxones miniaturizados, especialmente anfibios, tienen esqueletos con rasgos hiperosificados respecto a los ancestros que constituyen rasgos peramórficos (Hanken 1993; ver Tabla 1 de este trabajo para ejemplos).

Implicancias ecológicas y fisiológicas

Al reducirse extremadamente el tamaño corporal, funciones ecológicas y fisiológicas pueden verse radicalmente afectadas, resultando muchas veces en cambios morfológicos importantes (Hanken y Wake 1993).

Los cambios ecológicos correlacionados con miniaturización van desde la ocupación de nichos distintos, reservados solo a animales de pequeño tamaño, hasta modificaciones en la historia de vida. Respecto a esta última, se ha observado que la disminución extrema del tamaño corporal se asocia con una reducción en la fecundidad y un incremento en el tamaño del huevo (Hanken y Wake 1993; Doughty 1996). Otro aspecto que suele modificarse en concordancia con la reducción de tamaño es el comportamiento relacionado al apareamiento. Ejemplos de tetrápodos incluyen grupos miniaturizados de salamandras (Promislow 1987), anuros (Duellman y Trueb 1986) y mamíferos (Leutenegger 1980).

El pequeño tamaño corporal impone diversas dificultades fisiológicas. Muchas de estas dificultades son de carácter biofísico, como el tamaño funcional mínimo ocular (Alexander 1996) o del oído interno (Rieppel 1984). Otros problemas se relacionan al

escalado diferencial entre el volumen y el área de las estructuras: mientras el área aumenta al cuadrado respecto al aumento de la longitud corporal, el volumen lo hace al cubo. Por lo tanto, animales pequeños tienen proporcionalmente mayor superficie de intercambio con el ambiente que aquellos de mayor tamaño. Esto impacta, por ejemplo, en la tasa metabólica necesaria para mantener la temperatura corporal en endotermos, la velocidad de cambio de temperatura corporal en ectotermos, la tasa de pérdida de agua a través de la piel y la respiración y la tasa máxima de intercambio gaseoso en los pulmones o branquias (Alexander 1996).

Por otro lado, limitaciones funcionales pueden surgir debido a los tamaños conservados de células y moléculas. Si el tamaño celular de un clado es constante, aquellas especies con menor tamaño corporal presentarán un menor número de células que los taxones más grandes, impactando en la fisiología. Por ejemplo, en el sistema nervioso, una menor cantidad de neuronas afecta el procesamiento y transmisión de la información debido a un aumento del ruido. A su vez, dado que los procesos neuronales se realizan en áreas más compactas, se aumenta la densidad del consumo de energía mientras que se reduce el espacio disponible para las mitocondrias (Niven y Farris 2012).

Implicancias morfológicas

La morfología es uno de los aspectos biológicos más profundamente afectados por la disminución extrema de tamaño corporal y cambios morfológicos asociados a miniaturización han sido ampliamente documentados en todos los grandes clados de vertebrados (Hanken y Wake 1993). Los cambios morfológicos en algunas especies vivientes miniaturizadas son tan radicales respecto a formas emparentadas, que se ha

propuesto que la miniaturización puede estar ligada al origen de nuevos bauplanes, como se discutirá más adelante. Tres patrones morfológicos son recurrentes en formas miniaturizadas: 1) rasgos pedomórficos, 2) reducción y simplificación y 3) novedad morfológica (Hanken y Wake 1993). Los últimos dos patrones se interpretan como el producto de la extrapolación de tendencias alométricas a tamaños muy pequeños y la aproximación a tamaños funcionales y morfogenéticos mínimos de las estructuras, lo cual impone nuevos constraints no presentes en el ancestro, tanto morfogenéticos como funcionales (Hanken y Wake 1993). A su vez, estos patrones también se relacionan con la pedomorfosis. Por un lado, la reducción o simplificación en rasgos que se forman tardíamente en la ontogenia suele explicarse mediante truncamiento ontogenético (e.g., varios huesos dérmicos craneanos en salamandras; Hanken 1984). Por otro, se documentó que la miniaturización acompañada de pedomorfosis se correlaciona con la evolución de novedades morfológicas en teoleósteos ciprínidos, como la presencia de procesos odontoides en *Dionella dracula*, ausentes en el resto de las 3700 especies conocidas del grupo. Esta correlación no se encuentra en las especies miniatura que son similares a copias escaladas de los ancestros de mayor tamaño. A partir de esta evidencia, se ha propuesto que el truncamiento de la ontogenia podría facilitar el surgimiento de novedades morfológicas al liberar a varias partes del esqueleto de constraints del desarrollo, disociando rutas del desarrollo y permitiendo una mayor flexibilidad para potenciales cambios dramáticos en la morfología (Brtiz et al. 2009).

Los rasgos pedomórficos son interpretados como tales porque se asemejan a estados juveniles de formas cercanas filogenéticamente. Generalmente, estos rasgos han sido planteados como el resultado del truncamiento de la trayectoria ontogenética que estaría involucrado en la reducción de tamaño, aunque hay escasos estudios donde esto se corrobore mediante el análisis comparado de ontogenias (Hanken 1993). Los rasgos

pedomórficos presentes en animales miniatura no se limitan a la simplificación o ausencia de estructuras en el adulto respecto al estado ancestral. Se documentó que la forma craneana adulta de especies miniaturizadas puede asemejarse a aquella de los individuos juveniles de especies emparentadas de mayor tamaño. Entre estos rasgos, se destaca la caja craneana proporcionalmente grande en los adultos miniaturizados, la cual se puede explicar, entre otros factores (discutidos a continuación), por la alometría negativa de esta estructura durante el desarrollo observada ampliamente en tetrápodos (Bauchot 1978).

La reducción o simplificación puede fluctuar desde el subdesarrollo de una estructura hasta la completa pérdida de la misma (Hanken y Wake 1993). Los ejemplos más conspicuos de reducción y simplificación en vertebrados se encuentran en el esqueleto (Hanken y Wake 1993). La reducción en la osificación varía desde un grado de mineralización menor de los elementos hasta la falta total de osificación del precursor cartilaginoso (Hanken 1993). Esto ha sido típicamente interpretado como el resultado del truncamiento de la ontogenia pero, sin embargo, reducciones secundarias también se han documentado al analizar trayectorias ontogenéticas (Hanken 1993). Un ejemplo de truncamiento se documenta en las salamandras *Thorius*, en las cuales varios huesos craneanos que se forman tarde en la ontogenia de grupos emparentados de mayor tamaño se encuentran ausentes o pobremente desarrollados (e.g., septomaxila, premaxila, maxila, nasal y prefrontal; Hanken 1984). En la cecilia miniaturizada *Idiocranium russeli*, el truncamiento se manifiesta en la retención de la notocorda caudal y la falta de osificación de costillas y vértebras terminales (Wake 1986). Por el contrario, otros casos de reducción / pérdida no se explican mediante cambios en la extensión de la ontogenia. En anuros, la pérdida de falanges se correlaciona estadísticamente con la evolución de un tamaño miniatura (Yeh 2002), pero una fórmula

falangeal reducida no se corresponde a morfologías halladas durante el desarrollo (Yeh 2002, Alberch y Gale 1983, 1985). Sin embargo, estas morfologías sí son consistentes con la reducción del tamaño del primordio embrionario del miembro (Alberch y Gale 1983, 1985).

Otro patrón ha sido frecuentemente documentado en el esqueleto junto a la reducción / simplificación: la hiperosificación. Tanto la reducción en la osificación como la hiperosificación ocurren frecuentemente en un individuo y hasta en la misma unidad estructural, como el cráneo (Hanken 1993; Hanken y Wake 1993). Respecto a la hiperosificación en especies miniaturizadas, esta ha sido interpretada como un mecanismo de compensación por la debilidad mecánica que puede acarrear la reducción de tamaño y la concomitante reducción en la osificación (e.g., Lombard y Wake 1977; Wake 1986). Según Haken (1993), en estos casos, la osificación reducida y la hiperosificación estarían conectadas funcionalmente y formarían parte del mismo fenómeno de crecimiento y adaptación esquelética. Hanken (1993) lista ejemplos de reducción en la osificación e hiperosificación en la tabla 1 de su trabajo.

La miniaturización ha sido propuesta como una importante fuente de novedades morfológicas en vertebrados, distintas a adaptaciones locales (Haknen 1985). Se han documentado novedades morfológicas en numerosos clados, incluyendo peces teleósteos (Brtiz et al. 2009), anfibios (Hanken 1985) y reptiles (Rieppel 1986). Las novedades morfológicas son particularmente evidentes en el esqueleto y han sido las más estudiadas. Hanken (1993) distingue tres tipos de novedades esqueléticas: 1) aquellas que son la consecuencia virtualmente inevitable de la disminución de tamaño (e.g., efecto de packaging en anfibios, ver más adelante); 2) adaptaciones que permiten la disminución de tamaño al mantener o conferir funcionalidad cuando el tamaño corporal es muy pequeño (e.g., nuevas configuraciones musculares en lagartos; Rieppel

1996); y 3) estructuras funcionalmente diversas, cuya relación con la reducción de tamaño corporal es más difícil de establecer y posiblemente se relacionen a otras características del organismo, diferentes a la morfología, que se ven afectadas más directamente por la reducción, como el modo de reproducción o el tamaño de puesta (e.g., órgano copulador subcefálico de los teleósteos falostétidos; Hanken 1993). De particular interés para la presente tesis son los primeros dos tipos de novedades ya que en estas categorías se incluyen una serie de atributos que evolucionaron de manera independiente en clados miniaturizados distantes como anfibios, reptiles y mamíferos miniaturizados, lo cual evidencia que la reducción de tamaño restringe o canaliza la evolución morfológica en cierta dirección.

El cráneo es la estructura esquelética donde se observan las novedades más radicales. Si bien las novedades varían entre los distintos taxones miniaturizados, muchos linajes se caracterizan por órganos del sistema nervioso y de los sentidos proporcionalmente más grandes, junto con sus elementos esqueléticos asociados (Rieppel 1996). Estos cambios han sido interpretados como el resultado de la interacción entre 1) la extrapolación de la tendencia alométrica negativa conservada en tetrápodos del cerebro, ojos y cápsulas óticas (Bauchot 1978) y 2) constraints funcionales sobre los sistemas nervioso y sensorial relacionados a tamaños de cabeza muy pequeños (Hanken 1983; Roth et al. 1990). Debido a esta modificación de los tamaños relativos de las estructuras nerviosas y sensoriales, se produce un rearrreglo espacial de las mismas denominado como efecto de “packaging” por Hanken (1993). Este rearrreglo, a su vez, junto a la necesidad de mantener otras funciones esqueléticas como la alimentación, puede llevar a que el cráneo en su conjunto se vea modificado (Rieppel 1996), estableciéndose nuevas arquitecturas craneanas.

Entre los tetrápodos, estos cambios en la arquitectura del cráneo son particularmente evidentes en anuros y salamandras miniaturizadas. En estos grupos, el tamaño corporal ocurrió de manera repetida en distintos clados, llegando a alcanzar tamaños corporales de menos de 25mm y resultando en rearrreglos craneanos similares en varios de los grupos (Hanken y Wake 1993; Yeh 2002). En particular, el aumento del tamaño relativo de la caja craneana y las cápsulas óticas en salamandras plethodóntidas miniatura, entre las cuales el género *Thorius* representa el caso más extremo con cráneos de aproximadamente 3mm en algunas especies (Fig. 5.3), y anuros pertenecientes a clados como Brachycephalidae y Microhylidae, se correlaciona con el desplazamiento ventromedial (i.e., verticalización) del suspensorio mandibular. Mediante este desplazamiento, el ancho del cráneo se reduce a pesar del mayor tamaño del cerebro y de los órganos sensitivos (Yeh 2002). A su vez, en varios linajes de anuros miniatura la articulación mandibular tiene una posición marcadamente más anterior. Esto se ha interpretado como el resultado de requerimientos espaciales de la musculatura aductora debido a que el gran tamaño de las cápsulas óticas reduce el espacio donde típicamente se encuentra esta musculatura en la región posterior de los frontoparietales (Yeh 2002). Este tipo de desplazamiento de la articulación mandibular ha sido descrito también para varios lepospóndilos microsauros miniatura (Carroll 1990; Maddin et al. 2011).

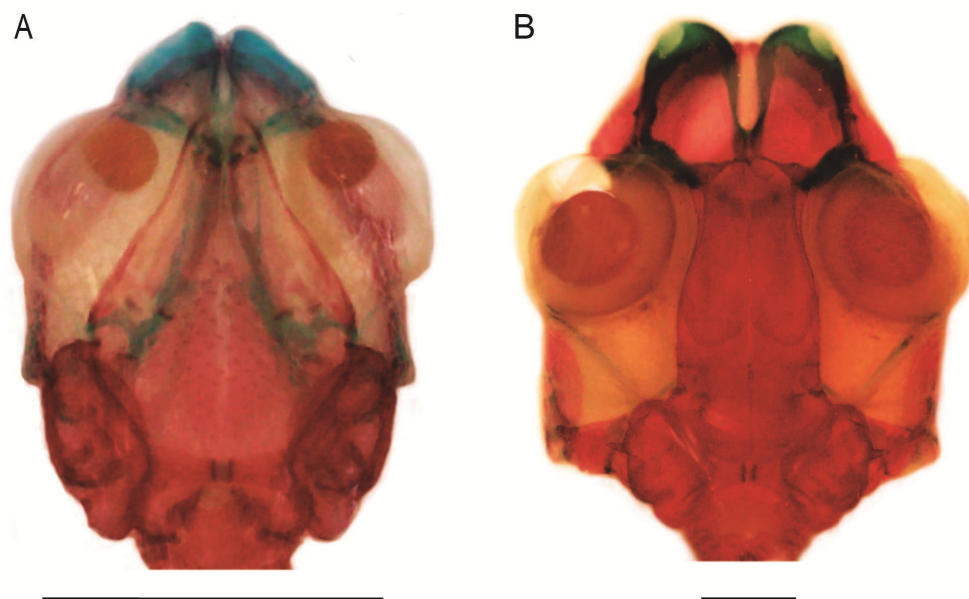


Figura 5.3. Cráneos diafanizados en vista dorsal de la salamandra miniatura (A) *Thorius pennatulus* (MVZ-Herp 85763) y la especie emparentada de mayor tamaño (B) *Chiropterotriton magnipes* (MVZ-Herp 129011), mostrando la caja craneana y cápsulas de los sentidos proporcionalmente grandes y la verticalización del suspensorio mandibular en el taxón miniatura. Escala: 2mm.

Las peculiaridades morfológicas relacionadas a los sistemas nervioso y sensorial no se limitan a aspectos músculo-esqueletales, sino que en salamandras también se han documentados profundos cambios en la anatomía blanda y los tejidos de estos sistemas. Por ejemplo, en *Thorius* se observa un volumen retinal proporcionalmente grande que maximiza el número de fibras ópticas, permitiendo la agudeza visual que necesitan estos animales para cazar a sus presas (Roth et al. 1990). A nivel del cerebro, se observan cambios como volúmenes proporcionalmente más grandes de los centros visuales y oculomotores y un mayor volumen de materia gris en relación a la materia blanca, entre otros. Combinadas con el tamaño proporcionalmente más grande de las estructuras nerviosas y sensoriales, estas particularidades han sido interpretadas como compensaciones al pequeño tamaño absoluto porque permiten

mantener un cierto número mínimo de neuronas involucradas en el procesamiento visual y oculomotor (Roth et al. 1990). También se ha propuesto que la miniaturización estuvo involucrada en la evolución del modo de desarrollo único del telencéfalo de los peces actinopterigios (Striedter y Northcutt 2006). En este grupo, el telencéfalo se forma por eversión en lugar de por evaginación, como sucede en el resto de los vertebrados. La evolución de la eversión podría deberse a que los embriones de los actinopterigios son tan pequeños que su telencéfalo no puede evaginar (ver Striedter y Northcutt 2006 para más detalles). Esto es consistente con hipótesis filogenéticas según las cuales los primeros actinopterigios redujeron su tamaño corporal y adoptaron una nueva estrategia reproductiva basada en la producción de una progenie miniatura muy numerosa.

Entre las novedades esqueléticas no craneanas se destacan los arreglos cárpales de salamandras plethodóntidas. Dentro del género *Thorius*, la miniaturización se correlaciona con la aparición numerosos arreglos que no se encuentran fuera de este grupo, los cuales representan una tendencia hacia la disminución del número de cartílagos cárpales independientes y no se asocian con ningún cambio locomotor o ecológico aparente (Hanken 1985).

Otro patrón documentado en taxones miniaturizados de anfibios es un incremento en la variación intraespecífica de elementos esqueléticos. Esta incluye variaciones tanto entre individuos como en un mismo espécimen (i.e., asimetría) en el tamaño, forma y/o la presencia/ausencia de huesos individuales (Hanken 1993). Se observaron dos tipos de variaciones intraespecíficas respecto al desarrollo. Por un lado, aquella que involucra elementos que se forman tardíamente y cuyo desarrollo se puede ver truncado como parte del patrón de simplificación explicado anteriormente. Este es el caso de huesos craneanos en *Thorius* (Hanken 1984) y en los anuros miniatura *Dendrophryniscus brevipollicatus* y *Eleutherodactylus abbotti* (Yeh 2002). En contraste,

el segundo tipo consiste en la variación de características que se forman tempranamente en la ontogenia, reflejando una alteración fundamental del patrón de desarrollo. A este tipo corresponde la variación en los arreglos mesopodiales y falangeales en *Thorius*, los cuales se establecen en estadios tempranos de la condrogénesis (Hanken 1982, 1985, 1993). Al igual que con la variación de estos patrones a nivel interespecífico en anfibios, la variación a nivel intraespecífico del autopodio ha sido explicada mediante un menor número células o un tamaño absoluto menor del primordio del miembro durante el desarrollo (Alberch y Gale 1983, 1985; Hanken 1985, 1993).

Implicancias evolutivas

Hanken y Wake (1993) proponen que la miniaturización tiene al menos tres consecuencias generales sobre la evolución morfológica: 1) muchas veces resulta en homoplasia; 2) en casos extremos, puede dar origen a nuevos bauplanes; y 3) se vincula a la evolución de nuevas relaciones morfológicas y del desarrollo.

La miniaturización resulta en estructuras homoplásicas porque el tamaño reducido impone constraints morfogenéticos y funcionales comunes. Por ejemplo, como se detalló anteriormente, los tetrápodos miniaturizados se caracterizan por presentar cerebros y cápsulas sensoriales de gran tamaño (Hanken y Wake 1993; Rieppel 1996). Asimismo, la miniaturización en batracios, la cual evolucionó repetidamente tanto en salamandras como en anuros (Wake 1991; Yeh 2002), se relaciona a reducción y pérdida de dígitos (Alberch y Gale 1985). Por su parte, las compensaciones a los efectos morfológicos de la reducción de tamaño, como la hiperosificación, también pueden derivar en homoplasias (Hanken 1993). A su vez, la pedomorfosis asociada a la miniaturización también resulta en rasgos homoplásicos. De hecho, el truncamiento de

la ontogenia se asocia a homoplasias independientemente del tamaño corporal, como se observa en salamandras neoténicas no miniaturizadas (Wiens et al. 2005).

Debido a que la miniaturización puede vincularse al origen de nuevos bauplanes o, de forma menos extrema, a rearreglos morfológicos, se ha teorizado que la miniaturización estuvo implicada en el origen de varios de los grandes clados de vertebrados actuales. A continuación menciono algunas propuestas que se encuentran en la literatura. Sin embargo, es importante señalar que el origen de cada uno de los clados acarrea discusiones extensas que exceden el objetivo de este capítulo. Por lo tanto, aquí me limito a recopilar lo que se propuso en su momento para ilustrar cómo podría ser potencialmente la relación causal entre miniaturización y radiación adaptativa teniendo en cuenta que varias de estas propuestas han sido posteriormente cuestionadas e incluso descartadas frente a nueva evidencia fósil. En el capítulo siguiente sí discuto en profundidad el rol de la miniaturización en el origen de los lissanfibios.

En particular, entre los tetrápodos, se ha propuesto que el fenómeno de miniaturización estuvo involucrado en el origen de los tres grandes grupos de anfibios actuales (e.g., Carroll y Holmes 1980; Milner 1988; Carroll 1990; Schoch y Rubidge 2005; Fröbisch y Reisz 2008), de los amniotas (Carroll 2001), las serpientes (Rieppel 1996), las aves (Lee et al. 2014) y los mamíferos (Kemp 2009).

Carroll (2001) propuso que el origen de los amniotas está relacionado a la miniaturización y la hiperosificación que se asocia a la misma basado en que las primeras especies conocidas eran todas pequeñas y tenían centros vertebrales cilíndricos completamente osificados.

Rieppel (1988), por su parte, propuso que el origen de las serpientes podría haberse dado a partir de escamados miniaturizados fosoriales y/o escavadores basado en

la similitud esquelética entre ambos grupos, aunque descubrimientos fósiles posteriores no son consistentes con esta teoría. Según él, la miniaturización habría jugado un rol importante porque estas similitudes consisten en rasgos ligados a la extrema reducción de tamaño en el primer grupo: cuerpos elongados, pérdida de miembros, pérdida de la arcada temporal dorsal, reducción o pérdida de elementos circumorbitales, incremento relativo en el tamaño de la caja craneana y la combinación de ésta con el parietal para formar un cráneo cerrado. Según el autor, este tipo de cráneo cerrado junto a la pérdida de la arcada temporal dorsal permitieron la evolución de la kinesis craneana de las serpientes al brindar un punto central rígido desde donde la quijada puede pender móvilmente y, paralelamente, permitir la expansión de la musculatura aductora.

En el caso del origen de las aves, análisis cuantitativos recientes mostraron que el linaje de terópodos directamente ancestral a las aves sufrió una miniaturización mantenida durante 50 millones de años y evolucionó adaptaciones esqueléticas cuatro veces más rápido que otros linajes de dinosaurios (Lee et al. 2014). Esta reducción de tamaño corporal habría sido facilitada por el aumento de complejidad de las plumas a lo largo del linaje al brindar un aislamiento más eficiente. Por su parte, el pequeño tamaño corporal habría facilitado la evolución de innovaciones avianas a lo largo del stem, como la reorganización del balance de masa corporal, la horizontalización del fémur, la rigidización de la cola, una mayor agilidad y cursorialidad y hábitos arbóreos y/o aéreos (Lee et al. 2014). Asimismo, durante esta fase de miniaturización evolucionaron muchos rasgos potencialmente ligados al truncamiento de la ontogenia, aunque se desconoce cuál fue el rasgo seleccionado primariamente: hocicos cortos, cerebros y ojos grandes y dientes más pequeños y poco aserrados.

Los mamíferos mesozoicos conocidos son en su mayoría de muy pequeño tamaño y se estima que el tamaño ancestral podría haber rondado una masa corporal de

apenas 10gr (Kielan-Jaworowska et al. 2004). En base a esto, Kemp (2009) sugirió que la marcada reducción de tamaño que acompañó a la evolución de los mamíferos a partir de sus ancestros cynodontes se correlaciona con la evolución de varias características mamalianas, ya sea como consecuencia directa de los procesos morfogenéticos o porque el pequeño tamaño facilitó el surgimiento/selección de ciertos rasgos. Entre otros, sugiere que el tamaño impactó en la recepción de sonido. La disminución considerable de la masa de los huesos post-dentarios, el cuadrado y la columela, involucrados en la transmisión de sonido de los cynodontes no mamalianos, permitió el surgimiento de la articulación dentario-escamosal mamaliana. Es así como la combinación de la reducción de estos huesos y su nueva independencia de las funciones mecánicas del suspensorio mandibular permitió la audición de frecuencias mucho más altas respecto a los cynodontes no mamalianos, mejorando la audición para la captura de insectos durante la noche y la comunicación entre pares. A su vez, la extrapolación de tendencias alométricas a un tamaño corporal pequeño habría resultado, por un lado en un aumento relativo de la superficie del epitelio olfatorio, aumentando la sensibilidad olfativa, y por otro, a un rearrreglo craneano. Al disminuir el tamaño corporal, el tamaño relativo de la musculatura aductora masticatoria disminuye y el del cerebro, aumenta. De esta manera, la disminución de la musculatura aductora de la región temporal resultó en un mayor espacio entre los epipterygoides, permitiendo la expansión de la cavidad endocranial y la expansión del cerebro. En conjunto, todas estas modificaciones habrían permitido la adaptación de los primeros mamíferos a un nuevo modo de vida (i.e., activo, nocturno e insectívoro) a través de una discriminación sensitiva más fina, organización social y una mayor capacidad de aprendizaje. Vale aclarar que esta teoría es controvertida. En particular, Bonaparte (2012) discute que las conjeturas de Kemp se basan en el registro fósil incompleto que se conocía antes de 2003 y que hallazgos más recientes no

soportan la hipótesis de que la miniaturización estuvo implicada en la evolución de la morfología derivada de los primeros mamíferos.

Tamaño crítico

Hasta aquí listé diferentes aspectos biológicos que se ven alterados por la reducción de tamaño drástica. Establecer un tamaño crítico a partir del cual surgen estas alteraciones es imposible porque los parámetros biológicos escalan de diferente manera respecto al tamaño corporal y, por otro lado, porque el tamaño físico no se correlaciona estrictamente con el tamaño biológico, el cual se relaciona al tamaño del genoma (Hanken y Wake 1993). Genomas grandes, que se correlacionan con células grandes, se asocian a tasas reducidas de proliferación, migración y diferenciación celular (Roth et al. 1997), resultando en tasas metabólicas, de crecimiento y de desarrollo menores y una menor cantidad de células en relación al tamaño corporal (Roth y Walkowiak 2015); por lo tanto, especies con genomas grandes son biológicamente más chicas que otros taxones con el mismo tamaño físico pero genomas más pequeños.

Los vertebrados difieren significativamente en el tamaño del genoma. Los genomas más chicos se encuentran en peces teleósteos, con 1pg de ADN por genoma haploide. Los más grandes pertenecen a los peces pulmonados, llegando a 142pg en *Protopterus*. Los tamaños genómicos de los amniotas son relativamente chicos y van desde 0,9 a 5,5pg. Los anfibios, por su parte, suelen presentar tamaños mucho más grandes. Las cecilias varían entre 8pg y 26pg, los anuros entre 1,01pg y 19pg y las salamandras entre 13,9pg y 83pg (Roth y Walkowiak 2015). En este sentido, el gran tamaño genómico de los anfibios se ha propuesto como el causante de la morfología del cerebro relativamente simple de este clado entre los tetrápodos debido a que retrasa el

desarrollo del cerebro (Roth y Walkowiak 2015). Asimismo, se vio que la complejidad del tectum mesencephali, el principal centro visual en anfibios, se correlaciona con el tamaño celular en anuros y salamandras: las morfologías más simples se asocian a tamaños celulares mayores (Roth et al. 1994).

Debido a sus genomas grandes, los anfibios miniatura, más allá de alcanzar tamaños físicos impactantes, pueden llegar a ser biológicamente mucho más pequeños que amniotas pequeños. Esto es consistente con el hecho de que los cambios morfológicos que se asocian a la miniaturización en anfibios son más dramáticos que en cualquier otro grupo de tetrápodos (Rieppel 1996).

Más allá del tamaño del genoma, el efecto de la reducción de tamaño también puede verse modulado por la historia filogenética. En particular, Yeh (2002) documentó que los numerosos linajes en los que ha ocurrido la miniaturización en anuros no han respondido de manera idéntica a la reducción de tamaño: mientras que en la mayoría de los clados la miniaturización se asocia a simplificación y cambios en la forma craneana asociados al gran tamaño de la caja craneana y las cápsulas óticas, en otros clados, las especies miniaturizadas se asemejan a versiones escaladas de taxones más grandes de dichos clados (e.g., especies de *Melanophryniscus* dentro de Bufonidae). Ella sugiere que una hipótesis a testear para la resistencia de estos clados a los patrones típicos de evolución es que estos se originaron de ancestros miniatura. De esta manera, la semejanza entre las especies de mayor tamaño con las miniaturizadas se podría deber a que la evolución de tamaños más grandes se dio mediante crecimiento isométrico a partir ancestros miniaturizados y sin poder volver a ganar los huesos perdidos.

Miniaturización: hacia un marco teórico explícito

‘When I use a word’, Humpty Dumpty said in a rather scornful tone, ‘it means just what I choose it to mean – neither more nor less’.
(Lewis Carroll, 1871 in *Through The Looking Glass*)

¿Qué significa miniaturización?

Miniaturización es generalmente definida como la evolución de tamaño corporal extremadamente pequeño en un linaje (Hanken y Wake 1993). Sin embargo, dicha definición es poco precisa y ha sido interpretada y usada de diferente manera en la literatura. A mi entender, las diferentes acepciones utilizadas, las cuales generalmente no han sido explicitadas por los autores, pueden clasificarse según si se refieren a: 1) una tendencia dentro de un clado o una propiedad de los taxones; 2) un proceso o un patrón; y 3) una reducción de tamaño corporal en sentido amplio o estricto (términos propuestos por mí y que explico a continuación).

Miniaturización entendida como tendencia es una reducción de tamaño escalonada entre nodos de una filogenia, constituyendo lo opuesto a la regla de Cope. Esta acepción es la que se usa generalmente (de manera explícita o implícita) en estudios a nivel macroevolutivo donde el foco es la reducción de tamaño corporal (e.g., Lee et al. 2014). En cambio, miniaturización como una propiedad de los taxones es utilizada en trabajos enfocados en una especie particular o en unas pocas especies y no en aspectos macroevolutivos, como se advierte en trabajos descriptivos de taxones miniaturizados (e.g., Daza et al. 2008). Dado que la distinción entre estos dos usos del término miniaturización es obvia y son complementarios por tratar con diferentes niveles de análisis, considero que el uso alternativo de “miniaturización” como tendencia o como propiedad de los taxones no es conflictivo per se.

Por otro lado, la distinción entre miniaturización como un proceso o un patrón es relevante desde un punto de vista epistemológico. Sin embargo, en la práctica, la ambigüedad del término en este sentido no es problemática porque el patrón y el proceso de miniaturización presentan una correlación estricta.

Por “miniaturización en sentido amplio” me refiero a cualquier reducción filética de tamaño corporal que pueda ser considerada como extrema por los investigadores, sin importar cuál es la evidencia tomada en cuenta para distinguir esta reducción de tamaño de una “normal”. En cambio, por “miniaturización en sentido estricto” me refiero a una reducción de tamaño corporal que traspasa un umbral a partir del cual se manifiestan discontinuidades en una o más propiedades biológicas distintas al tamaño corporal. Es decir que miniaturización en sentido estricto está ligada a algún tipo de discontinuidad. Creo que la distinción entre miniaturización en sentido amplio o estricto es importante por dos motivos. Primero, si nuestro objetivo es poder llegar a hacer inferencias sobre miniaturización, necesitamos recopilar y comparar evidencias en diferentes taxones. Las comparaciones solo tienen sentido bajo una definición estandarizada. Segundo y más importante es que, como se discutirá más adelante, el concepto de discontinuidad que subyace a la miniaturización en sentido estricto se relaciona con implicancias evolutivas particulares.

Dada la relevancia de esta distinción, propongo limitar el uso del término “miniaturización” al sentido estricto y usar la palabra “enanismo” para referirse al sentido amplio. En este contexto, sugiero no usar “miniaturización” en estudios donde la reducción de tamaño corporal es solo relativa a especies cercanas más grandes, como en el trabajo de Churchil et al. (2015) sobre pinípedos. En cambio, considero que el uso de “enanismo” en estos casos es más conveniente, como lo han hecho Ferreti (2008) y Weston y Lister (2009) en sus trabajos sobre elefantes e hipopótamos, respectivamente.

En casos donde sí aplica el término en sentido estricto porque existe una discontinuidad en una o más propiedades biológicas, creo que el uso de miniaturización es apropiado, pero sólo si se explicitan dichas propiedades. Es así como en trabajos sobre especies de muy pequeño tamaño que han sido típicamente consideradas como miniaturizadas, se debería evitar la inercia histórica y, en cambio, tratar de explicitar los parámetros biológicos que sustentan la afirmación sobre miniaturización. Si esto no es posible, considero que “enanismo” debería ser utilizado en lugar de “miniaturización”, incluso en los casos de reducción de tamaño más extrema. Paralelamente, en estudios de reducción de tamaño como tendencia, limitaría el uso de miniaturización para los clados donde el umbral de tamaño que conlleva a discontinuidades biológicas ha sido alcanzado.

Ahora, si consideramos que miniaturización es una reducción filética de tamaño corporal donde se ha alcanzado un umbral, ¿cuál es este umbral? Hanken y Wake (1993), en su paper altamente relevante e influyente, dicen que “la miniaturización no sólo involucra un pequeño tamaño corporal per se, sino también los resultantes, y generalmente dramáticos, efectos de la reducción extrema de tamaño corporal en la anatomía, la fisiología, la ecología, la historia de vida y el comportamiento, los costos de la reducción de tamaño y sus compensaciones”. Esta afirmación resume la verdadera naturaleza multidimensional de la extrema reducción de tamaño: la miniaturización no afecta solo una, sino muchas propiedades biológicas (Fig. 5.4). Asimismo, y como se detalló anteriormente en este capítulo, estos autores explican que el tamaño corporal no se correlaciona estrictamente con el tamaño biológico y, por lo tanto, no se puede establecer un tamaño corporal crítico como umbral. Es decir que el umbral no tiene que buscarse en el tamaño corporal, sino en las muchas otras propiedades biológicas que pueden verse afectadas por la reducción de tamaño. En este sentido, para poder entender

la naturaleza de las especies miniaturizadas se necesita un enfoque abarcativo que integre el estudio de estas distintas propiedades. Sin embargo, este enfoque es demasiado complejo para testear hipótesis concretas respecto al rol macroevolutivo de la miniaturización. En cambio, el abordaje por separado de los diferentes ejes de propiedades biológicas afectadas por la reducción del tamaño corporal es instrumentalmente más alcanzable. De esta manera, por ejemplo, se podrían testear por separado dos hipótesis (entre otras) de cómo se relaciona la miniaturización con eventos de radiación: 1) la reducción de tamaño facilita per se la invasión de nichos que solo están disponibles para pequeños organismos; o alternatively 2) la reducción de tamaño corporal lleva a la aparición de nuevos bauplanes que pasan a estar disponibles para futuras diversificaciones. Siguiendo la distinción de distintos ejes de propiedades biológicas, propongo distinguir diferentes tipos de miniaturización de acuerdo a la propiedad biológica afectada, aunque siempre teniendo en cuenta que esta delimitación es puramente instrumental.

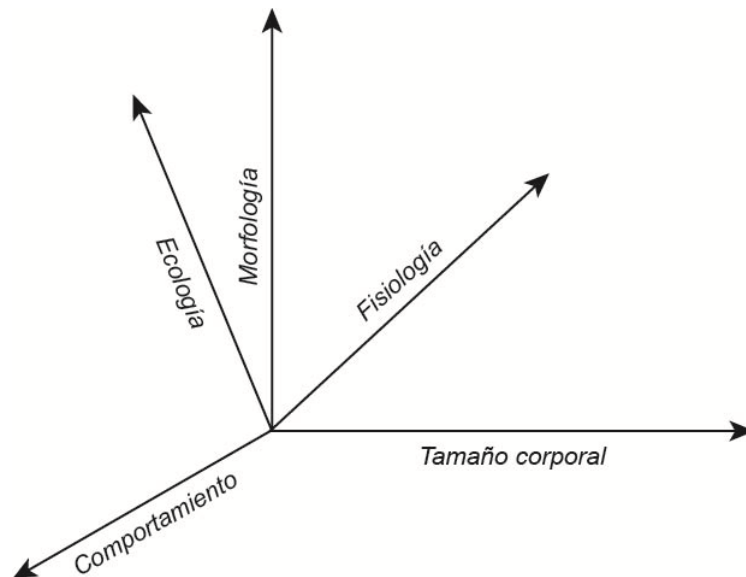


Figura 5.4. La miniaturización afecta a diferentes dimensiones biológicas del organismo

Entre las propiedades biológicas que pueden verse afectadas por la reducción de tamaño corporal, la morfología es especialmente interesante porque: 1) la anatomía refleja cambios en otros aspectos biológicos como la fisiología y la historia de vida; 2) es generalmente la única evidencia disponible para las especies fósiles; 3) las consecuencias morfológicas son las más conspicuas y las mejor documentadas en los taxones miniaturizados vivientes (Hanken y Wake 1993); y fundamentalmente porque 4) puede llegar a impactar en nuestra comprensión acerca de los mecanismos que conllevan a la evolución morfológica (como se detalla en la siguiente sección). Por otro lado, teniendo en cuenta el objetivo específico del presente trabajo, son cambios morfológicos los que se han propuesto como clave en el origen de Lissamphibia por miniaturización entre los disororfoideos fósiles. Por lo tanto, propongo estudiar de manera diferenciada los efectos de la reducción de tamaño corporal en la morfología y usar el término “miniaturización morfológica” para referirnos a la reducción filética de tamaño corporal que supera el umbral a partir del cual aparecen discontinuidades en propiedades morfológicas. En particular, propongo testear discontinuidades considerando cuatro aspectos que potencialmente pueden tener implicancias macroevolutivas y que serán analizados en la siguiente sección: 1) morfología en sí misma; 2) patrones morfológicos del clado como la alometría; 3) variación intraespecífica.

El testear explícitamente diferentes aspectos biológicos en el contexto de miniaturización ha sido propuesto anteriormente por Hanken (1984), quien presentó una hipótesis nula para miniaturización en base a sus observaciones de salamandras pletodóntidas miniatura junto con evidencia proveniente de otros taxones. Siguiendo a Lauder (1981), Hanken recupera la idea de la necesidad de identificar hipótesis nulas de cambio morfológico en un linaje para poder distinguir atributos verdaderamente

excepcionales de tendencias más generales. La hipótesis nula de Hanken propone tres características generales para los taxones miniaturizados: 1) truncamiento de la ontogenia que resulta en caracteres pedomórficos; 2) aumento de la variación interespecífica, intrapoblacional y en un mismo individuo (i.e., asimetrías); 3) novedad morfológica.

Si bien mi propuesta tiene puntos en común con la hipótesis de Hanken para miniaturización, su enfoque es diferente al que expongo: lo suyo es una guía para estudiar los atributos de especies que son consideradas miniaturizadas desde un principio. En cambio, yo propongo el estudio de discontinuidades de dichos atributos mediante análisis que incluyan muchas especies con el fin de identificar miniaturización morfológica y, a partir de eso, discutir su potencial impacto en el escenario macroevolutivo.

Otros que han propuesto testear por miniaturización fueron Angielczyk y Feldman (2013), quienes pusieron a prueba si dos especies de tortugas diminutas pueden ser consideradas como miniaturizadas. Su enfoque consistió en evaluar si la evolución del pequeño tamaño se vio acompañada de alteraciones de las trayectorias ontogenéticas, lo cual es de esperarse si el pequeño tamaño impusiera nuevos problemas biológicos que no enfrentaron sus ancestros. Si bien esta aproximación no involucra explícitamente el testeo de discontinuidades que propongo, es compatible con el testeo de desvíos en los patrones alométricos ontogenéticos que presento en la siguiente sección.

Implicancias del estudio de la miniaturización morfológica en la biología evolutiva

El estudio de la miniaturización, al menos en tetrápodos, tuvo su auge en los años 80 y principios de los 90. Mucha agua corrió bajo el puente desde esos años en la biología evolutiva y la temática, hasta donde conozco, casi no ha sido vuelta a tratar desde perspectivas más actuales. A continuación discuto cómo considero que el estudio de la miniaturización morfológica podría aportar de manera significativa a nuestro entendimiento de la evolución biológica.

Un debate central de la biología evolutiva es si la evolución fenotípica procede únicamente por acumulación de variación cuantitativa, en donde los cambios cualitativos (i.e., discontinuos) se originan a partir de la acumulación de pequeñas alteraciones, o si pueden existir cambios cualitativos que son mecánicamente diferentes de las modificaciones continuas y no pueden ser extrapolados de una suma de adaptaciones (Peterson and Müller 2016). Bajo el “programa adaptacionista” que ofrece la Teoría Sintética, el fenotipo sufre un refinamiento gradual por selección natural (Futuyma 2015) y es más probable que un pico adaptativo sea alcanzado por la acumulación de pequeñas modificaciones fenotípicas que por un único cambio de gran magnitud (Waxman 2006). Es así que bajo este paradigma los grandes cambios fenotípicos saltacionales han sido típicamente rechazados (Futuyma 2015). En cambio, esas aparentes grandes discontinuidades morfológicas son explicadas mediante la extrapolación de pequeñas variaciones en el tiempo (Lande 1980). Paralelamente, los grandes cambios morfológicos discontinuos que se reflejan en el registro fósil, como la aparición del bauplan de los anuros, han sido atribuidos al carácter incompleto del mismo (Darwin 1859; Gould y Lewontin 1979).

El conocimiento creciente de los mecanismos del desarrollo, aspecto no incorporado en la Teoría Sintética, proveyó herramientas para la comprensión del origen del fenotipo y su variación. Así, la biología evolutiva del desarrollo (Evolutionary Developmental Biology, “evo-devo” de Müller 2007) considera que la evolución es un cambio de la forma (form) y por lo tanto un cambio en la ontogenia que la produce. Las morfologías evolucionan por modificaciones de la ontogenia que pueden dar origen a cambios fenotípicos discontinuos como respuestas de umbrales a perturbaciones de los sistemas de desarrollo (Muller 2010). En su discusión acerca de novedades morfológicas, Peterson y Müller (2016) plantean que “si las novedades son un subconjunto subset del cambio continuo, es probable que su aparición se explique por selección sobre una nueva función combinada, tal vez, con innovación a nivel genético. Sin embargo, si las novedades morfológicas representan eventos discontinuos de cambio que resultan de procesos de niveles superiores, no se puede invocar a la selección sin caer en argumentos circulares (Moczek 2008). En cambio, las novedades representarían adiciones variacionales no refinadas sobre las cuales puede actuar la selección” (Peterson and Müller 2016). Por lo tanto, si la reducción de tamaño corporal se relaciona con discontinuidades morfológicas (aunque las mismas no caigan dentro de las categorías establecidas por Peterson and Müller para novedades morfológicas, como se discutirá después), las mismas representarían una fuente de cambio morfológico no estrictamente ligado a selección. Aún más, el surgimiento de ciertos tipos de novedades ligadas a la reducción filética de tamaño corporal parece no requerir cambios en los mecanismos del desarrollo subyacentes, sino que estas novedades serían simplemente el producto de la reducción de tamaño en los mecanismos morfogenéticos, muchos de los cuales son dependientes del tamaño (Hanken y Wake 1993). Esto va en sintonía con nuevos puntos de vista acerca de cómo procede el desarrollo y la evolución

morfológica. Por un lado, tradicionalmente desde la biología evolutiva se veía al desarrollo como bajo la dirección del programa genético. En cambio, la propuesta más actual de “constructive development” plantea que también existe una causalidad inversa en el desarrollo que va desde los aspectos de niveles de organización más complejos, como podrían ser los constraints morfogenéticos ligados al tamaño, hacia los genes (Laland et al. 2015). Por otro lado, la diversidad taxonómica se explicó generalmente por la diversidad en los ambientes selectivos. Actualmente, se propone que esta diversidad es a veces mejor explicada por características propias de los sistemas de desarrollo como la evolvabilidad y los constraints (Laland et al. 2015).

Otro aspecto de la miniaturización que es interesante para explorar en el marco actual en el que algunos preceptos de la Teoría Sintética están siendo reevaluados (e.g., Pigliucci y Müller 2010) es el de la alta variación intraespecífica documentada en organismos miniatura (Hanken y Wake 1993). Esta patrón de variación fenotípica puede deberse tanto a una diversidad genética más alta como a una mayor plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica, también llamada plasticidad del desarrollo, es la capacidad de un organismo a cambiar su fenotipo en respuesta a las condiciones ambientales (Laland et al. 2015). Si bien es ampliamente aceptado que los nuevos rasgos surgen exclusivamente de factores genéticos (Carroll 2008), muchos investigadores se están empezando a preguntar si la plasticidad fenotípica precede y facilita la adaptación (Levis y Pfenning 2016). De hecho, la plasticidad ancestral ha sido asociada con una divergencia evolutiva entre los linajes descendientes (Laland et al. 2015). Es así que mientras tradicionalmente se consideró que el rol evolutivo de la plasticidad fenotípica es el de ajustar adaptativamente los fenotipos a ambientes variables, hoy se propone que también puede afectar la evolvabilidad (Laland et al. 2015) y que respuestas plásticas seguidas de acomodamiento fenotípico y asimilación

genética pueden introducir nuevos rasgos que se hereden de manera constitutiva (i.e., “plasticity-first hypothesis”; Levis y Pfenning 2016). En este contexto, creo que el estudiar la plasticidad fenotípica asociada a miniaturización sería importante tanto para comprender los mecanismos que la generan como para indagar en sus efectos evolutivos. Como comenté anteriormente, la extrema reducción de tamaño corporal podría llevar a que las condiciones del desarrollo se acerquen a ciertos umbrales, de manera que pequeñas variaciones cuantitativas de los moduladores de los mecanismos del desarrollo resulten en cambios fenotípicos cualitativos, sin necesidad de variación a nivel génico. Un ejemplo podría ser el de la configuración esquelética de los miembros, cuyo desarrollo normal depende de que se haya alcanzado un número crítico de células del primordio (Alberch y Gale 1983, 1985). En una especie donde la cantidad de células del primordio se acerque a este número crítico, podría darse que pequeñas variaciones en las condiciones ambientales hicieran que ciertos individuos sean un poco más pequeños y que no lleguen a alcanzar ese número crítico, resultando en el desarrollo miembros anormales. Inversamente, también podría esperarse que las especies miniatura posean constraints relacionados al tamaño no presentes en formas emparentadas de mayor talla, de manera que los sistemas del desarrollo de las primeras se encuentren más canalizados y la plasticidad fenotípica sea menor.

Es interesante destacar que existe un modelo ligado a plasticidad fenotípica que propone que la propia evolución de un tamaño corporal pequeño puede darse rápidamente y de manera discontinua mediante la selección primaria de atributos del ciclo vida (Matsuda 1987). Según este modelo, la reducción de tamaño adulto podría originarse mediante un incremento en el tamaño de los huevos inducido por cambios ambientales que lleve a que las larvas, e incluso hasta los juveniles, se desarrollen dentro del huevo y que los que eclosionen sean pequeños individuos estructuralmente

adultos (Hanken y Wake 1993). De esta manera, la reducción extrema de tamaño corporal podría generarse en pocas generaciones y sin implicar tamaños intermedios mediante plasticidad fenotípica seguida de asimilación genética (West-Eberhard 2003). De hecho, es destacable que los anfibios corporalmente más pequeños poseen desarrollo de vida directo, en contraste con el ciclo de vida bifásico plesiomórfico (Wake 2003).

En este contexto, el reconocimiento de patrones de miniaturización en sentido estricto y en particular de miniaturización morfológica brinda nueva evidencia para el debate del origen de los grandes cambios morfológicos. A su vez, es el punto de partida para seleccionar taxones no modelos para el estudio de mecanismos del desarrollo que subyacen a la discontinuidad morfológica. Paralelamente, como se ha propuesto anteriormente en la literatura, el hecho de que la homoplasia sea recurrente en organismos miniatura y que la evolución de tamaños corporales extremadamente pequeños haya surgido de manera independiente en diversos linajes convierte a la miniaturización en un sistema modelo para el estudio de la evolución convergente y los mecanismos que la generan (Angielczyk y Feldman 2013).

Discontinuidades en atributos morfológicos potencialmente ligados a reducciones de tamaño

Hasta aquí he planteado la relevancia de estudiar la discontinuidad morfológica relacionada con la disminución evolutiva del tamaño corporal (i.e., miniaturización morfológica). Sin embargo, ¿qué significa que un taxón presente una discontinuidad morfológica? Propongo, sin pretender que la lista sea exhaustiva, que un taxón presenta una discontinuidad morfológica con respecto a otros filogenéticamente próximos si:

1) Se encuentra en un área del espacio morfológico distinta al área de ocupación típica del clado al que pertenece, existiendo entre ambas un gap de no ocupación (Fig. 5.5). El gap puede deberse a que esa región no puede ser explorada por restricciones morfogénicas o funcionales; también puede darse por la presencia en el taxón discontinuo de estructuras sin la presencia de homólogas en el ancestro, las cuales formarían parte del tercer grupo de "novedades" esqueléticas propuesto por Hanken (1993) para los taxones miniaturizados (explicado en secciones anteriores) y novedades del tipo T2 para Peterson y Müller (2013, 2016; explicado a continuación). Sin embargo, hay que ser cautelosos porque los gaps también pueden solo deberse a un submuestreo de especies en el que no se encuentran representados taxones con morfologías intermedias.

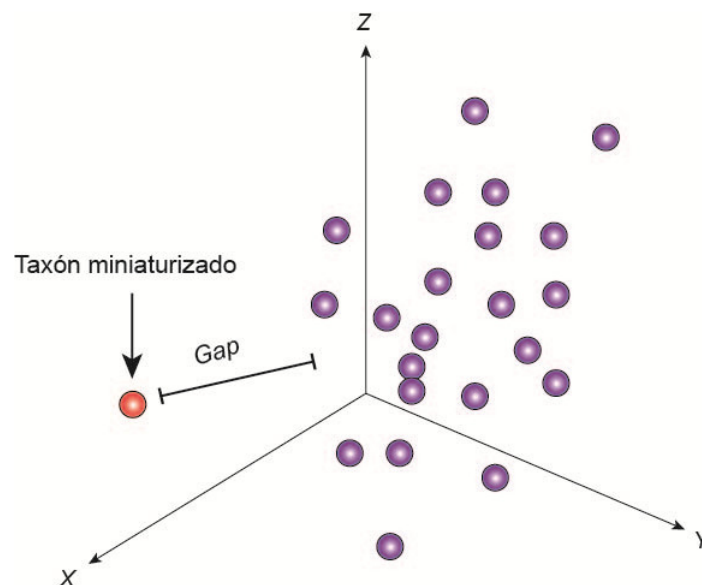


Figura 5.5. Bajo la definición de miniaturización morfológica que propongo, un taxón es miniaturizado si presenta una discontinuidad morfológica respecto a taxones emparentados. Esta discontinuidad se evidencia como un gap de no ocupación en el morfoespacio para las discontinuidades de tipo 1, donde los ejes representan variables morfológicas. Desvíos respecto a los patrones alométricos ontogenéticos y estáticos (discontinuidades del tipo 2.a) podrían observarse como gaps de un espacio alométrico en el que cada punto representa una trayectoria alométrica. Discontinuidades respecto a la variación intraespecífica (discontinuidades del tipo 3) podrían identificarse por gaps en un espacio en el que cada eje represente la variación de un rasgo.

2) Se desvía de patrones morfológicos característicos del clado. En particular, son interesantes los desvíos respecto a: a) alometría y b) integración morfológica porque los mecanismos que subyacen a estos patrones han sido propuestos como moduladores que determinan la amplitud y dirección de la diversificación morfológica de un clado (ver capítulos 3 y 4) y, por lo tanto, su análisis podría esclarecer el rol de la miniaturización en dicha diversificación. Otros tipos de desvíos (c) también podrían resultar informativos.

a) Alometría

Los desvíos respecto a la alometría pueden darse en sus distintos niveles: evolutivo, estático y ontogenético (analizados en el capítulo 3). Dado que existe una relación estrecha entre alometría estática y ontogenética (Klingenberg 1998) y que estas a su vez pueden llegar a condicionar la alometría evolutiva (Cardini y Polly 2013), es de esperarse que los taxones se desvíen de los patrones alométricos en más de un nivel.

Un desvío de los patrones de alometría evolutiva significa que la relación típica del clado de forma y tamaño se ve afectada. Por ejemplo, se puede esperar un desvío en los patrones de alometría evolutiva en los casos donde se alcanzan los tamaños mínimos funcionales de ciertas estructuras. En otras palabras, de extrapolarse la tendencia alométrica evolutiva de ciertas estructuras a un tamaño corporal extremadamente pequeño, estas serían tan pequeñas que dejarían de ser funcionales (e.g., el oído interno); en estos casos, se espera que dichas estructuras sean más grandes en los taxones pequeños de lo que marca la tendencia alométrica del clado. En un gráfico de forma vs. tamaño donde cada especie representa un punto y la distribución de los puntos puede ser parametrizada (i.e., existe una relación alométrica), una especie que se desvía del patrón alométrico del clado se detecta como un outlier en el análisis de los residuos

de la regresión (Fig. 5.6). Vale aclarar que este tipo de desvío puede entenderse como un subconjunto de discontinuidades morfológicas del tipo 1), en el cual el taxón se encuentra en un área aislada del morfoespacio debido, en este caso, a que posee rasgos con proporciones atípicas.

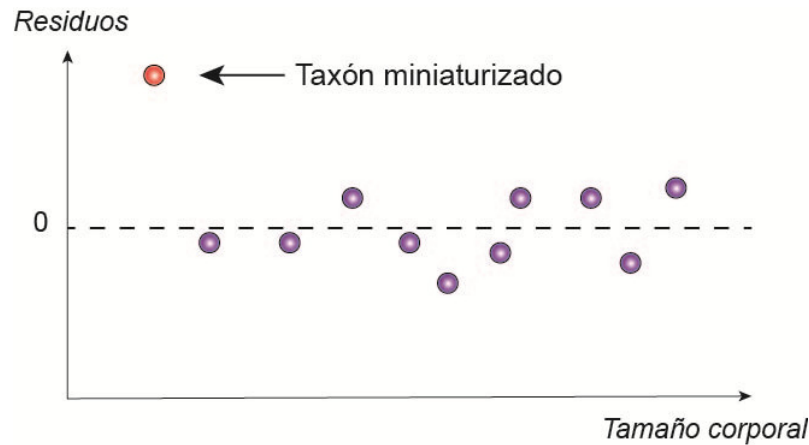


Figura 5.6. En un gráfico de forma vs. tamaño donde cada especie representa un punto y la distribución de los puntos puede ser parametrizada (i.e., existe una relación alométrica), una especie que se desvía del patrón alométrico del clado se detecta como un outlier en el análisis de los residuos de la regresión.

Más sutiles y difíciles de evaluar son los desvíos en los patrones alométricos estáticos y ontogenéticos, en donde la relación típica del clado de forma y tamaño entre individuos de un mismo o diferentes estadios del desarrollo de una misma especie, respectivamente, se ve alterada. Para entenderlo, tomemos el caso en que la alometría de un rasgo en cada una de las especies de un clado, ya sea estática u ontogenética, es lineal (i.e., la relación entre forma y tamaño sigue una relación lineal). En un clado donde dichas alometrías son conservadas y la forma del rasgo se define de manera univariada, las rectas que representan a cada una de las especies son paralelas en el plano definido por el tamaño y la forma. Una especie que se desvíe de los patrones típicos de alometría estática u ontogenética será caracterizada por una recta con una

pendiente diferente. En el caso más general en el que la forma se define de manera multivariada, los desvíos en la alometría estática u ontogenética pueden explorarse mediante el uso de espacios alométricos, explicados en el capítulo 4. En estos espacios, cada punto representa el vector de alometría estática u ontogenética de una especie. De manera análoga a lo que ocurre con la ocupación discontinua del morfoespacio en el caso de las discontinuidades de tipo 1), el desvío de los patrones alométricos estáticos u ontogenéticos se manifiesta en gaps de no ocupación del espacio alométrico (Fig. 5.5).

b) Integración morfológica

Se me ocurren dos maneras en las cuales la disminución de tamaño puede impactar en los patrones de integración intraespecífica. Por un lado, como resultado de profundos cambios en los mecanismos morfogenéticos. Por ejemplo, y de forma puramente especulativa, podría suceder que en un taxón diminuto las células que originan ciertas estructuras, al ser menos numerosas, se encuentren más cercanas y, por lo tanto, sometidas a condiciones más similares entre ellas que en taxones más grandes. Esto podría resultar en una mayor integración de las estructuras resultantes. Por otro lado, limitaciones funcionales relacionadas al tamaño de las estructuras podrían resultar en el desacople de rasgos que se encuentran fuertemente integrados en taxones de mayor tamaño. En estos casos de desacople, es de esperarse también un desvío respecto a los patrones de alometría estática y ontogenética típicos del clado.

c) Desvío respecto a otros patrones. Se pueden analizar desvíos de patrones morfológicos tan diversos como caracteres potencialmente ligados al tamaño se puedan proponer. En particular, rasgos que han sido repetidamente documentados en vertebrados miniatura constituyen hipótesis concretas a testear. Por ejemplo, es interesante estudiar anomalías en el grado de osificación ya que muchos de los anfibios

más pequeños que se conocen presentan tanto osificación reducida como hiperosificación (Hanken 1993).

3) Presenta una variación intraspecífica anómala para el clado al que pertenece. Como presenté anteriormente, se ha documentado que ciertas especies de salamandras miniatura poseen una variación intraespecífica más alta que otras salamandras emparentadas (Hanken 1982, 1984). En particular, el aumento de la variación de caracteres esqueléticos ha sido documentado a nivel poblacional e individual (asimetrías), yendo desde cambios en tamaño hasta la ausencia completa de huesos (Hanken y Wake 1993).

Para evaluar discontinuidades en la variación intraespecífica, podemos pensar en términos de un espacio multidimensional de variación en el que cada eje representa la variación de un rasgo (e.g., varianza para caracteres continuos) y cada punto, una especie. De manera análoga a lo presentado en esta sección respecto a los espacios morfológicos y alométricos, una discontinuidad en la variación intraespecífica se corresponde a un gap de no ocupación en el espacio de variación (Fig. 5.5).

Miniaturización en el contexto del estudio de novedades morfológicas

Varios autores han descrito que los taxones corporalmente muy pequeños suelen presentar rasgos morfológicos muy particulares que han sido considerados como “novedades morfológicas” (e.g., Hanken 1985). Sin embargo, al igual que con el término “miniaturización”, dichos autores no han hecho explícito el concepto de novedad a la que se refieren. El significado de novedad fenotípica, la cual incluye a la morfológica, es un tema de debate en la biología evolutiva aún en curso, así como también si realmente la novedad representa un tipo único de fenómeno evolutivo o es

parte de un continuo de variación y un término informal. En este sentido, el uso que se le dé al término “novedad morfológica” no es trivial, ya que diferentes paradigmas evolutivos subyacen a las distintas definiciones (Peterson y Müller 2013). Por lo tanto, considero que es importante ser cautelosos con su uso y evitarlo, al menos en un principio, para referirnos a las particularidades morfológicas en el contexto de la miniaturización. Ahora bien, aun eludiendo el uso del término novedad, resta una pregunta: ¿qué significa que un rasgo sea muy particular? Según entiendo, la particularidad morfológica de los taxones miniaturizados a la que se refieren trabajos previos sería equiparable a las discontinuidades morfológicas del tipo 1), aunque no necesariamente explicada en términos de ocupación del morfoespacio.

Una vez detectadas las discontinuidades de tipo 1), puede ser interesante, ahora sí, analizarlas desde el punto de vista de los diferentes paradigmas de novedades morfológicas para aportar a la discusión misma del concepto de novedad. Por ejemplo, Hallgrímsson et al. (2012) proponen que un carácter que constituye una novedad se distingue por involucrar una transición entre picos adaptativos en un landscape de fitness venciendo constraints del desarrollo ancestrales, de manera que la variación es generada en una nueva dirección o dimensión. Según Peterson y Müller (2013), la definición de Hallgrímsson et al. se basa en el paradigma clásico de adaptación, según el cual toda variación es producto de la acumulación de pequeños cambios en el tiempo. De esta manera, bajo esta definición, se tracciona el tema de novedades hacia dicho paradigma y sus modos clásicos de análisis. Por lo tanto, rasgos radicalmente nuevos no adaptativos serían sistemáticamente excluidos de un programa de investigación de novedades que se basara en esta definición. Rasgos de este tipo han sido ampliamente documentados como efectos colaterales de la selección natural actuando sobre sistemas del desarrollo (Müller 1990) y particularidades morfológicas observadas en organismos

extremadamente pequeños podrían pertenecer a este grupo, como los arreglos carpales de las salamandras del género *Thorius* documentados por Hanken (1985). En su trabajo, Hanken encuentra que estos arreglos cárpaes novedosos parecieran ser independientes de cualquier especialización locomotora o ecológica, por lo que concluye que “la miniaturización podría ser una importante fuente de novedad morfológica en vertebrados distinta de la adaptación local”.

En cambio, la definición propuesta por Peterson y Müller (2016) sería más compatible con las discontinuidades morfológicas producto de la reducción de tamaño ya que no solo se basa precisamente en discontinuidades, sino que también es independiente de necesidades adaptativas y delimita explícitamente el análisis al nivel morfológico. Para estos autores, “una novedad fenotípica se refiere a un plan corporal primario (T1), un nuevo elemento construccional (T2) o un nuevo carácter individualizado (T3) que es cualitativamente discontinuo respecto al estado ancestral”.

En este sentido, vale destacar que el concepto de discontinuidad es distinto al que presento. Para Peterson y Müller (2016), la variación discontinua es un cambio binario entre los estados de ausente y presente y la novedad morfológica es la estructura resultante de este cambio de estado. En cambio, la discontinuidad que considero yo se asocia a un gap o a un desvío. Es así como las novedades basadas en discontinuidades consideradas por los autores no incluyen todos los tipos de discontinuidad morfológica que listo en este capítulo. En particular, solo toman en cuenta la morfología per se, por lo que bajo su definición solo se puede discutir mi tipo 1) de discontinuidad. Veamos los tres tipos de novedades de Peterson y Müller para compararlas con el marco que presento para miniaturización:

T1: son los planes corporales primarios. Se refiere al origen de la vida, de la multicelularidad y de los planes corporales multicelulares. Es decir, trata con una escala filogenética mucho mayor a la que es utilizada al discutir miniaturización morfológica.

T2: se refiere a la introducción de nuevos elementos sin un homólogo en el ancestro. Estas adiciones garantizan un gap de no ocupación en el morfoespacio entre los taxones con y sin este nuevo elemento, por lo que las T2 son un subtipo de discontinuidad de tipo 1).

T3: son las unidades o caracteres que han sido individualizados incrementalmente debido a la variación en una nueva dirección del morfoespacio que no estaba habilitada anteriormente debido a constraints del desarrollo y selección natural. Por lo tanto, las T3 también se asocian al gap de no ocupación en el morfoespacio que propongo como discontinuidad del tipo 1).

En resumen, las discontinuidades de tipo 1) incluyen a las novedades T2 y T3 de Peterson y Müller; sin embargo, las T2 y T3 son solo un subgrupo de las discontinuidades de tipo 1). Mi tipo 1) de discontinuidad es más abarcativo porque, primero, tiene en cuenta la pérdida de estructuras (ya que resulta en gaps de no ocupación), la cual no es considerada como una novedad por los autores. Y segundo, porque Peterson y Müller solo toman como novedades a morfologías extremas. En este sentido, discontinuidades del tipo 1) menos radicales como la posición del suspensorio mandibular en salamandras miniatura no son consideradas como novedades (esta afirmación fue ratificada personalmente por Müller).

En conclusión, si bien las particularidades morfológicas resultantes de la disminución evolutiva del tamaño corporal pueden ser o no ser tomadas como

novedades, su discusión enriquece aquella acerca de lo que es y no es una novedad morfológica.

Identificación de miniaturización morfológica: mapa de ruta

La identificación de miniaturización morfológica consta de dos pasos. Primero, la identificación de discontinuidades y, después, la discusión acerca de si esas discontinuidades están realmente relacionadas con la evolución del pequeño tamaño. A continuación discuto cómo se me ocurre que puede ser llevado a cabo este estudio, lo cual no implica que sea la única manera posible.

La identificación de discontinuidades puede hacerse mediante la exploración de gaps de no ocupación en los distintos espacios que propongo en la sección anterior: morfológico, alométrico y de variación intraespecífica. Para la alometría evolutiva, como se explicó anteriormente, las especies que se desvían respecto al patrón alométrico se observan como outliers en boxplots de los residuos de la regresión alométrica. Si bien estos enfoques son de naturaleza cuantitativa, pienso que abordajes cualitativos también podrían ser muy informativos. De hecho, en la práctica, la selección de rasgos a cuantificar suele estar basada en observaciones cualitativas previas. Un ejemplo mencionado anteriormente es el grado de osificación. Si bien se espera que las especies más pequeñas posean una osificación más débil, tanto salamandras como anuros muy pequeños presentan una combinación de estructuras fuertemente osificadas con otras de osificación muy pobre. En un gráfico hipotético de grado de osificación de cierta estructura vs. tamaño corporal, las especies miniatura hiperosificadas se desviarían positivamente del patrón del clado. A su vez, podrían desviarse negativamente para otras estructuras muy débilmente osificadas. Otra

alternativa más generalizada es la combinación única de grados de osificación de distintas estructuras. Esto se podría razonar nuevamente mediante el uso de espacios. En este caso, sería un espacio en el cual cada dimensión represente el grado de osificación de una estructura en particular.

Por su parte, la integración morfológica intraespecífica, al ser la matriz de varianza-covarianza de los rasgos de una especie, es más compleja para ser pensada geométricamente y requiere ser calculada cuantitativamente. Respecto a la comparación de la integración entre las especies, si lo que se compara es la integración total de los rasgos considerados (por ejemplo, como se llevó a cabo en el capítulo 4), se trabaja con una sola variable. Por lo tanto, se puede evaluar si las especies miniatura son outliers utilizando, por ejemplo, boxplots. En cambio, si lo que se quiere es evaluar la estructura de las matrices de covariación de las distintas especies, se puede armar una matriz de similitud en la que cada valor es la correlación matricial entre las matrices de covarianza de dos especies. Luego, con esta matriz de similitud se puede, por ejemplo, llevar a cabo un análisis de cluster para ver la relación de similitud de la especie miniatura con el resto del clado. Otro tipo de análisis de integración podría ser el testeo de distintas hipótesis de modularidad en cada especie para evaluar si las especies miniatura presentan los mismos módulos que los taxones de mayor talla.

Sean cuantitativos o cualitativos, los estudios de miniaturización morfológica requieren:

- Un amplio muestreo taxonómico. Esto es importante porque, por un lado, si lo que se quiere es identificar excepciones a la norma, primero hay que identificar cuál es dicha norma. Por otro lado, ciertos gaps de no ocupación de los espacios listados podrían deberse simplemente a un submuestreo de

especies. En este sentido, es esencial incluir también formas fósiles en los análisis.

- La consideración de las relaciones filogenéticas. La estructura filogenética implica que las especies no son independientes entre sí, lo que viola el principio de independencia de los datos necesario para calcular ciertos patrones (e.g., alometría evolutiva; Felsenstein 1985). Por lo tanto, el componente filogenético debe tenerse en cuenta en los análisis cuantitativos utilizando métodos comparativos filogenéticos, como se muestra en el siguiente capítulo. Por otro lado, como se discute más adelante, un contexto filogenético explícito es imprescindible para discutir si la reducción del tamaño corporal es la causa de las discontinuidades morfológicas en un clado.
- Una muestra grande de individuos de cada especie. Esto es indispensable en los análisis que incluyen componentes de variación intraespecífica (i.e., integración, alometría ontogenética/estática y variación intraespecífica per se) y deseables en aquellos restringidos a comparaciones interespecíficas, ya que las supuestas particularidades de las especies miniatura podrían caer en el rango de variación de las especies de mayor talla.

Una vez identificadas las anomalías relacionadas a los taxones de pequeño tamaño, resta evaluar si las mismas pueden ser explicadas como una consecuencia del tamaño corporal o si otras explicaciones son más plausibles. Por ejemplo, mientras la hiperosificación en anfibios miniatura ha sido explicada por una necesidad de compensación mecánica del pequeño tamaño de los huesos (Hanken 1993), otra explicación no ligada a la disminución de tamaño ha sido propuesta para *Thorius*. En este grupo, se encontró que la fuerte osificación del esqueleto apendicular, donde

incluso los elementos mesopodiales - típicamente cartilagosos en pletodóntidos- se encuentran osificados, es parte de un mecanismo general de regulación de desarrollo esquelético que confiere a estas salamandras un crecimiento determinado (Hanken 1982).

Se me ocurren diferentes aspectos que pueden ser evaluados para aportar a la discusión:

- La posición filogenética de las especies miniatura para distinguir rasgos derivados potencialmente ligados a la reducción de tamaño corporal de sinapomorfías que preceden dicha reducción.
- Especializaciones típicas del hábito de vida de los taxones miniatura evaluados. Por ejemplo, los lagartos miniatura tienen cráneos hiperosificados (Rieppel 1996). Sin embargo, dado que estas especies son todas cavadoras y la hiperosificación craneana es común en vertebrados cavadores (Rieppel 1996), independientemente de su tamaño corporal, sería imprudente concluir que la hiperosificación en estos lagartos es una consecuencia de la reducción de tamaño.
- Estructuras homoplásicas. El hecho de que ciertas estructuras evolucionen de manera independiente en distintos linajes miniatura puede ser indicio de que dichas estructuras son el resultado de modificaciones morfogenéticas ligadas al tamaño (aunque debería descartarse homoplasia por presiones selectivas compartidas entre las especies). Nuevamente, aquí es esencial trabajar con una hipótesis filogenética clara.
- Rasgos pedomórficos. Considero que los rasgos pedomórficos no pueden ser interpretados como una consecuencia de la reducción de tamaño ya que implican la conservación de la ontogenia ancestral (Hanken 1993). Por el contrario, sí se pueden relacionar a las causas de dicha reducción si la misma

se alcanzó por truncamiento ontogenético. Esta concepción fue la adoptada por Yeh (2002) en su estudio sobre miniaturización en anuros. Allí, ella compara trayectorias ontogenéticas con los patrones evolutivos del cambio de forma asociado al tamaño para identificar aquellos cambios que pueden ser interpretados como pedomórficos. Si bien su objetivo no es testear la miniaturización morfológica, lleva a cabo dicha comparación porque “desviaciones del truncamiento ontogenético puro proveen evidencia acerca del significado adaptativo de las estructuras y sugieren constraints funcionales”.

- Mecanismos del desarrollo que expliquen la relación causal entre la anomalía morfológica observada y la reducción de tamaño. El fin último del estudio de los patrones morfológicos es comprender los mecanismos que los generan. En el caso de la miniaturización morfológica, esto equivale a dilucidar cómo la reducción de tamaño afecta a los mecanismos morfogenéticos. Teniendo en cuenta lo que se sabe miniaturización, dos líneas a explorar que parecen ser de relevancia son el número de células durante el desarrollo de las estructuras y los efectos mecánicos. Un ejemplo del primer caso, ya mencionado repetidamente en este capítulo, es el estudio de Alberch y Gale (1983) acerca del efecto del tamaño del primordio en el desarrollo de los miembros. Respecto a las fuerzas mecánicas, se sabe que juegan un rol importante en la expresión génica y el desarrollo, haciendo que los tejidos cambien de estado si cierto umbral es alcanzado. Por ejemplo, se sabe que tensión aplicada en tejido conectivo puede desencadenar la formación de hueso (Peterson y Müller 2016).

Teniendo todo esto en cuenta, en el próximo capítulo discuto acerca de si los temnospóndilos disorofóideos más pequeños pueden ser entendidos como especies morfológicamente miniaturizadas, como fue propuesto previamente por varios autores (e.g., Schoch y Rubidge 2005), para discutir el rol de la miniaturización en la evolución morfológica del clado y el origen de los lisanfibios.

Referencias bibliográficas

- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster y D. B. Wake. 1979. Size and forma in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5:296–317.
- Alberch, P. y E. A. Gale. 1983. Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine–induced digital loss and redacteduction. *Development* 76.1:177–197.
- Alberch, P. y E. A. Gale. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution* 39:8–23.
- Alexander, R. McN. 1996. Biophysical problems of small size in vertebrates. Pp. 3–14 en P. J. Miller (ed.) *Miniature vertebrates: the implications of small body size*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Anderson, J. S. 2007. Incorporating ontogeny into the matrix: a phylogenetic evaluation of developmental evidence for the origin of modern amphibians. Pp. 182–227 en J. S. Anderson y H. –D. Sues (eds). *Major transitions in vertebrate evolution*. Indiana University Press, Bloomington, USA.
- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453:515–518.
- Angielczyk, Kenneth D. y C. R. Feldman. 2013. Are diminutive turtles miniaturized? The ontogeny of plastron forma in emydine turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* 108:727–755.

- Bauchot, R. 1978. Encephalization in vertebrates .*Brain, Behavior, and Evolution* 15:1–18.
- Blanckenhorn, W. U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The quarterly review of biology* 75:385–407.
- Bolt, J. R. 1969 .Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science* 166:888–891.
- Bolt, J. R. 1991. Lissamphibian origins. Pp. 194–221 en H. –P. Schultze and L. Trueb (eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus.* Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York, USA.
- Bonaparte, J. F. 2012. Miniaturisation and the origin of mammals. *Historical Biology* 24:43–48.
- Cardini, A. y P. D. Polly. 2013. Larger mammals have longer faces because of size–related constraints on skull form. *Nature Communications* 4:2452.
- Carroll, R. L. 1970. Quantitative aspects of the amphibian–reptilian transition. *Forma et functio* 3:165–178.
- Carroll, R. L. 1990. A tiny microsauro from the Lower Permian of Texas: size constraints in Palaeozoic tetrapods. *Palaeontology* 33:893–909.
- Carroll, R. L. 2001. The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. *Journal of Paleontology* 75:1202–1213.
- Carroll, R. L. 2009. *The rise of amphibians: 365 million years of evolution.* Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, USA.

- Carroll, R. L. y R. Holmes. 1980. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society* 68:1–40.
- Churchill, M., M. T. Clementz y N. Kohno. 2015. Cope's rule and the evolution of body size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). *Evolution* 69:201–215.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of the species by natural selection*.
- Daza, J. D., V. Abdala, R. Thomas y A. M. Bauer. 2008. Skull anatomy of the miniaturized gecko *Sphaerodactylus roosevelti* (Squamata: Gekkota). *Journal of Morphology* 269:1340–1364.
- Doughty, P.. 1996. Allometry of reproduction in two species of gekkonid lizards (Gehyra): effects of body size miniaturization on clutch and egg sizes. *Journal of Zoology* 240:703–715.
- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. John Hopkins Press, Baltimore, USA.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1–15.
- Ferretti, M. P. 2008. The dwarf elephant *Palaeoloxodon mnaidriensis* from Puntali Cave, Carini (Sicily; late Middle Pleistocene): Anatomy, systematics and phylogenetic relationships. *Quaternary International* 182:90–108.
- Fröbisch, N. B. y R. R. Reisz. 2008. A new Lower Permian amphibamid (Dissorophoidea, Temnospondyli) from the fissure fill deposits near Richards Spur, Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:1015–1030.

- Futuyma, D. J. 2015. Can modern evolutionary theory explain macroevolution? Pp. 29–85 en Serrelli, E. y N. Gontier (eds.). Macroevolution: Explanation, Interpretation and Evidence. Springer, Heidelberg, Alemania.
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proceedings of the Royal Society of London 205:581–598.
- Hallgrimsson, B., H. A. Jamniczky, N. M. Young 2012. The generation of variation and the developmental basis for evolutionary novelty. Journal of Experimental Zoology Part B:Molecular and Developmental Evolution. 318:501–517.
- Hanken, J. 1982. Appendicular skeletal morphology in minute salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae): growth regulation, adult size determination, and natural variation. Journal of Morphology 174.1:57–77.
- Hanken, J. 1983. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius*(Amphibia, Plethodontidae). II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution. Journal of Morphology 177:255–268.
- Hanken, J. 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. Biological Journal of the Linnean Society 23:55–75.
- Hanken, J. 1985. Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders. Science 229:871–874.

- Hanken, J. 1993. Adaptation of bone growth to miniaturization of body size. Pp. 79–104 en B. K. Hall (ed.). Bone. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Hanken, J., y D. B. Wake. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:501–519.
- Kemp, T. S. 2009. The endocranial cavity of a nonmammalian cynodont, *Chiniquodon theotonicus*, and its implications for the origin of the mammalian brain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29.4:1188–1198.
- Kielan-Jaworowska, Z., R. L. Cifelli y Z.-X. Luo. 2004. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. Columbia University Press, Nueva York, USA.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73:70–123.
- Laland, K. N., T. Uller, M.W. Feldman, K. Sterelny, G. B. Müller, A. Moczek y J. Odling-Smee. 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society of London* 1813: 20151019.
- Lande, R. 1980. Review: Microevolution in relation to macroevolution. *Paleobiology* 6:233–238.
- Lauder, G. V. 1981. Form and function: structural analysis in evolutionary morphology. *Paleobiology* 7:430–442.

- Laurin, M. y R. R. Reisz. 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. Pp. 9–59 en S. S. Sumida y K. L. Martin (eds.). *Amniote origins*. Academic Press, Nueva York, USA.
- Lee, M. S. Y., A. Cau, D. Naish y G. J. Dyke. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science* 345:562–566.
- Leutenegger, W. 1980. Monogamy in callitrichids: a consequence of phyletic dwarfism. *International Journal of Primatology* 1:95–98.
- Levine, M. T., C. D. Jones, A. D. Kern. 2006. Novel genes derived from noncoding DNA in *Drosophila melanogaster* are frequently X-linked and exhibit testis-biased expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103:9935–9939.
- Lombard, E. R. y D. B. Wake. 1977. Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. II. Function and evolutionary diversity. *Journal of Morphology* 153:39–79.
- Maddin, H. C., J. C. Olori y J. S. Anderson. 2011. A redescription of *Carrollia craddocki* (Lepospondyli: Brachystelechidae) based on high-resolution CT, and the impacts of miniaturization and fossoriality on morphology. *Journal of Morphology* 272:722–743.
- Maddin, H. C. y J. S. Anderson. 2012. Evolution of the amphibian ear with implications for lissamphibian phylogeny: insight gained from the caecilian inner ear. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5:59–76.

- Maddin, H. C., F. A. Jenkins Jr. y J. S. Anderson. 2012. The braincase of *Eocaecilia micropodia* (Lissamphibia, Gymnophiona) and the origin of caecilians. PLoSOne 7:e50743.
- Marjanovic, D. y M. Laurin 2013. The origin(s) of extant amphibians: a review with emphasis on the “lepospondyl hypothesis”. Geodiversitas. 35:207–272.
- McClain, C. R. y A.G. Boyer. 2009. Biodiversity and body size are linked across metazoans. Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences 276:2209–2215.
- Milner A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. Pp. 59–102 en M. J. Benton (ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Milner A. R. 1993. The Paleozoic relatives of lissamphibians. Herpetological Monographs 7:8–27.
- Moczek, A. P. 2008. On the origins of novelty in development and evolution. BioEssays, 30:432–447.
- Müller, G. B. 1990. Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis. Pp. 99–130. In M.H. Nitecki (ed.), Evolutionary innovations. Chicago Press, Chicago, USA.
- Müller, G. B. 2007. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. Nature reviews genetics 8:943.
- Müller, G. B. 2010. Epigenetic innovation. Pp. 307–332 en Pigliucci, M. y G.B. Müller (eds.). Evolution: The extended synthesis. MIT Press, Cambridge, USA,

- Niven, J. E. y S. M. Farris. 2012. Miniaturization of nervous systems and neurons. *Current Biology* 22:323–329
- Peterson, T. y G. B. Müller. 2013. What is evolutionary novelty? Process versus character based definitions. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 320:345–350.
- Peterson, T. y G. B. Müller. 2016. Phenotypic novelty in EvoDevo: the distinction between continuous and discontinuous variation and its importance in evolutionary theory. *Evolutionary biology* 43:314–335.
- Pigliucci, M. y G. B. Müller. 2010. (Eds.). *Evolution: The extended synthesis*. MIT Press. Cambridge, USA.
- Promislow, D. 1987. Courtship behavior of a plethodontid salamander *Desmognathus aeneus*. *Journal of Herpetology*:298–306.
- Puttick, M. N., G. H. Thomas y M. J. Benton. 2014. High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution*. 68:1497–1510.
- Rieppel, O. 1984. Miniaturization of the lizard skull: its functional and evolutionary implications. *Symposia of the Zoological Society of London* 52.
- Rieppel, O. 1996. Miniaturization in tetrapods: consequences for skull morphology. Pp. 47–61 en P. J. Miller, (ed.) *Miniature vertebrates: the implications of small body size*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Roth, G., J. Blanke y D. B. Wake. 1994. Cell size predicts morphological complexity in the brains of frogs and salamanders. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:4796–4800.

- Roth, G. y W. Walkowiak. 2015. The influence of genome and cell size on brain morphology in amphibians. Cold Spring Harbor perspectives in biology 7:a019075.
- Roth, G., K. C. Nishikawa y D. B. Wake. 1997. Genome size, secondary simplification, and the evolution of the brain in salamanders. Brain, behavior and evolution 50.1:50–59.
- Roth, G., B. Rottluff, W. Grunwald, J. Hanken y R. Linke. 1990. Miniaturization in plethodontid salamanders (Caudata: Plethodontidae) and its consequences for the brain and visual system. Biological Journal of the Linnean Society 40:65–190.
- Ruta, M., M. I. Coates, y D. L. J. Quicke. 2003. Early tetrapod relationships revisited. Biological Reviews 78:251–345.
- Schmidt, A. y M. H. Wake. 1997. Cellular migration and morphological complexity in the caecilian brain. Journal of Morphology 231:11–27.
- Schoch, R. R. y A. R. Milner. 2004. Structure and implications of theories on the origins of lissamphibians. Pp. 345–377 en G. Arratia y M. V. H. Wilson (eds.). Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Dr. Friederich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R. y B. S. Rubidge. 2005. The amphibamid *Micropholis* from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa. Journal of Vertebrate Paleontology 25:502–522.
- Stanley, S. M. 1973. An explanation for Cope's rule. Evolution 27:1–26.

- Striedter, G. F. y R. G. Northcutt. 2006. Head size constrains forebrain development and evolution in ray-finned fishes. *Evolution and development* 8:215–222.
- Trueb, L., y R. Cloutier. 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). Pp. 223–313 en H. –P. Schultze and L. Trueb (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York, USA.
- Vallin, G. y M. Laurin. 2004. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:56–72.
- Wake, D. B. 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? *The American Naturalist* 138:543–567.
- Wake, M. H. 1986. The morphology of *Idiocranium russeli* (Amphibia: Gymnophiona), with comments on miniaturization through heterochrony. *Journal of Morphology* 189.1:1–16.
- Wake, M. H. 2003. Reproductive modes, ontogenies, and the evolution of body form. *Animal biology* 53:209–223.
- Waxman, D. 2006. Fisher's geometrical model of evolutionary adaptation—beyond spherical geometry. *Journal of Theoretical Biology* 241:887–895.
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, UK.

- Weston, E. M. y A. M. Lister. 2009. Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in *Homo floresiensis*. *Nature*. 459:85.
- Wiens, J. J., R. M. Bonett y P. T. Chippindale. 2005. Ontogeny discombobulates phylogeny: paedomorphosis and higher-level salamander relationships. *Systematic Biology*. 54.1:91–110.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56:628–641.

CAPÍTULO 6 Miniaturización en temnospóndilos

La mayor reducción de tamaño en Temnospondyli ha sido documentada entre los disorfoideos. Dentro del clado Dissorophoidea, las formas pequeñas están restringidas a los anfibámidos y los branquiosáuridos. Con tamaños corporales entre 5 y 15cm, estos grupos también se encuentran dentro de los temnospóndilos más pequeños. Como se mencionó en la introducción, anfibámidos y branquiosáuridos han sido considerados como grupos diferentes aunque relacionados entre sí (Milner 1982; Anderson 2007; Anderson et al. 2008; Schoch y Milner 2008), si bien un análisis filogenético reciente recobró a los branquiosáuridos anidados dentro de Amphibamidae (Fröbisch y Schoch 2009). Debido a razones históricas y para simplificar la nomenclatura, me referiré de ahora en más a los anfibámidos no-branquiosáuridos simplemente como anfibámidos, teniendo presente que el grupo podría ser monofilético respecto a Branchiosauridae. Los anfibámidos son formas terrestres (Fröbisch y Reisz 2008) del Carbonífero y Pérmico de América del Norte y Europa, exceptuando *Micropholis stowi* del Triásico de Sudáfrica (Schoch y Milner 2014). Las especies pérmicas de los géneros monoespecíficos *Amphibamus* y *Doleserpeton* de América del Norte son los anfibámidos más pequeños que se conocen; según hipótesis filogenéticas recientes (e.g., Fröbisch y Schoch 2009), forman un clado que incluye variablemente a *Platyrhinops* y han sido propuestas como los taxones más cercanos a los anuros y salamandras (e.g., Maddin et al. 2012a). En cambio, los branquiosáuridos constituyen un clado de formas neoténicas altamente acuáticas conocidas de depósitos lacustres del Carbonífero-Pérmico de Europa central (Fröbisch y Schoch 2009). Su neotenia ha sido confirmada recientemente mediante esqueletocronología (Sanchez et al. 2010); adultos

metamorfoseados se conocen solo para *Apateon gracilis*, una especie morfológicamente similar a los anfibámidos (Schoch and Fröbisch 2006) y cuyo tamaño cae dentro del rango de tamaño entre *Doleserpeton* y *Amphibamus*.

Los anfibámidos han sido referidos como disorofoideos miniaturizados (Milner 1988; Schoch 1995; Fröbisch y Schoch 2009) y la miniaturización ha sido considerada como un factor crítico en su evolución (Schoch y Rubidge 2005) y, como se detallará más tarde, en el origen de los lisanfibios dentro de los anfibámidos. Características compartidas entre *Amphibamus* y *Doleserpeton*, como ser órbitas proporcionalmente grandes, vacuidades interpterigoideas amplias en el paladar y escotaduras óticas (“otic notches”) más amplias que en otros disorofoideos han sido interpretadas como consecuencias de constraints en órganos de los sentidos impuestos por miniaturización en base a comparaciones con salamandras “miniaturizadas” (Schoch y Rubidge 2005; Schoch 2012a). Por otro lado, estos cambios morfológicos con respecto a la condición ancestral parecen ser menos pronunciados en branquiosáuridos (Schoch y Rubidge 2005).

A pesar de que se le ha prestado relativa atención al tema de la miniaturización en disorofoideos, solo se ha discutido este fenómeno en base a observaciones cualitativas y sin tener en cuenta el contexto filogenético. A su vez, nunca se ha dejado en claro el criterio utilizado para catalogar a las especies más pequeñas de este clado como miniaturizadas. Si bien, como se comentó en el capítulo anterior, la utilización poco clara de “miniaturización” es habitual en la literatura, la definición del término es particularmente relevante en el contexto de los disorofoideos por el rol que se le ha adjudicado a la miniaturización en la evolución del clado y el origen de los lisanfibios.

En este capítulo pongo a prueba la hipótesis de que los disorofoideos metamórficos más pequeños – *Doleserpeton annectens*, *Amphibamus grandiceps* y *Apateon gracilis*- son miniaturizados. Más específicamente y siguiendo el marco teórico que propongo en el capítulo anterior, pongo a prueba la miniaturización morfológica entendida como la reducción filética de tamaño corporal que supera el umbral a partir del cual aparecen discontinuidades en propiedades morfológicas. Entre las discontinuidades que listo en el capítulo anterior, aquí testeo cuantitativamente si las especies de disorofoideos más pequeñas se encuentran en un área del morfoespacio distinta al resto de las especies del clado (i.e., discontinuidades del tipo 1)) y/o se desvían de los patrones de alometría evolutiva (i.e., tipo 2) a)). A su vez, discuto si las más pequeñas se desvían de patrones de osificación ligados al tamaño corporal (i.e., un caso de discontinuidad de tipo 2) c)). Debido a las limitaciones del registro fósil, los restantes tipos de discontinuidades no pudieron ser evaluadas y los análisis se limitaron a caracteres craneanos.

Paralelamente, puse a prueba si los disorofoideos más pequeños presentan rasgos pedomórficos para:

1) Evaluar si mecanismos heterocrónicos que llevan al truncamiento de la ontogenia estuvieron involucrados en la disminución de tamaño corporal en disorofoideos, como se ha propuesto para una variedad de vertebrados vivientes miniatura (e.g., Hanken y Wake 1993).

2) Descartar dichos rasgos como una consecuencia de la disminución extrema de tamaño corporal. Como se discutió en el capítulo anterior, debido a que los rasgos pedomórficos resultan de una trayectoria ontogenética ancestral conservada (Hanken 1993), estos no deberían ser interpretados como consecuencias de la reducción de

tamaño en las especies miniatura sino como un “by-product” del truncamiento ontogenético que originó la reducción de tamaño. Es decir que, si la discontinuidad morfológica de una especie miniatura se basa en una estructura pedomórfica, la discontinuidad no sería una consecuencia de la disminución de tamaño y, por lo tanto, se descartaría como evidencia de miniaturización morfológica. Esta distinción generalmente no ha sido tomada en cuenta en la literatura sobre disorfoideos. De hecho, el término miniaturización ha sido confundido con pedomorfosis, llegando a utilizarse de manera intercambiable (e.g., en Maddin et al 2010). A su vez, el truncamiento de la ontogenia, al igual que la miniaturización, también ha sido propuesto como importante en el origen de los lisanfibios (Boy y Sues 2000).

Materiales y métodos

Relaciones filogenéticas— Los efectos filogenéticos fueron tenidos en cuenta mediante el uso de una hipótesis filogenética explícita para hacer comparaciones cualitativas entre las especies y mediante el uso de métodos filogenéticos comparativos para los análisis cuantitativos. Es importante resaltar que en el caso de los disorfoideos, el contexto filogenético es particularmente relevante en la discusión sobre la disminución evolutiva del tamaño corporal porque las especies más pequeñas podrían formar un clado, lo que podría llevar a confundir las consecuencias de la reducción de tamaño con estados derivados no relacionados al mismo. Dado que no hay una filogenia general detallada de Dissorophoidea disponible actualmente, para el presente estudio construí un árbol sintético (Fig. 6.1) a mano combinando: 1) la topología de consenso recuperada por Schoch (2012b) en su estudio cladístico de Dissorophidae y Trematopidae; 2) la topología de consenso recuperada por Fröbisch y Schoch (2009) para Amphibamidae

(incluyendo branquiosáuridos) en su análisis cladístico basado en una matriz en la cual los caracteres que presuntamente se asocian a miniaturización fueron excluidos y los estados de ciertos caracteres, ordenados; 3) las posiciones de *Acheloma dunni* y *Cacops woehri*, siguiendo afirmaciones cualitativas contundentes hechas por autores previos. Asimismo, algunas especies fueron podadas de las topologías seleccionadas debido a la ambigüedad de sus posiciones taxonómicas. El árbol sintético resultante presentaba dos politomías que fueron resueltas para satisfacer los requerimientos de los análisis de PICs (explicados más abajo). Una de estas politomías involucraba a las especies del género *Melanerpeton*, *Schoenfelderpeton* y *Leptorophus* entre los branquiosáuridos; la otra incluía a *Tambachia*, *Acheloma* y *Anconastes*. Para eliminar la primera, la politomía fue reemplazada por la topología recuperada en el análisis cladístico de Fröbisch y Schoch (2009) usando el total de su set de datos. Por otro lado, dado que no encontré evidencia definitiva que diese sustento a una de las tres posibles soluciones de la politomía restante, los análisis cuantitativos lineales fueron llevados a cabo tres veces, utilizando una de estas tres soluciones por vez.

Dado que estos métodos cuantitativos que se describen a continuación requieren que los largos de rama se encuentren especificados y que esta información no se encuentra en las topologías utilizadas para construir el árbol sintético debido a que derivan de análisis cladísticos, estipulé todos los largos de rama igual a uno. Dicho procedimiento corresponde a un modelo de evolución especiativo (Garland et al. 1992) y ya ha sido utilizado previamente en estudios de reconstrucción de morfologías ancestrales (e.g., Sidlauskas 2008) y alometría evolutiva (e.g., Yeh 2002; Kimmel et al. 2009).

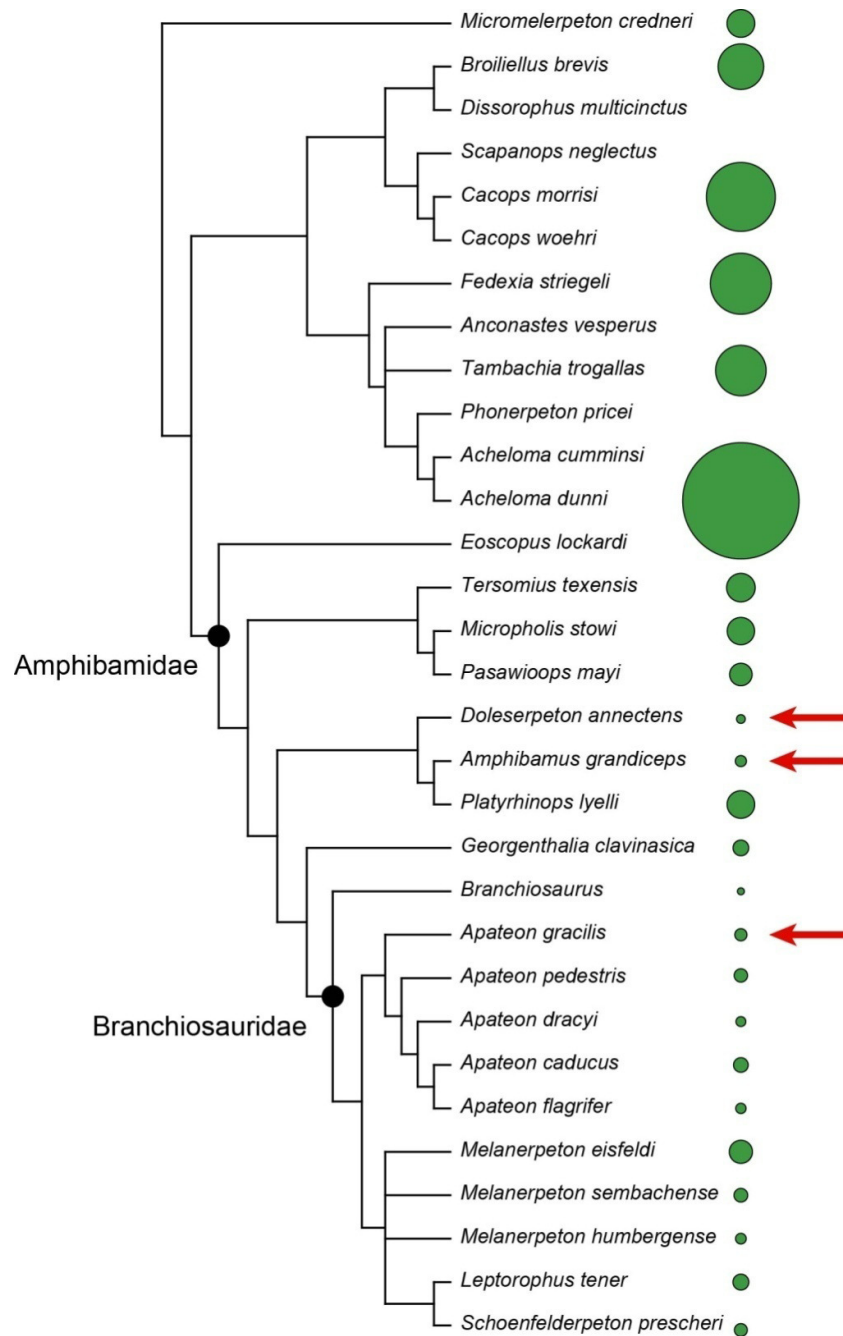


Figura 6.1. Árbol sintético de Dissorophoidea utilizado para calcular las alometrías evolutivas. Los círculos representan las longitudes relativas del cráneo de taxones representativos del rango de tamaños corporales del clado. Las flechas indican los taxones metamórficos más pequeños.

Reconocimiento de discontinuidades en el morfoespacio— Para evaluar si las especies metamórficas más pequeñas entre los disorofoideos presentan morfologías craneanas que las separen del resto de las especies en el morfoespacio, utilicé herramientas de morfometría geométrica. Limité el estudio al techo craneano porque el paladar se encuentra mal preservado o no se conoce en muchas especies, incluyendo a las pequeñas *Doleserpeton annectens* y *Apateon gracilis*. En este sentido, si bien existen reconstrucciones del paladar disponibles en la literatura para la mayoría de las especies de disorofoideos, el estudio de primera mano del material fósil me llevó a concluir que muchas de ellas son muy inexactas porque, entre otros detalles, incluyen rasgos no preservados en los individuos sobre los que supuestamente se basan. Respecto al techo craneano, no consideré las regiones laterales porque, en algunas especies, los elementos óseos de estas regiones (e.g., el yugal) se encuentran mal preservados, lo que derivaría en datos poco confiables. Por otro lado, algunos taxones se encuentran representados únicamente por material bidimensional y, por lo tanto, los elementos laterales que tenían un componente vertical en posición natural no son comparables morfométricamente con los de especímenes preservados tridimensionalmente, siendo sus reconstrucciones altamente subjetivas.

La morfología craneana fue representada mediante un set de 19 landmarks 2D (Fig. 6.2, Tabla 6.2). Los landmarks fueron digitalizados en fotografías de especímenes fósiles articulados y reconstrucciones publicadas de 31 especies (Tabla 6.1). Para definir el set de landmarks a digitalizar, busqué un compromiso entre incluir la mayor cantidad de especies, procurando representar el total del rango de variación de tamaños del clado, y una representación detallada de la morfología craneana. Solo incluí en el análisis especies cuya posición filogenética se conoce razonablemente bien y para las cuales

pude digitalizar el set de landmarks completo con confianza. Es decir, me aseguré que las estructuras digitalizadas se encontraran bien preservadas en el material fósil al que tuve acceso, ya sea de primera mano o a través de fotografías, y que las reconstrucciones utilizadas sean precisas con dicho material. Solo utilicé especímenes metamorfoseados, excepto para las especies de las cuales solo se conocen formas neoténicas (i.e., branquiosáuridos, exceptuando *Apateon gracilis*). Para cada especie, seleccioné el individuo de mayor tamaño que tenía disponible.

Tabla 6.1. Taxones incluidos en los análisis con la fuente de la literatura o los especímenes a partir de los cuales las imágenes fueron digitalizadas. Los taxones con asterisco fueron observados de primera mano.

Taxones	Imágenes digitalizadas	
	<i>Techo craneano</i>	<i>Paladar</i>
<i>Acheloma cumminsi</i> *	Dilkes y Reisz 1987 (Fig. 3A)	–
<i>Acheloma dunni</i>	Polly y Reisz 2011 (Fig. 1A)	Polly y Reisz 2011 (Fig. 1B)
<i>Amphibamus grandiceps</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 30A)	Schoch y Milner 2014 (Fig. 30B)
<i>Anconastes vesperus</i>	CM 41711	–
<i>Apateon caducus</i> *	Schoch 1992 (Fig. 14)	Schoch 1992 (Fig. 14)
<i>Apateon dracyi</i> *	Werneburg 2001 (Fig. 2D)	–
<i>Apateon flagrifer</i> *	Werneburg 1986 (Fig. 1B)	Werneburg 1986 (Fig. 3B)
<i>Apateon gracilis</i> *	Schoch y Fröbisch 2006 (Fig. 1D)	–
<i>Apateon pedestris</i> *	Schoch 1992 (Fig. 26)	Schoch 1992 (Fig. 26)
<i>Branchiosaurus salamandroides</i> *	Schoch y Milner 2014 (Fig.26A)	–
<i>Broiliellus brevis</i> *	Schoch 2012b (Fig. 1F)	Schoch 2012b(Fig. 2F)
<i>Cacops morrissi</i> *	Reisz et al. 2009 (Fig. 3D)	Reisz et al.2009 (Fig. 3E)
<i>Cacops woehri</i>	Fröbisch y Reisz 2012 (Fig. 1)	Fröbisch y Reisz 2012 (Fig. 3)
<i>Dissorophus multicinctus</i> *	Schoch 2012b (Fig.1C)	Schoch 2012b (Fig. 2C)
<i>Doleserpeton annectens</i>	Sigurdson y Bolt 2010 (Fig. 4A)	Sigurdson y Bolt 2010 (Fig.4B)
<i>Eoscopus lockardi</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29K)	–
<i>Fedexia striegeli</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 32B)	–
<i>Georgenthalia clavinasica</i>	Anderson et al. 2008 (Fig. 3C)	–

<i>Leptorophus tener</i>	Boy 1986 (Fig. 4)	Boy 1986 (Fig. 5)
<i>Melanerpeton eisfeldi</i>	Werneburg 1988 (Fig. 7B)	Werneburg 1988 (Fig. 7D)
<i>Melanerpeton humberguense</i> *	Boy 1987 (Fig. 7C)	Boy 1987 (Fig. 8B)
<i>Melanerpeton sembachense</i>	Werneburg 1989 (Fig. 1D)	–
<i>Micromelerpeton credneri</i> *	Reconstrucción de individuo postmetamórfico por R. Schoch y: MB.Am 381.1, 1135, 1152, 1173, 1176.1–3, 1177, 1185–7, 1189, 1191, 1193, 1196–7, 1205–6, 1210, 1238.1; SMNS 51265, 51309–10, 51312–13, 51318, 51323, 51326–29, 51331, 51335, 54978, 54990–2, 54994, 54996, 56135	Reconstrucción de individuo postmetamórfico por R. Schoch
<i>Micropholis stowi</i> *	Schoch y Rubidge 2005 (Fig. 3B)	Schoch y Rubidge 2005 (Fig. 2B)
(slender-headed morph)		
<i>Pasawioops mayi</i> *	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29E)	–
<i>Phonerpeton pricei</i> *	Dilkes 1990 (Fig. 1A)	Dilkes 1990 (Fig. 1B)
<i>Platyrrhinops lyelli</i> *	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29B)	Clack y Milner 2010 (Fig. 9B)
<i>Scapanops neglectus</i> *	Schoch y Sues 2013 (Fig. 3D)	–
<i>Schoenfelderpeton prescheri</i>	Boy 1986 (Fig. 13A)	Boy 1986 (Fig. 14)
<i>Tambachia trogallas</i>	Schoch y Milner 2014 (Fig. 32C)	–
<i>Tersomius texensis</i> *	Schoch y Milner 2014 (Fig. 29H)	MCZ 1912

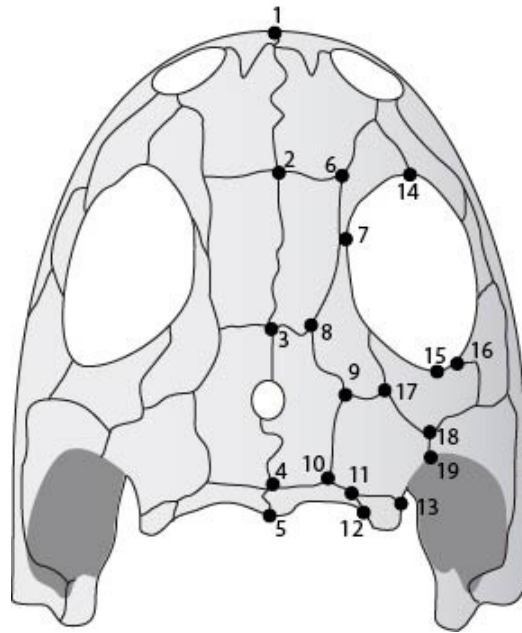


Figura 6.2. Landmarks utilizados en este estudio (Imagen modificada de Schoch y Milner 2014)

Tabla 6.2. Descripción de landmarks (ver Fig. 6.2)

Landmark	Definición
1	Extremo anterior del cráneo
2	Punto más medial de la sutura entre nasal y frontal
3	Punto más medial de la sutura entre frontal y parietal
4	Punto más medial de la sutura entre postparietal y parietal
5	Punto más posterior de la sutura entre postparietales
6	Punto más lateral de la sutura entre nasal y frontal
7	Extremo posterior del prefrontal
8	Punto más lateral de la sutura entre frontal y parietal
9	Punto más anterior de la sutura entre parietal y supratemporal
10	Punto más posterior de la sutura entre el parietal y el supratemporal
11	Punto más anterior de la sutura entre postparietal y tabular
12	Punto más posterior de la sutura entre postparietal y tabular
13	Punto más lateral de la sutura entre supratemporal y tabular
14	Extremo anterior de la órbita
15	Extremo posterior de la órbita
16	Punto más anterior de la sutura entre postorbital y yugal
17	Punto más posterior de la sutura entre postfrontal y postorbital
18	Punto más anterior de la sutura entre supratemporal y escamoso
19	Punto más posterior de la sutura entre supratemporal y escamoso

Los landmarks fueron digitalizados utilizando TPSDIG2 (Rohlf 2006). Los siguientes análisis fueron llevados a cabo utilizando el paquete de R geomorph (Adams y Otárola-Castillo 2013). Las configuraciones de landmarks fueron superimpuestas mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA; Rohlf y Corti 1990; Bookstein

1991), el cual elimina las diferencias debidas a la escala, posición y orientación, y se calcularon los CS. Las formas ancestrales fueron calculadas mediante máxima verosimilitud bajo movimiento browniano para las tres hipótesis filogenéticas descritas utilizando la función plotGMPhyloMorphoSpace. Posteriormente, llevé a cabo un PCA de las coordenadas de Procrustes de las terminales y los nodos proyectando el árbol filogenético correspondiente en los morfoespacios definidos PC1-PC2 y PC1-PC3. A su vez, calculé la distancia euclideana de cada especie respecto a: a) la forma consenso y b) la forma reconstruida para el ancestro común más reciente del clado. Luego chequeé si las distancias correspondientes a las especies pequeñas son outliers para el clado mediante boxplots. Los boxplots fueron generados usando el set total de especies y un subset excluyendo a las especies neoténicas, ya que estas últimas podrían presentar formas tan particulares que, de ser incluidas en el análisis, podrían opacar diferencias entre las metamórficas.

Cálculo de alometría evolutiva utilizando morfometría geométrica— calculé la alometría evolutiva mediante la regresión de las formas de todos los taxones sobre ln CS. La regresión fue hecha mediante PGLS y la alometría fue testada estadísticamente con 1000 permutaciones. La alometría evolutiva fue visualizada mediante grillas de deformación entre la configuración consenso y las formas predichas sobre el vector de regresión (i.e., vector alométrico) correspondientes a diferentes valores de ln CS.

Teniendo en cuenta que la neotenia podría caracterizarse por patrones alométricos evolutivos diferentes, llevé a cabo a dos tipos de análisis: uno considerando todas las especies muestreadas y otro restringiendo la muestra a disorofoideos metamórficos (i.e., excluyendo las especies neoténicas). También tomé en cuenta que

las especies pequeñas podrían afectar el patrón alométrico del clado si sus proporciones craneanas se desviarán (lo cual se espera bajo miniaturización morfológica). Si este fuera el caso y las especies pequeñas fueran incluidas en las regresiones lineales, las desviaciones de estas especies respecto al patrón quedarían enmascaradas. Para tener en cuenta esta situación, también calculé la alometría de las especies metamórficas excluyendo las especies pequeñas (i.e., *Amphibamus grandiceps*, *Doleserpeton annectens* y *Apateon gracilis*). En resumen, las alometrías evolutivas fueron calculadas a partir de tres conjuntos de datos: 1) conjunto completo, 2) solo especies metamórficas y 3) taxones metamórficos excluyendo especies pequeñas.

Para evaluar si las especies pequeñas se desvían de la tendencia alométrica del clado, calculé la distancia euclídeana entre los valores observados (i.e., coordenadas obtenidas luego del GPA) y los esperados según los PGLS llevados a cabo. Las distancias correspondientes a las especies pequeñas fueron calculadas para todos los análisis, incluso cuando fueron excluidas del PGLS. Boxplots de las distancias fueron generados para visualizar si las especies pequeñas representan outliers dentro del clado.

Alometría evolutiva y ontogenética utilizando morfometría lineal— Estudié la alometría evolutiva de rasgos univariados en disorfoideos con herramientas de morfometría lineal para evaluar el tamaño proporcional de estructuras craneanas específicas respecto al tamaño corporal, el cual podría estar expresando constraints impuestos por la reducción de tamaño. En otras palabras, el estudio lineal univariado fue llevado a cabo para detectar anomalías sutiles de las especies miniatura que podrían quedar eclipsadas en análisis multivariados por rasgos más variables dentro del clado. Por otro lado, dado que en el análisis univariado se evalúa un caracter por vez, pudieron incluirse en el

estudio individuos incompletos, excluyéndolos solamente en los análisis de aquellos caracteres no preservados. Esto permitió, por un lado, estudiar el paladar y, por otro, maximizar la comparación entre patrones de alometría evolutiva y ontogenética, dado que son escasos los cráneos articulados completos que representen diferentes estadios ontogenéticos de una misma especie (en esta tesis, *Micromelerpeton credneri*, ver más adelante).

Los análisis lineales fueron complementados con comparaciones cualitativas de rasgos no cuantificables, ya sea por su carácter cualitativo o porque no pudieron ser medidos con confianza en el material fósil. Las comparaciones fueron hechas en base a observaciones directas de fósiles y descripciones anatómicas publicadas.

Puse énfasis en evaluar los patrones alométricos de los rasgos craneanos relacionados a los sistemas nervioso y sensorial ya que son estos sistemas los que han sido interpretados como los más afectados por la extrema reducción de tamaño en tetrápodos actuales, principalmente anfibios (ver capítulo 5). A su vez, como se comentó anteriormente, las peculiaridades morfológicas de los disorfoideos pequeños han sido mayormente atribuidas a estos constraints (Schoch and Rubidge 2005).

Recolección de datos morfométricos lineales— El estudio se hizo en el techo craneano y el paladar evitando las regiones laterales por las razones explicadas anteriormente. Las variables morfométricas fueron definidas de acuerdo al objetivo de evaluar las estructuras que podrían haberse visto afectadas por constraints de tamaño y, a su vez, para testear afirmaciones previas sobre miniaturización en temnospóndilos, las cuales fueron basadas en observaciones cualitativas. Recolecté un total de 23 medidas lineales de huesos dérmicos del techo craneano y paladar, algunas de las cuales funcionaron

como proxies de las proporciones de estructuras del sistema nervioso porque el neurocráneo suele estar pobremente o no osificado en disorofos (Fig. 6.3). El ancho de la caja craneana fue estimado por el ancho de la articulación entre los frontales y los parietales (FrWmin), BWant y BWmin. En temnospóndilos, los frontales, parietales y postparietales forman el techo del neurocráneo. En especímenes bien preservados de *Apateon pedestris*, pude determinar que FrWmin refleja de manera más precisa el ancho de la caja craneana que cualquier otra medida dorsal del dermatocráneo porque, a esta altura, los “flanges” laterales de los frontales están reducidos al mínimo. Huesos frontales que presentan “ridges” inmediatamente laterales a la caja craneana han sido descritos también para el anfibámido terrestre *Tersomius* (Carroll 1964). En vista palatal, BWant concuerda con la distancia entre las articulaciones basipterygoideas y BWmin refleja el ancho ventral máximo posible del basiesfenoides esa altura, al menos en las especies en las cuales un complejo parabasiesfenoide está presente (e.g., *Acheloma dunni*, Maddin et al. 2010; *Doleserpeton*, Sigurdson y Bolt 2010). Con respecto al tamaño de las cápsulas óticas, seleccioné a BWpost como el mejor proxy de tamaño de estas estructuras basada en observaciones de primera mano de especímenes de disorofos con cápsulas óticas osificadas y bien preservadas (e.g., *Tersomius texensis*) y nódulos calcáreos (interpretados como relleno de los sacos endolinfáticos por Boy 1972) en especies neoténicas, en las cuales las cápsulas óticas no están osificadas. Todas las medidas fueron tomadas a partir de fotografías de especímenes y reconstrucciones publicadas de 31 especies (Tabla 1) que representan el total del rango de tamaños del clado de disorofos y cuya posición filogenética se conoce razonablemente bien. Al igual que para el estudio morfogeométrico, solo utilicé especímenes metamorfoseados, excepto para las especies de las cuales solo se conocen formas neoténicas (i.e., branquiosáuridos, exceptuando *Apateon gracilis*), y para cada

especie, seleccioné el individuo de mayor tamaño que tenía disponible; al usar reconstrucciones, restringí las medias a aquellas estructuras bien preservadas en el material fósil original. Todas las medidas fueron tomadas usando Adobe Photoshop C5S.

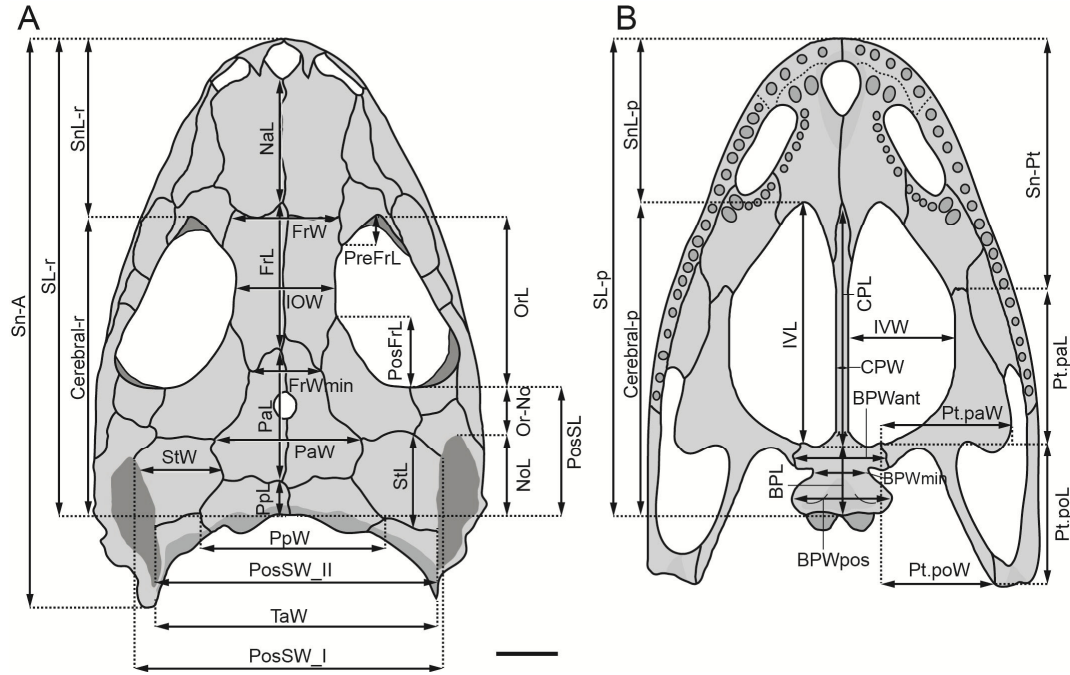


Figura 6.3. Reconstrucción del cráneo del disorofido de gran tamaños *Cacops morrisi* (modificado de Schoch y Milner 2014) en vistas (A) dorsal y (B) ventral con las variables lineales utilizadas en los análisis alométricos. Escala: 10 mm.

Con el fin de reconocer características pedomórficas en los adultos de las especies más pequeñas de disorofoides y diferenciarlas de aquellas potencialmente relacionadas a la reducción de tamaño corporal, estudié la alometría de las variables morfométricas en la ontogenia de *Micromelerpeton credneri* y la comparé con los patrones alométrico evolutivos. Esto también me permitió evaluar si la reducción filética de tamaño corporal involucró mecanismos relacionados a un truncamiento ontogénico. A diferencia de lo que hice con las alometrías evolutivas, solo estudié

alometrías ontogenéticas de variables del techo craneano porque el paladar se preserva en pocos de los especímenes de *Micromelerpeton* a los que tuve acceso. Seleccioné esta especie como modelo para estudiar alometría ontogenética porque es un taxón de mediano tamaño y ha sido recuperado en una posición filogenética basal dentro de Dissorophoidea, presentando numerosas características morfológicas y del desarrollo presuntamente plesiomórficas (Schoch 2014a). Por otro lado, se encuentran disponibles numerosos especímenes bien preservados que representan diferentes tamaños corporales y pertenecen a una única población “time-averaged”. Aunque estudios alométricos ya han sido llevados a cabo previamente por Witzmann y Pfretzschner (2003) en su paper altamente informativo sobre ontogenia, era necesario llevar a cabo un estudio que siguiera el mismo protocolo del análisis interespecífico para poder llegar a hacer comparaciones entre los patrones evolutivos y del desarrollo. Además, a diferencia del estudio previo, yo restringí la muestra a individuos de la población “time-averaged” del banco lacustre Ordenheim de la localidad alemana del mismo nombre. Boy (1995) sugirió que *Micromelerpeton credneri* era facultativamente neoténico y que probablemente solo individuos neoténicos se encuentren en el banco Odernheim, en contraste con el banco Jeckenbach cercano a Niederkirchem, Alemania, del cual se conocen individuos posiblemente postmetamórficos (Witzmann y Pfretzschner 2003).

Cálculo de alometrías— Las alometrías evolutivas y ontogenéticas fueron calculadas en primera instancia usando el largo del cráneo como proxy del tamaño corporal. Dado que se recuperó una alometría positiva para el hocico (i.e., variables SnL-r y SnL-p; Fig. 6.3, Tabla 6.3) y esto podría afectar los patrones de otras variables, los análisis también fueron llevados a cabo utilizando la variable “Cerebral-r” como proxy de tamaño corporal para el techo craneano y “Cerebral-p” para el paladar. Estos proxies coinciden

cercanamente con el largo de la caja craneana, la cual es una estructura relativamente conservada en temnospóndilos y, por lo tanto, son más confiables que el largo del cráneo, que incluye el altamente variable largo del hocico, para llevar a cabo comparaciones interespecíficas.

Estudí la alometría evolutiva en los tres conjuntos de especies descritos anteriormente: 1) conjunto completo, 2) solo especies metamórficas y 3) taxones metamórficos excluyendo especies pequeñas. Cada variable fue analizada utilizando dos métodos comparativos filogenéticos: contrastes filogenéticos comparativos (PICs por su sigla en inglés, phylogenetic independent contrasts; Felsenstein 1985) y cuadrados mínimos generales filogenéticos (PGLS por su sigla en inglés, phylogenetic general least squares; Martins y Hanse 1997; Rohlf 2001), siendo ambos adecuados para lidiar con la falta de independencia de los datos filogenéticos (Rohlf 2001; Garland et al. 2005). Llevé a cabo estos análisis para cada una de las tres topologías completamente resueltas.

Calculé los PICs estandarizados de los logaritmos naturales de los datos usando el paquete *ape* (Paradis et al. 2004) para R y chequeé la correcta estandarización, como sugieren Garland et al. (1992), con la función *caic.diagnostic* del paquete *caper* (Orme et al. 2013). Posteriormente, llevé a cabo regresiones de cuadrados mínimos ordinarias de los PICs estandarizados utilizando como variables independientes a los PICs estandarizados de los proxies de tamaño corporal (i.e., SL-r y Cerebral-r para el techo craneano y SL-p y Cerebral-p para el paladar). Las regresiones fueron forzadas al origen de coordenadas, como explica Garland et al. (1992) que es lo correcto para PICs.

Siguiendo la ecuación alométrica linealizada $\log Y = k \log X + b$ que describe cómo una variable dependiente Y varía según una referencia independiente de tamaño

(X), la pendiente (k) calculada en cada una de las regresiones representa el coeficiente alométrico evolutivo para cada variable dependiente evaluada (Huxley 1932). Para evaluar los patrones alométricos de manera estadística, calculé los intervalos de confianza de 95% de los coeficientes alométricos mediante métodos de remuestreo (Kowalewski and Novack-Gottshall 2010). Los intervalos de confianza que incluyen al valor 1 indican isometría, mientras que aquellos mayores o menores a 1 indican alometría positiva o negativa, respectivamente.

Regresiones de PGLS bajo un modelo evolutivo browniano fueron llevadas a cabo para los ln de las variables morfológicas contra los ln de los proxies de tamaño corporal utilizando el paquete caper para R (Orme et al. 2013). Los residuos fueron calculados en cada regresión por PGLS. Los residuos de las especies pequeñas fueron calculados para todos los análisis, incluso cuando fueron excluidas del PGLS. Boxplots de los residuos fueron generados para visualizar desviaciones.

Como Blomberg et al. (2012) demostraron, la pendiente de una regresión de cuadrados mínimos ordinarios de los PICs forzada por el origen es idéntica a la que se obtiene por PGLS bajo un modelo browniano. A pesar de la redundancia de estos métodos para calcular el valor de la pendiente, ambos fueron utilizados porque se complementan en los análisis que los subsiguen: mientras que el método de PICs permite un display gráfico de la regresión y el cálculo de los intervalos de confianza, los residuos obtenidos del PGLS representan a cada especie, por lo que su interpretación es más sencilla que la de los residuos de los PICs.

Para estudiar la alometría ontogenética de cada variable en *Micromelerpeton*, llevé a cabo regresiones de cuadrados mínimos ordinarias de los ln de las variables sobre los ln de los proxies de tamaño corporal (i.e., SL-r y Cerebral-r) y calculé los

intervalos de confianza de 95% de los coeficientes alométricos (i.e., las pendientes) mediante métodos de remuestreo. Los patrones alométricos fueron inferidos a partir de los intervalos de confianza de la misma manera que en el estudio evolutivo.

Resultados

Análisis del morfoespacio— Los primeros tres PCs del PCA dan cuenta del 59,5% de la varianza (PC1: 34,6%; PC2: 15,5% y PC3: 9,4 %). Las especies metamórficas más pequeñas de disorfoideos (i.e., *Amphibamus*, *Doleserpeton*, y *Apateon gracilis*) no se observan en áreas marginales de los submorfoespacios formados por PC1-PC2 y PC1-PC3 (Fig. 6.4). A su vez, estas especies no se recuperan como outliers respecto a las distancias euclidianas entre las coordenadas de forma y la configuración consenso ni entre las primeras y a la configuración reconstruida para el último ancestro común del clado (Fig. 6.5).

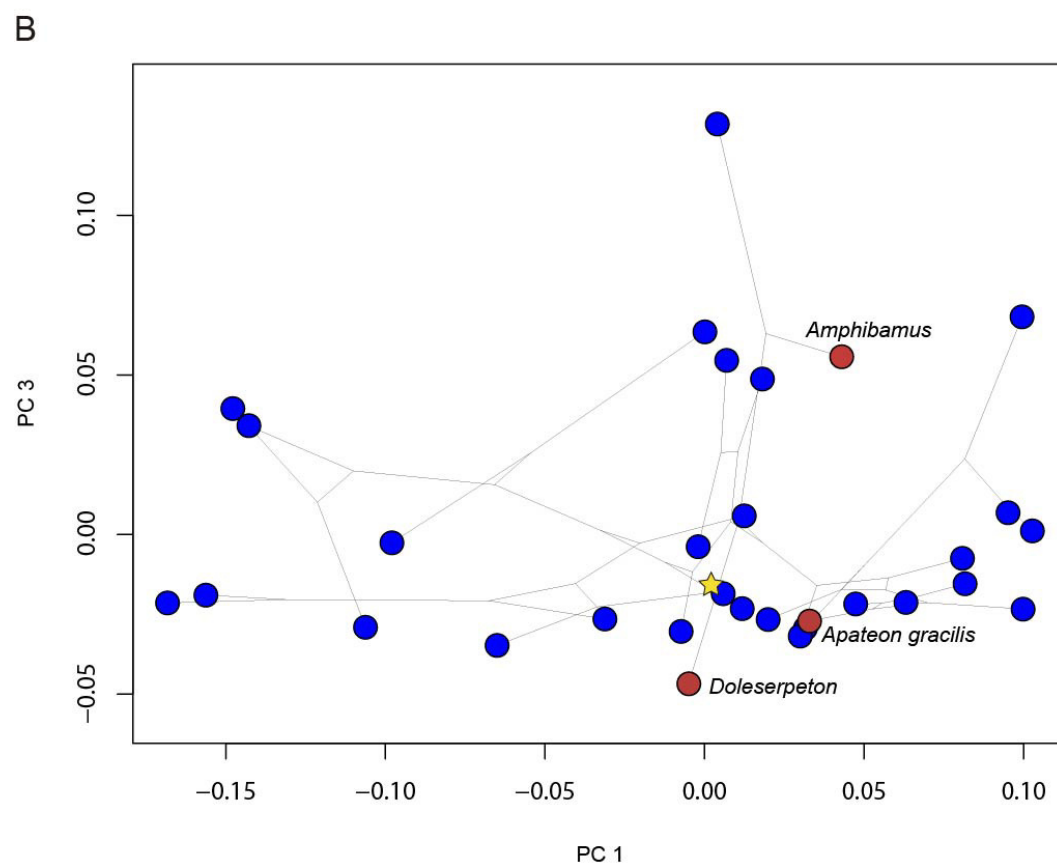
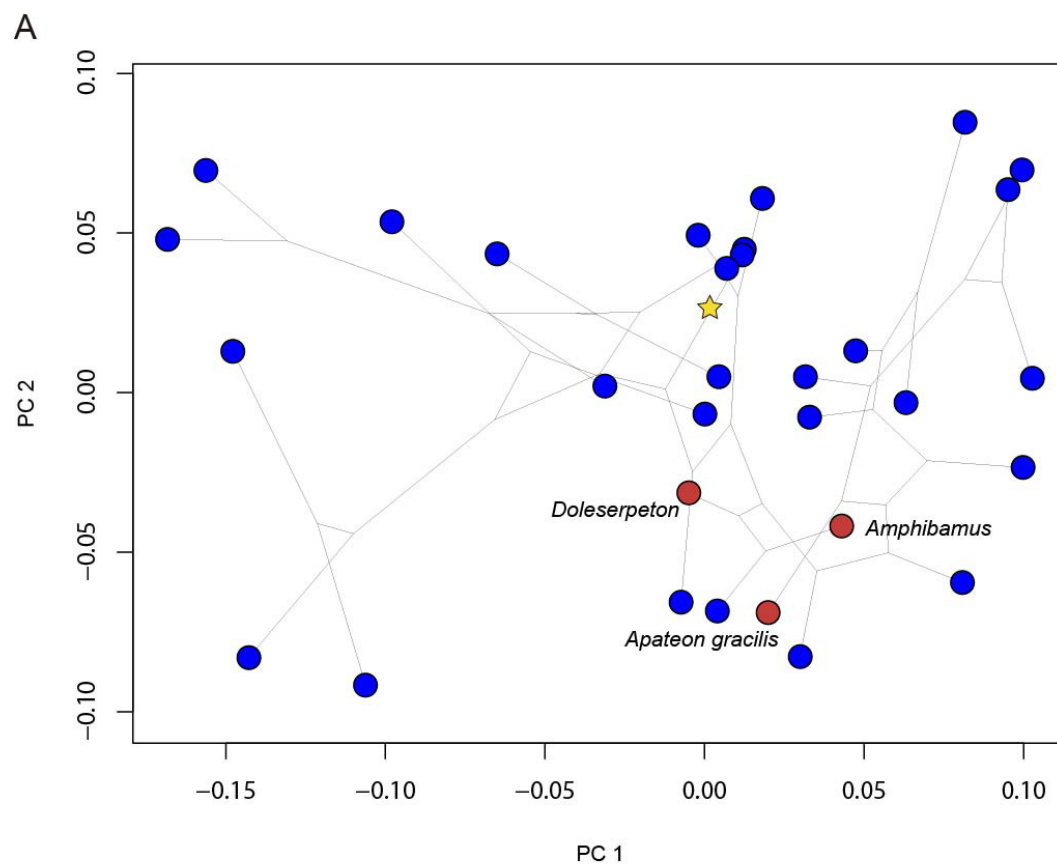


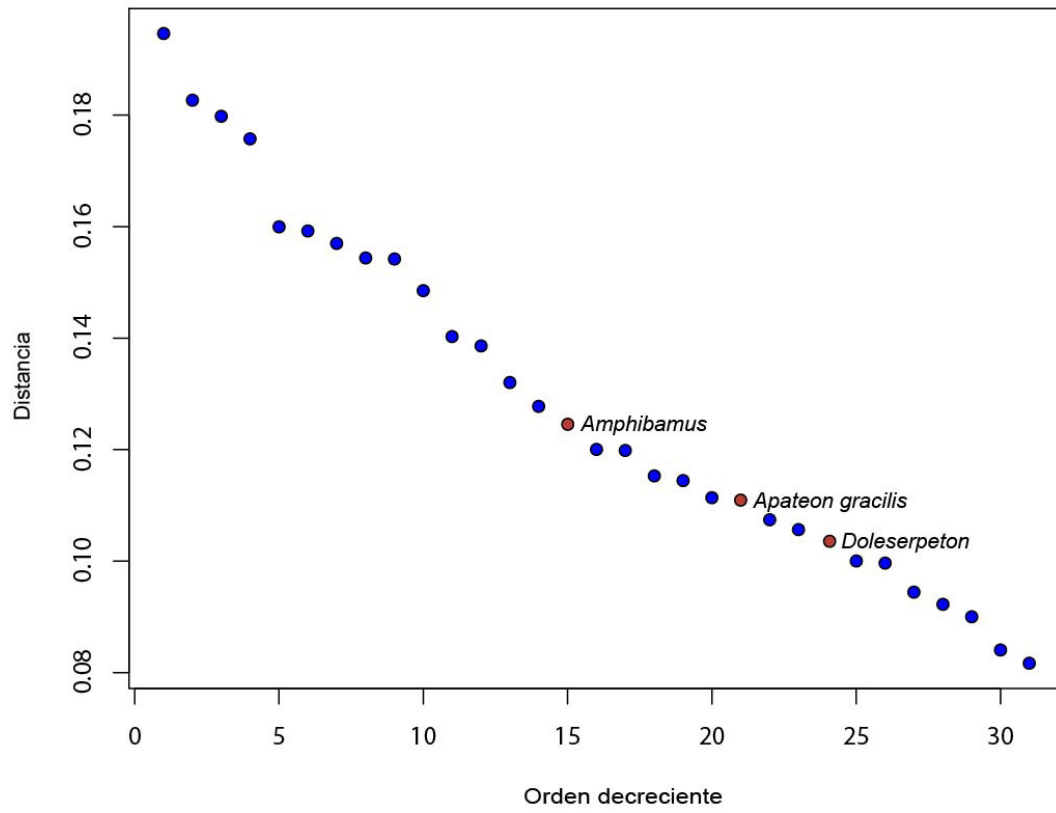
Figura 6.4. Filomorfoespacios reducidos (A) PC1-PC y (B) PC1-PC3. Las especies metamórficas más pequeños se indican en rojo y el ancestro disorofoideo en amarillo.

Análisis morfogeométrico de alometría evolutiva— Los resultados de las regresiones por PGLS de los tres sets de datos utilizando las tres topologías filogenéticas se presentan en la tabla 6.3. En todos los casos, las regresiones son significativas ($p<0,05$) y explican entre el 10% y el 18% de la varianza. Las grillas de deformación correspondiente a distintos valores de lnCS sobre los vectores de regresión (Figs. 6.6-6.7) muestran el mismo patrón de cambio de forma para todos los casos evaluados: a menores tamaños corporales, el hocico se acorta y las órbitas se elongan. Más sutil es el ensanchamiento y alargamiento de la región postorbital. Por su parte, en el análisis de las distancias euclidianas entre las configuraciones de forma observadas y esperadas para cada regresión, las especies pequeñas nunca se recuperan como outliers.

Tabla 6.3. Resultados de la regresión de las formas de las especies sobre ln CS (i.e., alometría evolutiva) por PGLS.

	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Set total	0,1	0,02
Sin especies neoténicas	0,15	0,01
Sin especies neoténica ni metamórficas más pequeñas	0,18	0,01

A



B

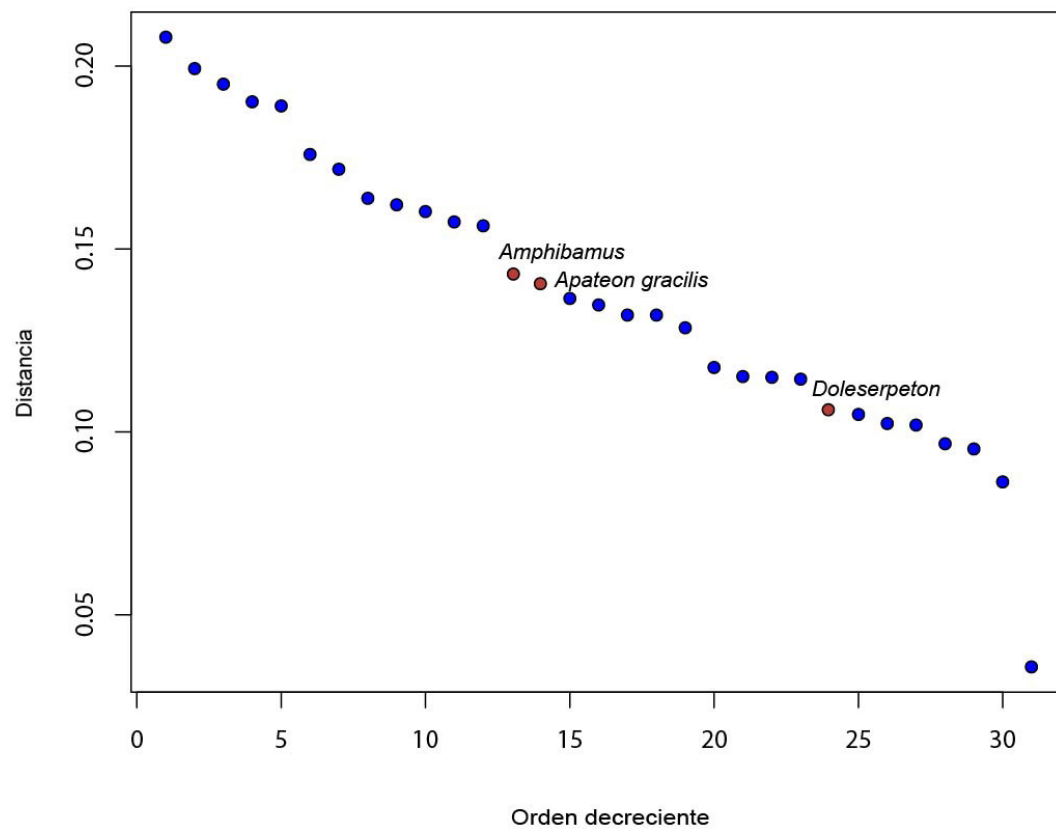


Figura 6.5. Distancias euclidianas en el morfoespacio de cada una de las especies respecto a (A) la configuración consenso y (B) la configuración reconstruida para el ancestro disorofoideo (ordenadas de forma decreciente). Las especies metamórficas más pequeños se indican en rojo.

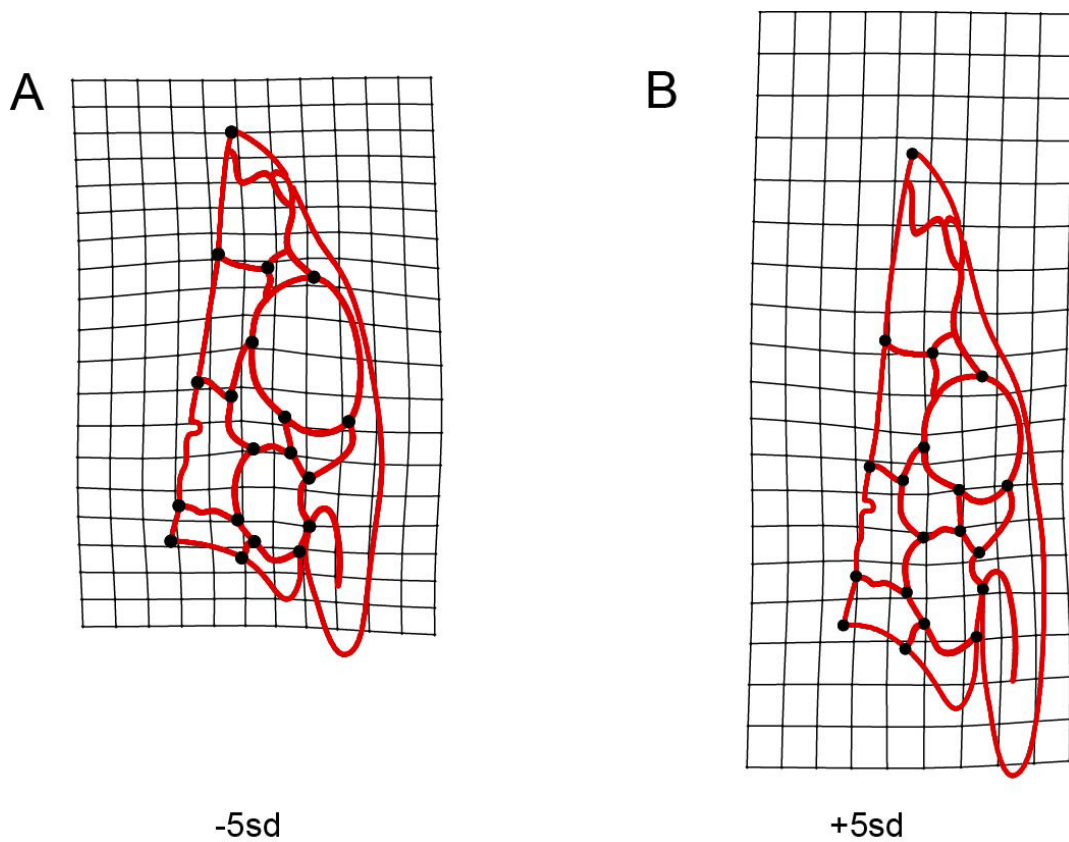
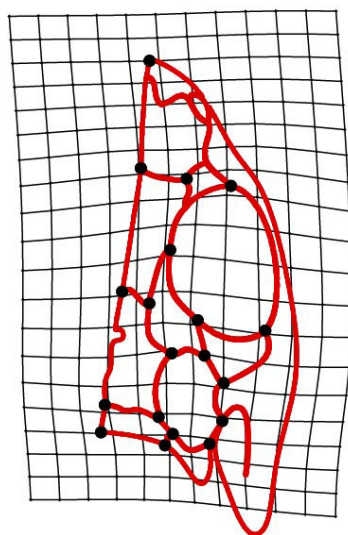


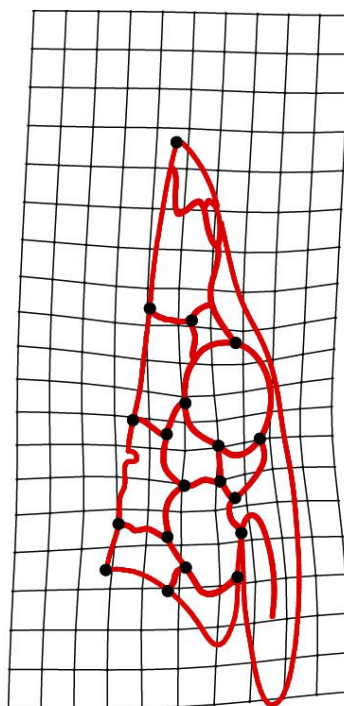
Figura 3.18. Visualización de la alometría evolutiva craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Resultados correspondientes al set total de especies.

A



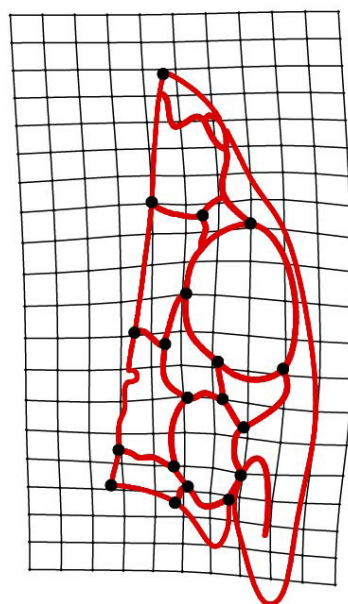
-5sd

B



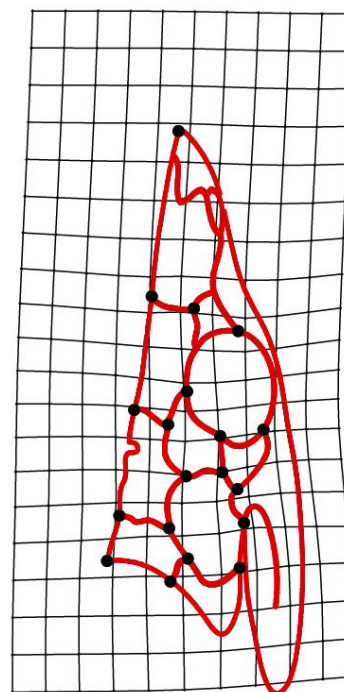
+5sd

C



-5sd

D



+5sd

Figura 6.7. Visualización de la alometría evolutiva craneana estimada mediante la regresión de forma sobre $\ln$ CS. Las grillas muestran la deformación entre la forma media y diferentes múltiplos de desvíos estándar (sd) de $\ln$ CS sobre el vector alométrico. Resultados correspondientes a los sets sin especies neoténicas (A-B) y sin especies neoténicas ni metamórficas más pequeñas (C-D).

Análisis de alometría lineal evolutiva y ontogenética— Los resultados de los análisis alométricos se muestran en la Tabla 6.4. Estos resultados fueron obtenidos utilizando el largo del cráneo (SL-r y SL-p) como proxy del tamaño corporal para los análisis de Sn-A, SnL-r, SnL-p y Sn-Pt. El resto de las variables fueron analizadas utilizando como proxies a Cerebral-r y Cerebral-p, para el techo craneano y el paladar respectivamente.

Tabla 6.4. Resultados de las regresiones lineales. A nivel evolutivo, en el cual los análisis fueron llevados a cabo utilizando tres topologías filogenéticas ligeramente distintas, se reporta solo un resultado representativo para cada variable. Las tendencias alométricas son solo interpretadas si los PICs correspondientes fueron adecuadamente estandarizados y el R^2 es mayor a 0,7. Todas las regresiones presentaron $p < 0,05$. Abreviaturas: N, número de especímenes; IC, intervalo de confianza.

	Set total de especies de Dissorophoidea						Sin especies neoténicas					Sin species neoténicas y metamórficas más pequeñas					<i>Micromelerpeton</i>							
	<i>N</i>	<i>R</i> ²	IC		Alometría		<i>N</i>	<i>R</i> ²	IC		Alometría	<i>N</i>	<i>R</i> ²	IC		Alometría	<i>N</i>	<i>R</i> ²	IC		Alometría			
Techo craneano																								
Sn-A	29	0,97	0,92	–	1,10	=	19	0,97	0,87	–	1,11	=	16	0,95	0,84	–	1,20	=	32	0,98	1,05	–	1,11	+
SnL-r	31	0,90	1,05	–	1,26	+	21	0,90	0,99	–	1,25	=	18	0,85	0,92	–	1,26	=	38	0,94	1,03	–	1,17	+
OrL	31	0,90	0,77	–	0,98	–	21	0,90	0,73	–	0,99	–	18	0,86	0,60	–	0,89	–	28	0,98	0,94	–	1,05	=
Or-No	29	0,38	0,40	–	1,29		19	0,37	0,34	–	1,44		16	0,22	0,22	–	1,65		23	0,82	0,77	–	1,13	=
NoL	29	0,47	0,51	–	1,53		19	0,44	0,22	–	1,59		16	0,65	0,78	–	1,83		23	0,67	0,72	–	1,34	
FrL	29	0,85	0,79	–	1,07	=	19	0,85	0,59	–	1,00	–	16	0,78	0,35	–	1,01	=	21	0,89	0,94	–	1,29	=
PaL	29	0,89	0,85	–	1,12	=	20	0,91	0,84	–	1,10	=	17	0,89	0,83	–	1,24	=	16	0,95	0,85	–	1,05	=
PpL	29	0,82	1,04	–	1,54	+	20	0,90	1,14	–	1,66	+	17	0,87	1,14	–	1,78	+	15	0,86	0,61	–	0,93	–
PosSW_I	30	0,95	0,99	–	1,23	=	20	0,94	0,99	–	1,29	=	17	0,93	0,98	–	1,39	=	11	0,97	0,70	–	0,89	–
PosSW_II	30	0,95	0,99	–	1,25	=	20	0,94	0,98	–	1,31	=	17	0,91	0,97	–	1,39	=	16	0,91	0,71	–	0,96	–
IOW	30	0,80	0,91	–	1,42	=	20	0,79	0,93	–	1,58	=	17	0,69	0,85	–	1,59		25	0,87	0,58	–	0,79	–
StL	30	0,93	0,93	–	1,18	=	21	0,94	0,95	–	1,22	=	18	0,91	0,93	–	1,18	=	14	0,89	0,77	–	1,26	=
StW	30	0,91	0,99	–	1,34	=	21	0,91	1,00	–	1,43	+	18	0,87	0,96	–	1,49	=	14	0,91	0,80	–	1,14	=

NaL	30	0,86	0,98	–	1,33	=	20	0,87	0,96	–	1,38	=	17	0,81	0,83	–	1,44	=	20	0,91	0,94	–	1,28	=
PosSL	28	0,94	0,99	–	1,24	=	18	0,93	0,95	–	1,29	=	16	0,95	1,12	–	1,37	+	28	0,98	0,95	–	1,06	=
FrWmin	29	0,86	1,02	–	1,38	+	19	0,85	0,97	–	1,42	=	16	0,79	0,92	–	1,37	=	19	0,84	0,70	–	1,00	–
FrW	28	0,84	0,92	–	1,34	=	18	0,81	0,83	–	1,41	=	15	0,70	0,71	–	1,12		11	0,95	0,60	–	0,81	–
PaW	28	0,91	0,86	–	1,16	=	19	0,90	0,83	–	1,20	=	16	0,89	0,83	–	1,26	=	13	0,73	0,37	–	0,80	–
PpW	29	0,92	0,87	–	1,11	=	20	0,92	0,87	–	1,17	=	17	0,89	0,86	–	1,27	=	11	0,81	0,54	–	1,11	=
TaW	26	0,93	0,97	–	1,25	=	17	0,92	0,93	–	1,32	=	14	0,89	0,88	–	1,50	=	11	0,95	0,78	–	1,04	=
PreFrL	27	0,37	0,42	–	0,97		19	0,36	0,32	–	1,05		16	0,28	0,13	–	1,20		14	0,52	0,33	–	1,40	
PosFrL	29	0,53	0,51	–	1,08		19	0,66	0,45	–	1,22		16	0,50	0,28	–	0,87		16	0,54	0,22	–	1,02	
Paladar																								
SnL-p	19	0,96	1,03	–	1,24	+	12	0,97	0,99	–	1,24	=	10	0,95	0,94	–	1,36							
Sn-Pt	19	0,92	0,96	–	1,29	=	12	0,94	0,92	–	1,27	=	10	0,89	0,74	–	1,28							
Pt,paL	19	0,77	0,65	–	1,17	=	12	0,75	0,56	–	1,22	=	10	0,79	0,65	–	1,43	=						
Pt,paW	19	0,87	0,98	–	1,30	=	12	0,92	1,03	–	1,35	+	10	0,88	1,03	–	1,58	+						
Pt,poL	17	0,78	0,67	–	1,34	=	10	0,84	0,54	–	1,25	=	8	0,74	0,32	–	0,98	–						
Pt,poW	17	0,82	0,92	–	1,40	=	10	0,92	0,94	–	1,48	=	8	0,90	0,90	–	1,75							
IVL	19	0,99	0,92	–	1,04	=	12	0,99	0,91	–	1,04	=	10	0,98	0,90	–	1,08	=						
IVW	19	0,86	0,78	–	1,06	=	12	0,88	0,83	–	1,13	=	10	0,77	0,67	–	1,30	=						
CPL	17	0,99	0,90	–	1,03	=	10	0,99	0,89	–	1,02	=	8	0,99	0,88	–	1,07							
CPW	19	0,73	0,76	–	1,25	=	12	0,76	0,65	–	1,27	=	10	0,54	0,45	–	1,14							

BL	19	0,95	0,96	–	1,20	=	12	0,96	0,96	–	1,21	=	10	0,94	0,90	–	1,26	=
BWant	19	0,91	0,78	–	0,98	–	12	0,92	0,77	–	0,97	–	10	0,87	0,72	–	1,13	=
BWpost	18	0,90	0,70	–	0,86	–	11	0,92	0,68	–	0,83	–	9	0,88	0,70	–	1,00	–
BWmin	19	0,84	0,62	–	0,85	–	12	0,89	0,60	–	0,82	–	10	0,80	0,51	–	0,98	–

Alometrías evolutivas— Los PICs fueron adecuadamente estandarizados utilizando los árboles unimétricos, excepto para algunas pocas variables del paladar donde solo especies metamórficas no pequeñas fueron tenidas en cuenta para los cálculos. En el análisis de todos los sets de datos, la mayoría de las variables mostraron un buen ajuste al modelo lineal (i.e., R^2 mayor a 0,7). En comparación, una menor cantidad de variables presentaron un buen ajuste cuando sólo taxones metamórficos no pequeños fueron tenidos en cuenta, probablemente por el tamaño muestral reducido. Las tendencias cualitativas alométricas resultantes de estos análisis prácticamente no se vieron afectadas por la topología usada para resolver las politomías mencionadas anteriormente. Cuando las alometrías sí variaron según la topología utilizada, tomé en cuenta los resultados de la mayoría y son los que reporto en la Tabla 6.4. Solo se reportan los casos en que los PICs fueron adecuadamente estandarizados.

La mayoría de las variables resultaron isométricas en los análisis del set total de datos. Alometría positiva fue recuperada para el hocico en vista dorsal y palatal (i.e., SnL-r y SnL-p, respectivamente), PpL, y FrWmin. En cambio, el largo de la órbita y el ancho del “basal plate” (i.e., BWant, BWmin y BWpost) mostraron alometría negativa. Estos mismos patrones alométricos se recuperaron al excluir las especies neoténicas de los análisis. Una excepción que merece ser mencionada es la del largo del hocico (i.e., SnL-r y SnL-p), variable que fue recuperada como isométrica en vez de alométrica positiva, lo cual es consistente con la exclusión de un número considerable de especies de hocico corto como los branquiosáuridos. Con la exclusión posterior de las especies metamórficas pequeñas (i.e., *Amphibamus*, *Apateon gracilis* y *Doleserpeton*), se recuperaron los mismos patrones alométricos para la mayoría de las variables con un buen ajuste lineal.

Los boxplots de los residuos del PGLS mostraron que las especies más pequeñas de disorfoideos no fueron outliers para ninguna de las variables estudiadas en ninguno de los análisis basados en los diferentes sets de datos y topologías. En otras palabras, las especies pequeñas no presentaron desviaciones notorias de la tendencia del clado.

Comparaciones entre las alometrías evolutivas y ontogenéticas— Cuando el set total de especies fue analizado, 9 de las 18 variables del techo craneano que presentaron un buen ajuste al modelo lineal mostraron la misma tendencia alométrica en la ontogenia de *Micromelerpeton*. Cuando se usó el set de datos que solo incluye a las especies metamórficas, la correspondencia entre las tendencias alométricas evolutivas y ontogenéticas fue de 8 sobre 18, mientras que cuando se excluyeron las pequeñas especies metamórficas, fue de 8 sobre 16.

Discusión

En el capítulo anterior presenté un marco concreto para el estudio de la miniaturización morfológica con el fin de entender su impacto a nivel macroevolutivo. En particular, propuse testear por diferentes tipos de discontinuidades morfológicas y, una vez identificadas, discutir cómo se relaciona su evolución con la reducción del tamaño corporal. El establecer que la reducción del tamaño corporal es la causa de los cambios en morfológicos es difícil y no siempre posible, especialmente si se considera que la aparición evolutiva de estos rasgos no requiere necesariamente una reducción de tamaño corporal y, por otro lado, el esqueleto adulto de las formas miniaturizadas, así como de las formas no miniaturizadas, es el resultado de constraints filogenéticos y ontogenéticos y modificaciones funcionales mediados por selección natural (Hanken

1983, 1984; Trueb y Alberch 1985). Esto implica que un análisis riguroso de la relación entre la reducción filética del tamaño corporal y el cambio morfológico debe considerar tanto a la ontogenia como a la filogenia.

El tener en cuenta la posición filogenética de las especies de pequeño tamaño o clados de dichas especies es esencial para distinguir rasgos derivados que pueden ser potencialmente el resultado de la miniaturización de aquellas sinapomorfías que preceden la reducción de tamaño. En este sentido, el uso de un marco filogenético explícito permite evaluar si las características distintivas de las formas pequeñas son extrapolaciones a tamaños muy pequeño de tendencias que ya están presentes en el clado, se desvían de dichas tendencias como cuando se alcanza un tamaño funcional mínimo, o representan estructuras completamente nuevas. Asimismo, el marco filogenético puede llegar a ser relevante para entender las respuestas diferenciales a la reducción de tamaño de taxones cercanamente emparentados. En este sentido, Yeh (2002), en su estudio de la miniaturización en anuros, sugiere que la resistencia de ciertos clados (e.g., algunos dendrobátidos miniatura) a los patrones típicos de evolución podría deberse a su origen a partir de ancestros miniaturizados.

Como se comentó en el capítulo anterior, los adultos de los tetrápodos miniaturizados se asemejan frecuentemente a estadios juveniles de especies relacionadas de mayor tamaño en muchos rasgos (Hanken y Wake 1993). Esta semejanza puede deberse tanto a la retención de rasgos juveniles de la ontogenia ancestral (i.e., pedomorfosis), la cual resulta de los mecanismos de truncamiento ontogenético, como a la extensión de la trayectoria ontogenética ancestral donde los rasgos juveniles son alcanzados secundariamente (e.g., osificación reducida por reabsorción). La distinción entre estas dos vías del desarrollo es relevante porque implican que los patrones ancestrales se encuentran ampliamente conservados o han

sufrido modificaciones fundamentales, respectivamente (Hanken 1993). Además, mientras la pedomorfosis se relaciona con las causas de la reducción de tamaño, los rasgos juveniles secundarios pueden llegar a ser consecuencias de esta reducción.

En este capítulo pongo a prueba la miniaturización morfológica en el clado de temnospóndilos disorofoideos siguiendo estos lineamientos. En disorofoideos, se ha considerado que la anatomía craneana de las formas más pequeñas ha sido afectada por miniaturización debido a la necesidad de acomodar los proporcionalmente amplios ojos, cerebro y cápsulas óticas (Schoch 2012). En este sentido, la reducción extrema del tamaño en tetrápodos se correlaciona usualmente con nuevas morfologías craneanas relacionadas al incremento del tamaño relativo de órganos del sistema nervioso y los sentidos, las cuales han sido interpretadas como necesarias para mantener la eficiencia funcional con tamaños corporales muy pequeños (Hanken y Wake 1993). Sin embargo, los disorofoideos más pequeños no presentan mayores rearrreglos del techo craneano ni el desplazamiento ventromedial del suspensorio (i.e., verticalización), como sí sucede en los anuros y salamandras miniaturizadas como resultado de "packaging effects" (Hanken 1984; Yeh 2002). En cambio, la disposición típica de temnospóndilos de los elementos dérmicos craneanos se conserva incluso en los tamaños craneanos mínimos. Por otro lado, los análisis cuantitativos llevados a cabo en este capítulo tampoco muestran que la morfología craneana de las especies metamórficas más pequeñas sea globalmente discontinua respecto a la del resto del clado, sugiriendo que la morfología es altamente conservada dentro del clado incluso en tamaños pequeños, ya que: 1) estas especies no fueron recuperadas como outliers en el morfoespacio (Fig. 6.4); 2) no se desvían de la tendencia alométrica de la forma craneana (i.e., aquella evaluada por morfometría geométrica); 3) la mayoría de las variables unimétricas evaluadas fueron recuperadas como isométricas en disorofoideos (Tabla 6.4) y las especies en cuestión no

muestran desviaciones de esta tendencia. La configuración del paladar también parece ser conservada en disorofoides, pero con dos excepciones notables: *Doleserpeton* y branquiosáuridos. *Doleserpeton* se diferencia de otros disorofoides al poseer un ectopterigoides muy reducido o ausente (Sigurdson y Bolt 2010; Fig. 6.8). En este trabajo, fui incapaz de evaluar cuantitativamente la alometría evolutiva de estos huesos porque los mismos se preservan pobremente en la mayoría de los especímenes estudiados. Sin embargo, *Platyrhinops*, una forma cercanamente emparentada a *Doleserpeton*, y otros anfibámidos tienen ectopterigoides pequeños en comparación con los de disorofoides más lejanamente emparentados. Esto sugiere que la reducción en tamaño de los ectopterigoides en *Doleserpeton* puede deberse a la extrapolación de esta tendencia. En el caso de los branquiosáuridos *Apateon caducus* y *A. pedestris*, los únicos dos temnospóndilos de los cuales se conocen secuencias de osificación temprana, los ectopterigoides son los últimos elementos palatales en formarse (Schoch 1992, 2002); por lo tanto, la reducción e incluso ausencia de los ectopterigoides puede ser interpretada como pedomórfica. Por su parte, los branquiosáuridos presentan una morfología del paladar marcadamente distintiva en la cual el ectopterigoides y la mayor parte del palatino no están en contacto con la maxila. Sin embargo, este arreglo es simplesiomórfico para Branchiosaridae y presente tanto en formas pequeñas como grandes; asimismo, se ha sugerido que esta morfología forma parte de un complejo adaptativo para la alimentación por filtración junto con los dentículos branquiales con forma de cepillo (Schoch y Milner 2008). En resumen, las morfologías palatales novedosas de *Doleserpeton* y branquiosáuridos no parecen ser el resultado de la reducción de tamaño, sino que podrían estar relacionadas con un truncamiento ontogenético y adaptación. Por lo tanto, como sucede con el techo craneano, no hay rearreglos en el paladar que constituyan una discontinuidad morfológica, ya sean

relacionados o no a constraints del sistema nervioso, que puedan ser entendidos inequívocamente como consecuencia de la reducción de tamaño.

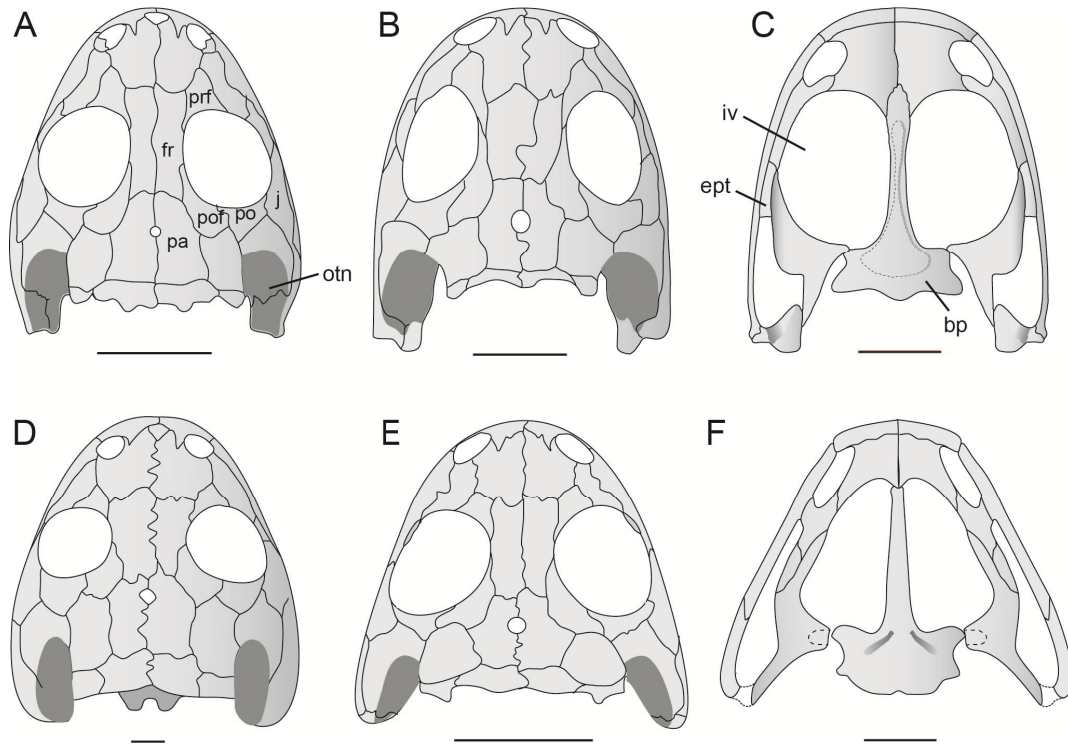


Figura 6.8. Cráneos de dissorophoideos seleccionados (modificados de Schoch y Milner 2014) con referencias anatómicas relevantes. (A) *Doleserpeton* en vista dorsal. (B-C) *Amphibamus* en vista dorsal y palatal. (D) *Tersomius texensis*, un amphibámido de gran tamaño, en vista palatal. (E) *Apateon gracilis* en vista dorsal. (F) *Apateon pedestris*, un branchiosaurio neoténico, en vista palatal. Escala: 5 mm. Abreviaturas: bp, basal plate; ept, ectopterigoide; fr, frontal; iv, vacuidad interpterigoidea; j, yugal; otn, escotaduras óticas; pa, parietal; po, postorbital; pof, postfrontal; prf, prefrontal.

El análisis de las alometrías lineales me permitió testear discontinuidades morfológicas más sutiles del dermatocráneo. Debido a lo documentado en tetrápodos miniatura y en especial en anuros y salamandras miniatura (ver capítulo 5), me concentré en evaluar discontinuidades en variables que podrían reflejar constraints impuestos por la miniaturización en ojos, cerebro y cápsulas óticas. Para estas variables,

se esperaba obtener patrones de alometría evolutiva negativa, indicando que estas estructuras son proporcionalmente más amplias en formas pequeñas. Por otro lado, desvíos positivos de este patrón (i.e., residuos grandes positivos; discontinuidad de tipo 2) a) para las especies pequeñas indicarían que se ha alcanzado un tamaño mínimo funcional para estas estructuras.

Estudios previos han propuesto que los temnospóndilos pequeños tienen órbitas "oversized", un producto de los huesos circumorbitales rudimentarios, para acomodar los ojos proporcionalmente muy grandes (Schoch y Rubidge 2005; Schoch 2012a). De manera acorde, las vacuidades interpterigoideas documentadas en las formas pequeñas, que resultan de los elementos palatales reducidos, han sido asociadas con músculos oculares correspondientemente más grandes (Milner 1988; Schoch y Rubidge 2005). En este trabajo, efectivamente recuperé alometría negativa (tanto en el análisis lineal como en el morfogeométrico) para el largo de las órbitas en disororfoideos, lo que indica que las formas de pequeño tamaño presentan órbitas proporcionalmente más grandes (aunque no necesariamente debido a huesos pre- y postorbitales proporcionalmente más pequeños, dado que su tamaño no correlacionó con el tamaño del cráneo). Sin embargo, el largo y ancho de las vacuidades interpterigoideas escaló isométricamente respecto al tamaño del cráneo. Dado que el tamaño de la órbita no se correlaciona con el del anillo esclerótico, al menos en *Micromelerpeton* (Witzmann y Pfretzschner 2003), siendo el último un mejor indicador del tamaño del ojo, el tamaño de la órbita no es por sí solo un buen proxy del tamaño del ojo; por lo tanto, considero que no hay evidencia suficiente para sostener una correlación entre ojos proporcionalmente más grandes y un decrecimiento del tamaño del cráneo.

En mis análisis de las proporciones de la caja craneana, FrW (Fig. 3) escaló con alometría positiva respecto al tamaño corporal cuando todas las especies fueron

consideras e isométricamente cuando solo se incluyeron las metamórficas; por su parte, BW_{ant} y BW_{min} (Fig. 3) presentaron una alometría negativa para el set de datos totales y en el que se excluyeron las especies neoténicas e isometría cuando las especies metamórficas más pequeñas fueron también dejadas de lado. El último resultado es consistente con la tendencia conservada dentro de tetrápodos de cerebros más grandes en formas más pequeñas que resulta de constraints de tamaño; sin embargo, la especies más pequeñas que fueron evaluadas para este carácter (i.e., *Amphibamus* y *Doleserpeton*) no se desviaron significativamente de la tendencia general, lo cual indica que su morfología no fue afectada por limitaciones extra de tamaño. Adicionalmente, un basal plate amplio puede ser interpretado como pedomórfico ya que estudios cualitativos de la ontogenia de *Micromelerpeton* (Boy 1995) y *Acheloma dunni* (Maddin et al. 2010), un disorfoideos de gran tamaño, muestran que esta estructura presenta un patrón alométrico negativo durante el desarrollo.

Con respecto al tamaño de las cápsulas óticas, el proxy (BW_{post}, Fig. 6.3) mostró el patrón alométrico negativo esperado, lo cual indica que las cápsulas óticas tienden efectivamente a ser proporcionalmente más grandes en especies pequeñas, aunque ni *Dolersepeton* ni *Amphibamus* se desviaron de la tendencia general del clado. Sin embargo, como en el caso de las otras variables relacionadas al ancho del basal plate (i.e., BW_{ant} y BW_{min}, proxies del ancho de la caja craneana), un BW_{post} proporcionalmente alto pareciera ser un rasgo pedomórfico.

Otro órgano crítico que se ha propuesto que impone cambios morfológicos en el cráneo bajo miniaturización en temnospóndilos es el sistema timpánico-estapedial (Schoch y Rubidge 2005; Schoch 2012a), cuya presencia se ha demostrado de manera convincente en disorfoideos de América del Norte por Bolt y Lombard (1985). En *Amphibamus* y *Doleserpeton*, el tímpano yace parcialmente dentro de una amplia

escotadura ótica, el cual ha sido descrito como expandido medialmente, derivando en un cráneo constreñido posteriormente (Schoch y Rubidge 2005). Según mis resultados, el ancho del cráneo al nivel de la articulación entre supratemporales y tabulares (i.e., PosSW_I, Fig. 3) es isométrico en disorfoideos, en lugar de ser positivamente alométrico como se esperaría de las escotaduras óticas expandidas medialmente de manera desproporcionada en las especies pequeñas. Por otro lado, no se encontró una relación entre el pequeño tamaño y el largo de la escotadura ótica (i.e., NoL).

Otros aspectos que han sido documentados en tetrápodos miniatura, principalmente en anuros y salamandras, son la osificación reducida y la hiperosificación, muchas veces coexistiendo en la misma estructura funcional como el cráneo (Hanken 1993). Debido a esto, propongo en el capítulo anterior testear por discontinuidades en el patrón de grado de osificación / tamaño corporal (i.e., un tipo de discontinuidad de tipo 2) c)). En el caso de los anfibámidos, el grado de osificación es difícil de interpretar en el contexto de un tamaño corporal pequeño porque este rasgo está aparentemente relacionado con su hábitat: los taxones terrestres son mucho más osificados que los branquiosáuridos acuáticos de tamaños similares, estando el neurocráneo, cápsulas óticas, cuadrados y centros vertebrales osificados solo en el primer grupo. Una dificultad adicional es que los individuos conocidos de *Amphibamus* han sido interpretados como formas juveniles postmetamórficas (Carroll 1964; Bolt 1979; Daly 1994; Anderson et al. 2008). En el caso de *Apateon gracilis*, la falta de osificación del neurocráneo y las cápsulas óticas puede ser interpretada tanto como una condición juvenil como debido al hábito más acuático que el resto de los anfibámidos. Por el contrario, *Doleserpeton* presenta un mosaico de diferentes grados de osificación, una situación similar a lo documentado en taxones miniaturizados vivientes (Hanken 1993). Mientras que los elementos dérmicos del cráneo y las cinturas son ligeros y las

superficies externas de los huesos dérmicos craneanos son más lisos que en cualquier otro anfibámidos, incluyendo al también pequeño *Amphibamus* (Sigurdson y Bolt 2010), la caja craneana y ciertas partes del esqueleto apendicular están muy osificados. De hecho, la caja craneana de *Doleserpeton* se encuentra más osificada que en cualquier otro anfibámidos, incluyendo *Pasawioops*, una forma de un tamaño mucho mayor (Fröbisch y Reisz 2008). Asimismo, tanto el proótico como el opistótico están osificados, mientras que en otros anfibámidos más grandes como *Micropholis* y *Tersomius*, solo el opistótico está presente (Carroll 1964; Schoch y Rubidge 2005). Adicionalmente, en algunos especímenes de *Doleserpeton*, el extremo distal del húmero está muy osificado (Sigurdson y Bolt 2010), a diferencia del resto de los anfibámidos conocidos. Esta variación en el grado de osificación no ha sido descrita ni para *Amphibamus* ni para *Apateon gracilis*.

Pedomorfosis, miniaturización y evolución morfológica

Cuando la trayectoria ontogenética de los disorfoideos es tomada en cuenta, la morfología de los disorfoideos metamórficos pequeños se asemeja claramente a la de los estadios inmaduros de los taxones de mayor tamaño, incluyendo rasgos que han sido asociados previamente con miniaturización. Dada la extensión de esta similitud, un truncamiento de la trayectoria ontogenética ancestral que resulta en rasgos pedomórficos parece ser la explicación más parsimoniosa para este patrón (aunque una posibilidad alternativa fue considerada anteriormente en este capítulo). En este contexto, la pedomorfosis podría no haber estado restringida a los branquiosáuridos y micromelerpetontidos neoténicos entre los disorfoideos. En contraste con propuestas previas, una ornamentación craneana pobre, huesos dérmicos delgados y algunos huesos

dérmicos craneanos rudimentariamente desarrollados en los disorofoides metamórficos pequeños fueron recuperados aquí como pedomórficos y no como consecuencia de miniaturización. Los primeros dos rasgos son consistentes con pedomorfosis porque tanto la osificación como la ornamentación aumentan a lo largo de la ontogenia (Boy 1974; Schoch 1992) y no existe evidencia de reabsorción ósea en ningún taxón de temnospóndilo conocido. Huesos que están desarrollados rudimentariamente y que se asocian usualmente a miniaturización son los circumorbitales (i.e., prefrontal, postfrontal y postorbital), tabulares en el techo craneano y ectopterigoides en el paladar. Dado que estos huesos se forman tardíamente en la ontogenia de los branquiosáuridos *Apateon pedestris* y *A. caducus* (Schoch 1992, 2002), se espera que bajo truncamiento ontogenético sean relativamente más pequeños que otros huesos dérmicos que se forman más tempranamente, como frontales y parietales. Cápsulas óticas “oversized” también han sido relacionadas a miniaturización (Schoch y Rubidge 2005; Schoch 2012a) y, como se discutió anteriormente, son consistentes tanto con la tendencia general de tetrápodos de alometría negativa evolutiva, la cual también es recuperada para disorofoides, como la tendencia alométrica negativa ontogenética en temnospóndilos. Por lo tanto, cápsulas óticas expandidas no son necesariamente el resultado de un truncamiento precoz de la ontogenia, sino que también están relacionadas con la retención de un patrón ancestral conservado en tetrápodos. En base a comparaciones con juveniles de *Acheloma*, Maddin et al. (2010) propusieron de manera adicional que el campo dental de la placa basal del paraesfenoides restringido anteriormente, un basal plate más ancho que largo y un gap entre los exoccipitales y parietales son evidencias de pedomorfosis en anfibámidos. El hecho de que la mitad de las variables morfométricas del techo craneano que evalué presenten la misma tendencia alométrica a nivel evolutivo y ontogenético, incluso cuando los branquiosáuridos

neoténicos son excluidos de los análisis, aporta más evidencia respecto al carácter pedomórfico de los rasgos de disorfoideos metamórficos pequeños.

Los disorfoideos metamórficos de menor tamaño conocidos (i.e., *Dolesepeton*, *Amphibamus* y *Apateon gracilis*) se asemejan a anuros y salamandras miniaturizadas vivientes en que tienen una condición extendida de morfología pedomórfica. Sin embargo, las morfologías craneanas de estos temnospóndilos no coinciden con los rearrreglos craneanos radicales documentados en los grupos vivientes de anfibios, lo que indica que el impacto de la reducción de tamaño corporal fue menos extremo en temnospóndilos. Aunque esto se puede deber a una resistencia diferencial a los constraints impuestos por un pequeño tamaño corporal, una explicación más parsimoniosa es que la reducción de tamaño fue menos severa en temnospóndilos que en anfibios vivientes. De hecho, el largo del cráneo de los temnospóndilos más pequeños conocidos es de alrededor 20mm, mientras que el de los lisanfibios miniaturizados puede alcanzar los 2mm. Además, un estudio reciente sobre la evolución del tamaño del genoma en varios grupos de vertebrados vivientes y fósiles (Organ et al. 2016) mostró que los disorfoideos, así como también los otros pocos temnospóndilos considerados, tenían tamaños de genoma menores a los anuros y salamandras actuales; esto indica que los temnospóndilos eran tanto física como biológicamente más grandes que los batracios miniaturizados. En contraste con lo propuesto para anfibios vivientes, la reducción de tamaño corporal en disorfoideos puede no haber llegado al umbral a partir del cual la extrapolación de alometrías evolutivas y tamaños funcionales mínimos resultan en arreglos morfológicos novedosos.

A partir de lo expuesto, parecería que el truncamiento de la ontogenia ancestral, y no la miniaturización, habría sido el factor que jugó un rol predominante en la evolución morfológica de los disorfoideos pequeños. En este contexto, los procesos

heterocrónicos relacionados con el origen de los grupos vivientes de lisanfibios a partir de anfibámidos pequeños propuestos por Bolt (1979), Roček y Rage (2000), Boy y Sues (2002) y Schoch (2014b), entre otros, podrían deberse a una extrapolación de una tendencia ya presente en disorofoideos.

¿Miniaturización o heterocronía como el mayor factor en el origen de Lissamphibia?

La miniaturización ha sido invocada en el origen de los grupos vivientes de anfibios (lisanfibios) (Milner 1988; Schoch 1995). Esto ha sido propuesto como una explicación a los significativos cambios arquitecturales del cráneo y cintura pectoral, los cuales correlacionan con la pérdida de numerosos huesos dérmicos. De hecho, los tres clados de anfibios vivientes carecen de interclavículas en la cintura pectoral, así como también de postfrontal, postorbital, jugal, supratemporal y tabulares en el techo craneano, al menos como elementos discretos. Cuando se examinan solo las especies vivientes, este conjunto de elementos ausentes brinda un patrón distintivo que ha sido usado como fuente de codificación de caracteres en análisis filogenéticos, dando apoyo adicional a un escenario en el cual el supuesto ancestro común de los lisanfibios perdió estos elementos dérmicos presuntamente no de manera escalonada, sino de manera conjunta, sugiriendo un rearrreglo evolutivo de gran magnitud. La pérdida coordinada de muchos huesos no solo impulsó una hipótesis parsimoniosa, sino que también reveló un patrón que podría ser explicado por una hipótesis evolutiva atractiva: la de miniaturización.

Esta hipótesis de miniaturización surgió probablemente porque muchos lisanfibios son sustancialmente más pequeños que incluso los temnospóndilos de menor

tamaño (Amphibamidae, Branchiosauridae). Además, biólogos del desarrollo han propuesto una explicación para esta pérdida evolutiva de huesos. Se ha reportado que la formación de tejido óseo depende del tamaño de las poblaciones de células stem en la capa de tejido mesenquimal dentro de la cual se forman estos huesos (Atchley y Hall 1991). Por ejemplo, en el ratón, los centros de osificación de la mandíbula pueden formarse solamente si las condensaciones de células stem producen, mediante mitosis, tamaños poblacionales lo suficientemente grandes como para alcanzar un estado en los cuales pueden inicial el crecimiento de hueso. En un escenario de miniaturización, la reducción de tamaño podría haber reducido el número de células mesenquimáticas traspasando la condición en la cual son capaces de mantener condensaciones celulares operacionales, no pudiendo entonces formar ciertos centros de osificación. De esta forma, la pérdida de huesos no necesariamente tiene que haber sido seleccionada específicamente, sino que pudo haber sido una consecuencia secundaria de la reducción de tamaño corporal.

El descubrimiento y descripción anatómica de la cecilia stem *Eocaecilia micropodia* ha añadido nueva evidencia sustancial (Jenkins et al. 2007). Mientras que *Triadobatrachus*, el Anura stem geológicamente más antiguo y plesiomórfico, y las salamandras del stem *Karaurus* y *Kokartus* ya presentan la falta del set completo de huesos dérmicos craneanos (Skutschas y Martin 2011; Ascarrunz et al. 2016), *Eocaecilia* retiene la mayoría de estos elementos (Maddin y Anderson 2012). El arreglo y morfología de estos elementos indican que las cecílias del stem tenían un cráneo similar al de temnospóndilos luego de divergir del ancestro común con los Batrachia. Esta evidencia señala que la pérdida de los mismos huesos dérmicos del cráneo fue de manera asincrónica en cecílias y batracios, descartando la posibilidad de un evento

único de miniaturización en la evolución de los lisanfibios a partir de los temnospóndilos.

Un escenario alternativo puede ser propuesto en base a la evolución de las vías del desarrollo más que en las consecuencias morfológicas de la reducción extrema de tamaño. El estudio de la secuencia de osificación del temnospóndilo branquiosáuridos *Apateon* reveló similitudes notables con el desarrollo de salamandras basales vivientes, como la salamandra siberiana *Ranodon* (Schoch 2012a). En *Apateon*, los huesos dérmicos craneanos se desarrollan siguiendo una secuencia muy similar a la de salamandras. Vale destacar que los últimos huesos en formarse en el cráneo de *Apateon* se encuentran ausentes de manera consistente en salamandras y otros lisanfibios. Esto da sustento a un escenario alternativo al de miniaturización en el cual los huesos dérmicos se perdieron en la evolución de los lisanfibios debido a un truncamiento de la trayectoria ontogenética. Esta hipótesis de heterocronía es consistente con muchas otras observaciones de instancias de heterocronía y, por lo tanto, este mecanismo estuvo probablemente involucrado en el origen de los lisanfibios (Schoch 2014b).

Referencias bibliográficas

- Adams, D. C. y E. Otárola-Castillo. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric form data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:393–399.
- Anderson, J. S. 2007. Incorporating ontogeny into the matrix: a phylogenetic evaluation of developmental evidence for the origin of modern amphibians. Pp. 182–227 en J. S. Anderson and H. -D. Sues (eds.). *Major transitions in vertebrate evolution*. Indiana Univ. Press, Bloomington, USA.
- Anderson, J. S., R. R. Reisz, D. Scott, N. B. Fröbisch y S. S. Sumida. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453:515–518.
- Angielczyk, K. D. y M. Ruta. 2012. The roots of amphibian morphospace: a geometric morphometric analysis of Paleozoic Temnospondyls. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5:40–58.
- Ascarrunz, E., J.-C. Rage, P. Legendre y M. Laurin. 2016. *Triadobatrachus massinoti*, the earliest known lissamphibian (Vertebrata: Tetrapoda) re-examined by μ CT scan, and the evolution of trunk length in batrachians. *Contributions to Zoology* 85:201–234.
- Atchley, W. R. y B. K. Hall. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews* 66:101–157.

- Bauchot, R. 1978. Encephalization in vertebrates. *Brain, Behavior, and Evolution* 15:1–18.
- Blomberg, S. P., J. G. Lefevre, J. A. Wells y M. Waterhouse. 2012. Independent contrasts and PGLS regression estimators are equivalent. *Systematic Biology* 61:382–391.
- Bolt, J. R. 1969. Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science* 166:888–891.
- Bolt, J. R. 1979. *Amphibamus grandiceps* as a juvenile dissorophoid: evidence and implications. Pp. 529–563 en M. H. Nitecki (ed.). *Mazon Creek Fossils*. Academic Press, Nueva YorkUSA
- Bolt, J. R. 1991. Lissamphibian origins. Pp. 194–221 en H. –P. Schultze and L. Trueb, (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York, USA.
- Bolt, J. R. y R. E. Lombard. 1985. Evolution of the tympanic ear and the origin of frogs. *Biological Journal of the Linnean Society* 24:83–99.
- Bookstein, F. 1991. *Morphometric tolos for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bourget, H. y J. S. Anderson. 2011. A new Amphibamid (Temnospondyli: Dissorophoidea) from the Early Permian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:32–49.

- Boy, J. A. 1972. Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm, SW-Deutschland). Abhandlungen des hessisches Landes-Amtes für Bodenforschung 65:1–137.
- Boy, J. A. 1974. Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli; Karbon–Trias). Paläontologische Zeitschrift 48:236–268.
- Boy, J. A. 1986. Studien über die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli) 1. Neue und wenig bekannte Arten aus dem mittel europäischen Rotliegenden (?oberstes Karbon bis unteres Perm). Paläontologische Zeitschrift 60:131–166.
- Boy, J. A. 1987. Studien über die Branchiosauridae (Amphibia: Temnospondyli; Ober-Karbon-Unter-Perm) 2. Systematische Übersicht. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 174:75–104.
- Boy, J. A. 1995. Über die Micromelerpetontidae (Amphibia: Temnospondyli). 2. *Micromelerpeton ulmetense* n. sp. und *Micromelerpeton* (?) *boyi* Heyler. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 223:241–274.
- Boy, J. A. y H.–D. Sues. 2000. *Branchiosaurs*: larvae, metamorphosis and heterochrony in temnospondyls and seymouriamorphs. Pp. 1150–1197 en H. Heatwole y R. L. Carroll, (eds.). Amphibian Biology vol. 4: Palaeontology. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.
- Carroll, R. L. 1970. Quantitative aspects of the amphibian-reptilian transition. Form etfunctio 3:165–178.
- Carroll, R. L. 1964. Early evolution of the dissorophid amphibians. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 131:163–250.

- Carroll, R. L. 1990. A tiny microsauro from the Lower Permian of Texas: size constraints in Palaeozoic tetrapods. *Palaeontology* 33:893–909.
- Carroll, R. L. 2001. The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. *Journal of Paleontology* 75:1202–1213.
- Carroll, R. L. 2009. The rise of amphibians: 365 million years of evolution. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, USA.
- Carroll, R. L. y R. Holmes. 1980. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society* 68:1–40.
- Clack, J. A. y A. R. Milner. 2010. Morphology and systematics of the Pennsylvanian amphibian *Platyrhinops lyelli* (Amphibia: Temnospondyli). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 100:275–295.
- Daly, E. 1994. The Amphibamidae (Amphibia: Temnospondyli), with a description of a new genus from the Upper Pennsylvanian of Kansas. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications 85:1–59.
- Dilkes, D. W. 1990. A new trematopsid amphibian (Temnospondyli: Dissorophoidea) from the Lower Permian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:222–243.
- Dilkes, D. W. y R. R. Reisz. 1987. *Trematops milleri* Williston, 1909 identified as a junior synonym of *Acheloma cumminsi* Cope, 1882, with a revision of the genus. *American Museum Novitates* 2902:1–12.

- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1–15.
- Fröbisch, N. B. y R. R. Schoch. 2009. Testing the impact of miniaturization on phylogeny: Paleozoic dissorophoid amphibians. *Systematic Biology* 58:312–327.
- Fröbisch, N. B. y R. R. Reisz. 2008. A new Lower Permian amphibamid (Dissorophoidea, Temnospondyli) from the fissure fill deposits near Richards Spur, Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:1015–1030.
- Garland, T. Jr., A. F. Bennett y E. L. Rezende. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208:3015–3035.
- Garland, T. Jr., P. H. Harvey y A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18–32.
- Hanken, J. 1983. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia, Plethodontidae). II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution. *Journal of Morphology* 177:255–268.
- Hanken, J. 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 23:55–75.
- Hanken, J. 1985. Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders. *Science* 229:871–874.

- Hanken, J. 1993. Adaptation of bone growth to miniaturization of body size. Pp. 79–104 en B. K. Hall (ed.) Bone. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Hanken, J. y D. B. Wake. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:501–519.
- Huxley, J. S. 1932. Problems of Relative Growth. John Hopkins Univ. Press, Baltimore, USA.
- Jenkins Jr, F. A., D. M. Walsh y R. L. Carroll. 2007. Anatomy of *Eocaecilia micropodia*, a limbed caecilian of the Early Jurassic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 158:285–365.
- Kimmel, C. B., B. Sidlauskas y J. A. Clack. 2009. Linked morphological changes during palate evolution in early tetrapods. *Journal of Anatomy* 215:91–109.
- Kowalewski, M. y P. M. Novack-Gottshall. 2010. Resampling methods in paleontology. *Quantitative Methods in Paleobiology. Short Courses in Paleontology* 16:19–54.
- Laurin, M., y R. R. Reisz. 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. Pp. 9–59 en S. S. Sumida y K. L. Martin (eds.). *Amniote origins*. Academic Press, Nueva York.
- Lee, M. S. Y., A. Cau, D. Naish y G. J. Dyke. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science* 345:562–566.

- Lombard, R. E. y D. B. Wake. 1977. Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. II. Function and evolutionary diversity. *Journal of Morphology* 153:39–80.
- Maddin, H. C. y J. S. Anderson. 2012. Evolution of the amphibian ear with implications for lissamphibian phylogeny: insight gained from the caecilian inner ear. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5:59–76.
- Maddin, H. C., F. A. Jenkins Jr. y J. S. Anderson. 2012. The braincase of *Eocaecilia micropodia* (Lissamphibia, Gymnophiona) and the origin of caecilians. *PLoS One* 7: e50743.
- Maddin, H. C., R. R. Reisz y J. S. Anderson. 2010. Evolutionary development of the neurocranium in Dissorophoidea (Tetrapoda: Temnospondyli), an integrative approach. *Evolution and Development* 12:393–403.
- Maddin, H. C., N. B. Fröbisch, D. C. Evans y A. R. Milner. 2013. Reappraisal of the Early Permian amphibamid *Tersomius texensis* and some referred material. *Comptes Rendus Palevol* 12:447–461.
- Marjanovic, D. y M. Laurin 2013. The origin(s) of extant amphibians: a review with emphasis on the “lepospondyl hypothesis”. *Geodiversitas* 35:207–272.
- Martins, E. P. y T. F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* 149:646–667.
- Milner A. R. 1982. Small temnospondyl amphibians from the middle Pennsylvanian of Illinois. *Palaeontology* 25:635–664.

- Milner A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. Pp. 59–102 en M. J. Benton (ed.) The phylogeny and classification of the tetrapods. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Milner A. R. 1993. The Paleozoic relatives of lissamphibians. Herpetological Monographs 7:8–27.
- Organ, C., M. Struble, A. Canoville, V. de Buffrénil y M. Laurin. 2016. Macroevolution of genome size in sarcopterygiaens during the water–land transition. *Comptes Rendus Palevol* 15:65–73.
- Orme, D., R. Freckleton, G. Thomas, T. Petzoldt, S. Fritz, N. Isaac y W. Pearse. 2013. caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5.2. Disponible en <http://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Paradis, E., J. Claude y K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.
- Polley, B. y R. R. Reisz. 2011. A new Lower Permian trematopid (Temnospondyli: Dissorophioidea) from Richards Spur, Oklahoma. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:789–815.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>.
- Reisz, R. R., R. R. Schoch y J. S. Anderson. 2009. The armored dissorophid *Cacops* from the Early Permian of Oklahoma and the exploitation of the terrestrial realm by amphibians. *Naturwissenschaften* 96:789–796.

- Rieppel, O. 1984. The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. *Journal of Zoology* 204:289–327.
- Rieppel, O. 1996. Miniaturization in tetrapods: consequences for skull morphology. Pp. 47–61 en P. J. Miller, ed. *Miniature vertebrates: the implications of small body size*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Roček, Z., y J. C. Rage. 2000. Anatomical transformations in the transitions from temnospondyl to proanuran stages. Pp. 1274–1282 en H. Heatwole and R. L. Carroll (eds.) *Amphibian Biology* vol. 4: Palaeontology. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.
- Ruta, M., M. I. Coates, y D. L. J. Quicke. 2003. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews* 78:251–345.
- Rohlf, F. J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55:2143–2160.
- Rohlf, F. J. 2006. TPSDIG 2.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, Nueva York.
- Rohlf, F. J. y D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40–59.
- Sanchez, S., A. De Ricqlès, R. R. Schoch y J. S. Steyer. 2010. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in *Apateon*: histological evidence of paedomorphic conditions in branchiosaurs. *Evolution and Development* 12:315–328.

- Schoch, R. R. 1992. Comparative ontogeny of early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. *Palaeontographica Abteilung A* 222:43–83.
- Schoch, R. R. 1995. Heterochrony in the development of the amphibian head. Pp. 107–124 en K. J. McNamara (ed.). *Evolutionary change and heterochrony*. JohnWiley and Sons, Chichester, UK.
- Schoch, R. R. 2002. The early formation of the skull in extant and Paleozoic amphibians. *Paleobiology* 28:278–296.
- Schoch, R. R. 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:135–162.
- Schoch, R. R. 2012a. How body size and development biased the direction of evolution in early amphibians. *Historical Biology* 25:155–165.
- Schoch, R. R. 2012b. Character distribution and phylogeny of the dissorophid temnospondyls. *Fossil Record* 15:119–135.
- Schoch, R. R. 2014a. Life cycles, plasticity and palaeoecology in temnospondyl amphibians. *Palaeontology* 57:517–529.
- Schoch, R. R. 2014b. Amphibian skull evolution: the developmental and functional context of simplification, bone loss and heterotopy. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 9999B:1–12.
- Schoch R. R. y N. B. Fröbisch. 2006. Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution* 60:1467–1475.
- Schoch, R. R. y A. R. Milner. 2004. Structure and implications of theories on the origins of lissamphibians. Pp. 345–377 en G. Arratia and M. V. H. Wilson (eds.).

- Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Dr.
Friederich Pfeil, Munich, Germany.
- Schoch, R. R. y A. R. Milner. 2008. The intrarelationships and evolutionary history of the temnospondyl family Branchiosauridae. *Journal of Systematic Palaeontology* 6:409–431.
- Schoch, R. R. y A. R. Milner. 2014. *Handbook of Paleoherpetology– Temnospondyli I*. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Schoch, R. R., y B. S. Rubidge. 2005. The amphibamid *Micropholis* from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:502–522.
- Schoch, R. R., y H. –D. Sues. 2013. A new dissorophid temnospondyl from the Lower Permian of north-central Texas. *Comptes Rendus Palevol* 12:437–445.
- Sessions, S. K. 2008. Evolutionary cytogenetics in salamanders. *Chromosome Research* 16:183–201.
- Sidlauskas, B. 2008. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution* 62: 3135–3156.
- Sigurdson, T. y J. R. Bolt. 2010. The Lower Permian amphibamid *Doleserpeton* (Temnospondyli: Dissorophoidea), the interrelationships of amphibamids, and the origin of modern amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1360–1377.

- Skutschas, P. y T. Martin. 2011. Cranial anatomy of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan. Zoological journal of the Linnean Society 161:816–838.
- Trueb, L. y P. Alberch. 1985. Miniaturization and the anuran skull: a case study of heterochrony. Pp. 113–121 en H. R. Duncker and G. Fleischer (eds.). Functional Morphology of Vertebrates. Gustav Fischer, Stuttgart, Alemania.
- Trueb, L. y R. Cloutier. 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). Pp. 223–313 en H. –P. Schultze and L. Trueb (eds.) Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York, USA.
- Vallin, G. y M. Laurin. 2004. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. Journal of Vertebrate Paleontology 24:56–72.
- Wake, M. H. 1986. The morphology of *Idiocranium russeli* (Amphibia: Gymnophiona), with comments on miniaturization through heterochrony. Journal of Morphology 189:1–16.
- Werneburg, R. 1986. Die Stegocephalen (Amphibia) der Goldlauerer Schichten (Unterrotliegendes, Perm) des Thüringer Waldes. Teil 1. *Apateon flagrifer* (Whittard). Freiburger Forschungshefte C 410:88–101.
- Werneburg, R. 1988. Die Stegocephalen der Goldlauerer Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm). Teil II: *Apateon kontheri* n. sp., *Melanerpeton eisfeldi* n. sp. Des Thüringer Waldes und andere. Freiburger Forschungshefte C 427:7–29.

- Werneburg, R. 1989. Die Amphibien fauna der Manebacher Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm) des Thüringer Waldes. Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen 4:55–68.
- Werneburg, R. 2001. *Apateon dracyiensis* – eine frühe Pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegend. Teil 1: Morphologie. Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen 16:17–36.
- Witzmann, F. y H. –U. Pfretzschner. 2003. Larval ontogeny of *Micromelerpeton credneri* (Temnospondyli, Dissorophoidea). Journal of Vertebrate Paleontology 23:750–768.
- Witzmann, F., H. Scholz y M. Ruta. 2009. Morphospace occupation of temnospondyl growth series: a geometric morphometric approach. Alcheringa 33:237–255.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. Evolution 56:628–641.

CAPÍTULO 7 Conclusiones

Entender la evolución del desarrollo ontogenético es esencial para comprender cómo la evolución morfológica se mueve en el espacio fenotípico y cómo se origina la disparidad morfológica resultante. Como aporte a esta problemática desde un punto de vista paleobiológico, utilicé como modelo a los anfibios temnospóndilos para evaluar cómo la alometría ontogenética, la integración morfológica y la miniaturización, tres patrones morfológicos íntimamente ligados con procesos del desarrollo, se relacionan con la evolución morfológica del clado seleccionado. Asimismo, como parte del proceso del estudio de la miniaturización en temnospóndilos, establecí un marco teórico concreto para abordar este tema y propuse hipótesis contrastables respecto a cómo la reducción filética del tamaño corporal pudo haber afectado a la evolución morfológica de clados tanto vivientes como extintos.

El análisis de la alometría ontogenética de distintas especies de temnospóndilos mostró que existe un patrón conservado de cambio de forma durante la ontogenia en el grupo, el cual parece ser producto principalmente de constraints en el desarrollo heredados de los primeros temnospóndilos y no de presiones selectivas actuando independientemente en cada taxón. A su vez, la comparación de estas alometrías con la alometría evolutiva revela que estos constraints del desarrollo podrían haber canalizado la evolución de la forma adulta en la dirección de cambio ontogenético de forma, limitando el efecto de las fuerzas selectivas relacionadas con adaptaciones a un determinado estilo de vida, lo cual, a su vez, podría dar cuenta de la relativamente baja disparidad craneana del clado. De esta manera, la diversificación de tamaño y forma en temnospóndilos habría sido producida en gran parte por heterocronía: cambios en la

longitud de la trayectoria ontogenética ancestral habrían resultado en cambios de tamaño y forma, los cuales se encuentran acoplados por la alometría ontogenética.

Respecto a los estudios de la integración morfológica presentados en el capítulo 4, se debe destacar que el bajo número de ejemplares y especies analizadas hacen que los resultados obtenidos no sean confiables, por lo que las conclusiones de esta parte de la tesis son meramente un ejercicio intelectual y la base para encarar futuros estudios. A diferencia de los resultados de los análisis alométricos, se obtuvo que la integración entre distintos huesos dérmicos del cráneo es muy variable entre las especies del grupo. A su vez, los patrones intraespecíficos de integración entre huesos no coinciden con el patrón de integración evolutiva de los clados analizados, sugiriendo que la evolución coordinada de los huesos del cráneo pudo haberse debido más a presiones selectivas que a constraints comunes del desarrollo heredados del último ancestro común. Por otro lado, la integración intra-hueso, la cual no parece estar relacionada con el tiempo de osificación ni con la posición en el cráneo de los elementos analizados, no se corresponde de manera consistente con la disparidad observada para cada elemento en ninguno de los clados. De allí se desprende que no se puede deducir si una alta integración facilitó o restringió la disparidad morfológica en temnospóndilos, ya sea porque los efectos de facilitación y constraint se superponen entre sí en el tiempo geológico o porque no existe una relación fuerte entre integración y disparidad. De cualquier manera, se concluye que la integración intra-hueso no habría influido de manera significativa en la evolución morfológica de los temnospóndilos en una escala de decenas de millones de años.

En el capítulo 5 propongo definir a la miniaturización morfológica como la reducción filética de tamaño corporal que supera el umbral a partir del cual aparecen discontinuidades en propiedades morfológicas. Bajo esta concepción, puse a prueba la

hipótesis de que los disorofoideos metamórficos más pequeños – *Dolesempetron annectens*, *Amphibamus grandiceps* y *Apateon gracilis*– son morfológicamente miniaturizados evaluando si estos taxones se encuentran en un área del morfoespacio distinta al resto de las especies del clado o se desvían de los patrones de alometría evolutiva y/o de los patrones de osificación ligados al tamaño corporal. Los análisis cuali y cuantitativos llevados a cabo no muestran que la morfología craneana de las especies metamórficas más pequeñas sea discontinua respecto a la del resto del clado ni se desvíe de los patrones estudiados. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de miniaturización morfológica. En cambio, la semejanza entre la morfología de los disorofoideos metamórficos pequeños y aquella de los estadios inmaduros de los taxones de mayor tamaño indica que un truncamiento de la trayectoria ontogenética ancestral que resulta en rasgos pedomórficos, y no la miniaturización, habría sido el factor que jugó un rol predominante en la evolución morfológica de los disorofoideos. Esto es consistente con lo hayado en el capítulo 3 para temnospóndilos.

Respecto al origen de los anfibios vivientes a partir de los temnospóndilos, la miniaturización ha sido invocada como una explicación a los significativos cambios arquitecturales del cráneo y cintura pectoral de los grupos vivientes, los cuales se correlacionan con la pérdida de numerosos huesos dérmicos respecto a los temnospóndilos. Sin embargo, el registro fósil interpretado en el contexto filogenético muestra que al menos dos eventos separados de miniaturización a partir de los temnospóndilos habrían sido necesarios para explicar la simplificación esquelética. Paralelamente, el estudio de las secuencias de osificación craneana en temnospóndilos sugiere que los huesos dérmicos se podrían haber perdido en la evolución de los anfibios actuales debido a un truncamiento de la trayectoria ontogenética. De esta manera, el surgimiento de los batracios o de los batracios junto con las cecilias podría

haberse dado por una extrapolación de la tendencia al truncamiento ontogenético ya presente en el clado de los temnospondilos disorofoides.