

Clasificación actual de los Amniota

OSCAR FLORES VILLELA Y ADOLFO G. NAVARRO S.

El grupo de los Amniota es posiblemente el mejor estudiado dentro de los animales, e incluye tradicionalmente a las tres "clases" de vertebrados superiores: Reptilia, Aves y Mammalia. Aunque durante mucho tiempo y a la luz de la taxonomía tradicional heredada de la tradición darwiniana, se ha aceptado que éstas constituyen grupos naturales (Figura 1). Muchos autores han reconocido el hecho de que existen algunos problemas al tratar de ubicar algunos organismos fósiles (Ballairs y Attridge, 1975). De la misma forma se ha aceptado por décadas la idea de que los reptiles dieron origen, por un lado, a las aves y por otro, a los mamíferos, siendo estos dos grupos los representantes más nuevos y avanzados de los vertebrados. Sin embargo, uno de los problemas a los que se enfrentan los taxónomos tradicionales es la escasez de formas transicionales ("eslabones perdidos") entre los reptiles y sus supuestos descendientes (Ballairs y Attridge, 1975).

La mayor dificultad aparece cuando se trata de reconocer las verdaderas relaciones filogenéticas que existen entre los diferentes taxa de Amniota. Goodrich en 1916 ya había expresado la idea de que "...algún día sin duda cuando las relaciones de varios reptiles extintos y vivientes hayan sido más precisamente determinadas, será necesario dividir el grupo artificial de los Reptilia, asignando algunos a los Mammalia y

otros a las Aves..." (tomado de Gauthier *et al.*, 1988a).

El objetivo de este ensayo es presentar algunas de las ideas modernas sobre la clasificación natural de los Amniota y los debates que sobre el tema se han realizado en fechas recientes.

La naturalidad de los Amniota

Actualmente, con el desarrollo y aceptación de la cladística como el método de análisis taxonómico que nos acerca más al reconocimiento de la verdadera historia evolutiva de los organismos, se ha contribuido significativamente a dilucidar el problema de las relaciones entre los grupos de Amniota. Sin em-

bargo, todavía estamos lejos de tener resultados concluyentes, debido fundamentalmente a que existen diversos desacuerdos entre los especialistas acerca de la clasificación filogenética (natural) de los Amniota (Løvtrup, 1985).

Existe un consenso general de que los Amniota son un grupo monofilético (Gaffney, 1979; Gardiner, 1982; Gauthier *et al.*, 1988a y b; Benton, 1990 y 1991) y que el grupo hermano (es decir, el más cercanamente relacionado y con el que comparten un ancestro común) son los Lissamphibia. En conjunto, Lissamphibia y Amniota constituyen el grupo monofilético de los Tetrapoda (Gaffney, 1979; Gardiner, 1982; Gauthier *et al.* 1988a y b; Benton, 1990), a pesar de que algunos autores como Lø-



Phaeon aetherus

vetrup (1985) no están de acuerdo con la naturalidad de esta agrupación. Gauthier *et al.* (1988a), por ejemplo, reconocieron que los Lissamphibia formaban un grupo monofilético, a pesar de que las relaciones entre Anura, Caudata y Gymnophiona son ambiguas debido a que éstos últimos (las cecilias) son un grupo muy modificado. Benton (1990), por su parte, no considera a los anfibios (incluyendo fósiles y recientes) como un grupo monofilético, pues los grupos fósiles Labyrinthodontia y Lepospondyli son parafiléticos o polifiléticos. Por otro lado, Bolt (1991) acepta que los Lissamphibia son un grupo monofilético natural.

La cuestión de la monofilia de los Amniota está virtualmente fuera del debate. Es obvio, tanto para los taxónomos tradicionales como para los cladistas, que las sinapomorfias de la presencia de membranas embrionarias y otros caracteres asociados es suficiente evidencia de la naturalidad del grupo (Løvtrup 1985). Las relaciones entre los diferentes taxa de Amniota dan fuerza a esta discusión en la actualidad.

La necesidad de renovar la clasificación

Bakker (1975) y Bakker y Galton (1974) ya habían puesto el dedo sobre la llaga, proponiendo una reclasificación de las clases tradicionales de Amniota, basándose en evidencias fósiles y estudios de bioenergética de las comunidades fósiles de algunos grupos de dinosaurios. Aunque sus postulados no se basan en análisis cladistas son muy interesantes, ya que hacen una propuesta de reclasificación de las clases de vertebrados (Cuadro 1).

Existen aún acérrimos oponentes de la reclasificación de las clases tradicionales de vertebrados en grupos naturales, no obstante la gran cantidad de evidencias que han estado apareciendo. A la luz del principio darwinista de que "el arreglo de los grupos dentro de cada clase, debe ser con subordinación y relación a otros grupos, y debe ser estrictamente genealógico para poder ser natural" (tomado de Mayr y Ashlock, 1991), se deben tomar en cuenta en la clasificación las relaciones de ancestría-des-

endencia; sin embargo, esto no sucede en la práctica. Por ejemplo, en la segunda edición del libro clásico *Principles of Systematic Zoology* de Mayr y Ashlock (1991), se ha criticado la posición cladista de crear grupos con base en el principio de que éstos deben ser entidades naturales monofiléticas, considerando como grupos monofiléticos al ancestro con todos sus descendientes (holofilia según Mayr y Ashlock). A pesar de que estos autores aclaran que la clasificación debe ser natural, aceptan deliberadamente la formación de grupos parafiléticos (el ancestro y sólo parte de sus descendientes). La principal razón es que a grupos hermanos no se les da la misma categoría taxonómica, pues se toma en cuenta su grado de divergencia (a juicio del investigador). La crítica de estos investigadores al método cladista se basa en el análisis de los grupos de Amniota (Figura 1). Mayr y Ashlock, afirman que no es posible dar la misma categoría taxonómica a grupos hermanos, pues esto crearía una clasificación desbalanceada, ya que no todos los grupos evolucionan a la misma velocidad. En el caso de la Clase Aves, a pesar de que presenta numerosas sinapomorfias (caracteres derivados compartidos heredados de su ancestro común más cercano) con los cocodrilos, estos últimos se parecen más a los ancestros reptilianos de los Archosauria. Las aves han divergido tanto, por la posesión de varias autapomorfias (caracteres derivados únicos) que merecen una clase aparte; el mismo argumento es utilizado para separar a la clase Mammalia de sus ancestros inmediatos los sinápsidos. La base de este razonamiento es la siguiente: "The evolutionary taxonomist feels that whenever a clade (phyletic lineage) enters a new adaptive zone that leads to a drastic reorganization of its members, greater taxonomic weight must be assigned to the resulting transformation..." (el subrayado es nuestro).

En conclusión, la taxonomía tradicional (evolutiva) no ha podido resolver adecuadamente el problema de la clasificación de los Amniota, a pesar de que se han aportado numerosas evidencias en contra de mantener la clasificación actual de las clases de vertebrados.

Gaffney (1980) en un intento pionero por clasificar a los Amniota desde el punto de vista cladista, hizo un análisis

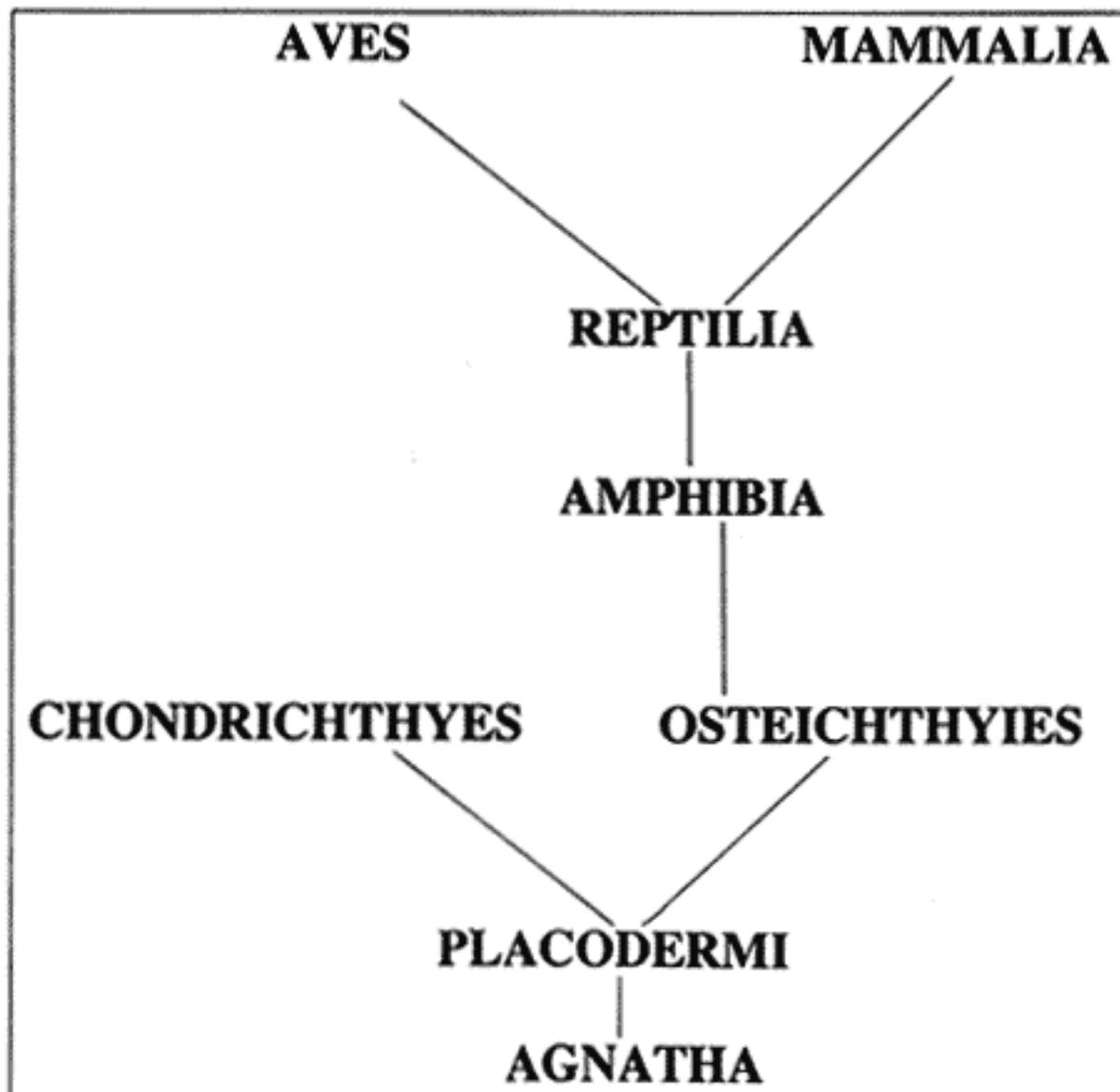


Figura 1. Clasificación tradicional de los Vertebrados, que trata de indicar la filogenia de los grupos mayores. Tomado de Romer (1962).

Cuadro 1. Clasificación de los Amniota de Bakker y Galton (1974)

Clase Theropsida
Subclase Therapsida
Subclase Mammalia
Clase Reptilia
Orden Pelycosauria (ancestros de los reptiles) todos los otros reptiles vivos y fósiles, excepto los cocodrilos
Clase Archosauria
Subclase Dinosauria (incluyen a las aves, dinosaurios y reptiles voladores)
Subclase Thecodontia (incluye a los Thecodontia, Phytosauria y Crocodylia)

basado en una propuesta de tres taxones (Testudines, Synapsida y Diapsida). La hipótesis de trabajo de Gaffney fue que las tortugas o los sinápsidos son el grupo hermano de los diápsidos. Su conclusión es que las tortugas son el grupo hermano de los sinápsidos y diápsidos que Gaffney agrupó en los Eureptilia.

El método cladista

En la teoría taxonómica cladista se han inventado palabras para conceptos que se precisan de acuerdo con el debate científico de las dos últimas décadas. Una síntesis sencilla de los conceptos y métodos en cladismo se encuentra en Llorente (1989), de donde hemos extraído los siguientes párrafos.

Lo primero que es necesario aclarar es la palabra cladismo; este término abarca a los seguidores de la teoría sobre la reconstrucción de la historia evolutiva (filogenia), sustentada en el pensamiento y obras del entomólogo alemán Willi Hennig. El término tiene sus raíces en la palabra *clado* que literalmente significa *rama*, esto es, un grupo monofilético superior o natural (una especie ancestral con todas sus especies descendientes). Ese conjunto de cladistas o seguidores de Hennig, también son llamados filogenetistas o hennigianos, pero a veces han recibido el nombre de genealogistas. Desde luego, la evolución de los caracteres permite la reconstrucción de filogenias y parece haber una controversia real sobre quién es y quién no es cladista.

El cladismo o escuela taxonómica cladista, en esencia enfatiza el valor fundamental de la cladogénesis (historia de los eventos de especiación por ramificación) y da un lugar secundario

a otros elementos componentes de la filogenia más relacionados con la anagénesis, esto es, la evolución o modificación dentro de un solo linaje, sin que por ello existan eventos de especiación. Ejemplos de éstos son la polaridad evolutiva (dirección de cambio), las relaciones patrísticas o divergencia evolutiva (cantidad relativa de cambio), la cronología de la historia evolutiva de los organismos basada en el registro fósil y la diversificación en nuevos ambientes siguiendo una radiación evolutiva. Los cladistas aceptan la evolución filética, o anagénesis, pero rechazan la especiación filética por ser artificial la delimitación entre una cronoespecie y su supuesta especie descendiente. Asimismo, afirman que en la reconstrucción filogenética para probar monofilia en un grupo taxonómico superior, basta con demostrar —como condición necesaria y suficiente— la posesión de un tipo de caracteres homólogos denominados si-

napomorfías o caracteres derivados compartidos, ya que estos caracteres son los únicos que son resultado de ancestría común inmediata, por lo cual sólo los grupos hermanos descendientes los comparten con su ancestro.

La idea básica de Hennig podría sintetizarse así: las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies, vivientes y extintas, son relaciones genealógicas; otros tipos de relación (fenotípica y genética) son fenómenos correlacionados con la descendencia genealógica con modificación y, por ende, son mejor entendidos dentro de ese contexto. La similitud por sí sola, cualquiera que sea, no permite el establecimiento de relaciones filogenéticas. Los caracteres deben ser interpretados a la luz de la evolución y sólo algunos de ellos son utilizables para la determinación de ancestría común, esto es, monofilia a través de homólogos sinapomórficos. Las relaciones genealógicas pueden descubrirse al investigar caracteres particulares que documenten tales relaciones y la mejor clasificación general de organismos es la que refleja exactamente sus relaciones genealógicas.

Los cladistas expresan las relaciones filogenéticas de los taxa analizados en dendrogramas o esquemas llamados cladogramas, los cuales se construyen mediante el análisis de los mencionados caracteres sinapomórficos. Estos esquemas tratan de representar la historia evolutiva de los taxa, mostrando cuales de ellos comparten un ancestro común más cercano.



Crotalus ruber

Fabio Ecardi

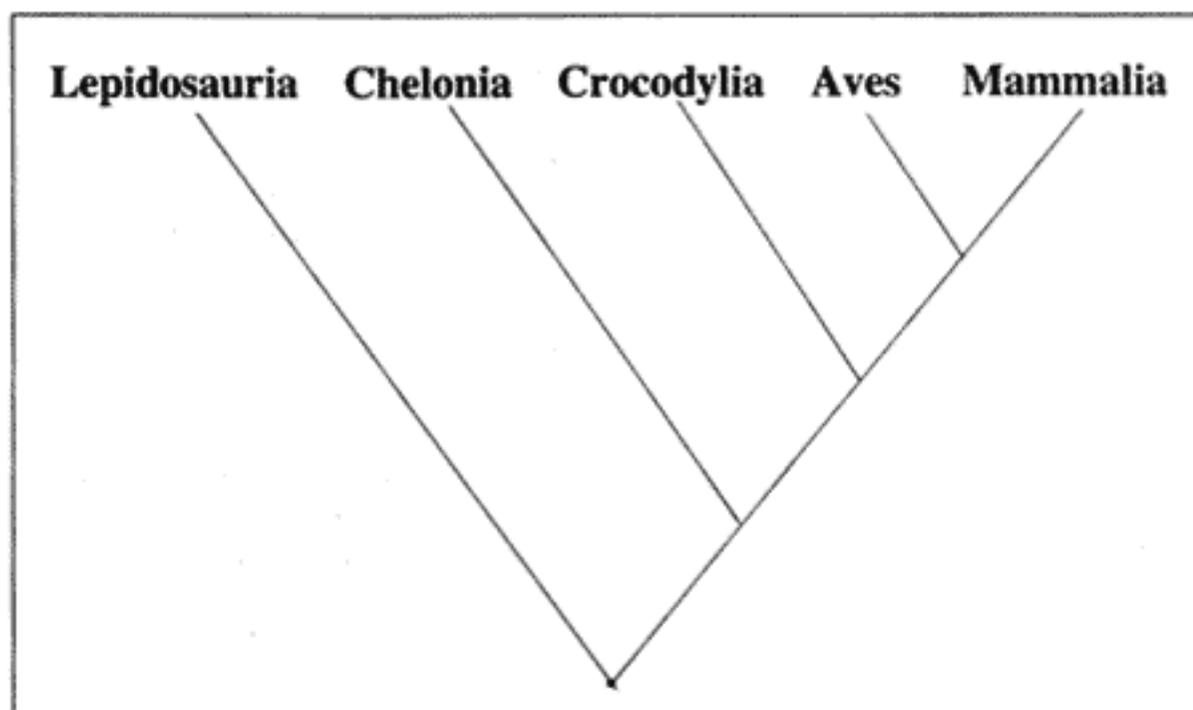


Figura 2. Cladograma de relaciones entre los Amniota propuesta por Gardiner (1982).

La controversia entre grupos fósiles y grupos actuales

Gardiner (1982) propuso una hipótesis de relación de los grupos de Amniota basándose exclusivamente en los grupos actuales, no tomando en cuenta a los grupos fósiles y utilizando principalmente caracteres de anatomía de las partes blandas. Sus conclusiones se pueden resumir en el cladograma de la figura 2. Løvetrup (1985), utilizando otros caracteres adicionales, confirmó la hipótesis de relaciones filogenéticas de Gardiner separando solamente a los Rhynchocephalia de los Squamata. Las relaciones dentro de este grupo están expresadas en el cladograma de la Figura 3. De esta forma, Løvetrup (1985) propone que en contraposición con la clasificación generalmente aceptada de los Amniota (Figura 4), lo que ellos (Gardiner y Løvetrup) proponen es acorde con el pensamiento de muchos estudiosos, de que las aves y los mamíferos son el pináculo de la evolución. Esta idea ya había surgido previamente por Owen (1866), quien propuso unir a aves y mamíferos en el taxón Haemotherma, debido a que estos organismos poseen varias características en común: endotermia, dos ventrículos, osificación atlas-axis, etc. Con esta propuesta, terminan con una clasificación basada en organismos fósiles, que ha prevalecido casi cien años, y que es problemática debido a que los paleontólogos solamente pueden basarse en caracteres osteológicos (Løvetrup, 1985). Los caracteres morfológicos, citológicos, fisiológicos y químicos pueden

ser muy valiosos para hacer una clasificación filogenética y así poder cuestionar las generalmente aceptadas, ya que los paleontólogos se han pasado mucho tiempo buscando organismos transicionales entre los reptiles primitivos y los mamíferos sin tener éxito (Løvetrup, 1985). Løvetrup y Gardiner no utilizaron organismos fósiles debido a que éstos solamente proveen de un número limitado de caracteres esqueléticos, en comparación con la diversidad de caracteres que proveen los organismos vivos.

Sin embargo, Gauthier *et al.* (1988a y b) han cuestionado seriamente las conclusiones de estos dos autores bajo las siguientes premisas:

1. La unión de los grupos Aves y Mammalia en un taxón Haemotherma, está basado en conceptos pre-darwinistas y fue propuesto por el anti-darwinista Sir Richard Owen. Esta crítica es apoyada también por Benton (1990).

2. Las propuestas de Gardiner y Lø-

vetrup son contrarias a la clasificación de los Amniota hecha por los paleontólogos desde los tiempos de Darwin. Desde finales del siglo XIX se reconoció el que algunos reptiles estaban cercanamente emparentados con las aves y otros con los mamíferos.

3. Existen problemas con algunos de los caracteres que Gardiner y Løvetrup utilizaron para definir a los grupos de Amniota. Gauthier *et al.* (1988a) identificaron cinco clases de errores en el análisis de Gardiner: 1) interpretación incorrecta de los caracteres en la literatura; 2) interpretación incorrecta de la distribución taxonómica de algunos caracteres; 3) utilización de caracteres redundantes; 4) uso de algunos caracteres no homólogos y 5) juzgar equivocadamente la dirección en algunos estados de carácter.

4. Debido a que los cladistas deben generar hipótesis utilizando la mayor cantidad de información posible, el desechar a los grupos fósiles del análisis puede llevar a conclusiones erróneas. La importancia de incluir los fósiles, es que pueden proveer de caracteres plesiomórficos muy antiguos, puesto que tuvieron menos tiempo para evolucionar.

La propuesta inicial de trabajo que pusieron a prueba Gauthier *et al.* (1988a), es que utilizando grupos fósiles no se llega a una mejor hipótesis de clasificación, que una hecha exclusivamente con organismos recientes.

Gauthier *et al.* (1988a) reanalizaron los caracteres de Gardiner y de Løvetrup e incluyeron caracteres derivados de grupos fósiles selectos dentro de los Amniota. El análisis se hizo considerando organismos recientes y fósiles por separado y en conjunto. Los 29

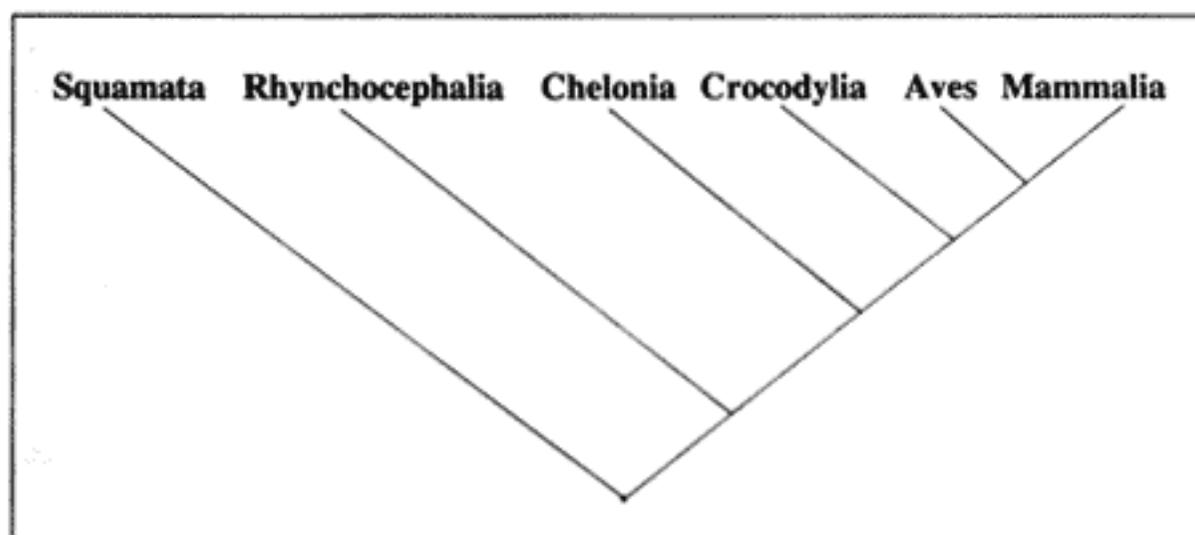


Figura 3. Relaciones filogenéticas de los Amniota de acuerdo a Løvetrup (1985).

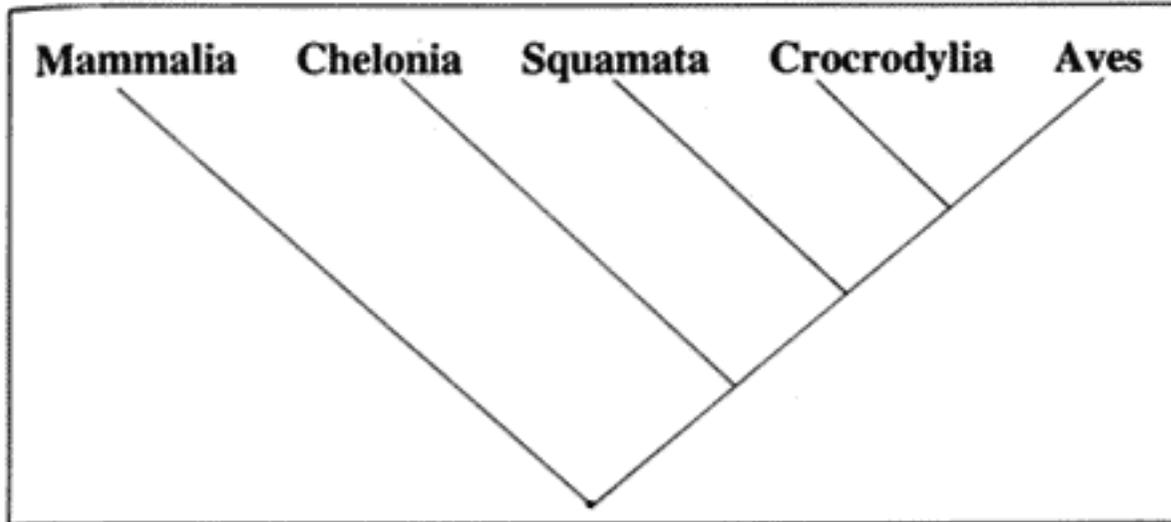


Figura 4. Relaciones de los Amniota generalmente aceptadas, de acuerdo a Løvtrup (1985).

grupos de Amniota de Gauthier *et al.* (1988a) se emplearon en el análisis debido a que están bien conocidos y han sido plenamente identificados como sinápsidos o reptiles, e incluyen 26 grupos fósiles y seis recientes. Sus resultados utilizando solamente grupos recientes se expresan en la figura 5. Es importante notar que en Lepidosauria quedan incluidos los Rhynchocephalia; aparentemente Løvtrup es el único investigador en el presente siglo que insiste en separarlos (Gauthier *et al.* 1988a); además Gauthier *et al.* (1988c) han aportado suficiente evidencia para considerar a los Squamata y Rhynchocephalia como un grupo monofilético. La figura 5 es el producto del análisis de la anatomía de partes blandas y duras, combinadas y por separado. Al agregar organismos fósiles al análisis, el resultado es diferente del obtenido utilizando solamente organismos recientes (Figura 6.) Gauthier *et al.* (1988a) concluyen que agregar organismos fósiles puede derribar una clasificación hecha exclusivamente con organismos recientes. A pesar de los problemas inherentes a esta clasificación, concluyen que en términos generales la clasificación de los Amniota propuesta por ellos no se verá fácilmente alterada por datos no tomados en cuenta.

Para poder hablar de una taxonomía correcta de los Amniota hay que modificar algunas de las categorías taxonómicas tradicionales. Esto sólo se puede hacer tomando en cuenta el principio de que la clasificación debe reflejar las relaciones de ancestría descendencia y que cada taxón debe ser monofilético. Considerando que las categorías taxonómicas linneanas han sido criticadas por ser arbitrarias Gauthier *et al.*

(1988a) proponen la siguiente jerarquía de taxones para los Amniota sin asignarle una categoría linneana:

- Amniota
 - Mammalia
 - Reptilia
 - Chelonia
 - Sauria
 - Lepidosauria
 - Archosauria

Cada taxón se define de la siguiente forma: Amniota: comprende al ancestro común más reciente de los Mammalia y Reptilia y todos sus descendientes. Mammalia: al ancestro común más reciente de los monotremas y terios y todos los linajes que evolucionaron a partir de éstos. Reptilia: al ancestro común más reciente de los Chelonia y Sauria y a todos sus descendientes. Chelonia: se limita al ancestro común más reciente de los pleurodiros y criptodiros y todas las formas que evolucionaron a partir de ellos. Sauria: al ancestro común más reciente de los Lepidosauria y Archosauria y todos sus

descendientes. Lepidosauria: al ancestro común más reciente de los Rhynchocephalia y Squamata y todos sus descendientes. Archosauria: al ancestro común más reciente de las aves y los cocodrilos y los linajes que se originaron a partir de éstos.

En un análisis posterior Gauthier *et al.* (1988b) refuerzan sus conclusiones y redefinen algunos de los grupos más inclusivos de los Amniota. En la figura 7 se esquematizan las relaciones filogenéticas de los principales grupos recientes y fósiles de los Amniota. Sólo se definen los grupos que no han sido precisados arriba. El nodo "Y" no lo definen los autores debido a la falta de datos, sin embargo existen evidencias de que los grupos incluidos en este nodo comparten un ancestro común más reciente con los reptiles que con los mamíferos. A este grupo se le asigna el nombre informal de Parareptiles (aunque las relaciones de este grupo son problemáticas; Benton, 1991). El nodo de los Anapsida se restringe a los taxones actuales de tortugas y a todos los otros grupos extintos que están más cercanamente emparentados con las tortugas que con otros reptiles. Se propone el nuevo taxón Romeriida (en honor a A.S. Romer) como el grupo hermano de los Anapsida dentro de los Reptilia; se erige para los grupos recientes de Sauria y todos los otros taxones que están más cercanamente relacionados con ellos que con los Anapsida. En este grupo, Romeriida, se incluye a *Paletotryis* y probablemente se deban incluir otros grupos de los parafiléticos Protorothyrididae. Los Diapsida se refieren a los Romeriida con dos fenestras, incluye a los Sauria recientes y a los Araeoscelida que están más cerca-

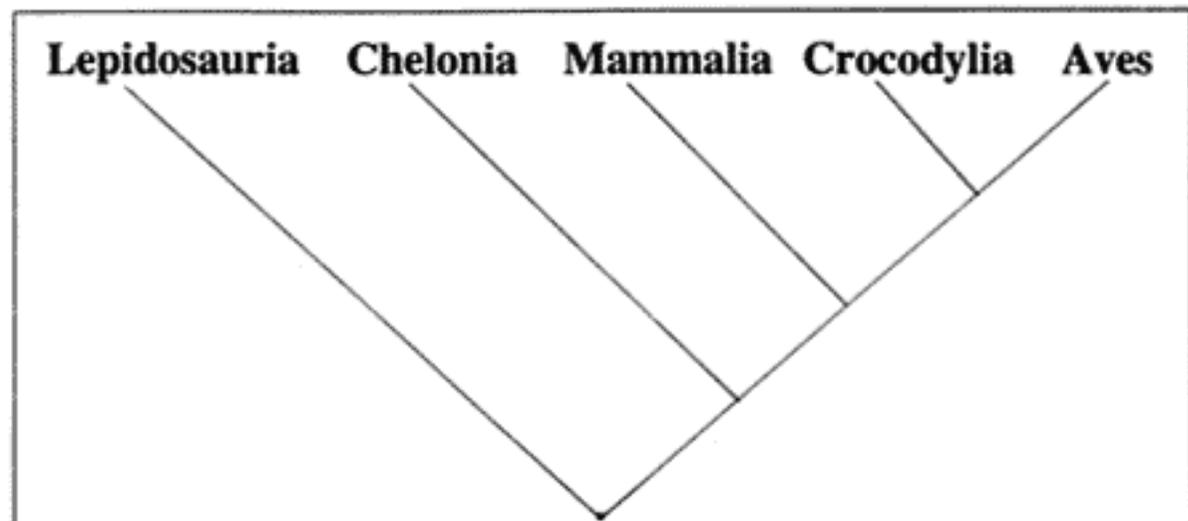


Figura 5. Filogenia de los Amniota según Gauthier *et al.* (1988a).

namente relacionados entre sí que con *Paleotyris*.

Sigue la controversia

Loconte (1990), hizo una crítica al trabajo de Gauthier *et al.* (1988a) con base en los siguientes puntos: 1) defiende el desarrollo de una nomenclatura jerárquica para los organismos fósiles, en lugar de utilizarlos, como se ha propuesto previamente, como un plesión, es decir una categoría creada para incorporar a los grupos fósiles en la nomenclatura de los taxa recientes, 2) aceptan formalmente el nombre de un grupo parafilético "Reptilia" para un taxón monofilético más inclusivo (Anapsida, Romeriida y Diapsida, ver figura 7), 3) Gauthier *et al.* (1988a) no aclaran la incongruencia entre sus cladogramas resultantes con organismos recientes (Fig. 5) y con organismos recientes y fósiles (Fig. 6); 4) puesto que no se indican las relaciones de grupos hermanos (adelfotaxa) en los fósiles, no es posible reconstruir un cladograma a partir del listado de grupos recientes y fósiles analizados.

Las críticas de Loconte (1990) se resumen en que: 1. La hipótesis de Gauthier *et al.* requiere de más nombres en la jerarquía para ser utilizada; 2) en lugar de usar el nombre del grupo parafilético de Reptilia, lo que crearía gran confusión entre como distinguir Reptilia en el sentido tradicional y los Reptilia de Gauthier *et al.* (1988a), se propone utilizar el nombre de Sauropsida de Goodrich (1916, en Loconte, 1990) pa-

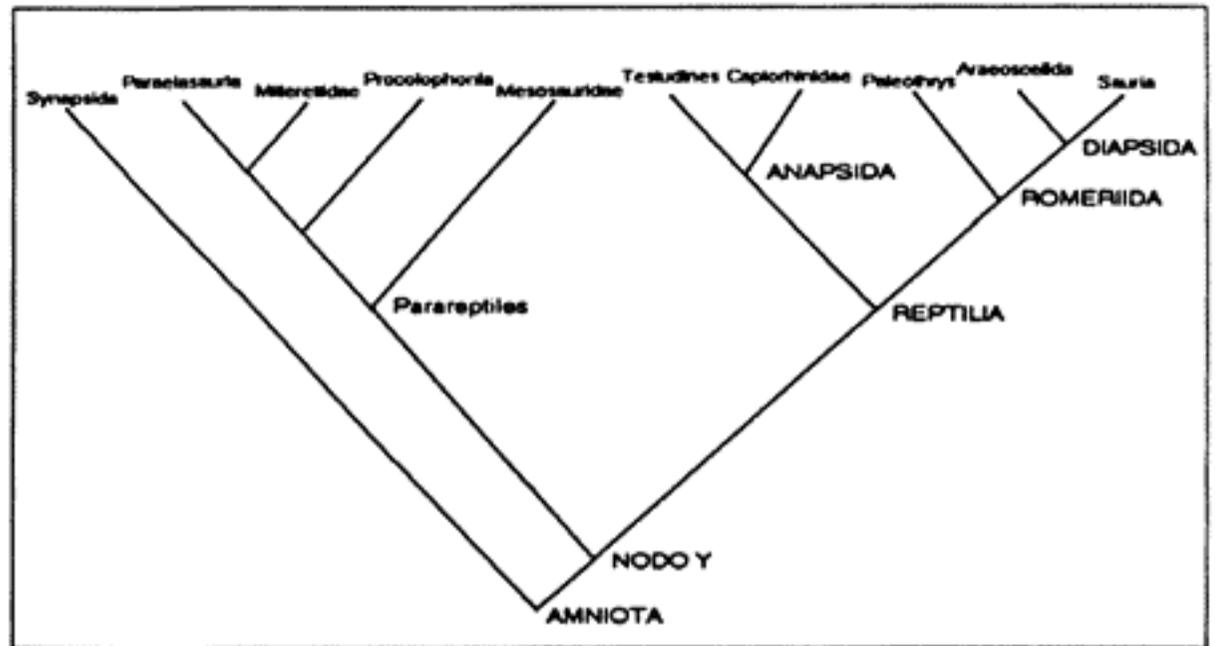


Figura 7. Cladograma de las relaciones de los Amniota, utilizando grupos fósiles y recientes. Según Gauthier *et al.* (1988b).

ra evitar confusiones; 3) el cladograma basado en organismos recientes de Gauthier *et al.* (1988a), es artificial desde el punto de vista de Loconte, puesto que mantiene la relación de grupo hermano entre Archosauria y Mammalia, lo que es un ejemplo de las fallas al polarizar los caracteres utilizando taxa vivientes.

Conclusión

Se han propuesto varias alternativas de clasificación de los Amniota con la metodología cladista, algunas de ellas contradictorias entre sí. Las más radicales han sido las de Gardiner (1982) y de Løvtrup (1985) de acuerdo con la revisión de Benton (1991) y son también las que han recibido críticas más severas. La principal objeción a la propues-

ta de estos dos autores se basa en el uso de sinapomorfias putativas, uso de caracteres no homólogos, definición incorrecta de ciertos caracteres o el hecho de escoger caracteres para definir algunos grupos excluyendo a otros que presentan el mismo carácter (Benton, 1991).

Otras fuentes de información, en particular las moleculares basadas en el análisis de polipéptidos como: hemoglobina alfa y beta, mioglobina, ribonucleasa, citocromo c, entre otros, apuntan a una fuerte relación entre las aves y los mamíferos (Benton, 1990). Sin embargo, los datos obtenidos hasta el momento son preliminares, ya que la información en taxones no pertenecientes a los mamíferos es muy escasa (Benton, 1990). Además, algunos de estos polipéptidos como las mioglobinas y hemoglobinas pueden estar funcionalmente correlacionados con la endotermia de ambos grupos (Benton 1990 y 1991). La anatomía de las partes blandas apunta en la misma dirección, pero como ya se mencionó existen varios problemas de interpretación de las evidencias.

En resumen, el balance de evidencias, favorece un cladograma como el de la figura 6, en donde los Mammalia son el grupo hermano de los Reptilia o Sauropsida (Benton, 1991).

Se reconocen 5 o 6 clados (grupos) monofiléticos de Amniota no extintos, estos son: Chelonia (tortugas), Mammalia (mamíferos), Sauria, Amphisbaenia y Serpentes (lagartijas, anfisbénidos y serpientes), Crocodylia (cocodrilos y caimanes), Aves, y

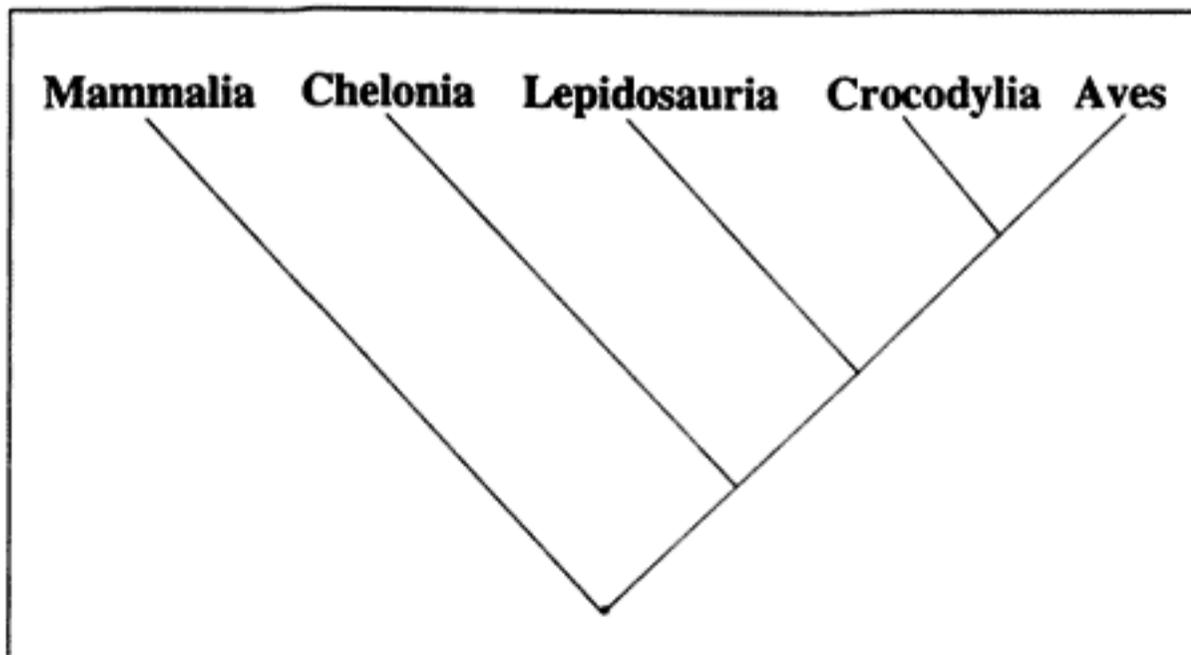


Figura 6. La propuesta filogenética de Gauthier *et al.* (1988c) cuando se utilizan solamente organismos recientes.



Fabrizio Esquivel

Rhynchocephalia (tuatara); en este último caso sólo Løvetrup (1985) está de acuerdo en incluirlo como un grupo separado.

Al parecer la clasificación más consistente de las propuestas es la de Gauthier *et al.* (1988a y b), basada en organismos fósiles y recientes (Figs. 6 y 7), a pesar de las críticas en contra de utilizar fósiles en el análisis cladista (Loconte, 1990; ver Kluge, 1990; y Benton, 1991 para una revisión). Gauthier *et al.* (1988a), aclaran que la evidencia fósil fue crucial para establecer la clasificación de los Amniota.

Sea cual fuere la nomenclatura que se aplique a los grupos de Amniota, en particular al clado terminal de los Reptilia (Sauropsida): (Chelonia, Lepidosauria, Archosauria), se debe considerar que los taxones incluidos formen un grupo monofilético *sensu* Hennig. En este caso debe suprimirse la Clase Aves de los grupos de vertebrados, de ésta los Reptilia o Sauropsida constituirán un grupo monofilético natural, que incluye a los siguientes grupos de organismos recientes: Chelonia, Lepidosauria (Rhynchocephalia y Squamata), Crocodylia y Aves.

Literatura Citada

- Bakker, R.T., 1975, Dinosaur renaissance. *Sci. Am.* 232(4):58-78.
- Bakker, R.T., y P.M. Galton, 1974, Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248(5444):168-172.
- Bellairs, A. d'A. y J. Attridge, 1975, *Reptiles*, 4a edic. revisada. Hutchinson Univ. Library, London: 240 pp.
- Benton, M.J., 1990, Phylogeny of the major tetrapod groups: morphological data and divergence dates, *J. Molec. Evol.* 30:409-424.
- Benton, M.J., 1991, Amniote phylogeny. Pp 317-330 In H.P. Schultze y L. Trueb (eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods*, Comstock Pub. Ass. Ithaca, New York.
- Bolt, J.R., 1991, Lissamphibian origins. Pp 194-222 In H.P. Schultze y L. Trueb (eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods*, Comstock Pub. Ass. Ithaca, New York.
- Gaffney, E.S., 1979, Tetrapod monophyly: a phylogenetic analysis. In J.H. Schwartz y H.B. Rollins. *Models and methodologies in evolutionary theory*, Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 13:92-105
- Gaffney, E.S., 1980, Phylogenetic relationships of the major groups of amniotes. Pp 593-610 In A.L. Panchen (ed.) *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*, The Systematics Association Special Volume No. 15. Academic Press, London.
- Gardiner, 1982, Tetrapod classification. *Zool. J. Linnean Soc. London* 74:207-232.
- Gauthier, J., A.G. Kluge y T. Rowe. 1988a., Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4:105-209.
- Gauthier, J.; A.G. Kluge y T. Rowe, 1988b., The early evolution of Amniota. Capítulo. 4:103-155. In M.J. Benton (ed.). *The phylogeny and classification of the Tetrapods*, The Systematics Association Special Volume No. 35A. Clarendon Press, Oxford.
- Gauthier, J., R. Estes y Q. de Queiroz., 1988c, Aphylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In Estes, R y G. Pregill (eds.). *Phylogenetic relationships of lizard families*, Stanford Univ. Press. Stanford, California pp:119-281.
- Kluge, A.G. 1990, On the special treatment of fossils and taxonomic burden: a response to Loconte. *Cladistics* 6:191-193.
- Llorente, J., 1989, Conceptos en cladismo. *Ciencias No. Esp.* 3:26-39
- Loconte, H. 1990, Cladistic classification of Amniota: a response to Gauthier *et al.*, *Cladistics*, 6:187-190.
- Løvetrup, S. 1985, On the classification of the taxon Tetrapoda. *Syst. Zool.* 34(4):463-470.
- Mayr, E. y P.D. Ashlock, 1991, *Principles of systematic zoology*. 2a. edic. McGraw Hill, New York: 475 pp.
- Owen, R., 1866, *On the anatomy of vertebrates*. Vol. 1. Longmans, London.
- Romer, A.S., 1962, *The Vertebrate Body*. W.B. Saunders Co., Philadelphia, PA. USA.