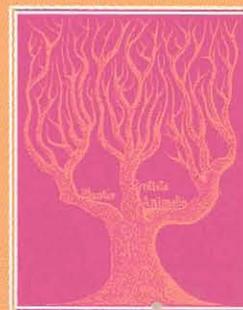


La sistemática,
base del conocimiento
de la biodiversidad

Editores

Atilano Contreras-Ramos
Consuelo Cuevas Cardona
Irene Goyenechea
Ulises Iturbe



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

2



LA SISTEMÁTICA, BASE DEL CONOCIMIENTO DE LA BIODIVERSIDAD

Atilano Contreras-Ramos
Consuelo Cuevas Cardona
Irene Goyenechea
Ulises Iturbe
editores



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Luis Gil Borja

Rector

Marco Antonio Alfaro Morales

Secretario General

Evaristo Luvían Torres

Secretario General Administrativo

Juan Marcial Guerrero Rosado

Coordinador de la División de Extensión y Difusión de la Cultura

Octavio Castillo Acosta

Director del Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

Homero Roldán Rojas

Investigación y Posgrado del ICBI

Alberto Enrique Rojas Martínez

Jefe del Área Académica de Biología

Enrique Rivas Paniagua

Director de Ediciones y Publicaciones

Abel L. Roque López

Subdirector de Ediciones y Publicaciones

Primera edición: 2007

© UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Abasolo 600, Centro, Pachuca, Hidalgo, México, CP 42000

Correo electrónico: editor@uaeh.edu.mx

Prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el consentimiento escrito de la UAEH.

ISBN 970-769-099-2

7

EL POTENCIAL DE LA EVIDENCIA FÓSIL EN LA RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

Víctor Manuel Bravo-Cuevas y Katia Adriana González-Rodríguez

Introducción

La evidencia más convincente de que ha ocurrido la evolución es el descubrimiento de formas fosilizadas en estratos geológicos antiguos (Mayr, 2001). Asimismo, dicho registro ha jugado un papel importante en el mejor entendimiento de diversos procesos macroevolutivos, tales como la especiación, la radiación adaptativa y la extinción (Carroll, 1998).

Los primeros esquemas evolutivos que se propusieron fueron generados por paleontólogos, tales como Matthew (1926), Stirton (1940) y Simpson (1951). En ellos se tomaba en cuenta la información disponible de grupos extintos y recientes. Esta manera de abordar el establecimiento de relaciones de ancestría y descendencia, entre los integrantes de un grupo biológico particular, se constituyó como un principio básico de la escuela evolutiva. Simpson (1951), uno de sus principales seguidores, argumentó reiteradamente que los fósiles proporcionan la base sólida de la clasificación evolutiva.

De manera contrastante, Hennig (1966), en su propuesta metodológica conocida como cladística, enfatizó que la evidencia fósil es incompleta y, por lo tanto, proporciona poca información para el establecimiento de relaciones filogenéticas. Este punto de vista se amplió subsecuentemente por otros cladistas, como Nelson (1978), Patterson (1981) y Ax (1987). En los últimos años, análisis cladísticos en los que se han considerado taxones fósiles y recientes, demuestran lo contrario. El estudio de Gauthier y colaboradores (1988) sobre la filogenia de los Amniota, representa un ejemplo clásico del efecto que tienen los fósiles en el establecimiento de relaciones evolutivas. En ausencia de este tipo de evidencia, las aves se unen a los mamíferos en un grupo monofilético (Gardiner, 1982). Sin embargo, la

adición de ciertos sinápsidos fósiles (reptiles mamíferoides) es suficiente para excluir a los mamíferos de un clado que comprende a las tortugas, lepidosaurios, cocodrilos y aves como taxones hermanos sucesivos.

Así, a través de la historia de la sistemática se ha dado diferente grado de importancia al registro fósil, de acuerdo a los principios de las escuelas de clasificación biológica. En el presente capítulo, no se pretende deliberar si los datos paleontológicos son más o menos importante en la reconstrucción filogenética. Por el contrario, se tratarán de examinar las limitaciones y problemas analíticos asociados con estudios combinados de taxones recientes y fósiles, para el mejor entendimiento de las relaciones evolutivas de grupos particulares.

La aparente restricción del registro fósil

El argumento principal que se aduce para considerar a los fósiles como indicadores pobres de relaciones evolutivas es que son incompletos y, por lo tanto, sólo proporcionan una pequeña fracción de la información que se obtiene de los organismos vivos (evidencia anatómica suave, fisiológica, conductual y/o molecular). En consecuencia, el número alto de datos faltantes que pueden introducir los fósiles en un análisis filogenético, contribuye a la inestabilidad y baja resolución de los cladogramas resultantes (Greenwald, 1989; Novacek, 1989).

Aunque el registro fósil es incompleto debido a los procesos geológicos y tafonómicos asociados con la preservación de las formas extintas, una desventaja similar existe en los estudios neontológicos. Por ejemplo, el muestreo puede ser irregular en estudios de alineamientos de proteínas para mamíferos euterios recientes, donde las matrices de

caracteres muestran una significativa proporción de datos faltantes, hasta de alrededor del 40% (Miyamoto y Goodman, 1986).

Por otra parte, la discriminación de categorías taxonómicas con base en un escaso tamaño de muestra, puede conducir a que exista subjetividad en su caracterización al nivel específico o supraespecífico. Cain (1954) estableció que las entidades taxonómicas propuestas con base en los fósiles (que él denominó paleoespecies), son el resultado de un intento desafortunado de imponer una taxonomía de grupos discontinuos en una serie continua, cuya definición es ambigua debido a la gran cantidad de hiatos que existen en el registro paleontológico. Independientemente de cuál sea la fuente o cantidad de información desconocida, es importante destacar que, completo e informativo, no se encuentran estrictamente correlacionados.

Existen taxones recientes a partir de los cuales puede registrarse cada uno de los caracteres de un análisis filo-

dos raptores) presentan un patrón anatómico que los coloca, sin ambigüedad, como el grupo hermano de las aves (Serenio, 1999). Con base en lo anterior, se observa que tanto la información derivada de datos paleontológicos como neontológicos, tiene limitaciones prácticas cuando se considera uno u otro tipo de caracteres en el establecimiento de relaciones evolutivas.

Los fósiles en la reconstrucción filogenética

Las formas fósiles no continúan evolucionando hasta el presente, en consecuencia, son más susceptibles de conservar condiciones que eventualmente pudieron alterarse ligera o radicalmente en millones de años, lo cual revela patrones primitivos que proporcionan una visión directa de eventos de especiación remota. Conciliar esta información con aquella derivada del análisis de grupos recientes, tiene implicaciones importantes en ciertas cuestiones filogenéticas. Los efectos resultantes son variables y pueden conducir a la modificación de relaciones evolutivas, esclarecer la serie de transformación de caracteres particulares, robustecer hipótesis de ancestría común, establecer la existencia de nuevos agrupamientos o resolver topologías conflictivas.

La literatura sobre fósiles y filogenia es limitada en número y perspectiva (Patterson, 1981; Donoghue *et al.*, 1989; Novacek, 1994; Forey y Fortey, 2003). Sin embargo, algunos de los trabajos existentes representan análisis paradigmáticos al respecto, tal es el caso de aquellos realizados por Novacek (1992), Patterson (1977) y Arratia (1996, 1997, 1999), sobre la evolución de mamíferos y teleósteos, respectivamente. Estos estudios evalúan la influencia y efecto de la evidencia fósil al combinarse con la reciente, en el establecimiento de hipótesis filogenéticas.

Filogenia de mamíferos euterios. Los mamíferos representan uno de los grupos que se ha estudiado más intensamente desde el punto de vista filogenético. Las relaciones evolutivas de los principales grupos taxonómicos ordinales, se han establecido mediante el estudio de secuencias moleculares (Miyamoto y Goodman, 1986) y análisis cladísticos morfológicos (Novacek y Wyss, 1986; Rowe, 1988), a través de los cuales se han generado diversas hipótesis de ancestría común (Benton, 1988). Son varias las propuestas resultantes y sólo algunos clados se soportan sustancial-



INTERNET

Figura 1. Ejemplar representativo de *Hyracoidea*, *Procavia capensis*, damán de El Cabo, África.

genético. Sin embargo, la información aportada por los mismos no necesariamente es relevante para responder ciertas cuestiones filogenéticas; tal es el caso de los Primates, cuya posición con el resto de los euterios es todavía incierta (Benton, 1988). Por otra parte, existen otros taxones que exhiben combinaciones peculiares de estados primitivos y derivados, que resultan críticas en el establecimiento de relaciones de ancestría común. Esta última situación ocurre con frecuencia en las formas fósiles, baste señalar que ciertos grupos de dinosaurios terópodos (denomina-

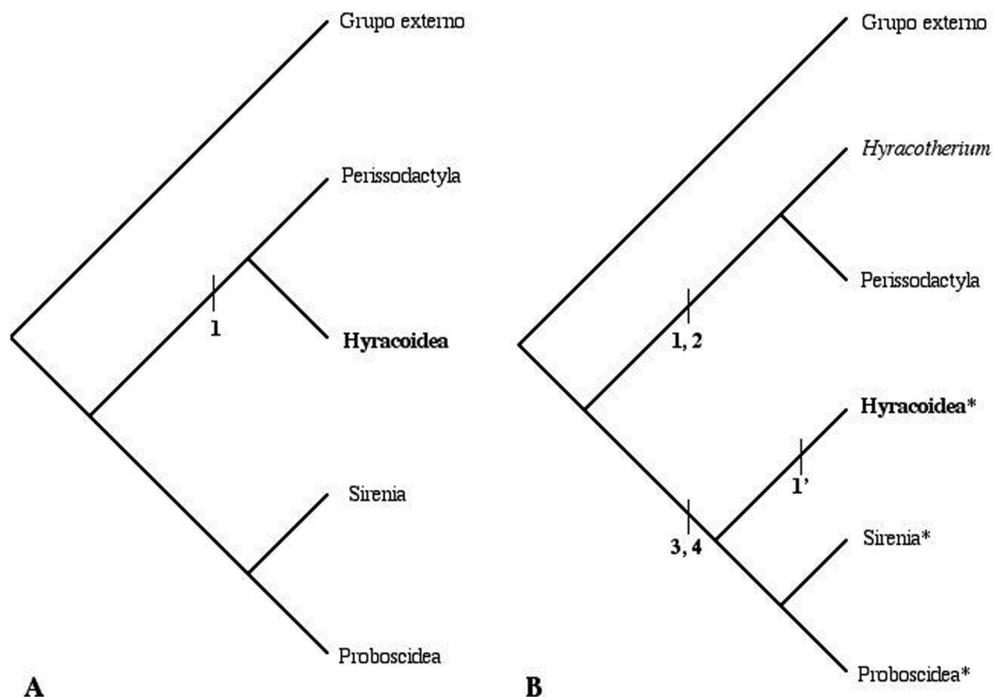


Figura 2. Relaciones filogenéticas de los Hyracoidea (en negritas). A, Mediante el análisis de formas recientes. B, Al incluirse adicionalmente el équido fósil *Hyracotherium*. Sinapomorfias consideradas: 1. Simetría podial mesaxónica, 2. Faceta navicular cóncava sobre el astrágalo, 3. Proceso mastoidal en la región ventrolateral del cráneo y cubierto por el escamoso, 4. Disposición de los carpos en serie. ' = Estado de carácter que se adquirió de manera independiente por paralelismo evolutivo. * = Taxones que integran en conjunto al grupo Paenungulata. (Modificado de Novacek, 1992).

mente, aunado a esto, en la mayoría de los casos se incluyen únicamente las formas recientes.

Novacek (1992) reconoció que la adición de ciertos grupos fósiles en el establecimiento de la filogenia de los Eutheria, modifica las relaciones evolutivas de algunos grupos de mamíferos, específicamente, destaca la posición variable del Orden Hyracoidea.

Los hiracoideos se conocen coloquialmente con el nombre de damanes, incluyen un conjunto de formas con una apariencia entre lagomorfo y roedor, que se caracterizan por presentar extremidades provistas de pequeñas pezuñas, cola corta y región plantar con amplias almohadillas (Fig. 1). La mayor parte de su historia evolutiva se restringe al continente africano, área en la que actualmente se encuentran ampliamente distribuidos, así como en algunas partes del suroeste de Asia (Carroll, 1997).

La posición filogenética de los hiracoideos con el resto de los euterios ha sido objeto de controversia. Algunos autores indican que se encuentran emparentados con los perisodáctilos, el grupo de los caballos, tapires y rinoceron-

tes (Fischer, 1989; Prothero *et al.*, 1988), mientras que otros los colocan como el taxón hermano del grupo formado por los proboscidos (elefantes) y los sirénidos (dugongos y manatíes; Novacek y Wyss, 1986; Shoshani, 1986; Novacek *et al.*, 1988). La primera alternativa se reconoce de manera consistente cuando se toman en cuenta las formas recientes, mientras que la segunda ocurre al incluirse también la evidencia fósil (Fig. 2).

Los damanes, tapires, rinocerontes y caballos se caracterizan por presentar extremidades tridactilares en las que el eje del pie pasa a través del dígito III. Esta característica permitiría unificarlos en un clado; sin embargo, los perisodáctilos recientes junto con su taxón basal, conocido como *Hyracotherium*, del Eoceno de Inglaterra, Estados Unidos y México (MacFadden, 1992), son los únicos mamíferos que tienen una faceta navicular cóncava sobre el astrágalo (Fig. 3).

La adición del équido primitivo *Hyracotherium* permitió establecer la existencia de un carácter sinapomórfico, que distingue y separa a los perisodáctilos (vivos y fósiles) del resto de los euterios. Dicha condición no se presenta en

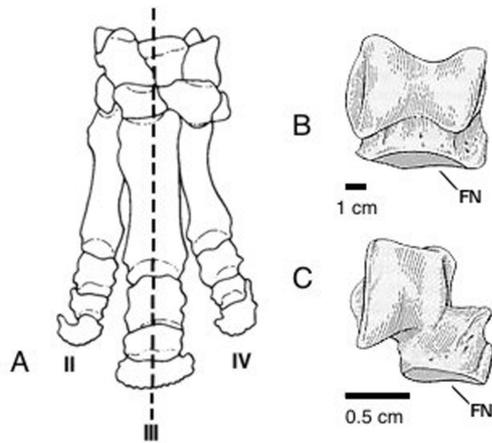


Figura 3. Caracteres clave que permiten establecer las relaciones filogenéticas de los Hyracoidea con el resto de los ungulados. A, La simetría podial mesaxónica es típica de los perisodáctilos, la cual fue adquirida de manera independiente por los hiracoideos. B, La presencia de una faceta navicular cóncava sobre el astrágalo es autapomórfica de los perisodáctilos fósiles (p. ej., *Hyracotherium*) y recientes (caballos, rinocerontes y tapires). C, Los hiracoideos, al igual que el resto de los euterios, presentan una faceta navicular convexa. FN = Faceta navicular.

los hiracoideos y conduce a considerar que adquirieron de manera independiente el mismo tipo de simetría podial que los caballos, rinocerontes y tapires. Empero, comparten con los proboscidos y sirénidos la configuración del cráneo, así como la disposición de los carpos, lo cual indica que se encuentran más emparentados con estos últimos grupos de ungulados (Novacek, 1992).

De lo anterior, se concluye que la incorporación de ciertas formas fósiles en la interpretación de la filogenia de los Eutheria condujo a modificar las relaciones de ancestría común de ciertos linajes de mamíferos, específicamente de los hiracoideos. Asimismo, los cambios producidos arrojan evidencia que apoya nuevos agrupamientos (v.gr., Hyracoidea+ Proboscidea+Sirenia=Paenungulata), los cuales proporcionan nueva información acerca de la estructura de un patrón filogenético determinado.

Filogenia de peces teleósteos. Los peces constituyen uno de los grupos de vertebrados mejor representados en el registro fósil. El ambiente de depósito en el que ocurren estas formas es altamente propicio para la fosilización, de tal suerte que generalmente se encuentran preservados completos o sólo con sus partes desarticuladas. En particular, los teleósteos han existido desde hace millones de años y en la actualidad comprenden alrededor de 23,000 especies. Los grupos principales de Teleostei actuales incluyen a los Elopomorpha, Osteoglossomorpha, Clupeocephala (Ostariopsidae + Clupeomorpha) y Euteleostei, los cuales comprenden a Esocidae + Salmonidae (Fig. 4).

La caracterización de los teleósteos y el establecimiento de sus relaciones filogenéticas han sido objeto de numerosos estudios basados en el análisis tanto de formas recientes como fósiles (Patterson, 1977; Patterson y Rosen, 1977; Lecointre, 1995; De Pinna, 1996). Destacan los trabajos de Arratia (1996, 1997, 1999) que evidencian

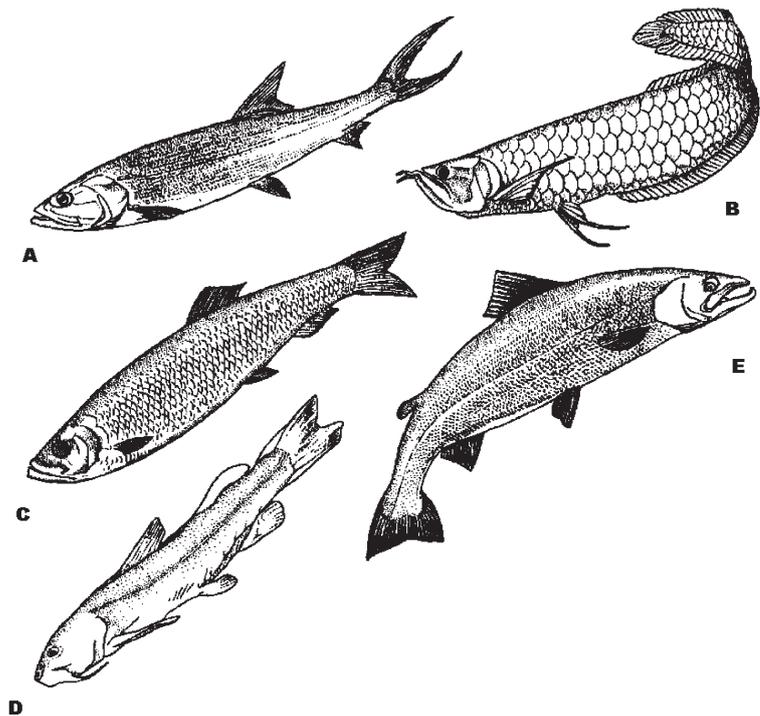


Figura 4. Diversidad de teleósteos recientes. A, *Elops saurus* (Elopomorpha). B, *Osteoglossum bicirhosum*. C, *Clupea harengus* (Clupeomorpha). D, *Diplomystes camposensis* (Ostariophysii). E, *Salmo salar* (Euteleostei). (Modificado de Arratia, 2000).

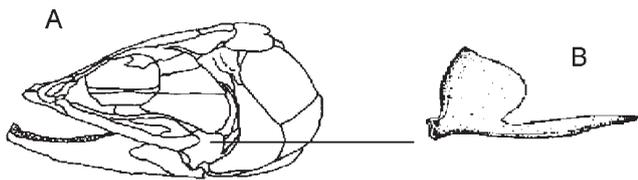


Figura 5. A, Dermocráneo de *Elops saurus* (Teleostei) que muestra la posición del cuadrado. B, Hueso cuadrado de teleósteos, carácter apomórfico que define al grupo. (Modificado de Patterson, 1973).

que la adición de ciertos taxones fósiles modifica previas hipótesis de relación de parentesco entre los diferentes integrantes de Teleostei.

Los teleósteos constituyen un grupo monofilético definido por presentar un cuadrado con proceso posteroventral alargado (Fig. 5); asimismo, existen numerosos caracteres homoplásicos relacionados con la estructura del cráneo y la aleta caudal. La consideración del registro fósil conocido aumenta el grado de homoplasia; sin embargo, conduce a cambios importantes en la serie de transformación de caracteres y de manera concomitante en la definición de los clados principales. Este efecto es notable cuando el grupo externo utilizado incluye también taxones extintos (Arratia, 1999).

Patterson (1977) estableció la monofilia de Teleostei con base en cinco sinapomorfías, utilizando 18 taxones fósiles y recientes, 52 caracteres y como grupo externo a *Amia calva* (Halecomorphi), un pez no teleósteo reciente (Fig. 6A). En esta hipótesis, grupos fósiles como Pachycomiformes y Aspidorhynchiformes están incluidos en Teleostei y los Pholidophoridae aparecen como grupo intermedio. Asimismo, los osteoglosomorfos se muestran como un grupo más primitivo que los elopomorfos.

La más reciente hipótesis filogenética de Arratia (1999), basada en 35 taxones fósiles y recientes, 196 caracteres y tomando como grupo externo dos peces primitivos recientes, *Amia* y *Lepisosteus* (pejelagarto), muestra cambios significativos en la posición de los taxones (Fig. 6B). Por otro lado, los cinco caracteres sinapomórficos propuestos por Patterson (1977) para la monofilia de Teleostei y los más de 23 caracteres propuestos por De Pinna (1996), se convier-

ten en plesiomorfías. En esta hipótesis los Pachycomiformes y Aspidorhynchiformes quedan excluidos de Teleostei. Los Pholidophoridae que antes eran un grupo intermedio, aparecen como grupo hermano de Teleostei. Asimismo, los elopomorfos son más primitivos que los osteoglosomorfos + teleósteos avanzados (Euteleostei).

La elección de grupo externo es fundamental, dado que grupos particulares de taxones pueden proporcionar diferentes interpretaciones en la polarización de caracteres y, por lo tanto, se obtienen arreglos distintos aunque se utilice el mismo número de caracteres y taxones. Cuando el grupo externo elegido corresponde a un taxón más primitivo, las relaciones de los grupos principales de teleósteos no cambian; sin embargo, se producen variantes significativas en los nodos basales (Arratia, 1999).

Por otro lado, cuando se realiza un análisis cladístico para probar la filogenia de grupos recientes y se utiliza como grupo externo sólo a formas recientes como *Amia* y *Lepisosteus* (Fig. 6C), la posición de los grupos principales también varía. En el caso de los peces, los osteoglosomorfos (*Heterotis* y *Diodon*) que previamente aparecían como grupo hermano, se separan y queda *Heterotis* como taxón más primitivo, lo cual no es muy confiable, mientras que los elopomorfos aparecen como grupo derivado (Arratia, 1999).

De acuerdo con De Pinna (1996), que utilizó como base el trabajo de Patterson (1977) para establecer la monofilia del grupo, la presencia de un solo vómer (hueso del dermocráneo que forma el techo del palatino) es una sinapomorfía de los Teleostei (Fig. 7); sin embargo, estudios recientes indican que la presencia de un solo vómer es un carácter homoplásico, ya que se presenta en los Aspidorhynchidae y Pholidophoridae y en otros peces no teleósteos, lo cual indica que se adquirió independientemente en cada uno de estos linajes.

La influencia de los fósiles en la interpretación de caracteres y series de transformación se observa claramente en el siguiente ejemplo: El paraesfenoides (Fig. 7) es un hueso del neurocráneo que en los peces recientes puede presentar dientes grandes, como en los osteoglosomorfos (estado de carácter 0) o carecer de ellos (estado de carácter 1), como en los clupeomorfos (Arratia, 1997). Al revisar este mismo carácter en teleósteos del Jurásico de

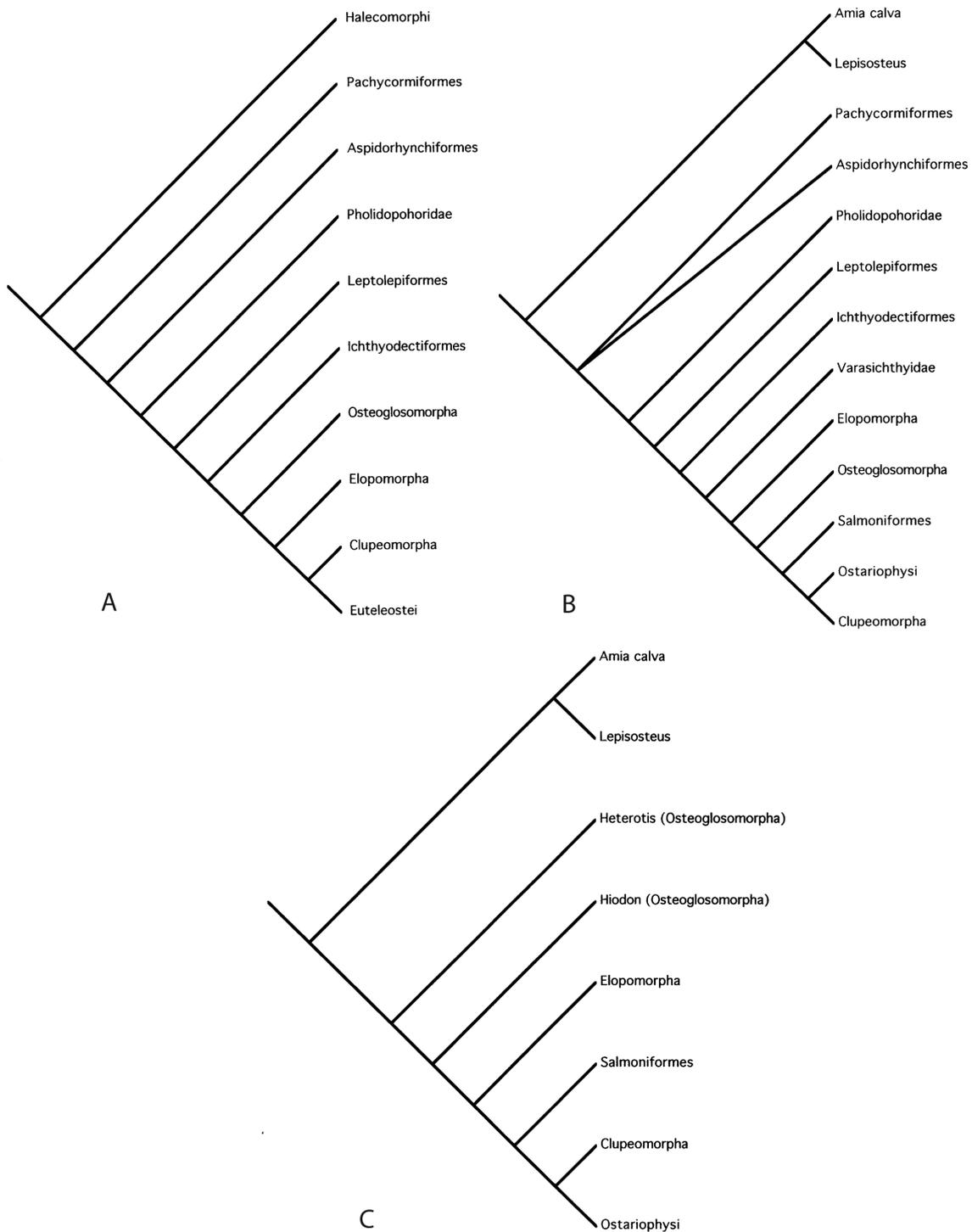


Figura 6. Comparación de tres hipótesis de interrelación de teleósteos, con base en diferentes números de caracteres y taxones y distintas series de transformación de caracteres. A, Hipótesis de Patterson (1973) donde Teleostei está definido por cinco caracteres sinapomórficos. Los Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes forman parte del grupo y los osteoglosomorfos son más primitivos que los elopomorfos (modificado de Patterson, 1977). B, Hipótesis de Arratia (1999) considerando nuevos taxones fósiles del Jurásico. Se observa que los Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes no son teleósteos y Pholidopohoridae es el grupo hermano. Las relaciones de Osteoglosomorpha y Elopomorpha también varían con respecto a la hipótesis anterior (modificado de Arratia, 1999). C, Solo al tomar en cuenta a los teleósteos recientes, las interrelaciones del grupo se modifican y la serie de transformación de caracteres varía (modificado de Arratia, 1999).

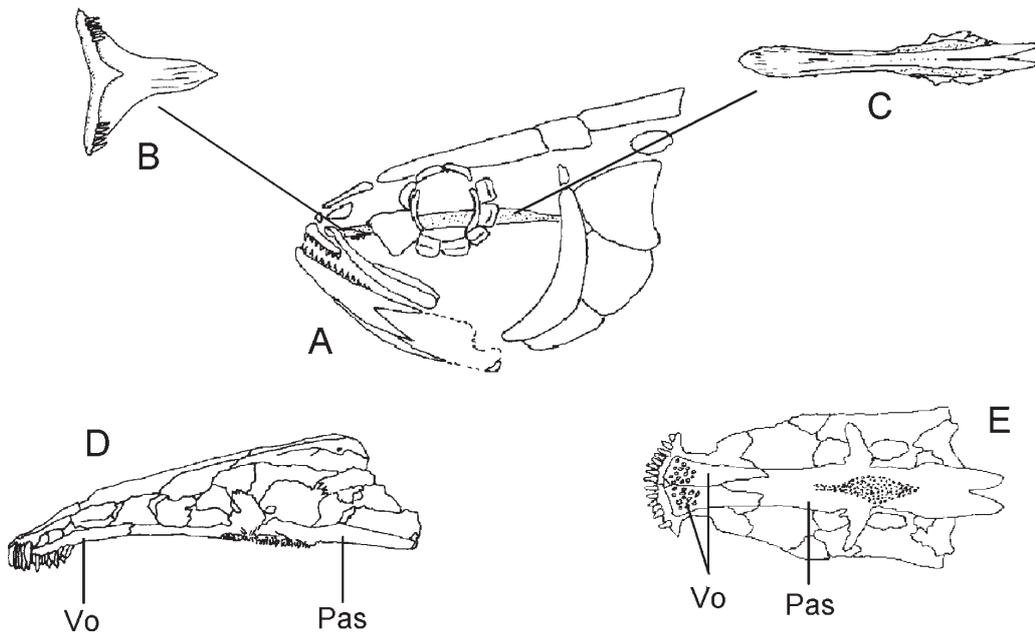


Figura 7. Posición del vómer y paraesfenoides en el cráneo de teleósteos. A, Esquema del neurocráneo de teleósteos. B, Hueso vómer. C, Paraesfenoides sin dientes. D, Vista lateral del neurocráneo de *Amia calva* (no teleósteo), mostrando los dientes del vómer y paraesfenoides. E, Vista ventral del vómer pareado y paraesfenoides dentado de *Amia calva*. (A-C modificados de Rojo, 1991; D, E modificados de Grande y Bemis, 1998).

Europa (que no pertenecen a ninguno de los taxones anteriores), Arratia (1999) encontró que estos también presentaban dientes pequeños en el paraesfenoides; entonces adiciona un nuevo estado de carácter y cambia la codificación de los mismos, quedando de la siguiente manera: con dientes pequeños (estado de carácter 0), sin dientes (estado de carácter 1) y con dientes grandes (estado de carácter 2). Como el ejemplo anterior, numerosas series de transformación pueden variar al contemplar a los fósiles en la filogenia de cualquier grupo de estudio y en consecuencia modificar las hipótesis de relación filogenética previamente propuestas.

Sumario y conclusiones

En el desarrollo conceptual de diversos métodos para discriminar la diversidad biológica, los fósiles han jugado un papel importante en el conocimiento acerca de la historia evolutiva de taxones particulares. Existen puntos de vista encontrados cuando se tratan fuentes de información derivadas de estudios paleontológicos o neontológicos. Sin

embargo, es claro que el uso de la evidencia fósil en la interpretación de filogenias tiene múltiples implicaciones, las cuales pueden conducir a robustecer o modificar clados previamente reconocidos a través del análisis exclusivo de formas actuales, a la definición de nuevos clados o a modificar las series de transformación de los caracteres.

De lo anterior, se deriva que de manera ideal la generación de patrones filogenéticos

debe conciliar toda la base de datos de la que se disponga, sin imponer restricciones o limitaciones prácticas, mismas que son inherentes a cualquier estudio científico. Aunado a esto, las interpretaciones que se planteen son susceptibles de modificarse en la medida que futuras investigaciones revelen la existencia de nuevas formas fósiles o recientes, así como que se modifique la identidad taxonómica de las previamente conocidas. Eventualmente, se llegará a un punto en el que se tendrá una visión más acertada de la filogenia de grupos, así como de los procesos evolutivos que modularon la sorprendente diversidad orgánica reciente y aquella que existió durante el pasado geológico.

Literatura citada

- Arratia, G. 1996. The Jurassic and early history of teleosteans, pp. 234-259. En: G. Arratia y G. Viohl (eds.). *Mesozoic fishes, systematics and paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* 7: 5-168.
- Arratia, G. 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts.

- Consensus and disagreements, pp. 265-334. En: G. Arratia y H.-P. Schultze (eds.). *Mesozoic Fishes 2. Systematics and fossil record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Arratia, G. 2000. Phylogenetic relationships of Teleostei, past and present. *Estudios Oceanológicos* 19: 19-51.
- Ax, P. 1987. *The phylogenetic system: The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Benton, M. J. 1988. The relationships of the major groups of mammals: new approaches. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 40-45.
- Cain, A. J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson, London.
- Carroll, R. L. 1997. *Vertebrate paleontology and evolution*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Carroll, R. L. 1998. *Patterns and processes of vertebrate evolution*. Cambridge Paleobiology series, Cambridge University Press, Cambridge.
- De Pinna, M. 1996. Teleostean monophyly, pp. 147-162. En: M. Stiassny, L. R. Parenti y G. D. Johnson (eds.). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, New York.
- Donoghue, M. J., J. A. Doyle, J. Gauthier, A. G. Kluge y T. Rowe. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 431-460.
- Fischer, M. 1989. Hyracoids, the sister group of perissodactyls, pp. 37-56. En: D. R. Prothero y R. M. Schoch (eds.). *The evolution of perissodactyls*. Oxford University Press, New York.
- Forey, P. L. y R. A. Fortey. 2003. Fossils in the reconstruction of phylogeny, pp. 515-519. En: D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Publishing, Maiden, Massachusetts.
- Gardiner, B. 1982. Tetrapod classification. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74: 207-232.
- Gauthier, J., A. G. Kluge y T. Rowe. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Grande, L. y W. E. Bemis. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns on natural history. *Society of Vertebrate Palaeontology. Memoir 4. Supplement to Journal of Vertebrate Paleontology* 18:1-690.
- Greenwald, N. 1989. Effects of missing data and homoplasy on estimates of multituberculate phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (Suppl. 3): 24A.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Lecointre, G. 1995. Molecular and morphological evidence for a Clupeomorpha-Ostariophysi sister-group relationship (Teleostei). *Geobios, Memoria Especial* 19: 205-210.
- MacFadden, B. J. 1992. *Fossil Horses: systematics, paleobiology and evolution of the family Equidae*. Cambridge University Press, New York.
- Matthew, W. D. 1926. The evolution of the horse: a record and its interpretation. *Quarterly Review of Biology* 1: 139-185.
- Mayr, E. 2001. *What evolution is*. Basic Books, New York.
- Miyamoto, M. M. y M. Goodman. 1986. Biomolecular systematics of eutherian mammals: phylogenetic patterns and classification. *Systematic Zoology* 35: 230-240.
- Nelson, G. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology* 27: 324-345.
- Novacek, M. J. 1989. Higher mammal phylogeny: The morphological-molecular synthesis, pp. 421-435. En: B. Fernholm, K. Bremer y H. Jornvall (eds.). *The hierarchy of life: molecules, morphology, and phylogenetic analysis*. Nobel Symposium 70. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Novacek, M. J. 1992. Fossils, topologies, missing data, and the higher level phylogeny of eutherian mammals. *Systematic Biology* 41: 58-73.
- Novacek, M. J. 1994. Morphological and molecular inroads to phylogeny, pp. 85-131. En: L. Grande y O. Rieppel (eds.). *Interpreting the hierarchy of life: from systematic patterns to evolutionary process theories*. Academic Press, San Diego.
- Novacek, M. J. y A. Wyss. 1986. Higher level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2: 257-387.
- Novacek, M. J., A. Wyss y M. C. McKenna. 1988. The major groups of eutherian mammals, pp. 31-71. En: M. J. Benton (ed.). *The phylogeny and classification of tetrapods, Volume 2. Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Patterson, C. 1973. Interrelationships of holosteans, pp. 233-305. En: P. H. Greenwood, R. S. Miles y C. Patterson (eds.). *Interrelationships of fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 53, Supplement 1.
- Patterson, C. 1977. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny, pp. 579-643. En: M. K. Hecht, P. C. Goody y B. M. Hecht (eds.). *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Press, New York.
- Patterson, C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 195-223.
- Patterson, C. y D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 81-172.
- Prothero, D., E. Manning y M. Fischer. 1988. The phylogeny of ungulates, pp. 201-234. En: M. J. Benton (ed.). *The phylogeny and classification of tetrapods, Volume 2. Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Rojo, A. L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.
- Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147.

- Shoshani, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. *Molecular Biology and Evolution* 3: 230-240.
- Simpson, G. G. 1951. *Horses: the history of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*. Oxford University Press, New York.
- Stirton, R. A. 1940. The phylogeny of the North American Equidae. *Bulletin of the Department of Geological Sciences, University of California* 25: 165-198.