

OSTEOLOGÍA CRANEAL DEL GÉNERO *PHILODRYAS* (SERPENTES: COLUBRIDAE)

FERNANDO LOBO * Y GUSTAVO SCROCCHI *

We studied the skulls of eleven species of *Philodryas*. The skull of *Philodryas patagoniensis* is described, and some characters that show interspecific variation are recognized. These characters are used for phylogenetic inferences. We obtained three trees using Hennig86. The pair of sister species which is presented in the three cladograms is *P. mattogrossensis* - *P. varius*; in only one tree: *P. baroni* - *P. burmeisteri*.

Introducción

El género *Philodryas* se distribuye en casi toda América del Sur y esta representado por 15 especies. Las formas del género han sido estudiadas desde diversos puntos de vista, destacándose el trabajo de revisión de Thomas (1976a). Otros aportes a la taxonomía son los de Thomas *et al.* (1977); Thomas y Johnson (1984); Thomas (1976b); Barrio *et al.* (1977) y Thomas (1977). El único intento de estudiar las relaciones de las formas es el de Laurent (1980) en base a similitud morfométrica.

Los estudios realizados hasta ahora en el grupo no tuvieron en cuenta los caracteres osteológicos, refiriéndose solamente a algunos de ellos en forma parcial. Bonino (1987) realiza la descripción del cráneo de *Philodryas psammophideus* aunque no utiliza esa información para dilucidar relaciones entre las especies del género. El presente trabajo pretende subsanar esta falta y utilizar caracteres osteológicos craneales para efectuar un análisis de las relaciones filogenéticas de las especies del género.

Materiales y Métodos

Se estudió el esqueleto craneal de 45 especímenes pertenecientes a 11 especies de *Philodryas* a partir de preparaciones osteológicas en seco y diafanizaciones realizadas siguiendo la técnica de Wassersug (1976), en este caso solo se tuvieron los huesos.

Para estudiar las relaciones filogenéticas los

caracteres se polarizaron según el método de comparaciones con el grupo externo de Watrous y Wheeler (1981) estudiándose para este fin el cráneo de *Tropidodryas serra*. El cálculo correspondiente se realizó mediante el programa Hennig86 version 1.5 (Farris, 1988).

No se pudo contar con material de la totalidad de las especies, ya que no fué posible contar con especímenes en préstamo de *P. viridissimus*, *P. arnoldoi*, *P. bolivianus* y *P. tachymenoides* que no existen en colecciones argentinas.

El material estudiado es el siguiente:

P. aestivus. FML 1818. sin datos.

P. baroni FML 01298. Caspi Corral, Departamento Figueroa, Santiago del Estero, Argentina. FML 02123. Alrededores de Nueva Esperanza, Departamento Pellegrini, Santiago del Estero, Argentina. FML 02145. Departamento Pellegrini, Santiago del Estero, Argentina. FML 02153. Departamento Pellegrini, Santiago del Estero, Argentina. FML 00768. Lavalle, Departamento Guasayán, Santiago del Estero, Argentina. FML 02288. Finca Pozo Largo, 8 kms al sur de Joaquín V. Gonzalez y 12 kms al este de Finca San Javier, Departamento Anta, Salta, Argentina. FML (PT 1063). 5 kms al norte del Caburé, sobre ruta nacional n°16, Departamento Copo, Santiago del Estero, Argentina. FML 02296. Departamento Pellegrini, Santiago del Estero.

P. burmeisteri. FML 01308. Huallín, Departamento Belén, Catamarca, Argentina. FML 01636. Antinaco, 1130 mts, Departamento Famatina, La Rioja, Argen-

* Instituto de Herpetología, CONICET - Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251; San Miguel de Tucumán, 4.000- Tucumán, Argentina

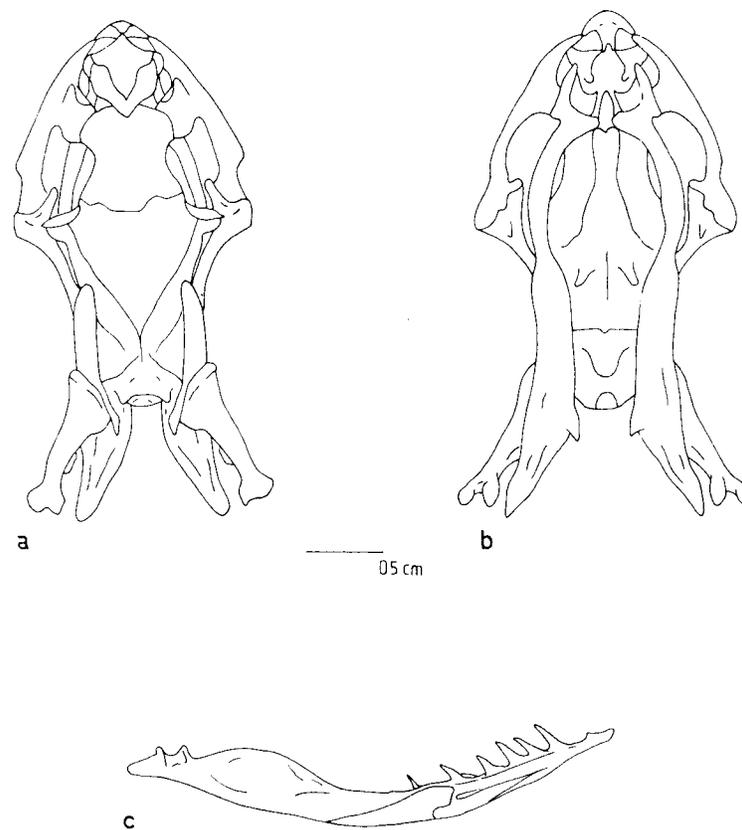


Figura 1. a- Vista dorsal del cráneo de *Philodryas patagoniensis* FML 1278. b- vista ventral del mismo ejemplar. c- vista interna de la mandíbula inferior, mismo ejemplar. La línea equivale a 5 mm.

tina. FML 00052. Departamento Leales, Tucumán, Argentina.

P. chamissonis. FML 02039 y 02040. Concepción, Chile. FML 01490. Bahía Oscura (Caleta Oscura), 55 kms al norte de Los Vilos, Chile. FML 01489. 10 kms al sur de Coquimbo, Chile.

P. matogrossensis. FML 01886. Ruta nacional n°95, entre R. Sáenz Peña y Tres Isletas, a 29 kms de R. Sáenz Peña, Departamento Comandante Fernández, Chaco, Argentina. FML 00363. Retiro, Tartagal, Departamento G. J. San Martín, Salta, Argentina. FML 01809. Los Frentones, Almirante Brown, Chaco, Argentina. FML 02284. 39 kms al este de J.V. Gonzalez y 25 kms al norte de Salta Forestal, Departamento Anta, Salta, Argentina. FML 02286. El Tunal, sobre ruta nacional n°16, Departamento Anta, Salta, Argentina.

P. nattereri. FML 01779. Rio Branco do Sul, Estado do São Paulo, Brasil.

P. offeri. FML 01419. Partido La Candelaria, De-

partamento Cerrillos, Salta, Argentina. FML 01798. Parque Nacional El Rey, Salta, Argentina. FML 01431. Sin datos.

P. patagoniensis. FML 01278. Tucumán, Argentina. FML 01725. Curitiba, Parana, Brasil. FML 01920. Sin datos.

P. psammophideus. FML 02154. Departamento Pellegrini, Santiago del Estero, Argentina. FML 00139. Santa Rosa de Leales, Departamento Leales, Tucumán, Argentina. FML 00322. Sin datos. FML 00019. Leales, Departamento Leales, Tucumán, Argentina. FML 02135. Alrededores de Nueva Esperanza, Departamento Pellegrini, Santiago del Estero, Argentina. FML 01735. 2 ejemplares. Sin datos. FML 01737. Salta, Argentina. FML 01134. Camino al Cadillal, Departamento Capital, Tucumán, Argentina. FML 02297. Departamento Pellegrini, Santiago del Estero.

P. simonsi. FML 00935. Huaraz (3.000 mts), Perú.

P. varius. FML 01502. La Sala, Parque Biológico San Javier, Departamento Tafí Viejo, Tucumán, Ar-

gentina. FML 01392. Yacones (1.600 mts), Departamento La Caldera, Salta, Argentina. FML 01908. El Cadillal, Departamento Capital, Tucumán, Argentina. FML 01002. Rodeo Grande, Departamento Trancas, Tucumán, Argentina.

Tropidodryas serra. FML 01780. Paraibuna, Estado de São Paulo, Brasil.

Resultados

Antes de mostrar los diferentes estados que se presentan en los caracteres osteológicos observados, se ha preferido realizar una descripción general del cráneo de *Philodryas patagoniensis*.

Descripción Osteológica de Philodryas patagoniensis (Fig. 1)

Premaxilar en vista ventral con el borde inferior uniformemente convexo; proceso palatino hendido; proceso nasal triangular en sección transversal y con el borde anterior plano convexo. En vista frontal la región basal del proceso nasal expandida. **Septomaxilares** en contacto con la lámina ventral del nasal; expandidos posteriormente y en contacto con el frontal. **Prevómeres** íntimamente unidos al premaxilar. **Prefrontales** en su cara lateral presentan el borde posterior expandido formando un reborde; foramen lacrimal en la base de la cara posterior. **Nasales** en vista dorsal son triangulares, de superficie convexa, contactan hacia delante con el extremo del proceso nasal del premaxilar. En el interior del cráneo contactan en el plano sagital entre sí y con los septomaxilares, y en conjunto se relacionan con el extremo ventral anterior del frontal. **Frontales** subrectangulares en vista dorsal. **Parietal** dorsalmente plano con las crestas evidentes, en la región lateral anterior presenta una superficie cóncava donde se apoya el postorbital; borde posterior lateral articulado con el tabular. **Postorbital** en forma de una lámina curvada de ancho uniforme, no alcanza el frontal y articula con el maxilar por medio de fibras. **Complejo basi-paraesfenoideo** con forma subtriangular. Porción correspondiente al paraesfenoides cóncava en su cara ventral, dorsalmente se prolonga en una lámina sagital interorbitaria. En su extremo anterior contacta con el extremo ventral del frontal, el borde de su extremo anterior se encuentra dividido en tres puntas, en algún ejemplar puede encontrarse reducida la central. La porción basiesfenoidea presenta una cresta basiesfenoidea sagital y dos crestas laterales curvadas y fuertes, según Hoffstetter (1939) homólogas de los procesos basipterigoideos

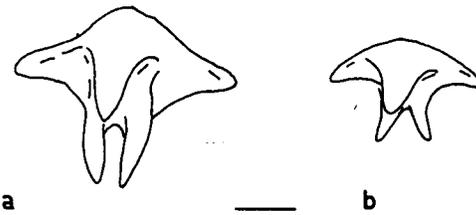


Figura 2. a- Premaxilar en vista dorsal de *Philodryas baroni* FML 01298. b- *P. psammophideus* FML 00322. La línea equivale a 2 mm.

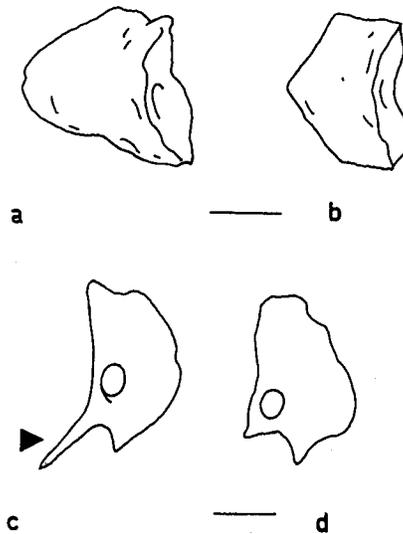


Figura 3. a- Prefrontal en vista lateral de *Philodryas baroni* FML 01298. b- *P. mattogrossensis* FML 01886. c- Vista posterior (pared anterior de la órbita) del prefrontal en *P. simonsi* FML 00935. d- *P. baroni* FML 01298. La línea equivale a 2 mm.

de los saurios. El proceso medial del borde posterior se encuentra reducido. **Foramen orbitale magnum** limitado por el frontal, parietal y complejo basi-paraesfenoideo. El borde anterior en vista lateral, llega al extremo anterior de la órbita (Fig. 4c). **Proótico** constituye la pared lateral del cráneo, presenta dos forámenes redondeados para la salida del nervio trigémino, siendo el posterior el de mayor tamaño. Sobre su cara dorsolateral se apoya el tabular. **Exoccipitales** constituyen las paredes laterales y dorsal del foramen magnum. Junto con el basioccipital forman el cóndilo occipital. En la unión con el proótico se forma

una fuerte cresta. *Supraoccipital* contacta con el parietal, proótico y exoccipitales, presenta una fuerte cresta occipital que se continúa hacia atrás sobre la unión de exoccipitales y proótico y hacia adelante con las crestas del parietal. Además cuenta con una cresta sagital de menor altura que no se continúa en los exoccipitales. *Basioccipital* constituye la mayor parte del cóndilo occipital, es de forma subpentagonal y presenta un fuerte proceso central. *Tabulares* en forma de barra, curvados en la región media, articulan con el cuadrado por medio de la mitad posterior. La mitad anterior se apoya sobre el proótico y el parietal. *Cuadrado* (Fig. 3b) con el extremo tabular ensanchado y el extremo mandibular en forma de tróclea. Sobre la cara interna del cuadrado se ubica un proceso oval para la articulación de la columnilla articular; en la cara externa se ubica la cresta del cuadrado sobre la que se insertan músculos elevadores y depresores de la mandíbula. *Maxilar* alargado y estrecho con 10 - 13 dientes. Contacta con el palatino por medio de dos procesos: el pterigoideo inclinado hacia delante y otro hacia atrás. *Palatino* con 10 - 12 dientes. El proceso maxilar es subcilíndrico. Proceso prevomerino curvado, mas ancho en la base. *Pterigoides* alargado, articulado anteriormente con el palatino. El extremo posterior ensanchado y curvado. En su porción media, lleva una concavidad donde se apoya el ectopterigoides, los bordes de tal concavidad estan elevados, formando un canal. *Ectopterigoides* con el extremo anterior ensanchado formando un proceso interno triangular y otro externo cuadrangular. El extremo posterior se apoya sobre la concavidad del pterigoides. *Mandíbula inferior* con la fosa mandibular grande, la pared interna más alta que la externa. *Dentario* con 12 - 18 dientes. Rama dorsal del dentario más alta que la ventral.

Caracteres que muestran diferentes estados en las especies estudiadas.

Durante el estudio se encontraron 10 caracteres osteológicos que varían entre las especies. Cada estado de caracter está dibujado para facilitar el reconocimiento de los mismos.

1) Proceso palatino del premaxilar: Los procesos palatinos del premaxilar se disponen de dos formas distintas: 0- convergentes (Fig. 2a), 1- divergentes entre sí (Fig. 2b).

2) Cara lateral externa del prefrontal: 0- muy expandida (Fig. 3a), 1- poco expandida (Fig. 3b).

3) Proceso en el extremo lateral-posterior del prefrontal: 0- presente (Fig. 3c), 1- ausente (Fig. 3d).

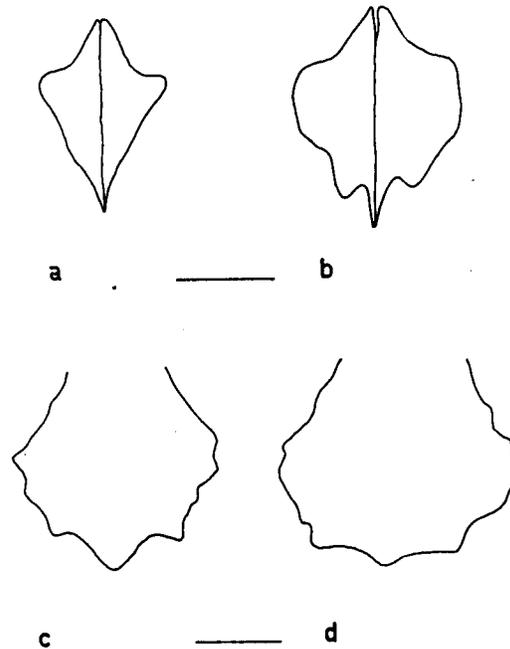


Figura 4. a- Vista dorsal de los nasales en *Philodryas mattogrossensis* FML 00363. b- *P. burmeisteri* FML 01636. c- Región posterior del paraesfenoides en *P. mattogrossensis* FML 00363. d- *P. burmeisteri* FML 01636. La línea equivale a 2 mm.

4) Borde posterior dorsal del nasal: Los bordes posteriores dorsales de ambos nasales convergen hacia atrás, en dirección de los frontales y en los mismos se observa: 0- bordes lisos, uniformemente convergentes (Fig. 4a), 1- bordes escotados (Fig. 4b).

5) Proceso posterior del paraesfenoides: El borde posterior del paraesfenoides presenta un proceso de tamaño variable. Los estados encontrados son: 0- proceso posterior del paraesfenoides bien desarrollado (Fig. 4c), 1- proceso posterior del paraesfenoides reducido o ausente (Fig. 4d).

6) Cuadrado: El cuadrado se presenta torsionado en algunas especies, de manera que la superficie de articulación del proceso oval no se observa en vista lateral interna: 0- derecho (Fig. 5a), 1- torsionado (Fig. 5b).

7) Forma del proceso maxilar del palatino: 0- de forma triangular (Fig. 5c), 1- de forma subcilíndrica (Fig. 5d), 2- variable (variación intraespecífica).

8) Foramen Orbitale Magnum: Foramen ubicado entre las órbitas y limitado por frontales,

parietal y complejo basi-paraesfenoideo. Los estados que se reconocen son: 0- borde anterior detrás de la mitad de la órbita (Fig. 6a), 1- borde anterior del foramen orbitale magnum a nivel de la mitad de la órbita (Fig. 6b), 2- borde anterior alcanza el extremo anterior de la órbita (Fig. 6c).

9) Forma del Tabular: En vista dorsal: 0- Recto (Fig. 7a), 1- Curvado en la región media (Fig. 7b).

10) Articulación pterigoides - ectopterigoides: En la región donde articula el ectopterigoides, el pterigoides presenta una concavidad limitada en algunos casos por una pared interna y una externa que forman un canal. En otras especies falta la pared interna: 0- Concavidad en forma de canal (Fig. 7c), 1- Solo se presenta la pared externa (Fig. 7d).

La distribución de los estados de caracteres descritos arriba en las especies de *Philodryas* y en *Tropidodryas serra* es la siguiente:

ESPECIE\CARACTER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. aestivus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>P. baroni</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>P. burmeisteri</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>P. chamissonis</i>	0	1	1	1	1	1	2	0	1	0
<i>P. mattogrossensis</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>P. nattereri</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>P. olfersi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>P. patagoniensis</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0
<i>P. psammophideus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>P. simonsi</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>P. varius</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>T. serra</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1

Lo observado aquí para *Philodryas psammophideus* no difiere de lo descrito por Bonino (1987).

Tropidodryas serra presenta un proceso adicional en la cara lateral interna del prefrontal, ausente en todas las especies de *Philodryas* (Fig. 8b).

Hipótesis Filogenéticas.

A pesar de que no se contó con ejemplares de todas las especies del género, el presente análisis pretende constituirse en una "primera aproximación" en el conocimiento de las relaciones filogenéticas intragenéricas.

Si bien no se conoce muy bien la relación de *Philodryas* con otros géneros de colúbridos se estudió a *Tropidodryas serra* como uno de los grupos externos en este análisis debido a que se trata de un Dipsadinae, con las características que representan a este grupo de acuerdo con Jenner

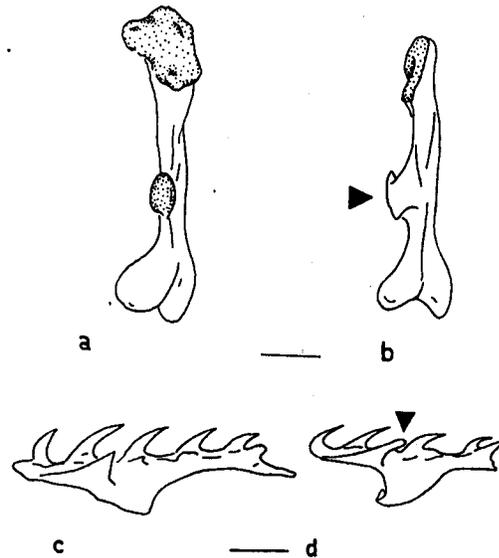


Figura 5. a- Cuadrado en vista lateral interna de *Philodryas baroni* FML 01298. b- *P. patagoniensis* FML 01725. c- Palatino en vista lateral interna de *P. mattogrossensis* FML 00763. d- *P. psammophideus* FML 00019. La línea equivale a 2 mm.

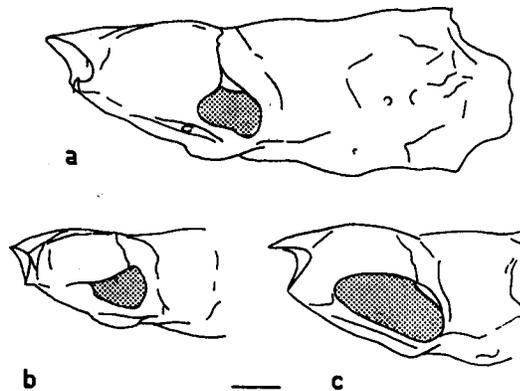


Figura 6. a- Foramen orbitale magnum en *Philodryas baroni* FML 01298. b- *P. psammophideus* FML 00019. c- *P. patagoniensis* FML 01725. La línea equivale a 2 mm.

y Dowling (1985), y teniendo en cuenta la relación de grupo hermano propuesta por estos autores: Dipsadinae-Philodryadini. *Tropidodryas serra* antes era considerada *Philodryas*, Thomas y Dixon (1977) diferencian a esta especie como un género distinto en base a la morfología de los hemipenes,

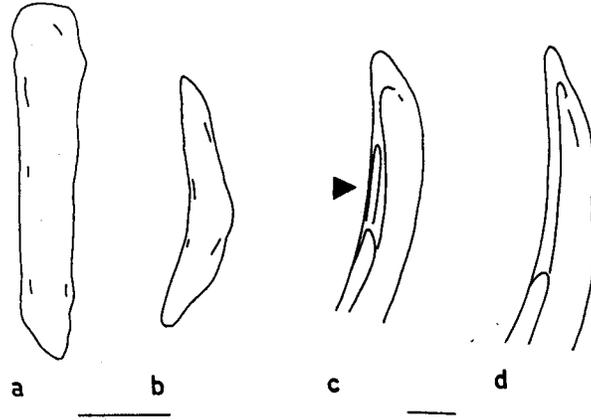


Figura 7. a- Vista dorsal del tabular derecho en *Philodryas baroni* FML 01298. b- *P. psammophideus* FML 00139. c- Extremo posterior del pterigoides en vista ventral de *P. matogrossensis* FML 00363. d- *P. burmeisteri* FML 01636. La línea equivale a 2 mm.

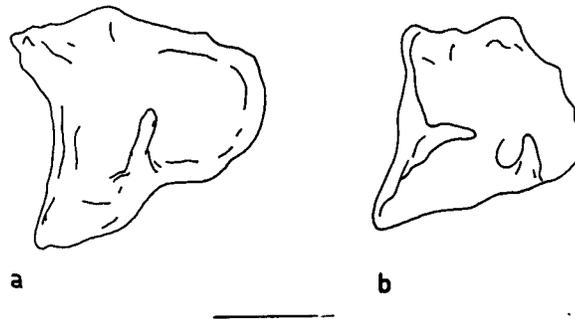


Figura 8. a- Cara lateral interna del prefrontal izquierdo de *Philodryas baroni* FML 01298. b- *Tropidodryas serra* FML 01780. La línea equivale a 2 mm.

tamaño de los dientes palatinos y mandibulares y ultraestructura de las escamas dorsales principalmente. Se debe añadir como diferencia entre *Tropidodryas* y *Philodryas* la presencia en la primera de un proceso adicional en la cara lateral interna del prefrontal (Fig. 8b).

El cálculo de los árboles se realizó mediante el comando ie (implicit enumeration) con la opción *. Los caracteres multiestado 7 y 8 (proceso maxilar del palatino y foramen orbitale magnum) fueron tratados como "no aditivos". Se obtuvieron 3 cladogramas. Los resultados de la corrida se

pueden resumir de la siguiente forma:

GRUPO EXTERNO: *Tropidodryas serra*.
 NO DE ARBOLES OBTENIDOS: 3
 LONGITUD: 16
 INDICE DE CONSISTENCIA: 75
 INDICE DE RETENCION: 77
 ARBOLES: 1, 2 y 3 (Fig. 9)
 SELECCION POR PESO SUCESIVO: 1 y 2
 ARBOL DE CONSENSO: 2

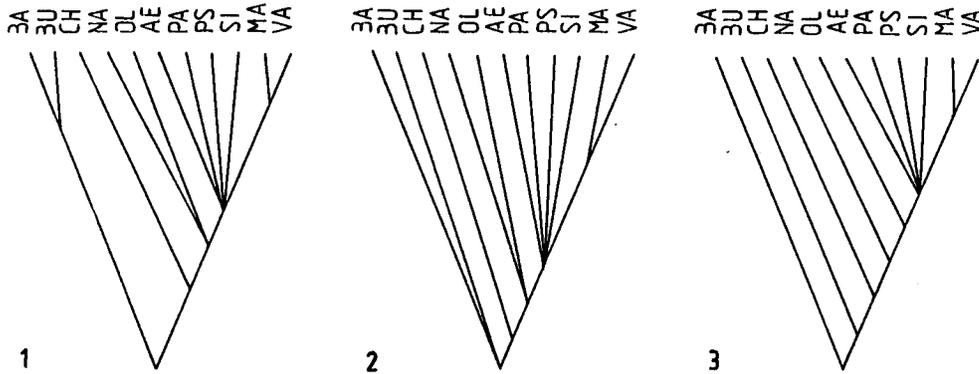


Figura 9. Árboles filogenéticos obtenidos para especies del género *Philodryas* utilizando a *Tropidodryas serra* como grupo externo (10 caracteres del esqueleto craneal).

Discusión y Conclusiones

Los resultados obtenidos nos permiten hacer algunas observaciones, teniendo en cuenta siempre que faltan en este análisis las especies que se mencionaran al comienzo, y que con este trabajo lo que se ha tratado de evidenciar es el grado de "parentesco" entre los taxones estudiados. Los puntos que siguen a continuación son las hipótesis resultantes del estudio llevado a cabo.

1- *Especies Hermanas*: el par de especies que se repite en los 3 árboles es *P. mattogrossensis* - *P. varius*, la sinapomorfía que las une es: caracter 5 (proceso posterior del paraesfenoides grande). En el árbol 1, *P. baroni* - *P. burmeisteri* se encuentran unidas como grupos hermanos. Para el caracter 1, de acuerdo con este análisis, resultaría igualmente parsimonioso establecer el estado 0 o el estado 1 en la raíz del árbol (procesos palatinos del premaxilar convergentes; éste estado habría aparecido independientemente en *P. chamissonis*).

2- *Grupos de Especies*: el grupo de especies monofilético más grande que se encuentra en los 3 árboles obtenidos esta formado por *P. chamissonis*, *P. nattereri*, *P. olfersi*, *P. patagioniensis*, *P. psammophideus*, *P. simonsi*, *P. aestivus*, *P.*

mattogrossensis y *P. varius* caracterizadas por contar con cara lateral externa del prefrontal no expandida (caracter 2) y canal del pterigoides presente (caracter 10). El subgrupo contenido en el anterior es el compuesto por *P. nattereri*, *P. olfersi* (estas dos relacionadas de forma variada con el resto y entre sí), *P. patagioniensis*, *P. psammophideus*, *P. simonsi*, *P. aestivus*, *P. mattogrossensis* y *P. varius* caracterizado por contar con los procesos palatinos del premaxilar divergentes (caracter 1) y foramen orbitale magnum grande, alcanzando mas allá de la mitad de la órbita (caracter 8). El siguiente subgrupo es el formado por *P. patagioniensis*, *P. psammophideus*, *P. simonsi*, *P. aestivus*, *P. mattogrossensis* y *P. varius* siendo su sinapomorfía el caracter 4 (borde posterior del nasal liso).

3- *Los Carateres*: Los caracteres que presentan homoplasias en los 3 árboles obtenidos son: 1, 4 y 7 (procesos palatinos del premaxilar, bordes posteriores del nasal y forma del proceso maxilar del palatino). El comportamiento de estos caracteres en los 3 árboles fué el siguiente:

CARACTER	1	4	7
PASOS DADOS	2	2	4
I. DE CONSISTENCIA	50	50	50
I. DE RETENCION	50	75	0

La osteología del cráneo brinda caracteres e información que puede resultar importante para el análisis filogenético de un taxón determinado, en el caso de las *Philodryas* la resolución que brinda es parcial ya que persiste un grupo importante de especies sin resolverse en los árboles: *P. patagoniensis*, *P. psammophideus*, *P. simonsi* y *P. aestivus* con el par *P. mattogrossensis* - *P. varius*. En esto también tiene que ver el hecho de que se trate de pocos caracteres, 8 si no tenemos en cuenta las autapomorfías (caracteres 3 y 9). Con la observación de otros tipos de caracteres es de esperarse que las hipótesis presentadas aquí puedan testearse debidamente.

Thomas (1976a) presenta a las especies *P. baroni* y *P. burmeisteri* como hermanas en su filogenia del género (pagina 243) coincidentemente con el árbol 1 de nuestros resultados; de todos modos, no resulta del todo apropiado una comparación de su hipótesis filogenética con los resultados aquí obtenidos ya que los criterios utilizados en ambos análisis son completamente distintos.

Referencias

- Barrio, A.; R. F. Laurent & R. Thomas. 1977. The status of *Philodryas subcarinatus* Boulenger (Reptilia Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology*, 11(2):230 - 231.
- Bonino, N. A. 1987. Aspectos morfológicos de *Philodryas psammophideus* (Serpentes: Colubridae) de la prov. de Córdoba, Rep. Argentina. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso*, 18:123-130.
- Farris, J. 1988. Hennig86 Version 1.5. *Port Jefferson*, New York.
- Hoffstetter, R. 1939. Contribution a l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'osteologie des ophiidiens. *Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, tome XV(III):1-82.
- Jenner, J. V. & H. G. Dowling. 1985. Taxonomy of american xeno dontine snakes: the tribe Pseudoboini. *Herpetologica*, 41(2):161-172.
- Laurent, R. F. 1980. Congruencia entre la sistematica tradicional y fenogramas basados en morfometría. *Acta Zool. Lilloana*, XXXVI (I):77-80.
- Thomas, R. A. 1976a. A revision of the South American colubrid snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. Ph. Dissertation, *Texas A. & M. University*.
- Thomas, R. A. 1976b. Dorsal scale row formulae in snakes. *Copeia*, 4:839-841.
- Thomas, R. A. 1977. *Philodryas nattereri* Steindachner, 1870 (Reptilia: Serpentes): proposed conservation. Z. N. (S) 2166. *Bull. zool. Nomencl.*, 33(3/4):216-217.
- Thomas, R. A. & J. R. Dixon. 1977. A new systematic arrangement for *Philodryas serra* (Schlegel) and *Philodryas pseudoserra* Amaral (Serpentes: Colubridae). *Pearce-Sellards Series*, Texas Memorial Museum, 27:1-20.
- Thomas, R. A. & J. D. Johnson. 1984. *Philodryas varius* (Jan,1863), a senior synonym of *Philodryas borelli* Peracca (Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology*, 18(1):80.
- Thomas, R. A.; R. F. Laurent & A. Barrio. 1977. *Philodryas borelli* Peracca (Serpentes: Colubridae), a distinct species. *Herpetologica*, 33(1):82-86.
- Wassersug, R. J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Tech.*, 51:131-134.
- Watrous, L. & Q. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30(1):83-103.