

ESTUDIO CLADISTICO EN LA FAMILIA IGUANIDAE (*SAURIA-REPTILIA*) CON BASE EN LA MUSCULATURA DEL MIEMBRO POSTERIOR*

por

Julio Mario Hoyos**

Resumen

Hoyos, J.M.: Estudio cladístico en la familia Iguanidae (*Sauria: Reptilia*) con base en la musculatura del miembro posterior. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 17 (66): 543-558, 1990. ISSN 0370-3908.

El análisis de ejemplares de 10 especies de lagartos, 8 de Iguanidae (grupo propio) y 1 de Teiidae y 1 de Gekkonidae (grupo ajeno), hizo posible plantear 5 hipótesis de parentesco que permiten concluir que la familia Iguanidae no forma un grupo monofilético al no poder ser definida por un carácter común a todas las especies. Para fortalecer esta hipótesis se requiere estudiar otras características o ampliar el número de especies estudiadas.

Introducción

La clasificación actual de los lagartos se basa en el trabajo realizado por Camp (1923) el cual los separa en dos grandes grupos a los cuales llama Divisiones: Autarchoglossa y Ascalabota. Estas se diferencian por el hecho de presentar o no presentar el m. rectus superficiales respectivamente.

Sin embargo, Moody (1983) propone abandonar esta clasificación debido a la confusión que tuvo Camp al creer que existía un m. rectus superficialis el cual, según Moody, es en realidad el m. rectus abdominis lateralis. Esto significa, que músculos que Camp supuso eran homólogos, en realidad no lo son. A pesar de esto, Moody no propone ninguna clasificación alterna.

La familia Iguanidae se encuentra dentro de la División Ascalabota. Los principales estudios en

Iguánidos han sido realizados por Etheridge (1960, 1964, 1966, 1967) quien se basa en el cráneo, esqueleto axial y el esqueleto de la cintura pectoral, para así llegar al establecimiento de grupos dentro de la familia y hallar relaciones de parentesco entre ellos.

Con base en lo anterior, este autor adhiere, a las subfamilias propuestas por Cope hacia 1900 (Anoïinae, Basciliscinae e Iguaniae) y a los grupos sin categoría taxonómica propuestos por Savage (1958) (Sceloporine e Iguanine), el grupo Tropidurine y deja sin categorías formales a las subfamilias ya anotadas. Corredor et al. (1985), proponen el nuevo grupo "Morunasaurine" con base en el descubrimiento de la especie *Morunasaurus groi* en Colombia. Todos estos grupos sólo están definidos parcialmente, como es el caso de Sceloporine e Iguanine (Savage, 1958), y sus relaciones de parentesco están vagamente presentadas y aún de manera incompleta. Etheridge (1964), propone una hipótesis de paréntesco en forma de árbol filogenético (Fig. 1), pero como se ve es incompleta y poco clara pues incluye tan sólo géneros norteamericanos.

Es de destacar la poca literatura que se posee hasta hoy día acerca de la musculatura del miem-

* Trabajo laureado Premio Academia de Ciencias del Tercer Mundo. Convocatoria 1987. Area Biología.

** Profesor Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología Universidad Javeriana, Apartado Aéreo 56710, Bogotá, D.E.

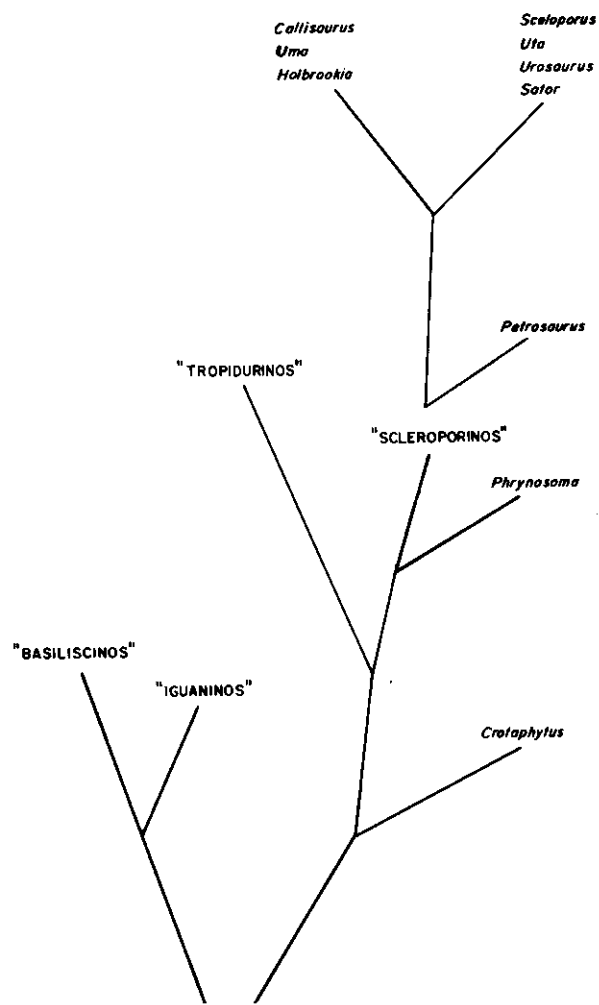


Figura 1. Posibles relaciones filogenéticas entre ciertos géneros de iguanidos y grupos genericos. (Tomado de Etheridge, 1964).

bro posterior en lagartos. Las principales publicaciones son de hace más de 30 años, sobresaliendo los trabajos de Haines (1934, 1935), Howell (1938, 1940), Schaeffer (1941), Romer (1942) y Snyder (1954).

A través de esta serie de trabajos se nota una divergencia de tipo nomenclatural en cuanto a la musculatura del miembro posterior se refiere que, aun cuando no es aguda, es importante de aclarar (Tabla 1). También existen diferencias en cuanto a la función del músculo, principalmente a nivel del muslo, pues en cuanto a los nombres y funciones a nivel de pierna concuerdan Snyder (1954) y Schaeffer (1941). Muchas de las investigaciones llevadas a cabo hasta el momento en la familia Iguanidae, han seguido los principios de la escuela sistemática evolutiva, en la cual el reconocimiento de los caracteres primitivos y derivados dependen de:

1. La experiencia del autor.
2. Cuan ampliamente está distribuido un carácter en los taxa objeto de estudio.
3. Los fósiles, pues, de acuerdo con lo que anotan Eldredge y Cracraft (1980), las características presentes en ellos son primitivas.

TABLA 1
Sinonimias de los músculos
del miembro posterior de lagartos. (Muslo)

GRUPO VENTRAL			
HAINES (1934)	HOWELL (1938)	ROMER (1942)	SNYDER (1954)
Puboischiotibialis.	Puboischiotibialis.	Puboischiotibialis I y II	Puboischiotibialis
Flexor tibialis inferior.	Flexor tibialis internus capita ventralis. Caudofemoralis longus y brevis.	Puboischiotibialis III	Flexor tibialis internus (cabeza posterior). Caudofemoralis longus y brevis.
Flexor tibialis genicularis.		Flexor tibialis internus II	Flexor tibialis internus (cabeza media).
Flexor intercapitalis posterioris.		Flexor tibialis internus I	Flexor tibialis internus (cabeza lateral).
Ambiens.	Pubotibialis anterioris.	Ambiens.	Ambiens.
Flexor intercapitalis anterioris.	Pubotibialis medialis.	Pubotibialis.	Pubotibialis.
Adductor femoris.	Adductor femoris. Puboischiofemoralis.	Adductor femoris. Puboischiofemoralis externus. Puboischiofemoralis internus.	Adductor femoris. Puboischiofemoralis externus. Puboischiofemoralis internus.
GRUPO DORSAL			
Iliotibialis	Iliotibialis.	Iliotibialis.	Iliotibialis.
Iliofibularis	Iliofibularis.	Iliofibularis.	Iliofibularis.
Flexor tibialis externus.	Flexor cruris capita dorsalis.	Flexor tibialis externus.	Flexor tibialis externus.
Iliofemoralis.	Iliofemoralis.	Iliofemoralis.	Iliofemoralis.
Femorotibialis.	Femorotibialis. (vastus medialis y vastus lateralis).	Femorotibialis.	Femorotibialis.

Una escuela de la sistemática que trata de utilizar nuevos elementos para el análisis de los grupos es la cladística o escuela filogenética, la cual se basa en la conformación de conjuntos agrupados de organismos por similitudes por presencia de caracteres derivados (apomorfias) y compartición de éstos (sinapomorfias) por lo menos por dos taxa. Su objetivo fundamental es elaborar hipótesis de parentesco o, como lo expresan Eldredge y Cracraft (1980), hipótesis acerca de patrones de novedades evolutivas que se dan entre los organismos. Un cladograma expresa una hipótesis, no un hecho: una hipótesis de parentesco, una hipótesis de monofilia. Tan solo las sinapomorfias pueden justificar agrupaciones naturales de organismos porque sólo éstas pueden corroborar o refutar el status monofilético (natural) de estos organismos (Wiley, 1981).

El análisis de sinapomorfias comienza con el reconocimiento de similitudes, es decir, de supuestas homologías, y las sinapomorfias son reconocidas a su vez como hipótesis de caracteres derivados compartidos, porque un carácter es una hipótesis y se puede probar al tratar su congruencia o incongruencia con otros caracteres o estados de carácter (Watrous y Wheeler, 1981).

Lo básico para llevar a cabo un análisis cladístico se puede resumir en los siguientes puntos:

1. La evolución existe.
2. Las similitudes derivadas definen los grupos y así mismo los niveles jerárquicos.
3. Los ancestros son hipotéticos.

4. La clasificación debe ser consistente con las hipótesis de parentesco.

La familia Iguanidae no ha sido definida hasta el momento de manera tal que pueda considerarse como un grupo monofilético pues su caracterización se basa en gran parte en rasgos ausentes y en rasgos que poseen la mayoría de los géneros o especies que la conforman, por lo que es muy probable que estén utilizando similitudes primitivas (simple-siomorfias) y falsas similitudes derivadas. Así, a través del análisis cladístico, y tomando como base caracteres no manejados hasta el momento para la sistemática del grupo, se presentan y discuten aspectos relacionados con los parentescos dentro de la familia, así como si realmente podemos afirmar de manera contundente que esta familia de lagartos es un grupo natural. De esta manera, se adopta un nuevo punto de vista acerca del posible monofiletismo de la familia.

Materiales y métodos

Se utilizaron ejemplares representativos de las especies correspondientes a tres familias de lagartos: 8 especies de la familia Iguanidae, una de la familia Gekkonidae y una de la familia Teiidae. Las especies de estas últimas dos familias se utilizaron como grupo ajeno dentro del análisis cladístico. La distribución del número de ejemplares por familia y especies se presenta en la Tabla 2, así como la relación de los ejemplares de cada sexo por especie.

TABLA 2
Distribución del número de ejemplares
por especie y por sexo

Familia	Grupo	Especie	Sexo	
			M	H
Iguanidae	Anoline	<i>Phenacosaurus heterodermus</i>	5	5
Iguanidae	Anoline	<i>Anolis apollinaris</i>	1	1
Iguanidae	Iguanine	<i>Iguana iguana</i>	1	1
Iguanidae	Basiliscine	<i>Basiliscus basiliscus</i>	3	1
Iguanidae	Tropidurine	<i>Tropidurus hispidus</i>	3	1
Iguanidae	Tropidurine	<i>Stenocercus trachycephalus</i>	2	3
Iguanidae	Sceloporine	<i>Crotaphytus collaris</i>	1	—
Iguanidae	Morunasaurine	<i>Morunasaurus groi</i>	2	—
Gekkonidae		<i>Thecadactylus rapicaudus</i>	1	2
Teiidae		<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	2	1

M = Machos

H = Hembras

Todos los ejemplares utilizados fueron adultos, y se hicieron observaciones, cuando fue posible, en machos y hembras de cada especie con el fin de tener en cuenta las posibles variaciones intraespecíficas que nos pudieran definir dimorfismos sexuales.

De todas las especies se hicieron disecciones a niveles superficial y profundo determinándose el lugar de origen y el lugar de inserción de cada músculo, así como su disposición en cada región del miembro. Igualmente se realiza una breve descripción de cada músculo a nivel dorsal y ventral.

La observación clara de los músculos, fascias y tendones se logró utilizando un colorante que es una variación de Weigert de la solución de lugol (Bock y Shear, 1972). La realización de los dibujos se llevó a cabo a través de una cámara lúcida adaptada a un microscopio estereoscópico Wild M5, para así obtener las proporciones reales del tamaño de los músculos, así como la disposición precisa de los mismos.

Los ejemplares fueron facilitados por el Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural (ICN—MHN) de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá; el INDERENA (IND), a través de la Unidad de Investigación Federico Medem, y Luis Malaret (LM), cuya colección de *Crotaphytus collaris* se encuentra depositada en la sección de Suero antiofídico del Instituto Nacional de Salud.

La nomenclatura utilizada en este trabajo se basa en la adoptada por Snyder (1954), la cual se basa en los lugares de origen e inserción y en la función de los músculos.

Para el análisis cladístico se utilizó el método de comparación de grupo ajeno para análisis de caracteres.

Para esto se requiere del estudio de un grupo propio (in group) con el fin de establecer la polaridad de los caracteres (primitivos y derivados) y con base en ellos elaborar hipótesis de parentesco.

Como grupo propio se utilizó la familia Iguanidae, y como grupo ajeno (out group) especies de las familias Gekkonidae y Teiidae.

El objetivo fundamental es encontrar características que nos permitan agrupar por similitudes a las especies del grupo propio. Para hallarlas, se procede de la siguiente manera:

Los estados de carácter hallados tanto en el grupo propio como en el grupo ajeno son plesiomórficos (primitivos), y aquellos que se encuentren tan solo en el grupo propio son apomórficos (derivados). Cuando se encuentra un estado de carácter en todos los taxa del grupo propio, y su homólogo en el grupo ajeno, el primero se considera atributo del grupo propio. Si los dos estados de carácter se presentan tanto en grupo propio como en grupo ajeno, no se puede definir la polaridad de éste. Por este método no se puede encontrar polaridad para caracteres con más de dos estados de carácter, principalmente por la dificultad de determinar las homología entre los caracteres y por lo tanto imposibilitaría el hacer hipótesis acerca de cuál estado de carácter es primitivo y cuál derivado, llevándonos entonces a analizar gran cantidad de homoplasias (convergencias y paralelismos) imposibles de probar, y para las cuales sólo habría explicaciones.

Resultados

A continuación se describe la musculatura del miembro posterior tomando como modelo un ejemplar de *Morunasaurus groi*.

Muslo

Región dorsal superficial (Fig. 2)

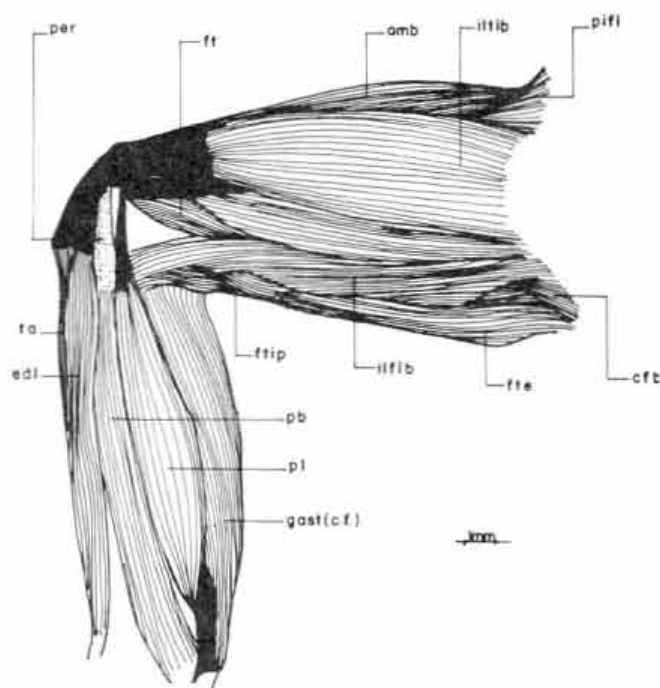


Figura 2. Región dorsal superficial de la musculatura del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

El m. iliotibialis es el más destacado de esta región por ser el de mayor tamaño, disponiéndose paralelo al eje horizontal del muslo en la región anterodorsal entre el m. ambiens y el m. iliofibularis, con su origen a lo largo de la cresta ilíaca por medio de un tendón ancho y aplanado, y su inserción en la porción proximal de la tibia a través de la aponeurosis del m. femorotibialis, músculo al cual no cubre totalmente en la zona distal.

El m. iliofibularis es delgado, dispuesto paralelamente al m. iliotibialis y localizado posterodorsalmente entre éste y el m. flexor tibialis internus. Se origina en la cresta ilíaca bajo la aponeurosis del m. iliotibialis por un tendón corto, y se inserta en el borde dorsal del primer tercio fibular, pasando bajo el m. peroneus longus.

El m. flexor tibialis externus es aplanado, dispuesto entre el m. iliofibularis y el m. flexor tibialis internus posterior en el borde posterodorsal del muslo. Gran parte de él se observa superficialmente, pero distalmente se ve de manera más clara al remover el m. iliofibularis; se origina en la porción posterior proximal del ligamento ilioischial y se inserta en la parte proximal y posterior de la tibia por medio de un tendón corto; a los tarsales lo

hace por medio de un tendón largo y delgado que se dispone en medio de los mm. gastrocnemius, a los cuales está íntimamente ligado.

Región dorsal profunda (Fig. 3)

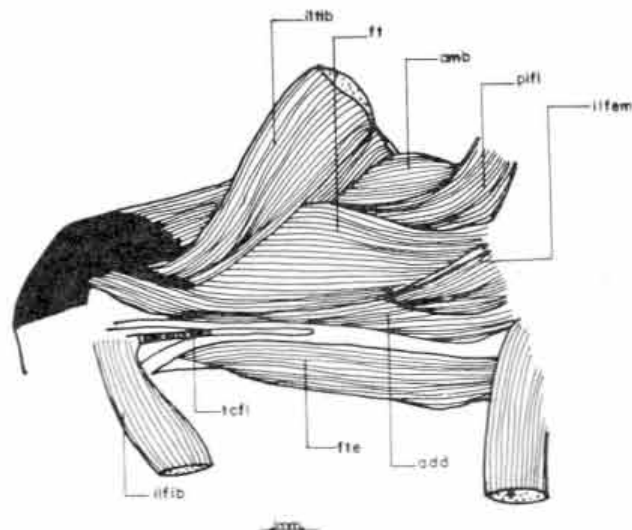


Figura 3. Región dorsal profunda de la musculatura del muslo del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

El m. femorotibialis es el más voluminoso de todos los que conforman el miembro posterior. Cubre las zonas anterodorsal, anterior, ventral y aún la posterior del fémur, por lo que podemos decir que este músculo "forra" este hueso casi en su totalidad desde su origen carnoso en la proximidad de su cabeza femoral bajo el m. iliotibialis y el m. ambiens, y entre el m. iliofemoralis y el m. puboischiofemoralis internus, hasta su inserción en la parte proximal de la tibia por medio de la aponeurosis del m. femorotibialis.

El m. iliofemoralis es corto, a manera de triángulo, originándose en la lámina ilíaca bajo la porción proximal del fémur, medial al femorotibialis el cual, junto con el primero, lo recubren de tal manera que para su observación es necesario remover la porción proximal del m. iliotibialis y levantar un poco también la porción proximal del m. femorotibialis.

Región ventral superficial. (Fig. 4)

El m. puboischiotibialis es ancho y delgado, presentándose en forma de lámina simple cubriendo más del 70% de la superficie ventral del muslo; está dispuesto entre el m. ambiens y el m. flexor tibialis internus posterior, y tiene su origen a lo largo del ligamento ischiopubico, insertándose finalmente en la columna medial del primer tercio de la tibia por medio de un tendón corto y ancho.

El m. ambiens es relativamente voluminoso, situado anteroventralmente y cubierto parcialmente por el m. puboischiotibialis. Está formado por dos porciones, una de las cuales es totalmente su-

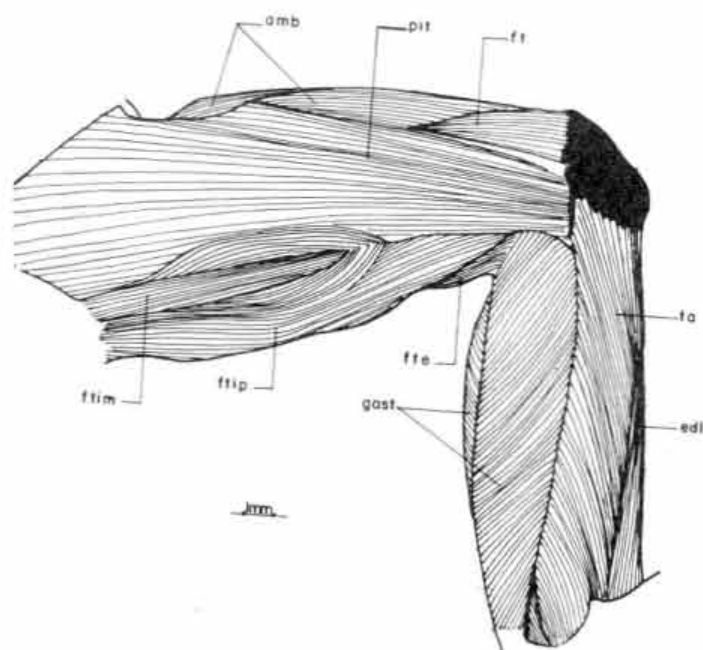


Figura 4. Región ventral superficial de la musculatura del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

perficial y la otra parcialmente profunda, que se presentan como entidades discretas en la mayor parte del recorrido pero que distal y proximalmente fusionan sus fibras para lograr así unos lugares de origen e inserción comunes. El m. ambiens se presenta separado del m. iliotibialis en el primer tercio de su longitud, pero luego se fusionan por acción de la prolongación de la aponeurosis del m. femorotibialis. Se origina en el borde externo del pubis, cerca a la fosa glenoidea, y se inserta en la zona proximal de la tibia a través de la aponeurosis ya anotada, formando parte así del triceps femoris junto con el m. femorotibialis y el m. iliotibialis. El m. flexor tibialis internus posterioris es ancho, y recorre todo el borde posteroventral del muslo, siendo observable superficialmente en su totalidad; está localizado entre el m. puboischiotibialis y el m. flexor externus. Se origina en la parte posterior del ligamento ilioischiadicus y se inserta en la columna medial proximal de la tibia, conjuntamente con el m. puboischiotibialis al cual está fusionado distalmente.

Región ventral profunda. (Figs. 5 y 6)

El m. flexor tibialis internus medialis es bastante ancho, va ligeramente diagonal al eje del muslo; está cubierto por el m. puboischiotibialis casi en su totalidad, observándose tan solo de manera superficial la porción proximal entre éste y el m. flexor tibialis internus posterioris. Está localizado posteroventralmente, con su origen en el borde posterior del isquion hacia la zona ventral del mismo, y su inserción en el borde posterior proximal de la tibia y en el cóndilo tibial. El m. flexor tibialis internus lateralis se encuentra dorsal al m. flexor tibialis internus medialis como un músculo delgado y reco-

riendo el muslo paralelo al eje. Se origina en el borde posterior del isquion, dorsal al m. flexor tibialis internus medialis, y se inserta en la parte proximal posterior de la tibia por un tendón común al m. pubotibialis.

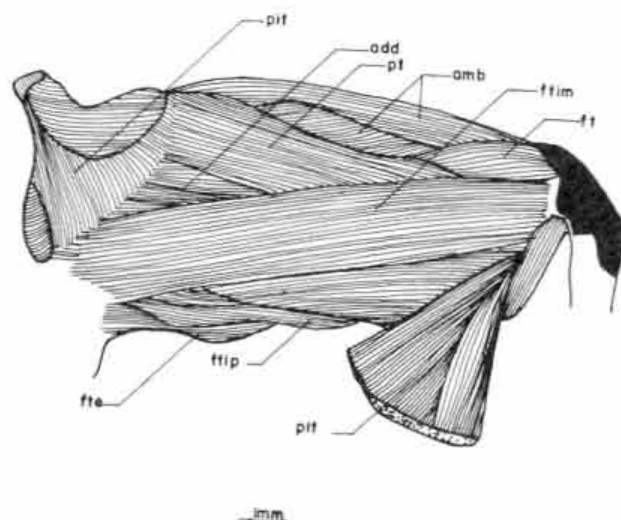


Figura 5. Región ventral profunda de la musculatura del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

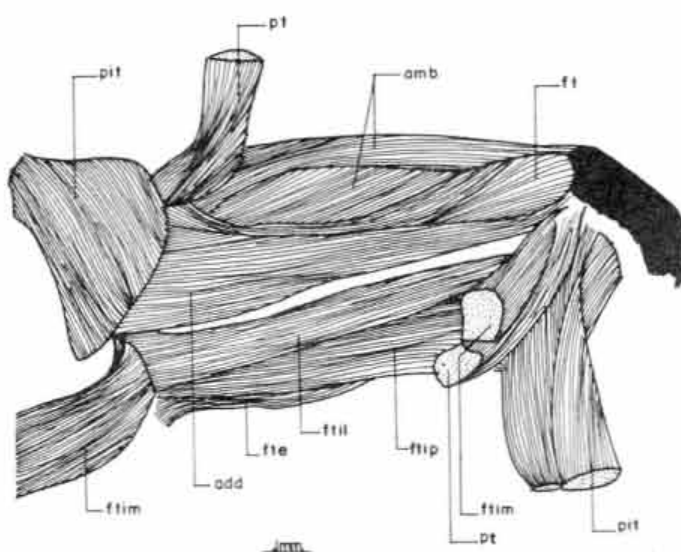


Figura 6. Región ventral profunda de la musculatura del muslo del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

El m. pubotibialis es ancho; se dispone a través de la zona medial del muslo en la región anteroventral profunda del mismo, entre el m. adductor femoris y el m. ambiens pero más distal de la fosa glenoidea que éste, y se inserta en el borde posterior de la región proximal de la tibia por un tendón corto pero común para el m. flexor tibialis internus lateralis.

El m. adductor femoris se presenta a manera de triángulo, cubierto por el m. flexor tibialis internus medialis hacia la parte posteroventral, y por el m. pubotibialis hacia la zona anteroventral tanto

proximal como distalmente por lo que, al remover el m. puboischiotibialis, sólo se logra observar una pequeña parte del músculo. Su origen está en el ligamento ischiopubicus bajo el m. puboischiotibialis, y su inserción se da a través de la mayor parte de la columna femoral interna "cortando" así parte de la inserción del m. femorotibialis, y limitando proximalmente con las inserciones del m. iliofemoralis y del m. puboischiofemoralis internus.

El m. caudofemoralis longus, tomando parte más funcional que estructuralmente, se origina en las vértebras caudales y se inserta en el trocánter femoral, incluyendo la fosa trocantérica, por un ancho tendón, formando éste entonces una inserción primaria, y por una inserción secundaria entre la tibia y el fémur a la cápsula de articulación de la rodilla por medio de un tendón largo y delgado.

El m. caudofemoralis brevis también proviene de las vértebras caudales y se inserta al mismo punto de inserción primaria del músculo anterior. Se dispone entre el m. iliofibularis y el m. flexor tibialis externus.

El m. puboischiofemoralis externus es ancho, en forma de abanico. Se origina externamente en el pubis e isquion, incluyendo el borde púbico y el foramen obturador así como la protuberancia púbica, y se inserta al trocánter femoral cerca del punto de inserción de los mm. caudofemoralis longus y brevis.

El m. puboischiofemoralis internus es también ancho; limita el borde púbico con el m. puboischiofemoralis externus y externamente pasa por entre el m. ambiens y el m. iliotibialis. Su origen se da en la parte interna del pubis y del isquion, y su inserción en el primer tercio proximal del fémur, cubriendo en su recorrido parte de la fase ventral proximal del mismo.

Pierna

Región dorsal. (Fig. 2)

El m. extensor digitorum longus es delgado, dispuesto anterodorsalmente y paralelo al peroné. Se origina en la fase anterior del cóndilo externo del fémur por medio de un tendón largo y angosto, y se inserta por dos tendones cortos, cada uno de los cuales va a los metatarsianos 2 y 3 en sus fases laterales proximales, siendo el tendón de inserción del segundo metatarsiano angosto y el que va al 3o. ancho.

El m. peroneus brevis es de aspecto rollizo, localizado entre el m. extensor digitorum longus y el m. peroneus longus recorriendo la pierna diagonal a su eje. Se origina carnosamente a partir de las tres cuartas partes distales de la columna fibular a la cual está fusionada en la mayoría de su recorrido, y se inserta en la parte proximal del 5o. metatarsiano, bajo la aponeurosis plantaris.

El m. peroneus longus se presenta a manera de huso en la parte postero-dorsal de la pierna, entre el m. peroneus brevis y el m. gastrocnemius caput fibulare. Se origina en la fase lateral del cóndilo externo del fémur, cerca al punto de origen del m. extensor digitorum longus, por medio de un tendón largo y angosto, y se inserta por otro tendón fuerte a través de la aponeurosis plantaris a la parte distal del 5o. metatarsiano.

Región ventral. (Fig. 4)

El m. tibialis anterior está íntimamente ligado a la parte anterior de la tibia y también a la parte posterior, tomando un aspecto rollizo a lo largo de toda la tibia hasta su inserción en la parte proximal del primer metatarsiano.

Región posterior superficial. (Fig. 4)

Está formada por un par de músculos voluminosos que se originan por tendones cortos. Estos son:

El m. gastrocnemius caput fibulare que se localiza hacia la zona posterodorsal de la pierna, ubicándose entre el m. peroneus longus y el m. gastrocnemius caput tibialis. Se origina en el cóndilo lateral del fémur y de una pequeña porción distal de la columna femoral por medio de una lámina fascia, bajo la aponeurosis del m. femorotibialis, y se inserta a través de un tendón fuerte a la parte ventral del 5o. metatarsiano (hamate process).

El m. gastrocnemius caput tibialis se localiza posteroventralmente, originándose en el cóndilo lateral del fémur en su fase interna e insertándose en el "hamate process" del 5o. metatarsiano, bajo la aponeurosis plantaris.

Distalmente los mm. gastrocnemius se fusionan por medio de un ligamentum laciniatum, el cual es una estructura aponeurósica.

Región posterior profunda. (Fig. 7)

El m. flexor digitorum longus está compuesto por dos porciones entre la tibia y el peroné, siendo una de ellas más ancha que la otra y poseyendo un tendón por porción. Se origina en la parte proximal de la fíbula y en la parte interna de los cóndilos femorales; se inserta en la punta de las falanges distales por medio de largos tendones que parten desde un punto de fusión bajo la aponeurosis plantaris y los mm. extensores digitorum brevis.

El m. pronator profundus es en forma de abanico, dispuesto bajo el m. flexor digitorum longus. Se origina en más de las tres cuartas partes distales del peroné, y se inserta, a través de una aponeurosis, a la base del pie en el astrágalo-calcáneo, y en la parte proximal del primer metatarsiano.

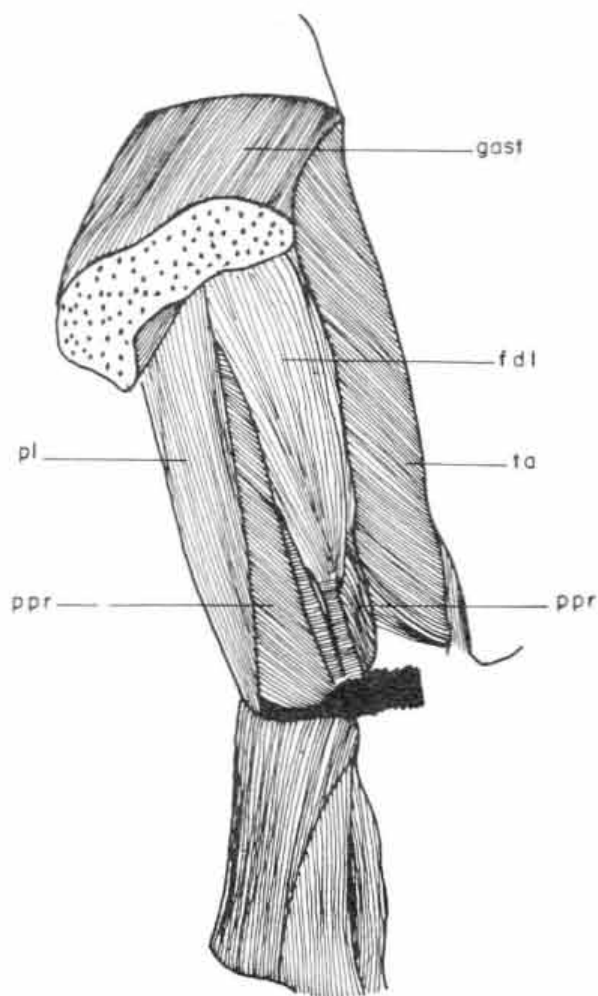


Figura 7. Región posterior profunda de la musculatura de la parte posterior de la pierna del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

Pie

Región dorsal. (Fig. 8)

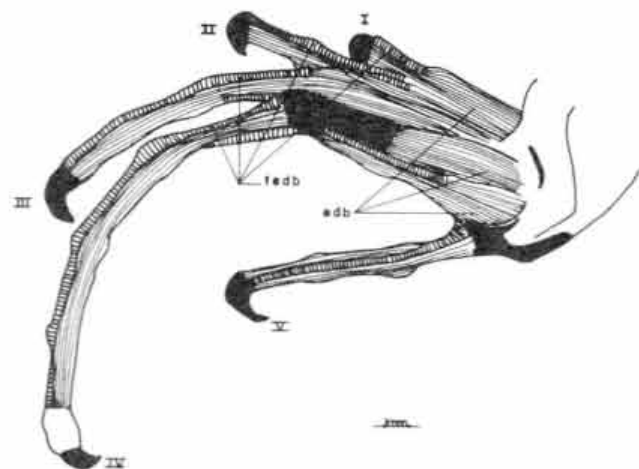


Figura 8. Musculatura dorsal del pie del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

Los mm. extensores digitorum brevis son pequeños. Se originan en los elementos tarsianos proximales y, como la mayor parte de la capa dorsal, envían largos tendones, uno a cada dedo, para inser-

tarse en las puntas de las falanges distales, a través del borde dorsal de los dedos.

Región ventral. (Fig. 9)

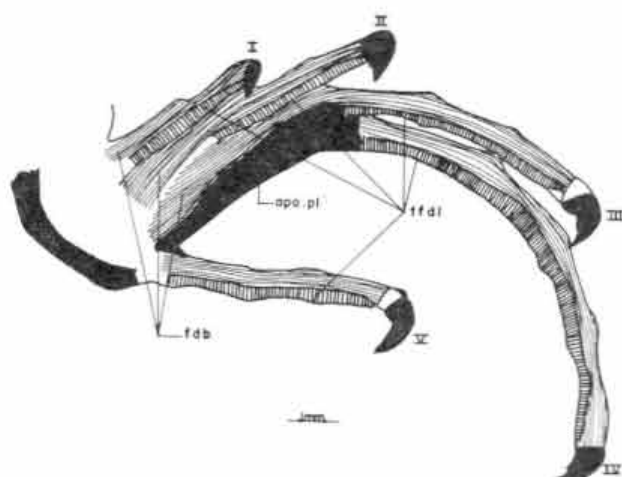


Figura 9. Musculatura ventral del pie del miembro izquierdo de *Morunasaurus groi*, ICN-6105.

Los mm. flexores digitorum brevis se originan ventralmente de los elementos tarsianos proximales bajo la aponeurosis plantaris, y se insertan lateralmente a falanges diferentes en cada dedo, excepto el 5o. dedo al cual no van tendones de articulación de estos músculos.

En ninguna especie hubo variación intraespecífica, y en aquellas en que hubo posibilidad de examinar machos y hembras tampoco se halló dimorfismo sexual. La prueba de esto se logró con base en el análisis de 10 ejemplares de *Phenacosaurus heterodermus*.

A partir del estudio morfológico, se logró identificar una serie de características las cuales se utilizarán como base para elaborar las hipótesis de parentesco.

Se identificaron 10 características, cada una de ellas con dos estados de carácter y distribuidas así dentro de las especies tanto del grupo ajeno como del grupo propio:

Carácter A: Corresponde a la división del m. puboischiotibialis.

Este músculo está formado por dos porciones en *Stenocercus trachycephalus* y en *Tropidurus hispidus*: una anteroventral o puboischiotibialis I y otra posteroventral o puboischiotibialis II, siendo la porción I aproximadamente de la mitad del ancho de la II (Figs. 10 y 11). Proximalmente la porción I se fusiona con el m. pubotibialis a nivel de la fosa glenoidea, y distalmente se fusiona con la porción II para insertarse por un tendón común a la tibia. En las demás especies este músculo está formado por una sola lámina.

Carácter B: División del ambiens.

En *T. hispidus*, *Iguana iguana*, *Anolis apollinaris*, *Phenacosaurus heterodermus* y *Thecadactylus rapicaudus* el m. ambiens se presenta sencillo; en las demás especies es doble (Figs. 12 y 13).

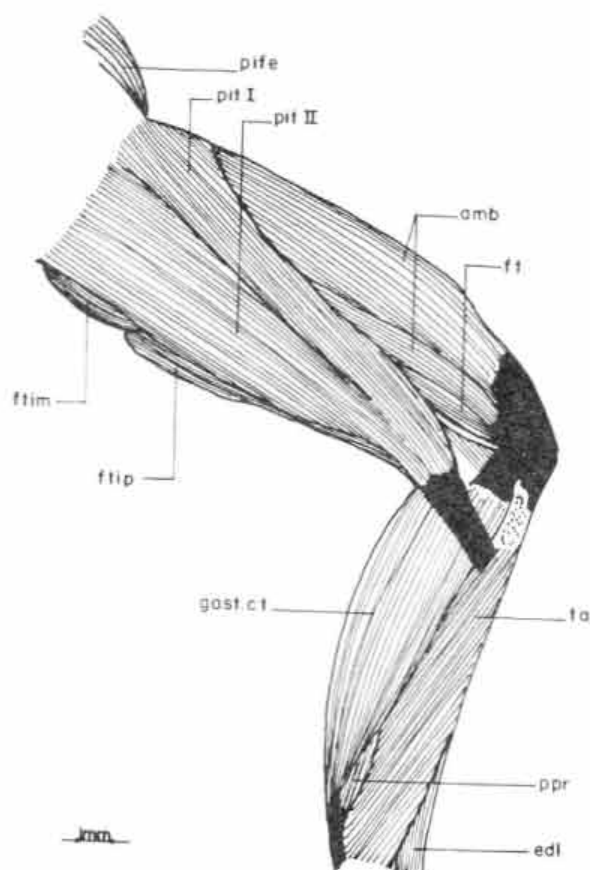


Figura 10. Musculatura superficial del miembro izquierdo, en su aspecto ventral, de *Stenocercus trachycephalus* (ICN-6252) en donde se muestran los puboischiotibialis I y II (pñt I y II).

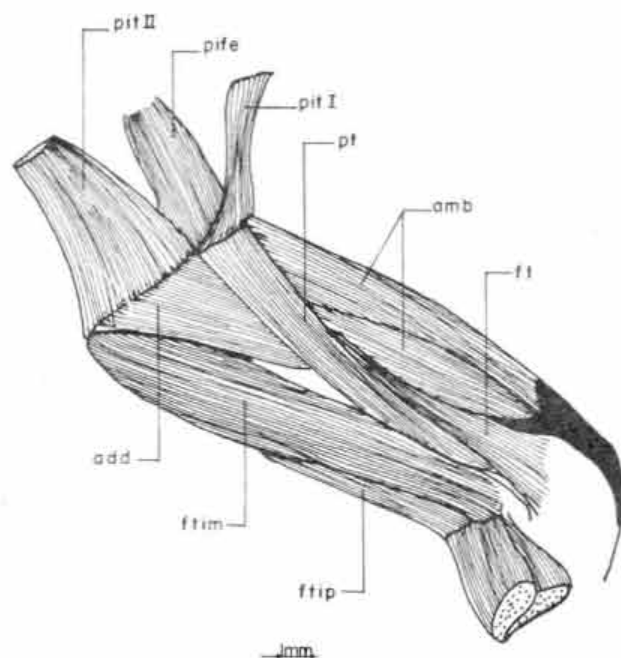


Figura 12. Aspecto ventral de la musculatura profunda del muslo del miembro izquierdo de *Stenocercus trachycephalus* (ICN-6252) en el que se muestra el músculo ambiens (amb.) formado por dos porciones.

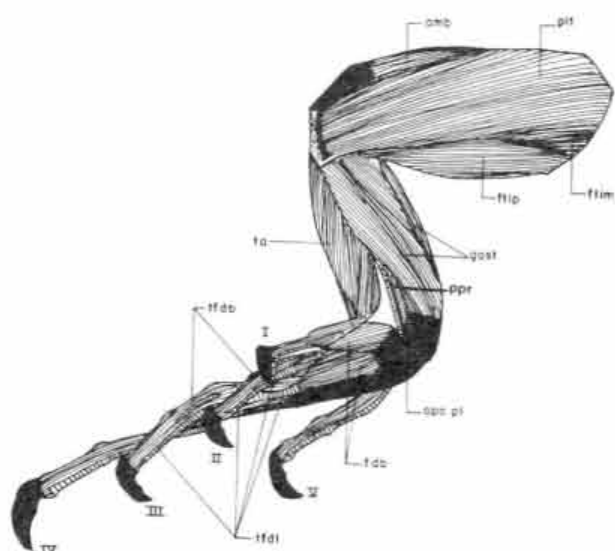


Figura 11. Aspecto ventral de la musculatura superficial del miembro derecho de *Iguana iguana* (ICN-6300) en el que se presenta el m. puboischiotibialis como una sola lámina. XI.

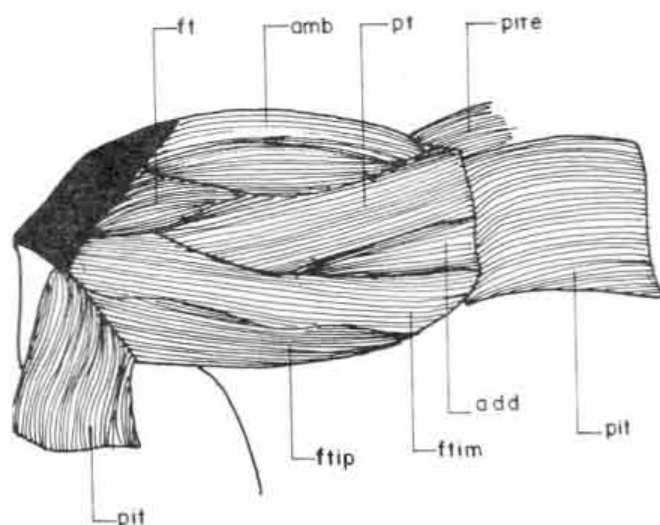


Figura 13. Aspecto ventral de la musculatura profunda del muslo del miembro izquierdo de *Iguana iguana* (ICN-6300) en el que se muestra el músculo ambiens (amb.) sencillo. XI.

Carácter C: Longitud del m. adductor femoris.

El m. adductor femoris es corto en *T. hispidus* e *I. iguana* y su inserción ocupa la mitad proximal de la fase interna del fémur; en las demás especies es largo (Figs. 14 y 15).

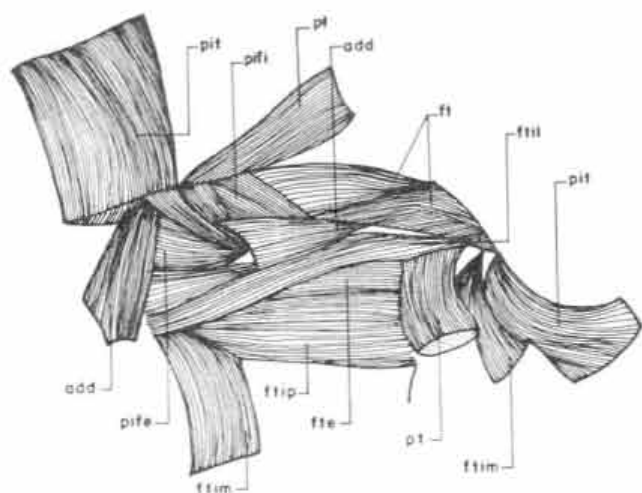


Figura 14. Aspecto ventral de la musculatura profunda del muslo del miembro izquierdo de *Iguana iguana* (ICN 6300), en el que se muestra el m. adductor femoris (add.) corto. XI.

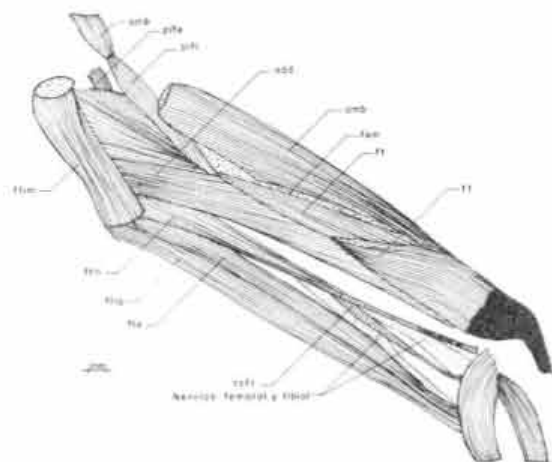


Figura 15. Aspecto ventral de la musculatura del muslo del miembro izquierdo de *Anolis apollinaris* (ICN-6253), donde se observa el adductor femoris largo.

Carácter D: Disposición de los mm. gastrocnemius.

Las dos cabezas del m. gastrocnemius corren paralelas en *P. heterodermus* y *A. apollinaris*, mientras que en las demás especies se cruzan distalmente (Figs. 16 y 17).

Carácter E: Recubrimiento del femorotibialis.

El m. femorotibialis cubre parcialmente el fémur en *Anolis apollinaris* y *Cnemidophorus lemniscatus*, mientras que en las demás especies lo recubre en su totalidad (Figs. 18 y 19).

Carácter F: Corresponde a las características del tendón de inserción del pubotibialis.

En *Anolis apollinaris* y *Basiliscus basiliscus* el tendón es largo y angosto; en las demás especies es corto y ancho (Figs. 20 y 21).

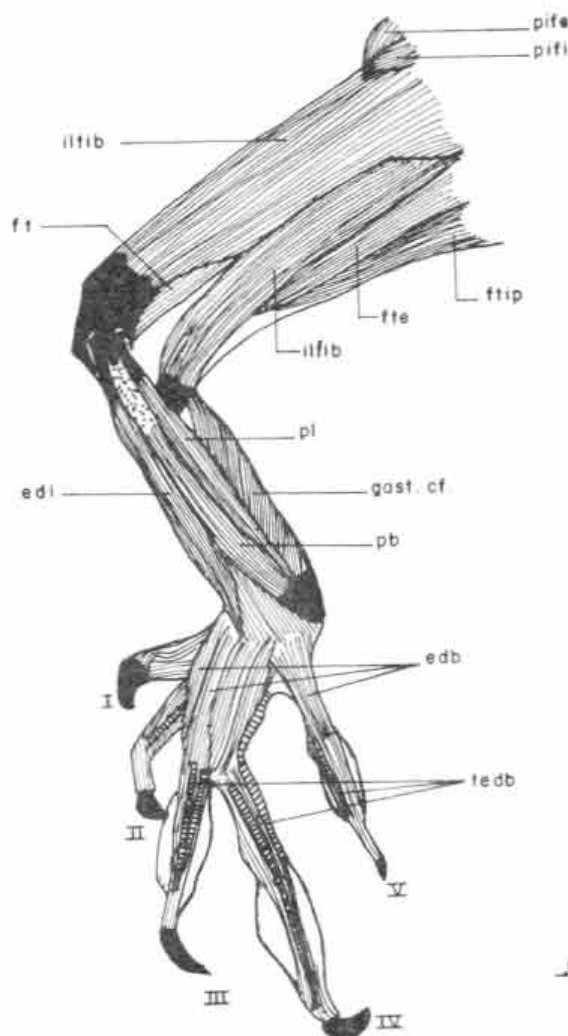


Figura 16. Aspecto dorsal de la musculatura superficial del miembro izquierdo de *Phenacosaurus heterodermus* (ICN-6247), en el que se muestra la cabeza fibular del m. gastrocnemius (gast. cf.), la cual corre paralela a la cabeza tibial del mismo.

Carácter G: Inserción del m. puboischiotibialis.

La inserción de este músculo en *Phenacosaurus heterodermus* y en *Anolis apollinaris* se presenta en el borde o columna anterior de la tibia por medio de un tendón largo y angosto; en las demás especies la inserción es en la columna medial de la tibia y el tendón es más corto (Figs. 22 y 23).

Carácter H: Este corresponde a las características del flexor digitorum longus el cual en *Tropidurus hispidus*, *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* posee un ensanchamiento tal que puede observarse externamente entre el m. gastrocnemius capitum tibialis y el m. tibialis anterioris. En las demás especies es más angosto y totalmente interno (Figs. 24 y 25).

Carácter 1: Extensión del m. pronator profundus.

Aparte de *Crotaphytus collaris*, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Thecadactylus rapicaudus*, en las demás especies el m. pronator profundus se presen-

ta externo distalmente para insertarse en la parte distal del primer metatarsiano (Figs. 26 y 27).

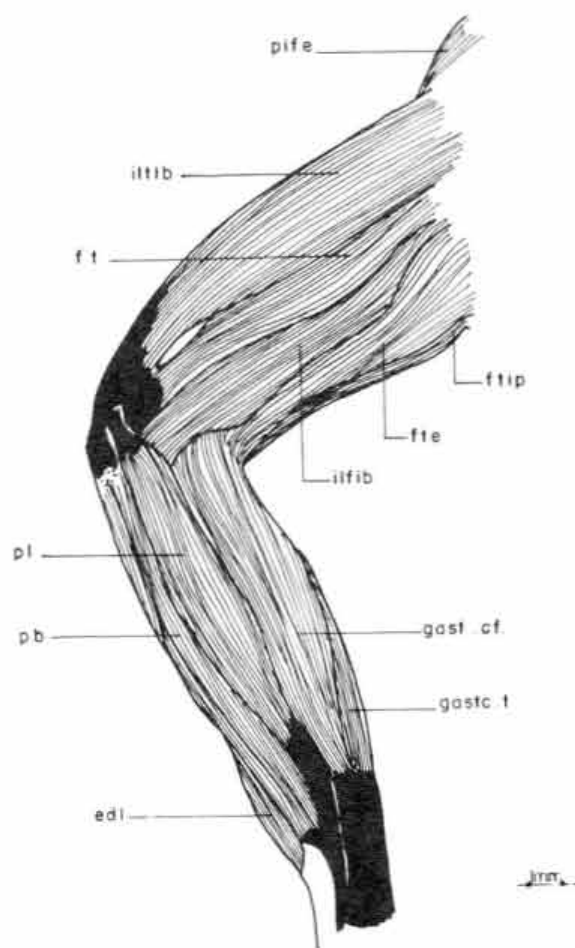


Figura 17. Aspecto dorsal de la musculatura superficial del miembro izquierdo de *Stenocercus trachycephalus* (ICN-6252) en el que se presentan las dos cabezas del m. gastrocnemius (gast. cf. y gast. ct.) cruzadas distalmente en la pierna.

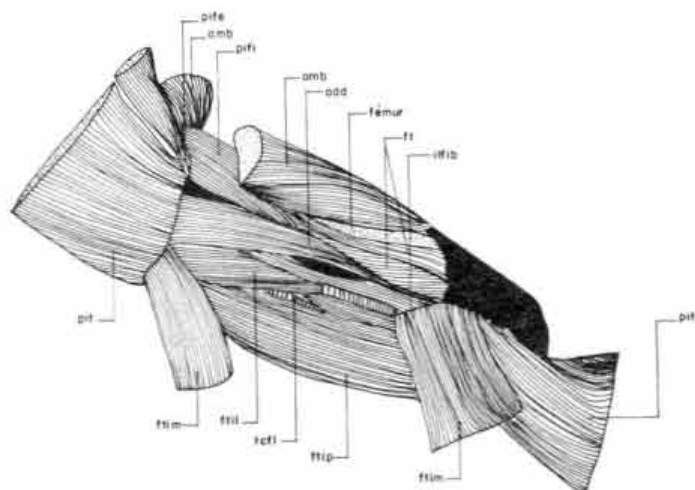


Figura 18. Aspecto ventral de la musculatura profunda del muslo del miembro izquierdo de *Cnemidophorus lemniscatus* (IND-R 1181), en el que se presenta el m. femorotibialis (ft) recubriendo parcialmente el fémur.

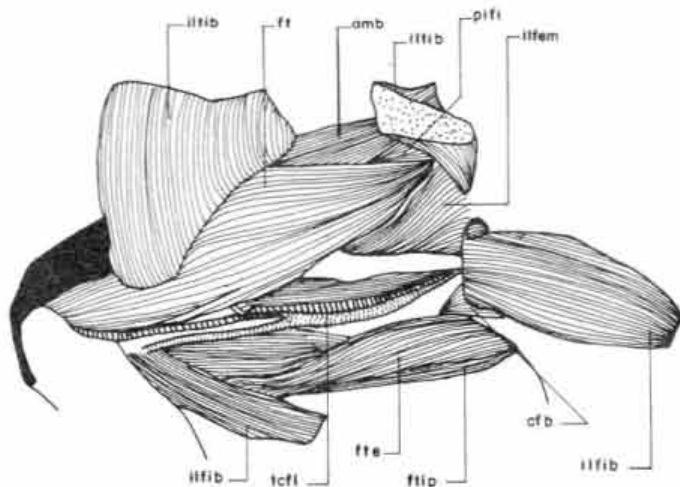


Figura 19. Aspecto dorsal de la musculatura profunda del muslo del miembro izquierdo de *Tropidurus hispidus* (IND-R2382), en el que se muestra el recubrimiento total del fémur por parte del m. femorotibialis (ft.).

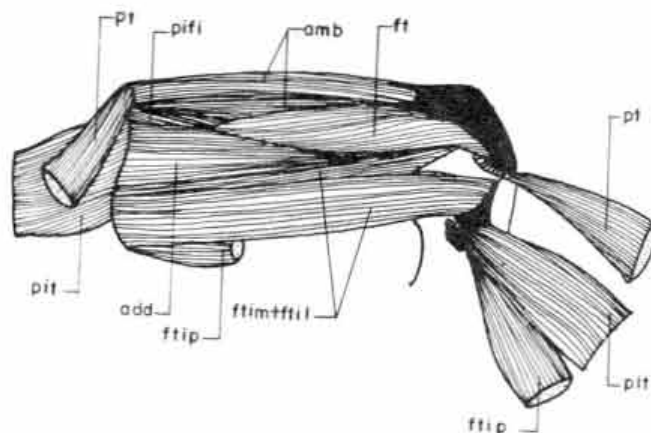


Figura 20. Aspecto ventral de la musculatura del miembro izquierdo de *Basiliscus basiliscus* (IND-R3116), en el que se observa el tendón largo por medio del cual se inserta el m. pubotibialis (pt). X2.

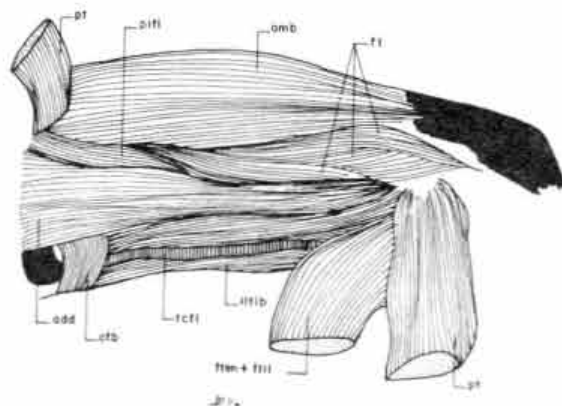


Figura 21. Aspecto ventral de la musculatura del miembro izquierdo, en su zona profunda, de *Crotaphytus collaris* (LM-698), en el que se aprecia la inserción del m. pubotibialis (pt) (cortado).

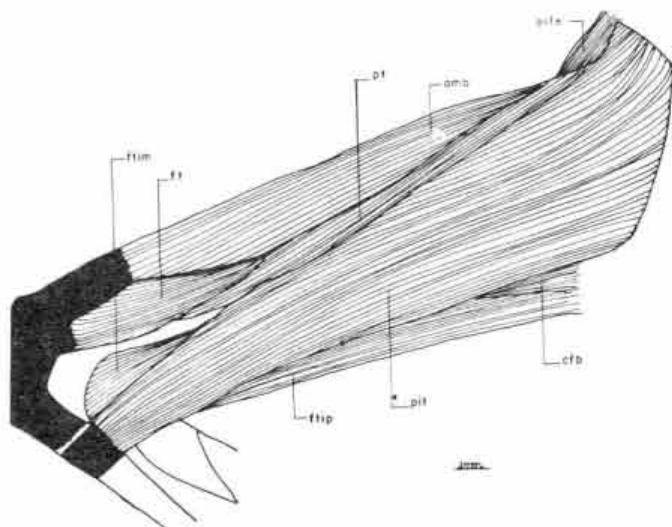


Figura 22. Aspecto ventral de la musculatura superficial del muslo del miembro derecho de *Anolis apollinaris* (ICN-6253), en el que se aprecia la inserción del m. puboischiotibialis (pit) en el borde anterior de la tibia.

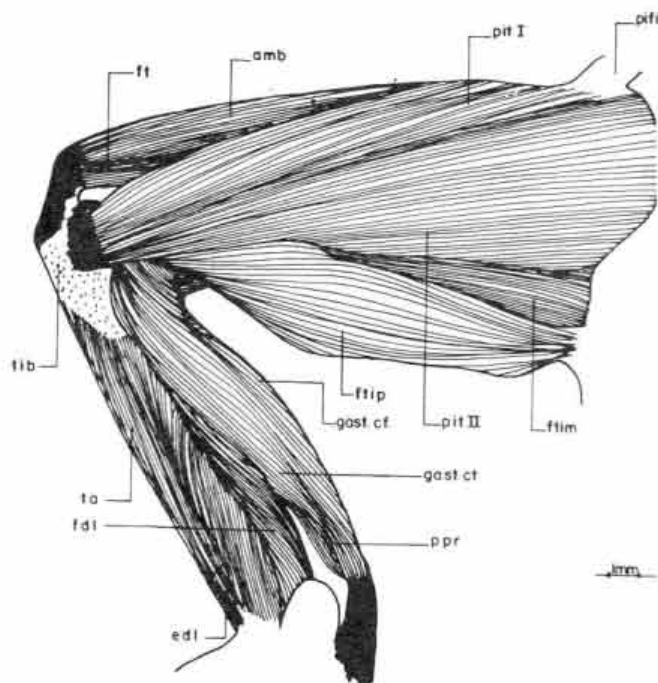


Figura 24. Aspecto ventral de la musculatura superficial del miembro derecho de *Tropidurus hispidus* (IND-R 2382). En la figura se observa el m. flexor digitorum longus (fdl) claramente sin haber sido removido ninguno de los músculos de la pierna.

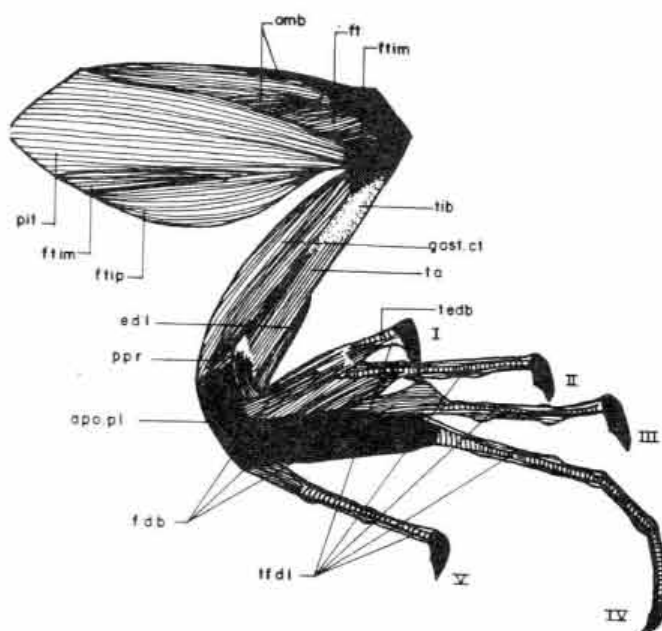


Figura 23. Aspecto ventral de la musculatura del miembro izquierdo de *Basiliscus basiliscus* (IND-R 3116) en el que se observa que el tendón de inserción del músculo puboischiotibialis (pit) se dispone en la parte medial de la tibia. X2.

Carácter J: Origen del m. gastrocnemius capitum tibialis.

Este músculo se origina en la zona proximal ventral de la tibia por medio de una lámina fascia hasta el borde articular con el fémur en las especies *Stenocercus trachycephalus* y *Basiliscus basiliscus*, por lo que se dispone más anteroventral que en las demás especies en las cuales se origina en el borde posterior proximal de la tibia.

Discusión

Con base en los caracteres y los estados de carácter, y su distribución en las diferentes especies,

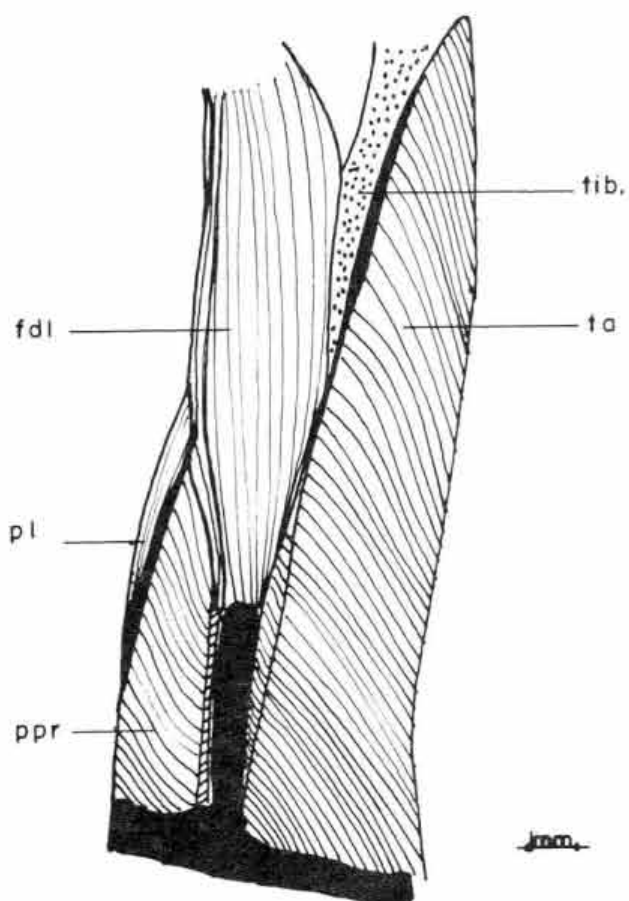


Figura 25. Aspecto posterior de la musculatura profunda de la pierna del miembro izquierdo de *Crotaphytus collaris* (LM-698), en el que se aprecia el m. flexor digitorum longus (fdl) después de remover los m. gastrocnemius.

se estableció la polaridad de éstos tal como se muestra en la Tabla 3.

mientras que en los demás taxa el otro estado de carácter es plesiomórfico (a^1).

TABLA 3

Matriz de distribución de caracteres

Carácter	Grupo propio								Grupo ajeno	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	a	a	a ¹	a ¹	a ¹	a ¹	a ¹	a ¹	a ¹	a ¹
C	c ¹	c	c	c ¹	c ¹	c ¹	c ¹	c ¹	c ¹	c ¹
D	d ¹	d ¹	d ¹	d	d	d ¹	d ¹	d ¹	d ¹	d ¹
F	f ¹	f ¹	f ¹	f	f ¹	f	f ¹	f ¹	f ¹	f ¹
G	g ¹	g ¹	g ¹	g	g	g ¹	g ¹	g ¹	g ¹	g ¹
H	h ¹	h	h ¹	h	h	h ¹	h ¹	h ¹	h ¹	h ¹
I	i	i	i	i	i	i ¹	i ¹	i ¹	i ¹	i ¹
J	j	j ¹	j ¹	j ¹	j ¹	j	j ¹	j ¹	j ¹	j ¹

LISTA DE LOS TAXA

1. *Stenocercus trachycephalus*
2. *Tropidurus hispidus*
3. *Iguana iguana*
4. *Anolis apollinaris*
5. *Phenacosaurus heterodermus*
6. *Basiliscus basiliscus*
7. *Crotaphytus collaris*
8. *Morunasaurus groi*
9. *Cnemidophorus lemniscatus*
10. *Thecadactylus rapicaudus*

El carácter B se presenta en sus dos estados de carácter tanto en grupo propio como en grupo ajeno, por lo que no es posible establecer su polaridad y por lo tanto no es de valor para el análisis cladístico. El estado de carácter compartido por *Tropidurus hispidus* e *Iguana iguana* con respecto al carácter C es sinapomórfico (c), mientras que el otro estado de carácter es plesiomórfico (c^1).

La disposición de los mm. gastrocnemius en *Phenacosaurus heterodermus* y *Anolis apollinaris* es un estado de carácter sinapomórfico (d) para estas dos especies, mientras que el otro estado es plesiomórfico (d^1).

Debido a que los dos estados de carácter del carácter E se presentan en grupo propio y en grupo ajeno, no es posible definir si éstos son derivados o primitivos, por lo que no tienen valor para la elaboración de hipótesis de parentesco.

El estado de carácter que comparten *Anolis apollinaris* y *Basiliscus basiliscus* con respecto al tendón de inserción del pubotibialis es sinapomórfico (f), en tanto que el otro estado es plesiomórfico (f^1).

En lo que corresponde a la inserción del m. puboischiotibialis, el estado de carácter compartido por *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* es sinapomórfico (g), y el compartido por las demás especies es plesiomórfico (g^1).

Para el carácter H, el estado compartido por las tres especies ya anotadas es una sinapomorfia (h), y el otro estado de carácter presente en las demás especies una plesiomorfia (h^1).

El estado de carácter i del carácter I es sinapomórfico para todas las especies excepto *Crotaphy-*

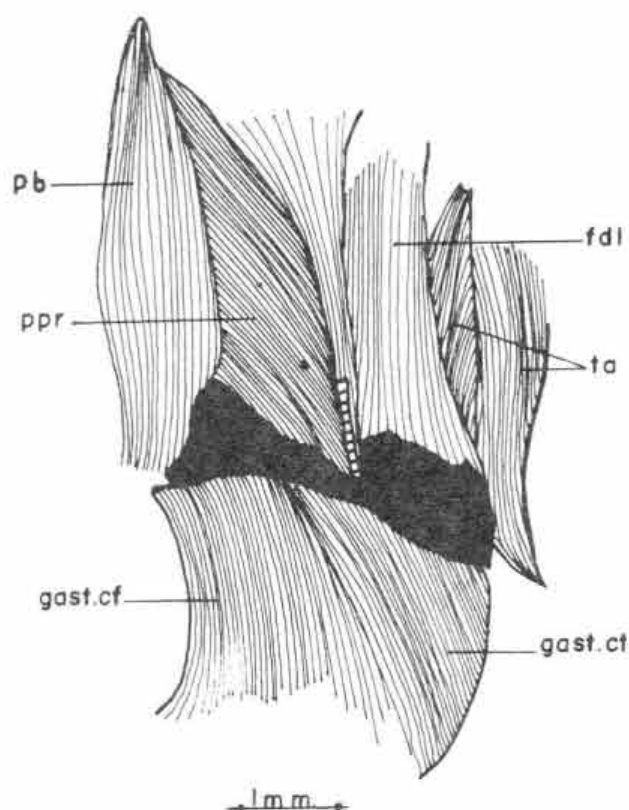


Figura 26. Aspecto posterior de la musculatura profunda de la pierna del miembro izquierdo de *Thecadactylus rapicaudus* (ICN-6243) en el que se observa el m. pronator profundus (ppr) después de remover los m. gastrocnemius (gast. cf. y gast. ct.).

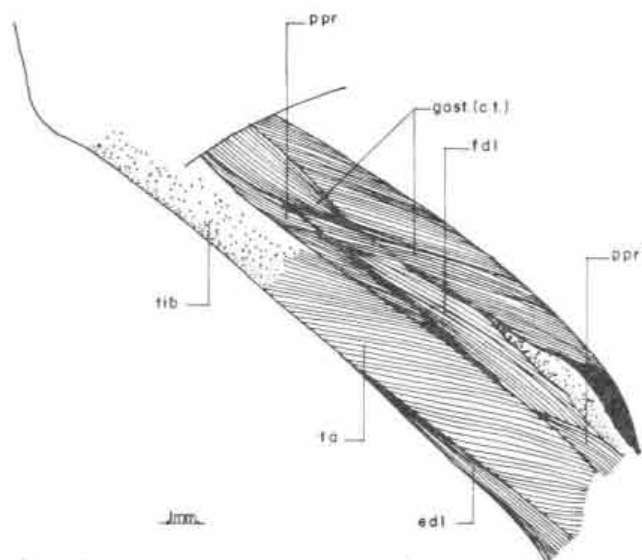


Figura 27. Aspecto ventral de la musculatura superficial de la pierna del miembro derecho de *Anolis apollinaris* (ICN-6253) en el que se observa el m. pronator profundus (ppr) sin remover los m. gastrocnemius.

De acuerdo con esto, la división del m. puboischiotibialis es un carácter sinapomórfico (a) para *Stenocercus trachycephalus* y *Tropidurus hispidus*,

tus collaris, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Thecadactylus rapicaudus* para los que i^1 es plesiomórfico.

Por último, el estado de carácter compartido por *Stenocercus trachycephalus* en cuanto al origen del m. gastrocnemius capitum tibialis (carácter J) es sinapomórfico para estas dos especies (j); el otro estado es plesiomórfico (j^1).

Desarrollo y análisis de los cladogramas

De acuerdo con la tabla, se puede deducir claramente que no se presentan conjuntos agrupados (nested sets) de tal manera que podamos concluir que todo el grupo estudiado sea monofilético.

Es claro así mismo, que se manifiestan caracteres incompatibles en el sentido de que agrupan los taxa en tal forma que nos es fácil predecir que existen convergencias o paralelismos (homoplasias). Por este motivo, es necesario precisar cuales caracteres son consistentes y cuales inconsistentes, y para ello se presentan cinco diferentes cladogramas (Fig. 28), que han sido obtenidos con base en los datos de distribución de los caracteres (Tabla 3).

Las consistencias son definidas de acuerdo con la posibilidad de los caracteres de agrupar los taxa sin que en los cladogramas se presenten casos de homoplasia que sean incongruentes con los datos.

Las inconsistencias por su parte, son de valor para aprobar o falsear cada uno de los cladogramas, aun cuando haya algunos autores como Saether (1983) que consideran este tipo de características como valorables sólo para falsear hipótesis.

Así, el cladograma de la Fig. 28 identificado como a, es falseado por los caracteres, C, F, H, J; el b, por los caracteres A, F y H; el c, por los caracteres A, C y F; el d, por los caracteres, C, D, H, G y J, y el e, por los caracteres A, D, G, H, J.

Entonces, esto significa que se presentan cinco hipótesis de parentesco entre los taxa 1 a 6, pues estos son los únicos que pueden ser agrupados por similitudes derivadas.

De cada cladograma se extraen los siguientes grupos monofiléticos:

En el cladograma a, 1 + 2, 4 + 5 y 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6 son grupos monofiléticos; en el cladograma b, lo son 2 + 3, 4 + 5, 1 + 6 y 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6; en el c, 2 + 4 + 5, 1 + 6 y 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6; en el cladograma d, son monofiléticos 4 + 6, 1 + 2 y 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6, y por último en el e, 4 + 6, 2 + 3 y 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6 son grupos monofiléticos.

Cada uno de los diversos grupos naturales obtenidos están emparentados por caracteres sinapomórficos diferentes.

Así, *Stenocercus trachycephalus* y *Tropidurus hispidus* en el cladograma a presenta una relación de parentesco entre ellos más cercana que con respecto a los demás taxa, por el estado de carácter (a) el cual comparten. En este mismo, *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* comparten los estados de carácter (d) (g), estableciéndose así la relación de especies hermanas más cercana que con cualquiera otra especie.

En la hipótesis de parentesco presentada en la Fig. 28b, las relaciones son diferentes. Ahora son *Tropidurus hispidus* e *Iguana iguana* las que aparecen como más emparentadas entre sí que con cualesquiera de otras de las especies, al compartir el estado de carácter (c).

Anolis apollinaris y *Phenacosaurus heterodermus* siguen presentándose como especies cercanamente emparentadas, tal como se muestra en la Fig. 28a. El carácter (j) es compartido por *Stenocercus trachycephalus* y *Basiliscus basiliscus*, lo que origina una relación de especies hermanas entre ellas.

En el cladograma de la Fig. 28c es notable el hecho de que ya no aparecen *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* formando solas un grupo monofilético, sino que a ellas se adhiere *Tropidurus hispidus* la cual comparte con las dos primeras el estado de carácter (h). Sin embargo, la relación de parentesco sigue siendo más estrecha entre *A. apollinaris* y *P. heterodermus* que cualesquiera de éstas con *T. hispidus*. En el cladograma siguiente (Fig. 28d) se muestra como ya es falseada la hipótesis de parentesco mantenida en las anteriores con respecto a las especies *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* debido a que el carácter (f) agrupa a la primera ahora con *Basiliscus basiliscus*, mientras que el estado (a) relaciona nuevamente a *Stenocercus trachycephalus* y *Tropidurus hispidus* como en el cladograma a.

Para terminar, observamos en la Fig. 28e que el estado de carácter (c) agrupa las especies *Tropidurus hispidus* e *Iguana iguana*, pero esta vez el otro grupo monofilético de dos especies que hay en esta hipótesis de parentesco es el constituido por *Anolis apollinaris* y *Basiliscus basiliscus* a través del estado de carácter (f).

Los taxa 1 a 6 son agrupados en todos los cladogramas por el estado de carácter (i).

En todas las hipótesis aparecen *Morunasaurus groi* ("morunasaurine") y *Crotaphytus collaris* ("sceloporine") sin ningún tipo de carácter o de estados de carácter que los relacione, ya sea entre ellos o con los demás taxa; tampoco hay caracteres que los distingan de las especies que conforman el

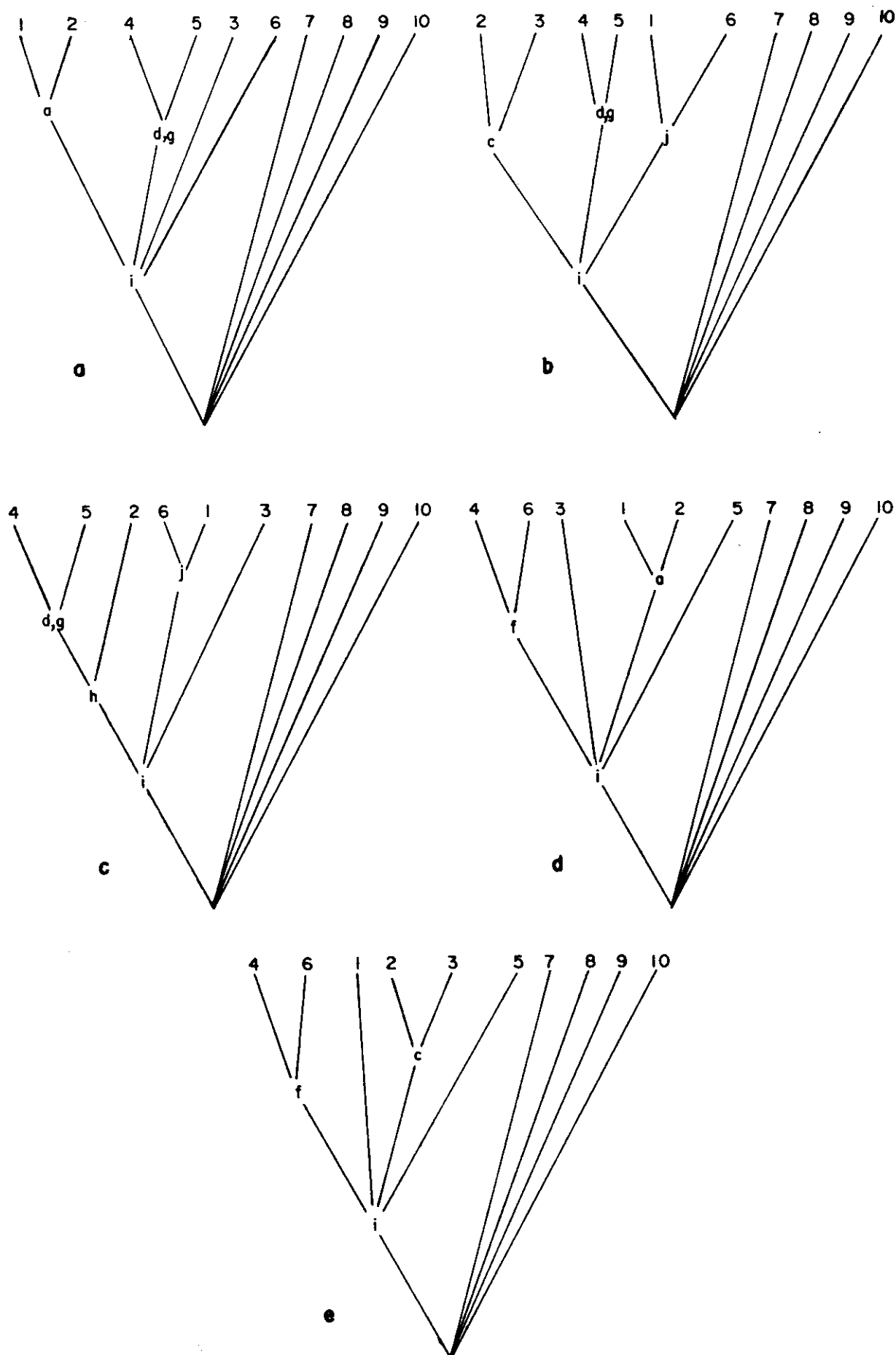


Figura 28. Hipótesis de parentesco en la familia Iguanidae con base en la musculatura del miembro posterior (Las explicaciones de cada uno de los cladogramas se presentan en el texto).

grupo ajeno, por lo que se representan en los cladogramas partiendo de un mismo punto. Estas dos especies poseen muchos rasgos plesiomórficos y otros de los cuales no es posible definir si son primitivos o derivados.

Cualquier argumento que se pueda esgrimir en el sentido de que de la matriz de distribución de caracteres es posible obtener un solo cladograma más parsimonioso sin omitir las inconsistencias debe ser sustentado para resolver interrogantes como estos:

- ¿Por qué las desapariciones? (Estados de carácter (c) en el taxon 1 y (f) en la especie (5).
- ¿Por qué las homoplasias? (Estado de carácter (j) en los taxa 1 y 6, y estado (h) en los taxa 2, 4 y 5).
- ¿Cómo se puede establecer cuáles son homologías verdaderas?
- ¿Cómo identificar las falsas similitudes?

Toda respuesta a estos puntos (con base en el cladograma de la Fig. 29) será más explicaciones que demostraciones científicas estrictas, por lo que de todas formas será necesario llevar a cabo un desarrollo tal como el que se hizo anteriormente, pues al fin y al cabo muchas de estas preguntas son conclusiones y no datos.

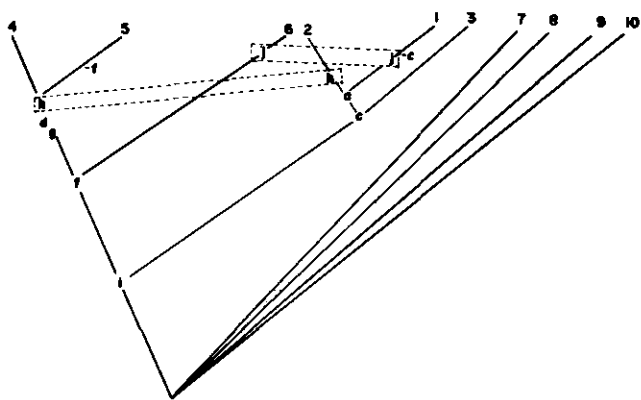


Figura 29. Hipótesis de parentesco sin excluir los caracteres incompatibles. (Explicación en el texto).

Es importante considerar, por último, que tampoco deben ser eliminadas las homoplasias porque al mismo tiempo se pueden estar descartando sinapomorfias verdaderas; además, como ya se anotó anteriormente, los caracteres designados como convergencias o paralelismos son útiles para falsear hipótesis de monofilia.

Conclusiones

La musculatura del miembro posterior en los lagartos de la familia Iguanidae es de gran valor como fuente de caracteres útiles para la sistemática de ésta, pues permite establecer relaciones de parentesco y generar nuevos puntos de vista que pueden falsear las hipótesis tradicionales sobre la formación y organización de sus grupos. Sin embargo, tampoco puede ser definida como un grupo monofilético, es decir, como un grupo natural con base en lo hallado en la musculatura del miembro posterior.

De acuerdo con este estudio, se puede asegurar que en la familia Iguanidae existen grupos monofiléticos que en algunos casos coinciden, con base en los cladogramas obtenidos, con los ya propuestos por diversos autores, concretamente el conformado por *Anolis apollinaris* y *Phenacosaurus heterodermus* ("anoline"), pero en otros no. Así, se deja planteada la posibilidad de redefinición de los llamados grupos informales dentro de la familia.

El hecho de que *Morunasaurus groi* y *Crotaphytus collaris* no pudieran ser incluidas por relaciones de parentesco dentro del grupo monofilético formado por las demás especies de la familia, crea serias dudas acerca de su pertenencia a los iguanidos.

Obviamente todo esto debe ser corroborado o falseado aumentando el número de especies dentro del grupo propio y dentro del ajeno, y revisando exhaustivamente los caracteres del miembro posterior en los taxa que hoy por hoy están propuestos para los grupos informales.

Creo que es prioritario realizar un estudio más profundo en *Morunasaurus groi* y *Crotaphytus collaris* para aclarar el grupo al cual pertenecen o deben pertenecer por poseer una gran cantidad de caracteres plesiomórficos. Sería conveniente hacer una comparación inicial entre *M. groi* y el género *Enyaliodes*, siguiendo el propósito de Corredor et al. (1985).

Agradecimientos

Quiero agradecer muy especialmente al Profesor Juan Manuel Renjifo, del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá, y al Dr. John D. Lynch de la Universidad de Nebraska, Estados Unidos, por la dirección de este trabajo. Además a la Bióloga Martha Patricia Ramírez y a la dibujante María Claudia Pérez por su colaboración activa en la realización de las gráficas y dibujos que aquí se presentan.

ABREVIATURAS

add adductor femoris
 amb. ambiens
 ap. pl. aponeurosis plantaris
 cfb. caudofemoralis brevis
 cfl caudofemoralis longus
 edb extensor digitorum brevis
 edl extensor digitorum longus
 fdb flexor digitorum brevis
 fdl flexor digitorum longus
 fem fémur
 ft. femorotibialis
 fte flexor tibialis externus
 ftil flexor tibialis internus lateralis
 ftim flexor tibialis internus medialis
 ftip flexor tibialis internus posterioris

gast. cf. gastrocnemius caput fibularis
 gast. ct. gastrocnemius caput tibialis
 ilfib iliofibularis
 iltib iliotibialis
 lig. lac ligamentum laciniatum
 pb peroneus brevis
 pife puboischiofemoralis externus
 pifi puboischiofemoralis internus
 pit puboischiotibialis
 pl. peroneus longus
 ppr pronator profundus
 pt pubotibialis
 ta. tibialis anterioris
 tp tibialis posterioris

BIBLIOGRAFIA

- BOCK, W.J. & SHEAR, C.R. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.* Bd. 130: 222-227.
- CAMP, C.L. 1923. Classification of the lizards. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* Vol. XLVIII, Art. XI, pp. 289-481.
- CORREDOR, V., RENJIFO, J.M. & AYALA, S. 1985. Discovery of *Morunasaurus groi* Dunn (Sauria, Iguanidae) in Northwestern Colombia. *Journ. Herp.* 19 (1): 162-164.
- ELDRIDGE, N. & CRACRAFT, J. 1980. Phylogenetics patterns and evolutionary process. Method and theory in comparative biology. Columbia University Press, New York.
- ETHERIDGE, R. 1960. The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): An interpretation base on skeletal morphology. University Microfilms International. A dissertation for Ph. D. degree. Ann Arbor, Michigan.
- . 1964. The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia* 4: 610-631.
- . 1966. The systematic relationships of West Indian and South American lizards referred to the Iguanid genus *Leiocephalus*. *Copeia* 1: 79-91.
- . 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia* 4: 699-721.
- HAINES, R.W. 1934. The homologies of the flexor and adductor muscles of the thigh. *J. Morph.* 56 (1): 21-49.
- . 1935. Some muscular changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. *J. Morph.* 58 (2): 355-383.
- HOWELL, A.B. 1938. Morphogenesis of the architecture of hip and thigh. *J. Morph.* 62 (2): 177-218.
- MOODY, S. 1983. The rectus abdominis muscle complex of the Lacertilia: Terminology, homology and assumed presence in primitive iguanian lizards. From: Miyata, K. (Ed.). *Advances in herpetology and evolutionary biology. Essay on honor of E. E. Williams*, Cambridge, The Museum of Comparative Zoology. pp. 195-212.
- ROMER, A.S. 1942. The development of tetrapod limb musculature. The thigh of *Lacerta*. *J. Morph.* 71 (2): 251-298.
- SAETHER, O.A. 1983. The canalized evolutionary potential; inconsistencies in phylogenetic reasoning. *Syst. Zool.* 32 (4): 343-359.
- SAVAGE, J.M. 1958. The iguanid lizards genera *Urosaurus* and *Uta*, with remarks on related groups. *Zoologica* 43 (2): 41-54.
- SCHAEFFER, B. 1941. The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 78: 395-472.
- SNYDER, R.C. 1954. The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. *Am. Journ. Anat.* 95 (1): 1-43.
- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q.D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30 (1): 1-11.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetic: systematics, the theory and practice*. New York, John Wiley and sons.