

**S**

# CHAALDIERETENDE WATERSLANGEN ONTSNAPPEN AL TWE EEUWEN AAN HERPETOLOGEN/ AQUATIC SNAKES WITH CRUSTACEAN-EATING HABITS ELUDE HERPETOLOGISTS FOR TWO CENTURIES



*John C. Murphy and Harold K. Voris*  
Department of Zoology,  
Field Museum of Natural History  
1400 Lake Shore Drive,  
Chicago, Illinois 60605 USA

*John C. Murphy and Harold K. Voris*  
Department of Zoology,  
Field Museum of Natural History  
1400 Lake Shore Drive,  
Chicago, Illinois 60605 USA

## Introductie

Vanaf een plankenpad naar het water en de modder van een mangrovebos kijken in het holst van de nacht klinkt niet erg interessant, maar de geheimen van de natuur bevinden zich op vreemde plaatsen. We waren aan de noordkust van Singapore, waar we in de drek van het mangrovebos zochten naar twee slangen behorend tot de colubride subfamilie Homalopsinae; de krab-etende slang (*Fordonia leucobalia*) (Foto 1) en Gerard's waterslang (*Gerarda prevostiana*) (Foto 2). Beide soorten zijn in 1837 beschre-

## Introduction

Standing on a boardwalk and peering into the water and mud of a mangrove forest in the middle of the night does not sound exciting, but nature's secrets are found in unusual places. We were on the north coast of Singapore searching the mangrove muck for two species of homalopsine snakes, the crab-eating snake (*Fordonia leucobalia*) (Photo 1) and Gerard's water snake (*Gerarda prevostiana*) (Photo 2). Both species were described in

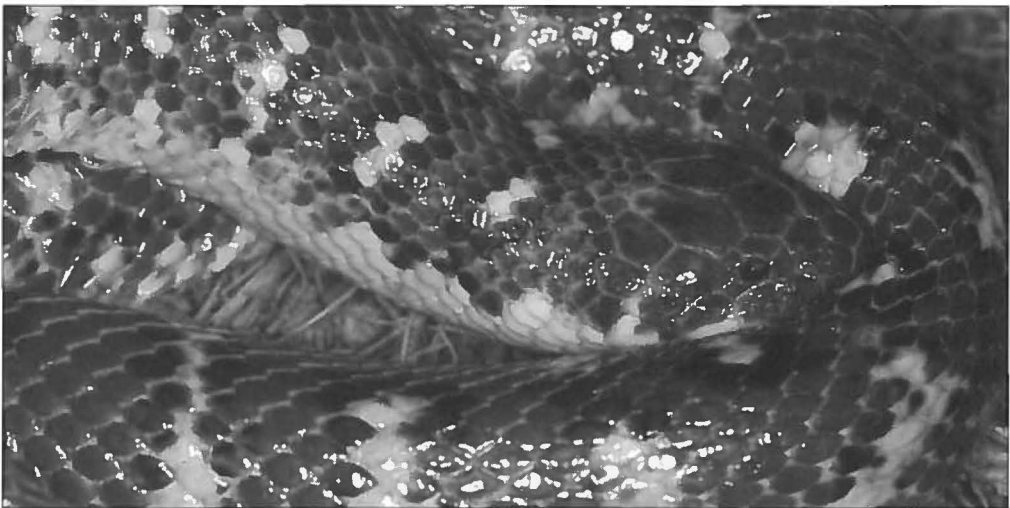


Foto 1. De krab-etende slang, *Fordonia leucobalia*. Deze kleurvariëteit is alleen bekend uit Australië. Foto door J.C. Murphy.  
Photo 1. The crab-eating snake, *Fordonia leucobalia*. This color phase is known from Australia only. Photo by J.C. Murphy.

ven door verschillende auteurs, maar er is weinig bekend over de biologie van deze zeeslangen. Tien jaar na de beschrijving van *Fordonia*, beschreef Theodore Cantor dat *Fordonia* krabben eet, vandaar haar naam.

Gerard's waterslang bleef echter een mysterie in zo'n beetje elk aspect van haar biologie, tot voor kort. Voor de jaren 90 was een aantal museumexemplaren beschikbaar. Ko Ko Gyi, een Burmees herpetoloog, heeft de colubride subfamilie *Homalopsinae* in 1970 herzien en betwijfelde daarbij of de soort wel op de Filippijnen voorkomt, daar latere exemplaren zijn gevonden in India, Sri Lanka, en Thailand. Eind jaren 80 werd het voorkomen van deze soort op de Filippijnen echter bevestigd. Eén auteur verklaarde de soort zelf uitgestorven op Sri Lanka in 1994, om vervolgens een nieuwe vinding van de soort in dit gebied te melden in 2001. Wat heeft Gerard's waterslang al die tijd gedaan waardoor zij bijna twee eeuwen uit de handen van herpetologen is gebleven?

We dachten het te weten. De eerste aanwijzing over waar het dier leeft, kwam van Edward Taylor van de Universiteit van Kansas. Hij maakte melding van diverse vondsten van deze soort 's nachts in een mangrovebos in Thailand. De tweede aanwijzing kwam van collega's van de universiteit van Singapore die onderzoek deden naar een andere ongrijpbare mangrovebewoner; de modderkreeft (*Thalissina anomala*) (Foto 3). Modderkreeften graven zich door de mangrove modder, ze leven van organisch materiaal dat zich hierin bevindt en onverteerbaar materiaal stapelt zich op bij de ingang van hun hol; in het mangrovebos zijn ze het ecologische equivalent van de regenworm. De heuvels (Foto 4) van deze tienpotige schaaldieren liggen over het algemeen in de buurt van de watergrens van het mangrovebos en ze bereiken aanzienlijke afmetingen; op sommige plaatsen zijn deze heuvels niet hoger dan 30-60 cm, op andere plaatsen kunnen ze echter bijna twee meter zijn, waarbij vele een plaats bieden aan bomen, krabben, en de zeer veel voorkomende amfibisch levende vissen: de slijkspringers. Opvallend is, dat de modderkreeft voorkomt van de oostkust van India, westelijk langs de kusten van het

1837 by different authors, but little is known about the biology of either of these marine snakes. Ten years after the description of *Fordonia*, Theodore Cantor recognized that *Fordonia* ate crabs, thus its common name.

However, Gerard's water snake remained a mystery in virtually all aspects of its biology until recently. Few museum specimens were available before the 1990's. Ko Ko Gyi, a Burmese herpetologist, reviewed the colubrid subfamily *Homalopsinae*, in 1970 and questioned the validity of the Philippines as the type locality because subsequent specimens had been collected from India, Sri Lanka, and Thailand. However, in the late 1980's its presence in the Philippines was confirmed. One author even declared the species extinct in Sri Lanka in 1994, only to have an additional specimen reported from there in 2001. What was Gerard's water snake doing that allowed it to effectively elude herpetologists for the better part of two centuries?

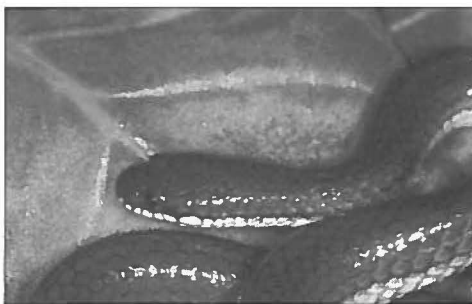


Foto 2. Gerard's waterslang, *Gerarda prevostiana*. Dit exemplaar werd aangetroffen in een mangrovebos in Singapore.

Foto door J.C. Murphy.

Photo 2. Gerard's water snake, *Gerarda prevostiana*. This snake was observed in a mangrove forest in Singapore. Photo by J.C. Murphy.

We thought we knew. The first clue to as where it lived came from University of Kansas herpetologist Edward Taylor who reported collecting a series of specimens in a Thailand mangrove forest at night. The second clue came



Foto 3. De modderkreeft, *Thalissina anomala*, leeft in mangrovebossen en is verantwoordelijk voor de bouw van grote heuvels in het getijdengebied. Foto door J.C. Murphy.  
Photo 3. The mud lobster, *Thalissina anomala*, lives in mangrove forests and is responsible for building large mounds within the intertidal zone. Photo by J.C. Murphy.

vasteland en eilanden tot de Filippijnen en Australië, een verspreidingsgebied dat opvallend veel overeenkomsten vertoont met die van zowel *Fordonia* als *Gerarda*.

In samenwerking met studenten van de Universiteit van Singapore hebben we modderkreeftheuvels uitgegraven.



Foto 4. Een gedeeltelijk uitgegraven modderkreeftheuvel in een mangrovemoeras aan de westkust van Thailand. De 'schoorsteen' van de heuvel is blootgelegd. Foto door J.C. Murphy.  
Photo 4. A partially excavated mud lobster mound in a mangrove swamp on the west coast of Thailand. The mound chimney is exposed. Photo by J.C. Murphy.

from University of Singapore colleagues studying another elusive creature of the mangrove, the mud lobster (*Thalissina anomala*) (Photo 3). Mud lobsters burrow through the mangrove mud consuming the organic matter and piling up the non-digestible material outside of their burrows; they are the ecological equivalent of the earthworm in the mangrove forest. The mounds (Photo 4) of these decapod crustaceans tend to be on the landward edge of the mangrove forest and reach considerable sizes; at some localities they tend to be no more than 30-60 cm high, while at others the mounds may approach two meters in height with many of them supporting trees, crabs, and those abundant, amphibious fish known as mudskippers. Interestingly, mud lobsters and their mangrove habitat are distributed from the east coast of India westward along continental and island coastlines to the Philippines and Australia, a distribution remarkably similar to both *Fordonia* and *Gerarda*.

Working with graduate students from the University of Singapore, we excavated mud lobster mounds - a Her-

Een helse klus, in de tropische zon, warmte en vochtigheid; hierbij ontdekten we Gerard's waterslang schuilend in de gangen. Dit semi-aquatisc microhabitat is vrijwel ontoegankelijk voor mensen en de ideale schuilplaats voor een slang die iets te verbergen heeft.

### Dieetgeheimen

De meeste Homalopsinae waarvan de voedingsgewoonten bekend zijn, leven van vis. *Fordonia* is de uitzondering die de regel bevestigt. Deze krabbetende waterslang wordt in boeken en artikelen vaak bestempeld als schaaldiereter, maar tot voorkort had niemand ooit gekeken naar de manier waarop ze haar prooi manipuleert. Hoe lukt het de slang de harde, met chitine bedekte krabben te overmeesteren? Bruce Jayne, van de Universiteit van Cincinnati en één van ons (HKV), heeft met persoonlijke en op video opgenomen observaties de unieke voedselopname van *Fordonia* blootgelegd. Kleine krabben werden simpelweg gegrepen en doorgeslikt, maar grote krabben werden op een heel andere manier behandeld. De slang haalt met gesloten bek uit naar de krab, maar in plaats van de krab te grijpen, geeft ze hem met de kin een oplawaai. De krab, die blijkbaar doorheeft dat de aanval op hem geopend is, trekt zijn ledematen in en graaft zich in een defensieve houding in in de modder. De slang begint de krab vervolgens zijwaarts op te eten. Grote krabben die zich hevig verzetten, kunnen hierbij weggelopen met het verlies van slechts een poot aan de slang. Wanneer een krab uitgeput raakt, is dat een manier om te ontkomen: een deel van het dier wordt opgegeven als tussendoortje voor de slang. Dit lijkt erg op de slang die op hagedissen jaagt en alleen de staarten krijgt. We hebben slangen onderzocht die alleen één of enkele krabbenpoten in hun maag hadden.

Alle *Homalopsinae* hebben vergrote, gepaarde giftanden die gegroefd zijn en zich achter in hun bek bevinden. Deze tanden worden gebruikt om gif en vermoedelijk ook verteringsenzymen in de prooi te injecteren voordat deze wordt ingeslikt. *Fordonia* is hierop geen uitzondering. Deze soort heeft de giftanden achter in de bek, maar deze heb-

culean task in the tropical sun, heat, and humidity - and discovered Gerard's water snake hiding out in its burrows. This semi-liquid microhabitat is all but completely inaccessible to humans and an excellent hiding place for a snake with a secret.

### Diet secrets

Most homalopsine snakes whose food habits were known feed on fishes. *Fordonia* was the well-known exception. This crab-eating water snake is frequently mentioned in books and papers as feeding on crustaceans but until recently no one had looked carefully at prey handling. How, exactly does the snake manage to overcome the hard, chitin-covered crabs? Videotape and direct observations made by Bruce Jayne of the University of Cincinnati, and one of us (HKV) of feeding *Fordonia* revealed a unique strategy. Small crabs were simply seized and swallowed with the strike, but larger crabs were handled in a quite different manner. The snake struck at the crab with a closed mouth, but instead of grabbing the crab in its jaws it slapped the crab with its chin. The crab, apparently realizing it was under attack, withdrew its legs and sunk into the substrate in a defensive posture. The snake then went to work swallowing the crab sideways. Large crabs that resist predation may end up having the snake chewing on one of its legs, and as the crab tires, it may eject the leg to escape, leaving only a small piece of itself as a morsel for the snake. This is not unlike the snake that feeds on lizards, and only gets the tail. We have examined snakes that contained only one, or a few, crab legs in their stomachs.

All homalopsine snakes have enlarged, paired, grooved, rear fangs that are used to inject toxic and presumably digestive molecules into its prey prior to swallowing. *Fordonia* is not an exception, it has rear fangs, but they have a different structure than its fish-eating relatives (Photo 5). The fangs of *Fordonia* are massive, and at first sight look like nail punches with a deep groove. It seems likely that the robust structure of the fangs is necessary to successfully puncture the hard chitinous exoskeleton of the crab.





Foto 5. 'Scanning electron microscope' (SEM) foto van de giffanden achterin de bek van de krabbetende slang; *Fordonia leucobalia*. Foto door Sara Murphy.

Photo 5. Scanning electron microscope (SEM) photograph of the rear fangs of the crab-eating snake, *Fordonia leucobalia*. Photo by Sara Murphy.

ben een andere vorm als die van zijn visetende verwanten (Foto 5). De tanden van *Fordonia* zijn indrukwekkend en lijken op het eerste gezicht op spijkers met een diepe groef. Het lijkt aannemelijk, dat de robuuste structuur van deze tanden nodig is om het exoskelet van krabben te doorboren. Wanneer de giffanden van *Fordonia* worden vergeleken met die van visetende verwanten, wordt dit verschil benadrukt: de visetende slangen hebben veel slankere, elegantere giffanden. De samenstelling van het gif dat de soort uitscheidt moet nog onderzocht worden, maar het kan uiteindelijk enzymen blijken te bevatten die verantwoordelijk zijn voor de vertering van chitine.

In het laboratorium en het veld hebben we de maaginhoud van alle beschikbare Homalopsinae onderzocht. Hierbij ontdekten we, dat de meeste soorten zich inderdaad voeden met vis, maar *Enhydryis plumbea*, waarschijnlijk de meest landgebonden Homalopsinae, voedt zich naast vis ook met kikkers en hun larven. Er waren twee andere grote ontdekkingen: de zeer ongewone Cantor's waterslang (*Cantoria iolacea*) lijkt zich uitsluitend te voeden met garnalen van het genus *Alpheus*. Cantor's waterslang is uitzonderlijk met het feit dat ze bijna 300 wervels (en dus hetzelfde aantal ventrale schubben) heeft. Hierdoor heeft

Comparing the fangs of *Fordonia* to its fish-eating relatives emphasizes this difference: the fish-eating snakes have much more slender, graceful fangs. The nature of the toxic secretions has yet to be studied, but it may be eventually found to contain an enzyme that digests chitin.

In the lab and field we examined the stomachs of all species of homalopsines we could access, and found that indeed, most of the species we examined do feed on fish, but *Enhydryis plumbea*, possibly the most terrestrial homalopsine, not only feeds on fish but also eats frogs and their tadpoles. But there were two other major surprises: the very unusual Cantor's water snake (*Cantoria violacea*) appears to feed exclusively on the snapping shrimp of the genus *Alpheus*. Cantor's water snake is unusual in that it has almost 300 vertebrae (and thus the same number of ventral scales), giving it a long, slender appearance. Exactly how this morphology may relate to its unusual diet is uncertain. The second surprise was that several stomachs of Gerard's water snake contained the remains of square-backed, grapsid crabs, and no fish or fish scales were found, suggesting that this species also specialized in crustaceans. The speculation in the literature had been wrong: Gerard's water snake does not eat fish.

### Snake behavior

Peering into the mud from a Singapore mangrove boardwalk we found numerous individuals of both species of crab eaters swimming and foraging among the mud lobster mounds. Here was an opportunity to compare the feeding habits of two crustacean-eating homalopsine snakes living side by side.

Bruce Jayne set up his video equipment and attempted to get *Gerarda* to feed before the camera. Unfortunately, they did not cooperate immediately. *Gerarda* is a smaller snake than *Fordonia*, and it was presented with a variety of small crabs, but it showed no interest until one crab that had recently molted was placed in a tank with the snake and a muddy substrate (Photo 6). Detecting the

het hier een langwerpige, slank uiterlijk. Wat de relatie is tussen deze morfologie en haar ongewone dieet is onzeker.

De tweede verrassing was dat verschillende magen van Gerard's waterslang resten bevatten van grapside krabben, terwijl we geen vissen of visschubben aantroffen, hetgeen suggereert dat ook deze soort zich specialiseert in schaaldieren. De aanname in de literatuur was onjuist, Gerard's waterslang eet geen vis.

### Slangengedrag

Kijkend in de modder vanaf een plankenpad in een mangrovebas in Singapore hebben we diverse individuen van beide soorten krabeters aangetroffen op en om de heuvels van de modderkreeft. Dit was de mogelijkheid om de eetgewoontes van de twee naast elkaar levende krabtenende Homalopsinae te vergelijken.

Bruce Jayne zette zijn videoapparatuur op in een poging om een etende *Gerarda* voor de camera te krijgen. Helaas werkten ze niet direct mee. *Gerarda* is kleiner dan *Fordonia*, en we schotelden diverse kleine krabben aan hen voor. Hierin toonden ze geen interesse, totdat we in een modderig substraat een kleine, recentelijk vervelde krab bij de slang plaatsten (Foto 6). De geur van de pas vervelde krab stimuleerde de slang tot eten. Het werd duidelijk dat de soort zich instinctief waarschijnlijk alleen voedt met vervelende krabben.

Maar Gerard's waterslang vertoonde ander gedrag, een onbekende manier van voedselopname, ook bij *Regina septemvittata* en andere Noord-Amerikaanse rivierkreeftende slangen. De slang maakte gebruik van een 'draaien trektechniek' om de krab in stukken te scheuren. Niet alleen om een poot te verwijderen, maar om het rugschild van de krab in stukken te scheuren die vervolgens makkelijk konden worden ingeslikt. Het verscheuren van een prooi in hapklare brokken is niet bekend bij slangen (hoewel enkele auteurs opperen dat grote regenwormen door kleine slangen in stukken worden gebroken; dit is echter



Foto 6. Volwassen Gerard's waterslang, *Gerarda preovstiana*, bezig met het eten van een grapside krab in een laboratorium van de Nationale Universiteit van Singapore. Foto door B.C. Jayne.

Photo 6. Adult Gerard's water snake, *Gerarda preovstiana*, feeding on a grapside crab in a laboratory at the National University of Singapore. Photo by B.C. Jayne.

odor of the soft-shelled crab, the snake was stimulated to feed. It became apparent that this species probably instinctively feeds only on molting crabs.

But Gerard's water snake performed other behaviors unknown in the world of snake ingestion, including the queen snake and other North American crayfish-eating snakes. It used a 'loop and pull' technique to tear the crab apart, not just to remove a leg, but to tear the crab's carapace into pieces so that could be more easily swallowed. Tearing food into bite-sized pieces is not something snakes have been known to do (although some authors have suggested that large earthworms may be broken into pieces by small snakes, this has not been documented). Tearing food into pieces allows the snake to swallow food that would otherwise exceed the capacity of its gape.





nooit gedocumenteerd). Het verscheuren van voedsel stelt de slang in staat voedsel in te slikken dat anders te groot zou zijn voor de capaciteit van haar kaakrekwijde

### Andere schaaldiereters en familiebanden

Vier Noord-Amerikaanse natricines uit het genus *Regina* voeden zich met rivierkreeften (tienpotige schaaldieren), maar van deze dieren voeden volwassen *Regina alleni* zich met hardschalige rivierkreeften, terwijl de volwassen *Regina septemvittata*, zich bijna uitsluitend lijkt te voeden met recentelijk vervelde rivierkreeften. Verder meldt literatuur slechts 25 andere slangensoorten die zich voeden met schaaldieren. Van een aantal van deze verwachten we dat dit onjuist is. Relatief weinig slangen voeden zich met schaaldieren, waarschijnlijk omdat het harde exoskelet problemen oplevert bij het inslikken en verteren van deze dieren.

Auteurs van onderzoek naar slangensystematiek zijn het er over eens dat *Homalopsinae* een gemeenschappelijke voorouder delen. Een aantal gemeenschappelijke anatomische eigenschappen wijst hierop: klepvormige neusgaten, kleine ogen, een flauwe deuk in de neusschub, overeenkomstige wervelstructuur, giftanden achter in de bek, een aquatische levensstijl en het feit dat ze levendbarend zijn. We hebben niets gevonden wat suggereert dat deze visie incorrect is. We zijn echter gefascineerd door de relaties tussen de verschillende soorten *Homalopsinae* en hebben gekeken naar drie mitochondriale genen (12S, 16S, and cytochrome b) in een poging de onderlinge verwantschap te onderzoeken. Dit onderzoek omvatte veertien *Homalopsinae*, waaronder *Fordonia* en *Gerarda*, deze twee bleken elkaars nauwste verwanten.

### Dankwoord

De auteurs zijn velen dankbaar voor de bijdrage die ze hebben geleverd aan ons onderzoek naar *Homalopsinae*. We hebben een onschatbare hoeveelheid steun en assistentie gehad van het Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore. In het bijzonder

### Other crustacean eaters and family trees

Four North American natricines in the genus *Regina* feed on crayfish (decapod crustaceans), but of these, adult *Regina alleni* feeds on hard shelled-crayfish, while the adult queen snake, *Regina septemvittata*, appear to feed almost exclusively on newly-molted crayfish. Additionally, the literature reports only 25 other snake species feeding on crustaceans, and we suspect some of these are in error. Relatively few snakes take on crustaceans probably because their chitinous exoskeleton poses problems for swallowing and digestion.

Authors of snake classification research are in agreement that the homalopsines shared a single common ancestor. A suite of common anatomical characters suggest that this is the case: valvular nostrils, small eyes, a shallow notch in the rostral scale, similar vertebrae structure, rear fangs, aquatic habits, and a live-bearing reproductive mode. We have not found anything to suggest this view is in error. However, we have been intrigued with the relationships between the different species of homalopsines and have sequenced three mitochondrial genes (12S, 16S, and cytochrome b) in an attempt to see how they are related to each other. Our sequencing of genes from 14 homalopsine species included *Fordonia* and *Gerarda*, and they emerged as each other's closest relative.

### Acknowledgments

The authors are grateful to many individuals who have contributed to our studies of homalopsine snakes. We received invaluable support and assistance from the Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore. In particular Dr. P. K. L. Ng, C.M. Yang, Kelvin K. P. Lim, Darren C. J. Yeo and N. Sivasothi assisted us in innumerable ways. The National Parks Board (Dr. Lena Chan and colleagues), the Singapore National Zoo (Dr. Cheng Wen Haur, Francis Lim and colleagues), and the Nanyang Technological University (Dr. C. H. Diong, and S. M. A. Rashid) also supported our work in a variety of ways. We also wish to thank our many colleagues and

Dr. P. K. L. Ng, C.M. Yang, Kelvin K. P. Lim, Darren C. J. Yeo en N. Sivasothi hebben ons op ontelbare manieren geholpen. De National Parks Board (Dr. Lena Chan en collega's), National Zoo van Singapore (Dr. Cheng Wen Haur, Francis Lim en collega's), en de Nanyang Technological University (Dr. C. H. Diong, en S. M. A. Rashid) hebben ook op diverse manieren ons werk ondersteund. We willen ook onze vele collega's en sponsors in Thailand bedanken. We bedanken in het bijzonder de Biology Department van de Prince of Songkla University, de Wildlife Research Division van de Thai Royal Forestry Department, de National Science Museum, en het Phuket Marine Biological Center. We danken Dr. B. C. Jayne, University of Cincinnati, en Daryl R. Karns voor hun waardevolle assistentie in zowel veld- als laboratoriumwerk binnen het onderzoek. Speciale dank gaat uit naar de vele vrijwilligers die ons hebben geholpen tijdens onze onderzoeken in Singapore bij Pasir Ris en Sungei Buloh. We zijn Helen Voris dankbaar voor haar commentaar op hetgeen we hebben geschreven. Financiële ondersteuning voor het werk kwam van the Field Museum of Natural History, Hanover College en een beurs toegekend aan B. Jayne en H. Voris van the United States National Science Foundation (NSF 0087863).

sponsors in Thailand. In particular we thank the Biology Department of the Prince of Songkla University, the Wildlife Research Division of the Thai Royal Forestry Department, the National Science Museum, and the Phuket Marine Biological Center. We thank Dr. B. C. Jayne, University of Cincinnati, and Daryl R. Karns for their valuable assistance with both field and laboratory aspects of the research. We wish to give special thanks to the many volunteers that assisted us in our surveys in Singapore at Pasir Ris and Sungei Buloh. We are grateful to Helen Voris for her helpful editorial comments. Financial support for this work came from the Field Museum of Natural History, Hanover College and a grant to B. Jayne and H. Voris from the United States National Science Foundation (NSF 0087863).

### Literatuur

- Auth, D.L., K. Auffenberg, and D. K. Dorman. 1990. *Gerarda prevostiana*. Distribution. Herpetological Review 21:41.
- Boos, H. E. A. 2001. The Snakes of Trinidad and Tobago. College Station: Texas A&M University. 270 pp.
- Cantor, T. 1847. Catalogue of reptiles inhabiting the Malayan Peninsula and islands, collected or observed. Journal of the Asiatic Society of Bengal, Calcutta 16(2): 1-157.
- De Silva, A. 1994. An introduction to the herpetofauna of Sri Lanka. Lyriocephalus 1:3-19.
- Gyi, K. K. 1970. A revision of colubrid snakes of the subfamily Homalopsinae. University of Kansas Publications. Museum of Natural History, Lawrence 20:47-223.
- Jayne, B. C., H. K. Voris, and P. K. L. Ng. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. Nature 418:143.
- Porej, D. 2001. Herpetofauna of the Muthurajawela Marsh, Sri Lanka, with notes on natural history. Herpetological Natural History 8:27-35.
- Taylor, E. H. 1965. The serpents of Thailand and adjacent waters. University of Kansas Science Bulletin 45:609-1096.
- Voris, H. K. and J. C. Murphy. 2002. Prey and predators of homalopsine snakes. Journal of Natural History. In Press.
- Voris, H. K., M. E. Alfaro, D. R. Karns, G. L. Starnes, E. Thompson, and J. C. Murphy. 2002. Phylogenetic relationships of the Australasian rear-fanged water snakes (Colubridae: Homalopsinae) based on mitochondrial DNA sequences. Copeia. 2002 (4): In Press.

