

UN PIPOIDEO FOSIL DE PATAGONIA

POR RODOLFO M. CASAMIQUELA

I. INTRODUCCION

Me propongo estudiar en este trabajo una pequeña serie de improntas de esqueletos de anuros en tufitas, o tobas arcillosas de grano finísimo, que me fueron obsequiadas separadamente por la señora Ernestina A. de Bianchi y los señores Hubert Mucci Conde y Sebastián Cáceres, a quienes hago llegar mi más expresivo agradecimiento. Proceden del yacimiento de la Laguna del Hunco, a unos 20 km de El Mirador, paraje que nombra a toda la región, situado al norte del río Chubut medio (prov. de Chubut). La localidad es célebre en la literatura geológica por la riquísima flora fósil que encierra, y que ha sido dada a conocer sobre todo por Berry (quien la bautizó "Mirhoja", nombre híbrido que nace de la combinación de "Mirador" y "hoja"). De su geología y edad me ocuparé a continuación.

Pero antes de ello quiero detenerme a agradecer todavía a otras personas e instituciones. Al doctor Rosendo Pascual, paleontólogo del Museo de La Plata, a quien dedico la especie aquí descripta, debo el impulso inicial para este trabajo, proseguido en el Instituto Lillo de Tucumán bajo la inapreciable guía científica del profesor Osvaldo Reig, quien puso además a mi disposición las ricas colecciones de esqueletos de anuros actuales y otros materiales y elementos con que cuenta ese instituto. Mi profundo reconocimiento a ambos científicos y amigos se hace extensivo a las autoridades de las dos instituciones mencionadas, las primeras por haber facilitado en cierto modo mi viaje, las segundas por la magnífica hospitalidad dispensada durante mi estada en Tucumán. Por fin, agradezco igualmente a la señorita Teresa Hasselrot, ayudante técnica del Laboratorio de

Batracología, y al señor Rafael Herbst, ambos del Instituto Lillo, por su amplia colaboración. Es importantísima además la colaboración del doctor Suero, de Y.P.F., en el aspecto geológico de este trabajo, y cumplo en agradecerla igualmente aquí.

La fotografía del tipo fue realizada por el señor Ferreyra, del Museo de La Plata, y las restantes por el señor O'Donnell, del Instituto Lillo. Los dibujos corresponden a las dibujantes de ese instituto, señoritas Carmen Castellanos y Fanny Silva.

II. POSICION GEOLOGICA DE LOS DEPOSITOS DE LA LAGUNA DEL HUNCO

En su estudio geológico de la región del río Chubut medio (1946) Petersen hace una excelente reseña de las evidencias aportadas hasta ese entonces en torno a la ubicación cronológica de las capas florísticas de la "Laguna del Hunco", yacimiento igualmente de los anuros fósiles descritos en este trabajo. En base a observaciones anteriores, geológicas y paleontológicas, de Berry (1925, 1938), Piatnitzky (1936), Frenguelli (1940), Grocher (1942) y suyas propias —que no corresponde analizar en detalle aquí—, ese autor se muestra inclinado a aceptar para ellas una edad santacrucesense (Mioceno inferior), aunque no la concluye expresamente.

La opinión de Feruglio (1949) es bastante diferente. A su juicio es claro que la flora en cuestión y aquella muy afín del río Pichileufu son anteriores a las llamadas "floras con *Nothofagus*". Luego de señalar su relación con las chilenas de Lota y Coronel, que proceden de la parte superior del Piso de Concepción, y de analizar rápidamente el problema de la posición real de la "serie andesítica" —que no vacila en homologar con la "serie riocacítica o de la Laguna del Hunco" de Petersen—, para él claramente en la base del Patagoniense, termina por ubicar a aquellas floras en el Sarmientense (Eoceno-Oligoceno). (Véanse cuadros estratigráficos en págs. 104 y 105).

Antes de proseguir quiero hacer una acotación de mucho interés para la definición del carácter de la flora en estudio. El mismo Feruglio ha recordado que mientras la de "*Nothofagus* de la región magallánica, ilustrada por Dusen... evidencia vinculaciones muy estrechas con la flora actual de la Patagonia andina y de la región valdiviana en Chile; o sea de las subprovincias fitogeográficas actuales "Magallánica" y "Valdiviana", que juntas forman la "Provincia Antar-

tándica” de Pérez Moreau, señalando condiciones de clima más bien templado, aquélla (lo mismo que la flora de Lota y Coronel) [se refiere a las floras de Laguna del Hunco, Pichileufu y Funes] se compone de elementos que se vinculan con las floras actuales de las zonas cálidas de Sudamérica, como el sur de Brasil, el Paraguay y la Mesopotamia argentina, faltando cualquier relación con África”. Para concluir: “La flora del río Pichileufú y del Cerro Mirador [Laguna del Hunco] evidencia en conjunto un ambiente de clima cálido y uniforme, pero no excesivamente húmedo y con comunidades arbóreas del tipo de las selvas discontinuas” (1949: 309). El hallazgo ahora de un pipoideo, es decir de un anuro representante de un grupo de difusión (sudamericana y africana exclusivamente) netamente tropical (fig. 1), va en refuerzo, desde el campo zoogeográfico, de las consideraciones recién transcritas, basadas hasta aquí en el solo estudio de las relaciones fitogeográficas.

Pero, volviendo al tema anterior, se habrá advertido que a partir de la correlación hecha por Feruglio entre la “serie de la Laguna del Hunco” y la “serie andesítica”, el problema cambia de aspecto y en realidad se desdobra; ya no se trataría de fechar directamente a la flora en cuestión, sino de ubicar cronológicamente a esta última serie geológica, con lo cual quedaría indirecta y automáticamente fechada. Pero, ¿son ambas series correlacionables? Petersen (1946 : 71), luego de rechazar expresamente esa posible interpretación, había concluido: “La verdadera “serie andesítica” de la cordillera patagónica, que en muchas partes descansa directamente sobre el Basamento Cristalino y es cubierta en grandes extensiones por los sedimentos marinos del Patagónico, debe colocarse, cuando menos, en el Oligoceno inferior. Tales elementos faltan por completo en la zona de mis observaciones”.

Feruglio (1949), que no menciona esta declaración del geólogo anterior en su consideración especial de la “serie andesítica”, incluye no obstante en ella a los depósitos de la Laguna del Hunco, sobre todo por la similitud de presentación del “complejo riodiacítico-liparítico” de esta área con aquella de la “serie andesítica” en la del valle medio del río Chubut y Zona de Comallo, ya que ambas entidades aparecen separadas por hiato semejante de las tobas colloncurenses (o colloncurenses-friasenses) sobrepuestas. Y así concluye, pues, que (1949 : 90) : “A mi parecer dicho complejo es simplemente la continuación de la



▲ *Pipa parva*

● *Pipa pipa*

▼ *Pipa snethlagense*

◆ *Protopipa aspeta*

■ *Hemipipa carvalhoi*

x *Shelania pascuali*

Fig. 1. — Localidades de hallazgo de los pipoideos sudamericanos. (Modificado de Dunn : 1948, y completado para Venezuela según Ginés ; 1958)

“serie andesítica” de la zona andina, situada debajo del Patagioniense”.

Aceptando provisionalmente estas correlaciones, veamos ahora cuál es la verdadera posición de la llamada “serie andesítica”. En un trabajo reciente, Groeber (1954), luego de señalar su complexividad, redefinirla y demostrar, en fin, su separación del Patagioniense, le atribuye edad eocena, predominantemente eocena inferior. Esta interpretación se basa sobre todo en estudios, inéditos, de Suero, a los que me referiré en seguida, y que Groeber reseña en su opúsculo. De acuerdo con aquel autor propone el nombre de *Cautivalitense* para la entidad redefinida. Con el interés de ampliar los rápidos datos proporcionados por Groeber y de aclarar en lo posible las vinculaciones del Cautivalitense con la “serie de la Laguna del Hunco”, escribí al doctor Suero, de cuyos descubrimientos me había impuesto personalmente, solicitándole un breve informe sobre sus observaciones en campaña, de importancia decisiva en este problema según se ha visto. Con gran amabilidad el mencionado geólogo accedió a mi requerimiento en carta de fecha 10 de septiembre de 1959, que transcribo en lo esencial a continuación: “La flora de La Cautiva, que es muy semejante a la del Hunco en base a una revisión que hiciera yo mismo, corroborada luego por Frenguelli, se halló en las inmediaciones de la Estancia La Cautiva, ubicada a unos 22 km al NNE del pueblo José de San Martín [Chubut]; se halla en tobas blanquecinas y amarillentas, compactas, que alternan con piroclásticas y vulcanitas andesíticas hasta traquíticas, integrando la local “serie Andesítica” (Cautivalitense), cuyos afloramientos en forma casi continua se prosiguen hacia el N, pudiéndose pensar con fundamento en que sean sincrónicos con los de Laguna del Hunco y Pichileufú.

“En la zona de La Carlota no se ve la conexión directa con las tobas del Sarmientense por estar truncado el Cautivalitense por extensos mantos de basalto que se extienden discontinuamente hacia el S y SE. En Laguna Verde, ubicada a 20 km al ESE de La Cautiva, se observan tobas blancas terrosas del Sarmientense, sin fósiles, que con afloramientos aislados siguen hasta Ea. La Argentina (Costanzó), Bajo de Eustaquio (Vallejos) y El Pozón, donde se exhumara (por el suscripto) una fauna de *Astraponotus* (*Proasmodeus armatus*) estudiada por Cattoi años ha. Por estas razones de vinculación regional sostengo que la Serie Andesítica (“Cautivalitense”) es más antigua, por lo menos, que el Piso con *Astraponotus* [Mustersense].”

(según determinación hecha por el doctor Pascual de los restos de mamíferos recogidos) en la región del ángulo SE de la hoja geológica descripta por Petersen en su trabajo citado, es decir, al sur del río Chubut medio, y que había pasado inadvertido para este autor. Desgraciadamente, no me fue posible determinar las relaciones locales del afloramiento, que aparece en las cercanías de la casa del señor Giordanella, al sur de Paso del Sapo, pero debo señalar su gran altura con respecto al nivel del río, en un nivel seguramente superior al de la "serie de la Laguna del Hunco".

Para concluir diré dos palabras sobre la edad del Patagónico, que, como vimos, aparece inmediatamente encima de la "serie ande-sítica" o Cautivalitense. En su excelente recentísimo trabajo geopaleontológico, Camacho y Fernández (1956) concluyen con respecto a la zona costera atlántica que: "la transgresión del Patagónico basal se produjo después de la depositación del Casamayorense y muy posiblemente corresponda a la discordancia que separa el Mustersense del Deseadense" —lo que coincide plenamente con las conclusiones de Suero y Groeber.

III. ORIGEN Y POSICION DE LOS ANUROS

Romer (1945) separa a la clase *Amphibia* en dos subclases, "*Apsidospondyli* y *Lepospondyli*. La primera comprende a su vez dos superórdenes, *Labyrinthodontia* y *Salientia*. El orden Anura (con sus subórdenes *Amphicoela*, *Opistocoela*, *Anomocoela*, *Procoela* y *Displacicoela*) se ubica dentro de este último taxón, junto con los Eoanura, que contiene a la sola familia *Amphibamidae*, y *Proanura*, con la familia *Protobatrachidae*. Los *Urodela* y *Apoda* se separan como órdenes de *Lepospondyli*.

Esta distribución traduce las modernas concepciones en torno al origen independiente de esos grupos. Según se acepta unánimemente, aquel de los anuros debe buscarse entre los laberintodontes, quizá, de acuerdo con Gregory (1950 y von Huene (1954), directamente en la familia *Dissorhophidae* del orden *Rhachitomi*. Para esta atribución, Gregory reinterpreta a los significativos laberintodontes *anuroides* descriptos como *Miobatrachus romeri* —ya reunido con *Amphibamus grandiceps* Cope por Romer en su familia *Amphibamidae*— y *Mazonnerpeton longicaudatum* por Watson (1940 y Moodie (1912) respecti-

vamente, como idénticos a *Amphibamus grandiceps*, que adjudica, desde luego, a los disorófidios. Todos estos restos provienen del Pennsilvaniano de Mazon Creek (Illinois, USA), y es interesante recordar con Reig (1956), que también en el Carbonífero inferior de la Argentina existió un diminuto cuadrúpedo saltarín con 5 dedos en el pie y 4 en la mano, según revelan las *icnitas* que Frenguelli (1950) ha bautizado como *Orchosteropus atavus*.

El Orden *Proanura* (propuesto por Piveteau) encierra una única familia, ilustrada por el hallazgo del *Protobatrachus massinoti* del Eotriásico de Madagascar, descrito por Piveteau (1937). Con él se está en presencia de una forma suficientemente generalizada como para ser considerada el ancestro de todos los anuros conocidos¹.

No menos extraordinario es el descubrimiento reciente, en capas del Mesojurásico alto de la Patagonia, del *Notobatrachus degiustoi*, estudiado por Reig en una densa monografía (1956). Se trata esta vez de un verdadero anuro, pero un "anuro ancestral", para utilizar la definición del propio autor. Y en efecto, en *Notobatrachus* han plasmado ya los rasgos fundamentales de los anuros *sensu stricto*, pero por su primitividad debe ser colocado en la base o punto de partida de todo el tronco de los anuros. Reig lo agrupa con los leiopelmátidos en el suborden *Amphicoela* (1956, 1958).

Del Jurásico proceden varios restos. Data de antiguo el descubrimiento del *Eobatrachus gracilis* Marsh (1887; Moodie; 1912, 1914), del Kimmeridgense de Wyoming, USA, considerado un bufónido muy afín a *Bufo* por Moodie. En base a un análisis de Gregory, comunicado epistolarmente a Reig, éste se pregunta (1956) si no corresponderá ubicarlo más bien en la familia *Discoglossidae*. Como antecedente vale el hallazgo de un anuro de la misma edad, aún inédito, procedente de Lérida, España, que según la comunicación personal de Villalta a Reig (*idem*), debe ser referido a esa familia.

De esas mismas capas procede un pequeño anuro, *Montsechobatrachus* (Fejervary, 1923), interpretado erróneamente como un paleoba-

¹ Griffiths (1956), ha reinterpretado los restos recientemente como correspondientes a una larva fósil. Las consecuencias de este nuevo enfoque son, desde luego, profundas, pero en el fondo el descubrimiento sigue conservando todo su valor; en vez de un ancestro directo de los anuros, estaríamos en presencia de un ser cuya larva ya era típicamente anura, y las conclusiones filogenéticas restan intactas.

trácido por Vidal (1902) y separado modernamente por Reig (1958), a propuesta de Romer, con dudas, en una familia *Montsechobatrachidae* de su Suborden *Archaeobatrachia*. Por fin, cabe mencionar a los restos, poco significativos, de un anuro africano (Tanganika) (Stremme, 1920; Nopcsa, 1930), que podría ser un pelobátido, según Reig.

Los hallazgos son escasos en el Cretácico; a los realizados en el Albiano de Texas (Patterson, 1951; Zangerl y Denison, 1950) debe sumarse ahora uno importantísimo en capas igualmente Eocretácicas de Salta (Argentina). Reig¹ acaba de publicar los resultados preliminares del estudio de una serie de improntas de pequeños anuros, al parecer de afinidades aglosas, de esa procedencia, que ha bautizado como *Saltenia ibañezi*. Particular interés tiene para este trabajo *Eoxenopoides reunigi* Haughton (1931), del Cretácico alto o Eoterciario de Sud Africa (Namaqualand), género de pipoideos al que me referiré frecuentemente.

Nuestro conocimiento de los anuros se enriquece a partir del Eoceno. Kuhn (1941) describe una serie de formas europeas de esa antigüedad, procedentes de Geiseltal, que incluyen a ránidos y, con dudas, pelobátidos, braquicefálicos y bufónidos. De sus formas opistocélicas me ocupo en detalle más adelante. También europeo y de igual antigüedad es *Propelodytes wagneri*, descrito por Weitzel (1938). Un pelobátido aparece citado igualmente para el Eoceno medio de Wyoming, USA, por Hecht (1959), quien lo asigna a la subfamilia *Megophryinae*. Este autor describe además un atlas del mismo yacimiento que atribuye a la familia *Rhynophrynidae*, y con el cual, resto solo y aislado, funda el género *Eorhynophrynus*², y por fin un sacro que recordaría al de ránidos o microhílicos, siempre según Hecht.

El Eoceno muestra además la aparición de los leptodactílicos, ilustrados para la India (Noble, 1930; Chiplonker, 1940) y para la Argentina (Schaeffer, 1949). Desde el Oligoceno (Friant, 1944; Piveteau, 1927; véase al respecto Hoffstetter, 1945, etc.), los hallazgos se multiplican y se hace imposible seguirlos aquí.

¹ Comunicación leída en el Primer Congreso Sudamericano de Zoología realizado en La Plata en octubre de 1959.

² No he analizado el problema y supongo por lo tanto que su determinación, incluso su erección de un género nuevo, son válidas, pero desgraciadamente este alarde de ciencia anatómica no está sostenido por el necesario respaldo metodológico y de buen sentido. Fundar un género sobre un resto de conservación tan poco frecuente es condenarlo prácticamente al aislamiento.

En nuestro país ya he mencionado el descubrimiento sensacional de *Notobatrachus* y el más reciente de *Saltenia*. Del Casamayorensis de Patagonia proceden los restos descritos por Schaeffer (como *Eophractus casamayorensis*) en el trabajo citado, y del Deseadense (Oligoceno inferior) son los restantes anuros, todos leptodactílicos, que estudia: *Calyptocephalella canqueli*, *Eupsophus* sp. y *Neoprocoela edentatus*. Ameghino (1901) había ya citado un anuro, jamás descrito, de esta antigüedad, *Teracophrys*, al parecer cercano a *Ceratophrys*. Este género se conoce a través de representantes del Plioceno superior y Cuartario inferior (Ameghino, 1899; Rovereto, 1914; Rusconi, 1932), y el autor de estas líneas estudia una forma probablemente también afín, del Friasense de Río Negro. También es de esa edad *Gigantobatrachus parodii*, leptodactílico gigantesco procedente de Santa Cruz (Casamiquela, 1960).

Con los materiales que doy a conocer en este trabajo se arroja luz sobre un nuevo grupo de anuros, de mucho interés morfológico y biogeográfico, el de los pipóideos, representado en la actualidad por formas africanas y sudamericanas exclusivamente.

IV. SISTEMÁTICA

Ya hemos visto la clasificación de Romer, con su división del Orden *Anura* en cinco Subórdenes: *Amphicoela*, *Opisthocoela*, *Anomocoela*, *Procoela* y *Displaciocoela*. Estas categorías fueron creadas por Noble (1922, 1931), especialmente sobre la base, como dicen sus nombres, de la morfología vertebral.

No obstante, el carácter de los centros es demasiado variable en los anuros como para ser utilizado con suficiente seguridad como guía en el laberinto clasificatorio de este grupo tan multiforme y complejo. Muchos autores lo aceptaron, pero son igualmente muchos los que lo rechazan. Mientras nuevos trabajos, que aborden este campo con mayores materiales y criterios más amplios e integrativos, no arrojen definitiva luz sobre estos problemas, he de adoptar la reclasificación propuesta por Reig (1958), muy racional, que establece al lado del suborden clásico *Amphicoela*, otros dos nuevos, *Archaeobatrachia* y *Neobatrachia*, y resucita la útil denominación de *Aglossa* para el cuarto y último:

Superorden *Salientia*

Orden *Anura*

Suborden *Amphicoela*

Familia *Notobatrachidae*

Familia *Leiopelmatidae*¹

Suborden *Aglossa*

Familia *Pipidae*

Familia *Paleobatrachidae*

Familia nueva para *Eoxenopoides*

Suborden *Archeobatrachia*, nov.

Superfamilia A.

Familia *Discoglossidae*

Familia *Rhinophrynidae*

Familia *Montsechobatrachidae*?

Superfamilia B.

Familia *Pelobatidae*

Familia *Pelodytidae*

Suborden *Neobatrachia*, nov.

Superfamilia A.

Familia *Leptodactylidae*

Familia *Dendrobatidae*

Familia *Atelopodidae*

Familia *Bufo*nidae

Familia *Hylidae*

Familia *Pseudidae*

Familia *Centrolenidae*

Superfamilia B.

Familia *Ranidae*

Familia *Hyperolidae*

Familia *Microchylidae*

Familia *Phrynomeridae*

Familia *Heleophrynidae*

Las novedades fundamentales introducidas por Reig se refieren a la inclusión de los notobatrácidos en el suborden *Amphicoela*, la de las familias *Paleobatrachidae* y una nueva propuesta para *Eoxenopoides*, en los *Aglossa*, y por fin la erección de los dos nuevos subórdenes,

¹ *Leiopelmatidae* y no *Leiopelmidae* (v. Stephenson, N. G., 1951), aunque de acuerdo con las leyes de prioridad debería ser en realidad *Ascaphidae* (Eeden, 1951).

Archaeobatrachia y *Neobatrachia*, ambos con sendas superfamilias¹.

De acuerdo con las ideas que desarrollaré en este trabajo, yo he de introducir, a mi vez, algunos complementos y cambios: 1º La creación de la familia *Eoxenopoididae*. 2º Su reunión, con la familia *Pipidae*, en una superfamilia, *Pipoidea*. Esto en cuanto a los *Aglossa*, cuya clasificación queda así:

Suborden *Aglossa*

Superfamilia *Pipoidea* nov.

Familia *Pipidae*

Familia *Eoxenopoididae*

Familia *Anglossa incertae sedis*

Familia *Paleobatrachidae*

Por fin, 3º, la eliminación de la familia *Dendrobatidae*, cuyos tres géneros, *Dendrobates*, *Hyloxalus* y *Phyllobates*, han sido colocados recientemente entre los ránidos por Griffiths (1959), sobre la base de la morfología comparada y el comportamiento sexual. Este autor propone también la restricción de la familia *Atelopodidae* para abarcar sólo a los géneros firmisternos (redefinidas las condiciones de la cintura escapular de acuerdo con la presencia de cuernos epicoracoidales o ausencia de ellos) *Atelopus* y *Brachycephalus*; y por último la redefinición de los leptodactílidos para abarcar formas "arcífero-firmisternas" con la inclusión de los géneros comúnmente incluidos en la familia *Rhinodermatidae*².

Cope (1889), Noble (1925, 1926, 1927, 1931), para citar dos autores clásicos, Power (1929), y más recientemente varios otros (por ej. Lutz, 1947, 1949), y especialmente Orton (1952, 1953, 1957), se han ocupado de la importancia de los caracteres larvarios en la biología y taxonomía de los anuros, y esta última autora ha terminado por proponer (1953, 1957) una nueva clasificación del grupo, del más alto interés, con la distinción de cuatro categorías fundamentales de larvas: una, considerada la de organización más primitiva, en que entrarían aquellas de los pípidos y *Rhinophrynus*; una segunda, exclusiva para los

¹ Que no nomina para dar prioridad a Laurent, quien elabora actualmente ideas paralelas.

² En cuanto a los frinoméridos, por su morfología larval parecen no ser separables de los microhílidos (Orton, 1957); y en lo que respecta a los pséuidos, Burger (1955) ha vuelto hace poco a atribuirlos a los hílidos, y Cochran (1955) hace con ellos una subfamilia de este grupo.

Microhylidae; otra para *Ascaphus* y *Discoglossidae*, y por fin una cuarta en que entrarían todas las familias restantes.

La reunión de *Ascaphus* y los discoglósidos no puede sorprender en absoluto, sobre todo desde el trabajo de Slabbert y Maree (1945): las sorpresas están en la nueva situación de *Rhinophrynus*, representante de una familia separada (Kellog, 1932; Walker, 1938), que junto con los pípidos es llevado por Orton a la posición basal de todo el grupo de los anuros (con un origen en el tiempo que podría remontarse al Jurásico inferior), y en la reinterpretación de los microhílidos como conjunto igualmente primitivo. Esto último es interesante inclusive desde el punto de vista de su agrupación natural, que, como ha señalado Parker (1934), no puede descansar en la morfología de los centros vertebrales, displaciocélicos o procélicos, según los géneros.

No es necesario destacar la importancia del nuevo enfoque para la taxonomía; en los invertebrados juega un papel principalísimo y, en realidad, como caracteres auxiliares, los larvarios son utilizados ampliamente (incluso en grupos fósiles: uno de los puntos de reunión de pípidos con paleobatrácidos se refiere a la presencia en las larvas de un doble *espiráculo*, visible en las larvas fósiles de *Paleobatrachus*) de igual modo en los anuros. No veo, por lo tanto, la imposibilidad de aceptarlo como criterio definitivo para los niveles más altos de la clasificación de los anuros, criterio que habrá de estar adecuadamente complementado por otros, de ser posible extraídos en buena medida de la anatomía *esqueletaria y en especial del cráneo* (menos variable, según parece, en las entidades taxonómicas inferiores), y subrayo esto por su importancia pareja para los estudios morfocomparativos de los grupos vivientes y extinguidos.

De cualquier manera, el nuevo planteo no ha alcanzado la madurez suficiente como para ser incorporado a este trabajo. Seguiré aquí la clasificación corriente, modificada en el sentido que hemos visto, que tiene, entre otras ventajas provisionales, la de una gran claridad y comodidad para el manejo de los caracteres osteológicos, fundamentales en el presente estudio.

V. ANALISIS DEL MATERIAL

SHELANIA n. gen.¹

Genotipo. — *Shelania pascuali*, n. sp.

*Diagnosis*². — Muy afín a *Xenopus* y *Eoxenopoides*, de los que difiere por la presencia de tres pares de costillas libres, la morfología escapular y la ausencia de soldadura entre calcáneo y astrágalo. Del primero además por la morfología del frontoparietal, el mayor desarrollo de las cápsulas timpánicas, y la situación posterior de la articulación sacro-ilíaca. Del segundo además por la ausencia de cartílago supraoccipital y el mayor número de vértebras presacras.

Shelania pascuali n. sp.

Diagnosis. — La misma del género.

Tipo. — Impronta parcialmente ventral y parcialmente dorsal, debido a las partes óseas conservadas, de un esqueleto casi completo, articulado, observable con fidelidad casi fotográfica; faltan las manos, el carpo incluido, y las porciones distales de ambos pies. N^o P.V.L.³ 2186 (fig. 4 y lám. I).

Material asignado: N^o P.V.L. 2187. Impronta dorsal de un esqueleto bastante completo, parcialmente articulado, bien conservado; faltan el antebrazo izquierdo, brazo derecho y ambos pies. Dos impresiones aisladas (una visible en la fotografía n^o 1, lám. II, entre los miembros posteriores), verrugosas, parecen corresponder a otros restos del ejemplar.

N^o P.V.L. 2188. Impresión ventral (?) de un esqueleto, casi completo, desarticulado, de observación muy difícil.

Procedencia: "Laguna del Hunco" o "Huncal", localidad situada a unos 20 km al NNE de El Mirador, al norte del río Chubut medio (provincia de Chubut, Argentina), parte septentrional de la hoja 43 c. *Piedra Parada*, del Mapa Geológico de la República en escala

¹ Del tehuelche o patagón septentrional *shelan*: "junco" ("hunco").

² Ya anticipada en un resumen del presente trabajo presentado en el Primer Congreso Sudamericano de Zoología (La Plata, octubre de 1959).

³ Sigla con que se identifica a las colecciones de vertebrados fósiles del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto Miguel Lillo de Tucumán.

1 : 200.000 que realiza la Dirección General de Minas y Geología de la Nación (fig. 2).

Horizonte y Edad: "Serie Riódacítica" o "de la Laguna del Hunco". Eoceno inferior o Paleoceno.

Descripción.—Cráneo: El cráneo es grande, achatado, más largo que ancho (véanse medidas), de contorno ovoidal. Dorsalmente, domina en su morfología la barra frontoparietal —conservada en su estructura ósea en el ejemplar tipo—, maciza, que va ensanchándose desde el extremo anterior, redondeado al parecer, pero difícil de observar por las malas condiciones de conservación, hasta el nivel de la región ótica. Allí se acumina rápidamente para insinuarse en ella como una cuña; estas características confieren al hueso una forma romboidal muy especial, ya que no hay indicios de expansiones laterales para la articulación con los proóticos. Toda la morfología del frontoparietal recuerda fuertemente a la de *Eoxenopoides* (Haughton, 1931) y también a la de *Rana pipiens*.

Evidencia además una suave depresión mesial, longitudinal, que puede interpretarse a primera vista como una sutura sagital, y que ha de corresponder, en efecto, a la obliteración de una sutura preexistente. Hacia atrás, el área triangular posterior del elemento muestra también una depresión bien definida. A ambos lados confina esta región con una estructura par, circular, de enorme desarrollo, que corresponde a la cápsula auditiva. En el ejemplar tipo la destrucción de los elementos óseos de su techo —reconstruidos parcialmente en el modelado en plastilina del ejemplar nº P.V.L. 2187— permite apreciar algunos aspectos de su disposición interna: la cavidad capsular con su piso desnudo, del lado iz-

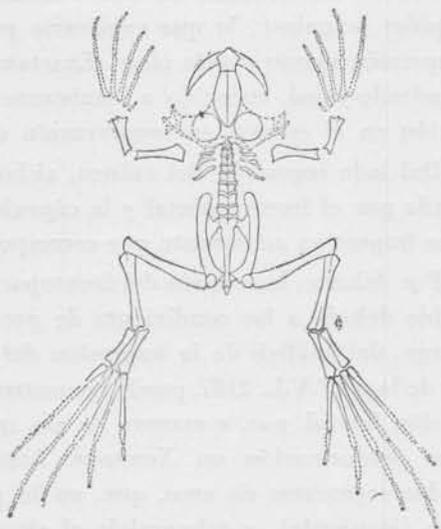


Fig. 3. — *Shelania pascuali* n. sp. Reconstrucción ideal $\times 1$. Carmen Castellanos del.

quierdo (siempre en vista dorsal), y una prominencia ósea irregular, redondeada, circundada en su porción látero-externa por un anillo igualmente óseo que se corresponde topográficamente con la posición del canal semicircular horizontal en los anuros.

Una corta impresión, oscura, que aparece diagonalmente dirigida desde el borde póstero-lateral del cráneo, ha de corresponder probablemente al escamoso. Sería la única evidencia de este hueso, por lo que se hace difícil abrir juicio acerca de su morfología. No obstante, de esta evidencia negativa hay derecho a concluir que se está en presencia de un elemento de escaso desarrollo, o atrofiado (como en los pípidos actuales), lo que explicaría precisamente la ausencia de una impresión mayor y más clara. Exactamente lo mismo debe decirse del cuadrado-yugal, reducido o inexistente en el fósil, ya que, dada su posición en el cráneo, su conservación era ciertamente obligada.

Del lado izquierdo del cráneo, aislada, casi cerrando el ángulo formado por el frontoparietal y la cápsula auditiva izquierda, se muestra una impresión ascendente que corresponde seguramente al pterigoideo.

Por delante, la reunión del frontoparietal con los nasales no es observable debido a las condiciones de preservación de la región. Sin embargo, del análisis de la impresión del tipo, y sobre todo del modelado de la n^o P.V.L. 2187, puede reconstruirse para los nasales una prolongación lateral, par, a manera de ala, que recuerda muchísimo a idéntica conformación en *Xenopus*. Anteriormente, sólo resta valorar a dos segmentos de arco, que, en la posición normal del maxilar el uno (izquierdo), y subparalelo al eje mayor del cráneo el otro (derecho), deben interpretarse como aquel elemento. Llama la atención la presencia en el segundo de tres o cuatro prominencias óseas mame-lonares, desiguales y ubicadas en hilera sobre el hueso. Dada su situación dorsal, la posible interpretación como denticulos córneos o cosa equivalente, debe desecharse, y su significación resta oscura por ahora.

De la cara ventral sólo pueden apreciarse, a través del modelado en plastilina del tipo, fugaces detalles de la región occipital. Es netamente visible, del lado izquierdo, la sutura diagonal con que articula la porción interna de la cápsula auditiva con el exoccipital, dando a este hueso par un aspecto aliforme, condicionado anteriormente por una bahía profunda que ha de corresponder a la impresión del basioccipital, y posteriormente por la muesca intercondilar. Toda esta morfología es idéntica a la de la misma región en *Xenopus* y difiere de aquella

de todos los demás géneros, que yo sepa. Los cóndilos occipitales se distinguen mal porque el cráneo se halla articulado.

Columna vertebral: En los tres ejemplares de la serie se cuentan ocho vértebras presacras. Los centros vertebrales son más largos que

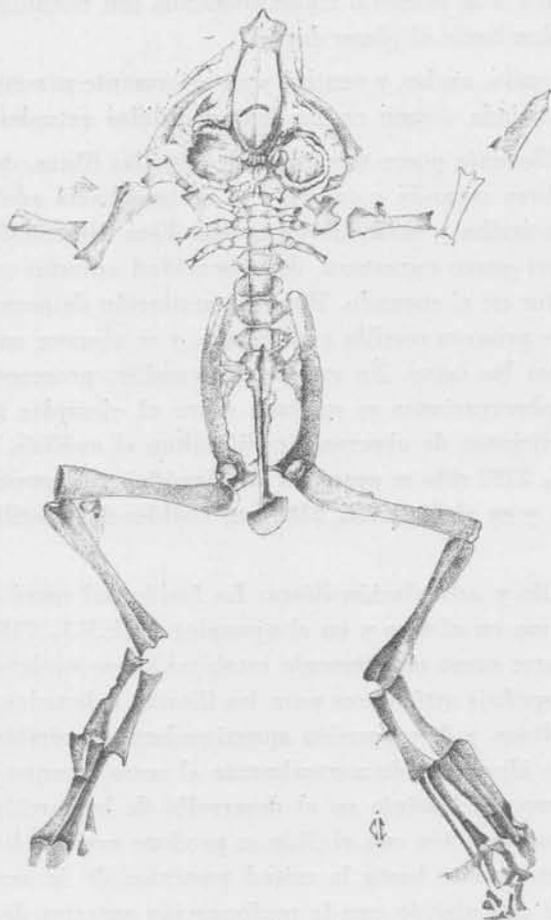


Fig. 4. — Dibujo del tipo de *Shelania pascuali* n. gen., n. sp. N° P. V. L. 2186. $\times 2$.
Carmen Castellanos del.

anchos, al parecer achatados y aun deprimidos ventralmente, todos claramente opistocélicos. Esa condición aparece exagerada en la última vértebra presacra, cuya impresión muestra una escotadura en V que corresponde a una verdadera cavidad cónica del centro. Dorsalmente, a partir de la tercera vértebra los centros muestran una depresión

longitudinal, bastante marcada. En las tres primeras son evidentes las apófisis espinosas, también observables en las restantes, de muy escaso desarrollo. No pueden apreciarse, en cambio, zigapófisis, y las apófisis transversas son apenas visibles, más visibles en las tres vértebras que siguen a la primera. Aparentemente, son normales a los centros y ascienden hacia el plano dorsal.

El atlas es corto, ancho, y ventral y anteriormente presenta una escotadura pronunciada (como en los leptodactílidos actuales).

Costillas: *Shelania* posee tres pares de costillas libres, que articulan con las vértebras segunda a cuarta y se dirigen hacia adelante la primera y hacia arriba y atrás las otras dos. Esta disposición se corresponde con una suave curvatura, de concavidad anterior en el primer caso y posterior en el segundo. Hay una gradación de aumento de longitud desde la primera costilla a la tercera, y se observa una expansión distal en todos los casos. No existen, en cambio, procesos uncinados. Todas estas observaciones se realizan sobre el ejemplar tipo; en los otros las condiciones de observación dificultan el análisis. En el ejemplar n° P.V.L. 2187 sólo se aprecian las diapófisis correspondientes, del lado derecho, y en el n° P.V.L. 2188 son visibles dos costillas, del mismo lado.

Sacro-urostilo y articulación iliaca: La fusión del sacro con el urostilo es clarísima en el tipo y en el ejemplar n° P.V.L. 2187, de modo que puede darse como seguramente establecido ese carácter para *Shelania*. Las diapófisis articulares para los iliones, achatadas, son fuertemente expandidas, y de expansión aproximadamente simétrica con respecto a un eje ideal trazado normalmente al sacro, aunque puede apreciarse un ligero predominio en el desarrollo de la porción caudal de la hoja. La contactación con el ilión se produce muy atrás; este hueso alcanza anteriormente hasta la mitad posterior de la sexta vértebra presacra, y su articulación con la prolongación anterior de la hoja expandida de la diapófisis se produce recién a la altura de la mitad posterior de la octava o última presacra. Descartado un posible corrimiento, bastante frecuente en las impresiones esqueléticas de anuros, según toda la evidencia restante, debo subrayar la importancia del carácter apuntado, que confiere a *Shelania* características notables. Su significación será analizada en especial en la discusión de las afinidades del nuevo género.

En el ejemplar tipo se puede apreciar, además, con cierta dificultad, lo que parece ser una nueva articulación, de la diapófisis derecha de la octava vértebra presacra esta vez, dirigida diagonalmente hacia adelante, con el ilión. Dado su aislamiento, es decir la ausencia de fusión o integración con la diapófisis expandida correspondiente del sacro (como sucede en los pelobátidos, *Hymenochirus*) y la variabilidad extraordinaria de esa región en los anuros, como veremos, interpreto a esta disposición como una variante individual sin valor morfológico.

Por fin, resta destacar, en el urostilo, la posición ventral de la cresta longitudinal, a manera de quilla (como en *Rana pipiens*, e incluso *Hemipipa*), es decir invertida con respecto a la mayoría de los anuros, en los que está destinada a alojar, en un levísimo surco, al *filum terminale* (Nicholls, 1915).

Cintura escapular: En el ejemplar tipo se conservan las impresiones de ambas escápulas, en posición la izquierda y girada sobre sí misma la derecha, aproximadamente la mitad proximal del coracoides izquierdo, y el extremo, igualmente proximal, de la clavícula de ese mismo lado. Este hueso se evidencia como un elemento delgado, de disposición perpendicular con respecto al eje de la columna vertebral, poco curvado hacia adelante al parecer, y soldado a la escápula según toda evidencia. Por detrás de esta unión se produce la contactación de la extremidad expandida del coracoides, situado muy diagonalmente con respecto a la columna, hueso estiliforme que se adelgaza insensiblemente hasta hacerse inaccesible a la observación por debajo de la segunda costilla izquierda. La cavidad glenoidea para la articulación de la cabeza del húmero quedaría así delimitada sólo por el coracoides y la escápula (como en *Xenopus*). Este último hueso muestra caracteres peculiares. Dada su situación en la cintura las impresiones han de corresponder a su cara dorsal, y es particularmente clara la del lado derecho. Rugosa e irregular, se asimila a un elemento —desplazado de su verdadera posición, según he dicho— de forma grosera de “botellón”, en el que la cara articular para la supraescápula conforma la base, si se hace abstracción de una estructura *sui generis*, redondeada, que aparece como una excrecencia encajada en el hueso a la altura del *cuello* de la figura de nuestra comparación. Esta estructura se repite en la escápula izquierda —que aparece vista desde ángulo diferente y presenta así morfología también diferente— en la que se observa como una impresión circular, bien destacada. Prescindiendo

de ella, la escápula recuerda bastante a la de *Notobatrachus*, en cuyo caso el cuello del botellón correspondería a la *pars acromialis* de aquella. Completa, admite comparación con la escápula de *Disco-glossus* (Procter, 1921), notable por el desarrollo de su *pars glenoidalis*, mayor que la *acromialis*, también presente. En ese caso, la estructura particular a que me vengo refiriendo correspondería a un proceso glenoidal de acentuada individualidad; su ubicación en el

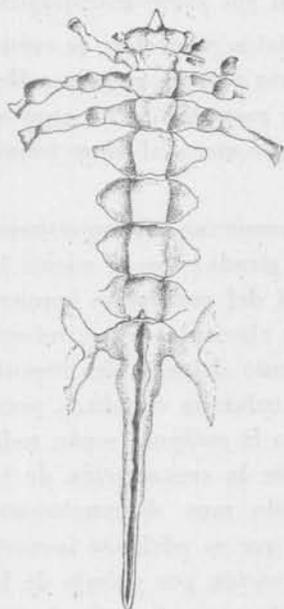


Fig. 5. — Columna vertebral y costillas en vista ventral del tipo de *Shelania pascuali*, n. gen., n. sp. No P. V. L. 2186. X 4. Carmen Castellanos del.

ángulo interno de la escápula izquierda, aparentemente en posición, confirmaría esta presunción. De no ser así, y por esta misma particularidad, sólo cabría pensar en una osificación curiosa del *cartilago paraglenoidalis*, lo que ya es más difícil.

En cuanto al tamaño, la escápula de *Shelania* es pequeña y robusta, algo mayor que en *Xenopus*, comparable a aquella de *Pipa*, carácter de importancia sobre el que volveré oportunamente.

Poco puede decirse acerca de la condición de la cintura pectoral en conjunto con respecto a las dos categorías mayores en que se separa en los anuros: firmisternal y arciferal, y que se basan en la disposición de fusión lateral o sobreposición respectivamente, de sus dos mitades en la región esternal (Gadow, 1909; Noble, 1926; de Villiers, 1924, 1929). Un tercer tipo, en cierto modo intermedio, aparece en los pípidos, en los cuales un gran plastrón de cartilago sirve de apoyo a los elementos

óseos (Mir. Rib., 1926).

Cualquiera fuere el caso, de la disposición relativa de tales elementos en la cintura pueden extraerse criterios de valor para concluir sobre su condición dentro de los tipos establecidos. En tal sentido, Noble, por ejemplo, se ha valido del ángulo de divergencia entre coracoides y clavícula, y de la forma curva, de fuerte concavidad anterior, de este último hueso, para rotular como arcifera a la cintura escapular de *Indobatrachus* (Noble, 1930), y Reig ha utilizado el criterio inver-

so para inferir la condición firmisterna en *Notobatrachus*. Es interesante destacar que, precisamente, la situación relativa del coracoides y la clavícula en *Shelania*, recordaría a aquella de *Indobatrachus pusillus* (ver fig. 3 de Noble).

Lamentablemente, en *Shelania* sólo es visible, como queda dicho, el extremo proximal de la clavícula, que no muestra evidencia alguna de curvatura fuerte. No obstante ello, su existencia no puede descartarse del todo, pues suele ser en general notablemente brusca y afectar solamente a la porción distal del elemento. Restaría la posición del coracoides con respecto a la clavícula, divergente, de todos modos, en nuestro caso, que hablaría en favor de la disposición arciferal, y esta idea se robustece si se recuerda su delicadeza, que en muchos géneros le está íntimamente relacionada (Reig).

Retomando el hilo de la descripción y para concluir con esta parte de la anatomía esquelética de *Shelania*, diré que en las impresiones no se ha conservado rastro alguno identificable con supraescápula, cleithrum, y otros huesos relacionados.

Miembro anterior: En el tipo se conservan las impresiones de ambos húmeros. Se trata de un hueso grande y fuerte, subcilíndrico, aunque deprimido ventralmente en la región proximal. La diáfisis se ensancha suavemente hacia ambos extremos, más en el proximal; allí se distingue una hendidura que ha de corresponder en el hueso a una delgada y corta cresta, presente en la mayoría de los anuros actuales. La cara articular para la cavidad glenoidea es francamente convexa, algo asimétrica; la opuesta, destinada a la articulación con el cúbito-radio es, por el contrario, cóncava. No se distingue polea.

El cúbito-radio es muy corto. A partir de la mitad distal se evidencia en la diáfisis la separación primitiva de ambos huesos; la impresión correspondiente al cúbito es más ancha y profunda —lo que habla de su mayor espesor— y su extremo distal es cóncavo. En cambio aparece como el correspondiente al radio. La cara articular para el húmero es cóncava, asimétrica.

No subsiste ningún elemento del carpo. En el ejemplar n^o P.V.L. 2187 se han conservado, sí, otros huesos aislados de la mano, a saber dos metacarpianos, de notable desarrollo, y dos o tres falanges.

Cintura pelviana: Los iliones son largos, tanto o más que la columna vertebral, incluido el sacro, y en la impresión del tipo afectan la forma de cáliz. De ella se deducen, además, cuerpos subcilíndricos y

achatación de las ramas anteriores a partir de la mitad de su desarrollo. Según toda evidencia hay contactación de ambos elementos en la región media. Los isquiones, soldados en un solo hueso que ha sido impreso en el tipo por una de sus caras laterales, presumiblemente la izquierda, aparecen, en cambio, separados de la sínfisis. Relativamente bien desarrollado, este hueso se muestra simétrico y redondeado caudalmente.

Las cavidades acetabulares son profundas y retienen las cabezas de ambos fémures, en posición el derecho y desplazado hacia abajo el otro.

Miembro posterior: En *Shelania* estilopodio y zeugopodio son de aproximadamente el mismo tamaño. La impresión ventral del fémur evidencia un elemento doblemente curvado, en forma de S muy alargada, subcilíndrico en la porción media de la diáfisis y en ambas epífisis, deprimido en las regiones intermedias, finamente estriado. La cabeza, una semiesfera completamente osificada, aparece encajada en el acetabulum, separada. La epífisis proximal del hueso se muestra así plana, ensanchada con respecto a la diáfisis. Un ensanchamiento tal vez mayor posee la epífisis distal, de extremo igualmente romo. No se advierten trocánteres ni crestas.

La impresión del tibio-peroné, articulado con el fémur en el tipo, permite apreciar la independencia primitiva de esos dos huesos. La diáfisis se ensancha en transición suave hacia ambos extremos. En el proximal se dibujan dos carillas articulares, algo convexa la correspondiente a la tibia y cóncava la correspondiente al peroné; esta disposición se repite en el extremo distal.

En *Shelania* no existe soldadura del calcáneo y el astrágalo, carácter de suma importancia; ambos huesos se ven claramente libres en el tipo —y desplazados entre sí en la impresión del pie izquierdo—, e idéntica cosa puede apreciarse en el ejemplar nº P.V.L. 2188. Son aproximadamente del mismo tamaño, y fuertemente ensanchados en las epífisis. En el pie derecho del tipo se mantiene parcialmente la articulación con los metatarsianos: a saber tres con el peroné y dos con la tibia. Los cinco metatarsianos, incompletos, son largos y de extremidades ensanchadas. Aparecen además algunas falanges aisladas, poco visibles.

TABLA DE MEDIDAS

Dimensiones en mm	P.V.L. 2186	P.V.L. 2187	P.V.L.
Long. total, borde anterior cráneo-post. isquion	14,0	34,0	
Long. borde anterior atlas-borde ant. urostilo	12,0	14,0	
Longitud urostilo	9,0		
Long. total cráneo	11,4	11,4	
Ancho máximo del cráneo (borde ext. cajas timp.)	9,0	8,0	
Longitud húmero	6,0		
„ cúbito-radio	4,3	4,3	
„ escápula	2,6		
„ fémur	11,5	11,4	12,4
„ tibia-peroné	11,2		12,4
„ calcáneo	6,2		6,6

Restos problemáticos: Dos impresiones verrugosas, visibles en el ejem. n^o P.V.L. 2187 aisladas, aunque quizá partes integrantes de una misma pieza, parecen guardar relación con el ejemplar aquí descripto. Observando las semejantes ilustradas por Piveteau (1937, fig. 30) para *Protobatrachus massinotti*, y por él mismo (1927, lám. III) para *Platosphus gervaisi*, se me ocurre que, como en esos casos, podría tratarse de impresiones de la piel del animal, cuya conservación habría sido facilitada por la finura de grano de la roca portadora. Nuevos estudios hacen falta para resolver este interesante problema.

Afinidades.— Como se habrá advertido a lo largo de la descripción de la morfología esquelética, las afinidades más significativas de *Shelania* se establecen con los tres primeros subórdenes de la clasificación de Reig, (1958) es decir con los *Amphicoela*, *Aglossa* y *Archaeobatrachia*.

Opistocelia, reducción de la escápula, soldadura del sacro con el urostilo, independencia del astrágalo y calcáneo, presencia, en fin, de costillas libres, son caracteres bastantes para excluir de la confrontación a los *Neobatrachia* (siempre en el sentido de Reig), procélicos en general, con escápula bien desarrollada —de mayor longitud que la mitad de la clavícula (Reig)—, sacro articulado por dos cóndilos al urostilo, astrágalo y calcáneo casi siempre fusionados, sin costillas. Comparte, no obstante, con familias de este grupo, algunos rasgos:

la posesión de ocho vértebras presacras, la expansión de las diapófisis sacrales, incluso la morfología escapular, etc.

Es decir que se aproxima a los tres primeros taxones de Reig por sus caracteres de primitividad morfológica y filogenética, y al último por sus caracteres de especialización y modernidad. Esta relación, lógica y obvia desde el momento en que se vale de criterios expresamente utilizados por dicho autor para su redistribución de los anuros, revela para *Shelania* características mucho más elocuentes. Esa mezcla de rasgos de generalización y especialización es, precisamente, propia de uno de los tres grupos de referencia, el de los *Aglossa*, y nos indica desde ya que las afinidades más estrechas del nuevo género han de establecerse con las familias *Paleobatrachidae*, *Pipidae* y aquella teórica que habría de contener a *Eoxenopoides*.

También en el sentido de heterogeneidad habla la morfología craneana, desgraciadamente accesible al estudio sólo en forma muy limitada en *Shelania*. Pero el rasgo negativo de la ausencia de impresión correspondiente al arco conformado por el cuadrado-yugal (Parker, 1876 y 1882), en casi todos los géneros conocidos es, no obstante, importantísimo. Como ya he hecho notar, la situación de este elemento, generalmente en un plano inferior al del piso del cráneo, hubiera hecho obligada su conservación en la impronta; así, el intervalo estéril existente en esa región es claro indicio de su ausencia real en el fósil. Esa reducción particular se da en los *Amphicoela* (en especial *Ascapus*, Piveteau, 1955: 251, y también en *Leiopelma*; E. M. Stephenson, 1951, aunque no en *Notobatrachus*, Reig, 1956), y algún género de *Neobatrachia*, como *Atelopus* (Badenhorst, 1945), con dudas, pero existe en los *Archaeobatrachia*, que yo sepa, ni tampoco en los paleobatrácidos entre los *Aglossa*. Es, en cambio, característico de los pípidos y de *Eoxenopoides* (Haughton, 1931).

En los pípidos la reducción del cuadrado-yugal alcanza a otros elementos de la región ótica, como el escamoso, y confiere al cráneo un achatamiento característico, que se evidencia, en norma posterior, por un arco suave, muy diferente de la media luna, más o menos angulosa, de bufónidos, leptodactílicos, pséuidos, hílidos, etc., y en norma superior por un contorno ovoideo muy típico —también propio de *Shelania*. Desde un punto de vista aproximado Griffiths (1954) ha elaborado tres grandes categorías morfológicas, definidas así: 1) Crá-

neos, en que un proceso escamosal¹ sobresale y yace sobre la cápsula auditiva. Pertenece a este tipo el cráneo de los bufónidos (véase también Sanders, 1953). 2) Cráneos en que el proceso escamosal forma un arco parcial o completo por encima de la cápsula auditiva, pero sin descansar sobre ella. Comprende a muchas especies de hílidos, pelobátidos, leptodactílidos, braquicefálidos, etc. 3) Cráneos en que el proceso supraótico es extremadamente pequeño o completamente ausente, y el escamosal se adosa simplemente a la cápsula auditiva. En esta categoría se reúnen a los pípidos numerosas especies de ránidos, racofóridos, hílidos, leptodactílidos y pelobátidos (una de braquicefálidos).

Eliminados de la lista los *Neobatrachia*, sólo se aproximan a los pípidos desde este enfoque, entre los restantes grupos de nuestra comparación, los pelobátidos, y es obvio que, aunque tales aspectos no pueden ser apreciados en las impresiones, *Shelania* compartió con los pípidos esa morfología de la región ótica. Ahora bien, como queda dicho, pelobátidos (Zweifel, 1956) y pelodítidos (Taylor, 1941) (Superfamilia B de los *Archeobatrachia*), presentan arco cuadrado-yugal completo, a diferencia de pípidos, *Eoxenopoides* y *Shelania*.

Otros caracteres del esqueleto posteraneano acercan a los primeros, pelobátidos, a *Shelania*, como el número de vértebras presacras, la expansión de las diapófisis del sacro y la fusión, en algunos casos de este hueso con el coxis (Noble, 1931); pero difieren fundamentalmente en otros, a saber: morfología de los centros vertebrales, procélicos en general (Gadow, 1909; Zweifel, 1956; Noble, 1931), articulación monocondilar —cuando existe— del sacro con el urostilo, articulación muy posterior de las diapófisis sacras con los iliones, aun en la forma de las caras articulares de las diapófisis, convexas en los pelobátidos (Zweifel, Noble) y rectas en *Shelania*, según parece (como en los pípidos), ausencia de costillas libres. En cuanto a los pelodítidos, comparten con *Shelania* los mismos caracteres del otro grupo, pero se alejan aún más del género en estudio por la presencia de un doble cóndilo para la articulación sacro-coxígea (Zweifel, 1956), la soldadura del calcáneo con el astrágalo (Howes y Ridewood, 1888; Parker, 1941), y de las dos primeras vértebras —carácter presente en algunos géneros de pípidos.

¹Sedra (1949) habla de un "postfrontoescamoso". Véase este trabajo para una visión de la evolución del "elemento ótico" y el techo del cráneo en general.

En el suborden *Amphicoela*, Reig agrupa junto con los leiopelmátidos a *Notobatrachus*. La presencia de nueve vértebras presacras y su carácter anficélico, la posesión de costillas libres, semejanzas en la morfología escapular y otros elementos de la cintura escapular, justifican plenamente esa adjudicación. Al mismo tiempo enumeran las diferencias fundamentales que separan al grupo de los demás anuros.

Los dos primeros caracteres separan de igual modo a *Shelania* de los *Amphicoela*, y a ellos deben sumarse otros, como la menor expansión, disposición y situación de las diapófisis sacras, la fusión del astrágalo y calcáneo, la presencia de huesecillos tarsianos, la morfología de la escápula, etc. (Ritland, 1955; Stephenson, E. M., 1953; Fejervary, 1923). Ambos comparten, sí, la posesión de costillas libres, aunque de la familia *Leiopelmatidae* sólo *Ascaphus* las presenta en la 2ª, 3ª y 4ª, como *Shelania*; en *Leiopelma*, en cambio, articulan solamente con la 3ª y 4ª (Stephenson, Reig).

La presencia de costillas libres se extiende igualmente a la familia *Discoglossidae*. Los pípidos las presentan en estado larval (Noble, 1931), quizá también en el adulto (Gadow, 1909; Nieden, 1923). En realidad las relaciones entre discoglósidos y leiopelmátidos son muy estrechas, como se reconoce unánimemente, aunque el número de vértebras presacras de aquéllos nunca alcanza a nueve y sus centros son opistocélicos. A través de su profundo estudio de determinados caracteres de la morfología craneana, Slabbert y Maree (1945) convienen con Noble en considerar a *Ascaphus* y *Leiopelma* como los géneros más primitivos y justifican su agrupación en una familia aparte, aunque subrayan el cercano emparentamiento de todo el grupo, sobre todo las notables afinidades de *Bombina* con los leiopelmátidos. Sobre la misma base adelantan un cuadro filogenético muy interesante, que trataré luego.

Como quiera que fuere, tampoco con los discoglósidos puede relacionarse a *Shelania*. Comparte con ellos el número de vértebras presacras, la opistocelia y el número y disposición de las costillas libres, y aun la presencia de muesca ventral en la escápula; pero las diferencias son notables, a saber, la articulación bicondilar del sacro con el urostilo, la posición de la articulación sacro-ilíaca, el mayor largo de la escápula, y por fin, el rasgo ya comentado, en el esqueleto craneano, de la presencia de un arco cuadrado-yugal completo (Nieden, 1923).

Los *Rhinophrynidae*, segundo miembro de la Superfamilia A de los *Archeobatrachia* de Reig, se acercan a *Shelania* por su tendencia a la opistocelia, la presencia de muesca y el tamaño relativo de la escápula, pero se descartan igualmente de la comparación por la posesión de dos cóndilos para el coxis, la ausencia de costillas, la morfología del coracoides, e incluso de las diapófisis sacrales, de caras articulares convexas, amén de su articulación anterior con los iliones (Walker, 1938; Kellog, 1932; Reig, 1958). El taxón considerado se completa con la familia *Montsechobatrachidae*, propuesta por Romer (1945). Se la conoce mal; posee ocho vértebras presacras, opistocélicas al parecer, pero las proporciones relativas del miembro posterior (tibio-peroné más largo que el fémur) y la morfología craneana, según parece (Piveteau, 1955, 269 foto), son suficientes para evidenciar su falta de vinculación con *Shelania*.

La eliminación sucesiva de todas las familias que conforman los subórdenes *Amphicoela* y *Archeobatrachia*, nos lleva nuevamente a considerar las relaciones de *Shelania* con los *Aglossa*. La inclusión en este grupo de los paleobatrácidos se justifica sobre todo por la semejanza de la morfología escapular (Procter, 1921). La fusión de las vértebras 7ª, 8ª y 9ª y la integración de sus diapófisis articulares para los iliones en una sola hoja (Cope, 1889; Gadow, 1909) recuerdan a idéntica disposición de las vértebras 8ª y 9ª en *Pipa*, lo mismo que la soldadura de las vértebras 1ª y 2ª. En cuanto al carácter de los centros, puede ser procélico u opistocélico. Pero los paleobatrácidos no comparten con *Shelania* ninguno de los rasgos anteriores, y por otra parte la ausencia de costillas libres (Cope, 1889; Boulenger, 1899) y la posesión de un doble cóndilo sacral, todo sumado a la morfología craneana, ya considerada más atrás, aislan una vez más a *Shelania*.

Con paleobatrácidos y pípidos relaciona Parker (1929) a *Lithobatrachus*, del Mioceno inferior de Rott (Bonn), y en verdad se aproxima a ambos por la reducción (a 5 ó 6) del número de vértebras presacras, la gran dilatación de las diapófisis sacras y algún otro carácter, pero se aleja diametralmente de los pípidos por su procelia, el largo de la escápula, la articulación con doble cóndilo del sacro-coxis, y por fin la presencia, muy clara, del arco cuadrado-yugal. De *Shelania* difiere aún más por la situación anterior de la articulación sacro-iliaca, la ausencia de costillas libres y el ancho y morfología del coracoides. Noble (1930) ha señalado ya estas características, y se inclina, en cambio, a considerar a *Lithobatrachus* como un verdadero hílido.

Posibles relaciones podrían existir también con los *Opisthocoela* del Eoceno de Geiseltal que describe Kuhn (1941), a saber *Opisthocoellellus weigelti* y *Germanobatrachus beurleni* (*Opisthocoelorum* es demasiado incompleto para ser tomado en cuenta). Al primero se aproxima *Shelania* por la posesión de frontoparietales fusionados y el número —y condición opistocélica, desde luego— de las vértebras presacras; pero las semejanzas no van más allá: *Opisthocoellellus* muestra diapófisis sacrales angostas, doble cóndilo para la articulación sacro-coxígea, y carece de costillas libres. El propio autor descarta su atribución a los pípidos o una teórica familia *Eoxenopoididae*. Lo hace igualmente para *Germanobatrachus*, que presenta una vértebra presacra menos que el anterior y diapófisis sacras ensanchadas esta vez, pero igualmente articulación sacro-coxígea bicondilar y ausencia de costillas libres. Además, debo agregar que el cráneo posee arco cuadrado-yugal completo, según se desprende de la foto de la fig. 4, lám. II. Idéntica cosa parece constatarse para *Opisthocoellellus* (figs. 2, lám. IV; 2, lám. V; 4, lám. VI). Además, de la figura 2 de la lám. IV se desprende que en este género calcáneo y astrágalo estaban soldados entre sí.

En cuanto a la verdadera ubicación de estos interesantes anuros fósiles, es peligroso abrir juicio por ahora y desde aquí.

Sólo restan por considerar los pípidos y *Eoxenopoides* y, como ya he anticipado y se habrá advertido a lo largo de todo el trabajo, es con ellos que el nuevo género patagónico presenta sus verdaderas afinidades.

Los pípidos constituyen una familia muy interesante por esa reunión, ya señalada, de caracteres arcaicos y de adaptación a la vida acuática, seguramente neoténicos estos últimos (Millard, 1949) en buena parte, aunque nadie discute, desde luego, la realidad de esta agrupación en una familia natural¹. Está compuesta por una media docena de géneros, de dispersión sudamericana y africana², que pre-

¹ Véase, por ej., N. F. Paterson (1955); para la significación de los caracteres neoténicos véase de Villiers (1934) y Ryke (1953).

² Noble (1924) separó dos subfamilias: los *Xenopinae* en Africa, que comprenden los géneros *Xenopus*, *Hymenochirus* y *Pseudohymenochirus*, este último con caracteres intermedios entre los otros dos, pero aun poco conocido (Chabanaud, 1920; 1921; Noble, 1954), y los *Pipinae* en América, que reúnen a *Pipa*, *Protopipa* y *Hecnipipa*. Más adelante volveré sobre esta división, antinatural, al parecer, del grupo.

sentan como rasgos comunes en la anatomía blanda la ausencia de lengua, la reunión de ambas trompas de Eustaquio en una abertura faríngea común en la porción posterior del paladar (Gadow, 1909), y en la estructura particular de la musculatura (Noble, 1922). Gadow subraya además la disposición del “diafragma”, correlacionada con el gran desarrollo de los pulmones, y algunos otros rasgos, como la presencia del 1er. nervio espinal o suboccipital y la persistencia de la *arteria sacralis*; por fin, la posesión de espiráculos operculares pares por los renacuajos. Desde luego, ninguno, o casi ninguno, de estos caracteres puede ser apreciado en los fósiles. El paleontólogo ha de valerse de la anatomía esquelética, y ésta presenta en los pípidos notable variabilidad.

En el cráneo se señala como rasgo común la soldadura de los frontoparietales en una sola masa, rasgo que comparten con los pelobátidos (Gadow, 1909), y el enorme desarrollo transversal del timpánico y el proótico (“petroso”) y del proceso interno del pterigoides (Mir. Rib., 1926). Los géneros *Protopipa*, *Hemipipa* y *Xenopus* poseen dientes, *Hymenochirus* y *Pipa* carecen de ellos. Ya me he referido a la reducción, también común, del arco cuadrado-yugal y de toda la región ótica. La forma de los centros vertebrales, opistocélicos, es constante, pero el número de vértebras presacras, por el contrario, muy variable: *Xenopus* presenta las diapófisis sacrales en la 9ª vértebra, *Pipa* y *Hemipipa* en la 8ª y 9ª fusionadas en una sola hoja; *Hymenochirus*, que muestra idéntica fusión, en la 6ª y 7ª.

Estos tres últimos géneros muestran soldadas además las vértebras 1ª y 2ª, a diferencia de *Xenopus*. En cuanto a la expansión enorme de las diapófisis articulares para los iliones es, sí, rasgo común a todos los géneros. En general el sacro está soldado al urostilo, pero puede existir igualmente una articulación monocondilar (Cope, 1889; Mir. Rib., 1926).

También parece común la presencia de costillas libres en los estados larvales, o incluso en el adulto, como he señalado más atrás.

En lo que respecta a la cintura escapular, oscila entre la firmisterna y la arciferia: es firmisterna en *Hymenochirus*, firmisterno-arcifera en *Pipa* y arcífero-firmisterna en *Xenopus* (de Villiers, 1929; Reig, 1958).

El coracoides es estiliforme en *Xenopus*, muy diferente de aquel de *Pipa* e *Hymenochirus*, más ancho y con una fuerte expansión ventral.

Siempre hay un cleithrum bien desarrollado. La escápula, cuya morfología y tamaño relativo parecen tener valor taxonómico (Procter, Reig), por lo menos intergenérico, sólo aparece más o menos constante en cuanto a su pequeñez. Pero es “falangiforme” —para usar una gráfica expresión de Haugton—, subtriangular y vestigial en *Xenopus*, y mayor y de forma más definida en *Pipa* e *Hymenochirus* (de Villiers, 1924, 1929). No presenta la muesca ventral delimitada por los procesos acromial y glenoidal, aunque *Pipa* posee ambas *pars*, *glenoidalis* y *acromialis*, y en *Xenopus clivii* y *Xenopus laevis* hay una *pars glenoidalis* (Procter). Esta pequeñez de la escápula y su carencia de muesca ventral acercan a los pípidos a *Notobatrachus*, *Paleobatrachus* y *Leiopelma*, como ha señalado Reig.

El tamaño y proporciones relativas de los miembros son comunes a todos los géneros. En *Hymenochirus* la tibio-fibula y el calcáneo y astrágalo presentan ciertas expansiones óseas aliformes que les son propias (Gadow, 1909; Nieden, 1923; Boulenger, 1899). Estos últimos huesos aparecen en todos los pípidos soldados entre sí en ambos extremos, aunque en *Xenopus* tal soldadura se muestra muy débil.

A través de este rápido resumen se puede apreciar claramente la mezcla de caracteres a que he hecho referencia reiteradamente: por un lado *especialización*, apreciada en la falta de lengua (siempre presente en los urodelos acuáticos), el gran desarrollo pulmonar y la disposición para la vida acuática evidenciada por la tendencia al acortamiento de la columna vertebral, la fusión del sacro y el urostilo y la enorme expansión de las diapófisis del sacro (con relación a adaptaciones, v. Parker, 1930); el desarrollo *epicordal* (Gegembaur¹, fide Gadow, 1897), de las vértebras (como en *Bombinator*, *Pelobates*, *Discoglossus* y *Alytes*, todos opistocélicos, y *Bombinator*, eminentemente acuático, como recuerda oportunamente Gadow, 1909), y la reducción notable, en fin, de elementos de la región ótica. Por el otro lado, rasgos primitivos en el sistema nervioso, como la posesión del 1^{er} nervio espinal (Gadow), la disposición de los craneales (Paterson, 1939),

¹ Caracterizado porque la cuerda se mantiene largo tiempo en la superficie ventral de la columna vertebral como una banda achatada; mientras en el opuesto, *pericordial*, la mayor parte del proceso de la formación vertebral afecta a los elementos cartilagosos dorsales. Para mayores datos en este problema y una visión general de los procesos formativos de las vértebras, véase Mac Brirde (1932) y también Evans (1939).

y en el aparato circulatorio, con la retención de la arteria sacralis (p/circulatorio v. Millard, 1949, 1941), la presencia de espiráculos pares en el renacuajo, la conservación de la línea lateral en el adulto, la musculatura (Millard, 1949), la morfología de la región de la cápsula nasal (Mathes, 1934, cit. por Slab. y Maree), que acerca *Pipa* a *Bombina*, *Ascaphus* y *Leiopelma* y recuerda igualmente a los urodelos; opistocelia, presencia de un solo cóndilo para la articulación del sacro con el coxis o ausencia total de ellos, en la morfología de la columna vertebral; la posesión de costillas libres en algún estado de desarrollo; el tamaño reducido de la escápula y su ausencia de muesca (Procter); la variabilidad en la condición de la cintura pectoral; la presencia de dientes; hasta la disposición del abrazo durante la fecundación, que los reúne a leiopelmátidos, discoglósidos y pelobátidos (Millard); etc.

Evidentemente, *Eoxenopoides* y *Shelania* están dentro de este caleidoscópico círculo de caracteres. La morfología craneana de *Eoxenopoides* recuerda extraordinariamente a la del género patagónico — como he subrayado en la descripción —, mucho más que cualquiera de los actuales. La forma del frontoparietal, de contorno romboidal, deprimido longitudinalmente, con apariencia de una sutura sagital, se superpone con la de *Shelania*. No hay diferencia tampoco, según parece, en los nasales, y quizá no la haya en la disposición de los pterigoides, común a los pípidos, como la reducción del arco cuadradoyugal, varias veces aludida. Además es coincidente el desarrollo de las cápsulas timpánicas. Las únicas diferencias radicarían en la presencia en *Eoxenopoides* de un cartilago supraoccipital y la existencia posible de un hueso de la región postero-lateral del cráneo que Haughton se inclina a homologar, con muchas reservas, con el opistótico de reptiles y estegocéfalos. La duda surge de la mala conservación de esa área en el cráneo, condición que lleva a ese autor a pensar, incluso, si no se tratará realmente de la impresión de una escápula! Por lo tanto es prudente dejar de lado por ahora, hasta la obtención de restos más elocuentes, las consideraciones en torno a la significación de ese elemento.

Eoxenopoides no posee dientes, pero este carácter negativo es también propio de varios géneros de pípidos, como hemos visto. En todo caso, puede considerarse como un signo de especialización; es saludable en ese sentido recordar con Reig “toda la evidencia aportada por

la Paleontología sobre la irreversibilidad del proceso evolutivo”, en su crítica de la posición de Noble en cuanto a la adjudicación familiar de *Amphignatodon* y su desprecio por la presencia de dientes verdaderos en dicho género (Noble, 1922).

La cintura pectoral recuerda mucho a aquella de *Xenopus* —a pesar de la afirmación en contrario de Haughton—, sobre todo por la gracilidad del coracoides y el ángulo de divergencia de este hueso con respecto a la clavícula; incluso en la forma de la clavícula, un poco menos arqueada en *Xenopus*. No se aprecia bien, según advierte Haughton, la forma de la escápula, pero es pequeña y seguramente semejante

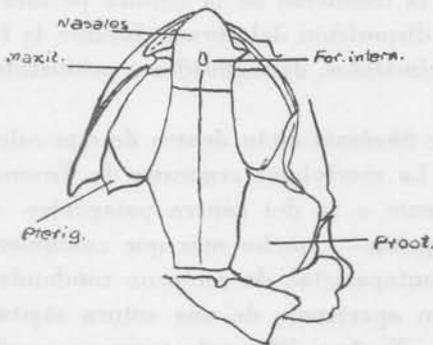


Fig. 6. — Cráneo de *Eozenopoides*. Esquemático de Haughton 1931

a la de *Pipa*, y de ese tamaño relativo (comparable de igual modo al de *Shelania*). Como en el caso anterior, es conveniente no abrir juicio acerca de la presencia de un eleithrum, superpuesto a la escápula, por las malas condiciones de observación de ese supuesto elemento. *Eoxenopoides* se identifica con los pípidos y *Shelania* también por la anatomía y las proporciones relativas de los miembros. En el húmero existe un proceso olecranon que no aparece en los pípidos, que yo sepa, ni en *Shelania*. Hay nueve huesecillos carpales; *Xenopus* tiene ocho y *Pipa* seis (Howes y Ridewood, 1888) —lo que también habla, por otra parte, de la variabilidad del grupo— y también tarsales (fig. 7 de Haughton), como en *Xenopus* y *Pipa*. El calcáneo y astrágalo están fusionados, como en los pípidos, y a diferencia de *Shelania*.

El género africano en cuestión parece no poseer costillas libres, aunque esto no resulta demasiado claro, pues Haughton habla siempre de “diapófisis o costillas”. De cualquier modo, el contraste entre el desarrollo de las supuestas diapófisis de las vértebras presacras segunda a cuarta, y el resto, es idéntico al que presenta *Xenopus*, y desde luego *Shelania*.

Evidentemente, la presencia de costillas libres es un carácter primitivo. *Protobatrachus* y *Notobatrachus*, géneros fósiles de la alta ar-

mitiva. *Protobatrachus* y *Notobatrachus*, géneros fósiles de la alta ar-

caicidad geológica y filogenética, y entre los actuales, *Discoglossus* y *Leiopelma*, las poseen. Ya me he referido a los pípidos, y según Moor-kerjee (1931) se advierten, igualmente, en estados embrionarios de *Rana temporaria*. Estos datos van en refuerzo de las ideas avanzadas por Fejervary (1918) desde otro ángulo, en el sentido de considerar, en todos los anuros, a las diapófisis de la vértebras segunda a cuarta, bien desarrolladas por lo general, como producidas por las soldaduras de las costillas primitivamente libres. Y precisamente esta evidencia hace que se debilite la significación para la sistemática de la presencia o ausencia de costillas libres, en especial cuando se trabaja sobre material paleontológico de antigüedad variable.

He dejado para el final la consideración de la columna vertebral y de la región sacro-coxígea de *Eoxenopoides* por la presencia en ellas de características muy particulares. En efecto, la disposición de la articulación de los iliones con las diapófisis de las vértebras —opistocélicas, desde luego— de la región sacra es variabilísima, y ha llevado a Haughton a distinguir seis *estados*, casi todos representados por más de un ejemplar: en el A las diapófisis articulares verdaderas, dilatadas, aparecen en la posición anterior del coxis y alcanzan a los iliones en la región media. Caudalmente, el coxis presenta todavía otras tres diapófisis impares, más delgadas, que también articulan con los iliones. El ejemplar que representa a este tipo está incompleto y no puede apreciarse el número de vértebras presacras, pero el extremo anterior de los iliones termina a la altura de un plano ideal que atraviesa la mitad posterior de la 3ª vértebra, contando desde atrás hacia adelante (como en *Shelania*). En el estado B las diapófisis articulares muestran una dilatación asimétrica, con predominio notable en el desarrollo de la media hoja anterior, carácter que les permite alcanzar el extremo anterior de los iliones. De todos modos, el eje de simetría ideal de las expansiones está situado muy caudalmente, más que en el estado anterior. Se cuentan en el B siete vértebras presacras como máximo. El estado C difiere del B en la presencia de una apófisis transversa par, muy desarrollada, en la vértebra anterior al sacro, prolongación que no alcanza, sin embargo, al iliún; se mantiene la posición posterior de la articulación con este hueso. Hay sólo siete presacras, y al parecer el atlas y el axis están soldados. En el D, que aparece en un solo espécimen, hay un doble par de diapófisis dilatadas, que van a articular con los iliones; el caudal emerge de la

CUADRO ESTRATIGRAFICO DEL TERCIARIO, SEGUN SIMPSON (1940). ABREVIADO

<i>Formaciones continentales</i>	<i>Formaciones marinas</i>	<i>Edad de las form. marinas</i>	<i>Faunas de Norteamérica que se pueden comparar</i>	<i>Edad</i>	
Chapadmalalense			Blanco (Tex.)	Plioceno	
Montehermosense					
Tunuyanense					
Huayqueriense	Enterriense	Plioceno inf.			
Mesopotamense	Paranense	Mioceno sup	Prociónidos-Mioceno sup. o Plioceno inf.?	Mioceno	
Chasicoense					
(Mayense)					
Friasense					
(Colloncurense)			Ninguna fauna comparable		
Santaacruzense	Patagioniense	Mioceno inf.	Cetáceos mioc.		
(Karaikenense)					
Colhuehuapiense			Ninguna fauna comparable	Oligoceno	
Deseadense					
Mustersense					
Casamayorensense			Wasatch?	Eoceno	
Riochiquense	Salamanquense	Daniensc o Montense		Paleoceno	

porción anterior del coxis y el oral de la vértebra anterior, independiente por lo tanto. El contacto con los iliones se mantiene muy posterior y las hojas expandidas anteriores alcanzan apenas el borde oral de aquellos huesos; se cuentan tan sólo seis presacras. Por fin, en el estado E el coxis lleva pequeñas apófisis transversas, afuncionales, y el sacro, separado, presenta diapófisis normales que articulan con los iliones anteriormente. El autor señala como máximo seis vértebras presacras.

Como *anómalo* es presentado el caso de otro ejemplar que muestra diapófisis dilatadas asimétricas, impares: la una en el sacro y la otra

en el coxis; opuestas a ellas aparecen sendas diapófisis menores, igualmente afuncionales.

Es decir que *Eoxenopoides* presenta una reducción constante en el número de vértebras presacras, pero precisamente pareja reducción se encuentra entre los géneros actuales sólo en *Hymenochirus*, también pípido.

¿Cuál es la significación de la variabilidad particular de la columna vertebral y la articulación iliaca? Según parece, es común a todos los anuros, y a pesar de su magnitud en algunos casos —como el actual—, carece de importancia para las relaciones morfológicas y taxonómicas. El propio Haughton recuerda ejemplos en *Bombinator* y *Alytes* de una asimetría de las diapófisis semejante a la del último de su lista. Marelli (1927) estudia uno idéntico para *Calyptocephalella gayi*. Una gran *plasticidad*, para usar palabras de Reig, se presenta en la estructura de la articulación sacro-iliaca y en el número de vértebras anteriores al urostilo en *Notobatrachus*. Y este mismo autor cita a Ridewood (1902) para ilustrar anomalías parecidas en *Rana esculenta* y *Rana temporaria*. El propio Ridewood se había ocupado (1897) de esos problemas en *Pipa* y *Xenopus*, y aún son anteriores los trabajos de Parker (1896) sobre *variaciones en la columna vertebral de Necturus*, Bourne (1884) sobre *Rana temporaria*, Howes (1886, 1893) y Adolphi (1895), de índole más general. Más recientemente, Stephenson (1952) consigna variaciones y anomalías en *Leiopelma hochstetteri*, y las constatadas en *Ascaphus truei* por Ritland (1955) son impresionantes. También en *Shelania*, como he dicho en la descripción, aparece una diapófisis impar, aparentemente funcional, en la última presacra.

Zaharesco (1935), en su trabajo sobre *Rana esculenta*, hace un análisis del estado de la cuestión hasta ese momento y combate la opinión de Ridewood, basada igualmente en el estudio de esa especie, en el sentido de explicar las anomalías del sacro como “debidas a la asimetría o a la naturaleza compuesta del sacro, o aún a la asociación de lo uno y lo otro”. Coincidiendo con Raichoudhury y Das (1931) y en cierto modo con Adolphi, el autor mencionado se inclina a pensar más bien en un desplazamiento hacia adelante de los iliones (con exclusión de la posibilidad de intercalación o *excalación* de elementos vertebrales) y subraya que “se trataría en la especie de un estado que la evolución no ha fijado todavía, y que hay, por consiguiente, mo-

tivos suficientes para llevarnos a creer que un desplazamiento craneal ha debido tener lugar en el curso de la evolución filogenética de la especie”.

Howes (1893) y Fejervary (1917) han señalado el carácter especial del sacro de *Paleobatrachus*, compuesto normalmente de tres vértebras (Wolterstorff, 1885-87) y a raíz de esto Fejervary se plantea la disyuntiva de aceptar, bien que el sacro multivertebral representa en la filogenia de los anuros un carácter secundario, bien que este sacro compuesto representa una configuración arcaica, si se tiene en cuenta que aparece en ciertas formas fósiles, y por lo tanto su presencia en las actuales es meramente atávica. Zaharesco, a quien reseño en esta discusión, se inclina por la primera proposición, y el avance en el conocimiento de estos problemas, con los aportes en el campo embriológico de Green (1931), Mookerjee (1931) y sobre todo Hodler (1949, *a* y *b*), quien esgrime además argumentos paleontológicos decisivos, han concluido por darle definitivamente la razón. En efecto, en *Protobatrachus* no hay todavía urostilo y el ilión es cortísimo; también es breve este elemento en *Notobatrachus*, y las diapófisis del sacro lo alcanzan muy atrás, en la parte media.

Este rasgo primitivo, compartido por *Eoxenopoides* y *Shelania* es del mayor interés y configura un carácter tipofénico (en la terminología de Källin, 1946) de primera agua. Y ese rasgo separa por ende a ambos géneros de pipoideos de todos los géneros de pípidos actuales. Desgraciadamente, no he podido consultar el trabajo de Ahl (1926) sobre el pípido fósil africano *Xenopus stromeri*, pero esta atribución genérica, sumada a las consideraciones que hace el propio Houghton acerca de su mayor especialización con respecto a *Eoxenopoides*, son suficientes para excluirlo de la comparación.

Las restantes afinidades entre *Eoxenopoides* y *Shelania* se refieren a la morfología craneana, idéntica en varios aspectos, especialmente en la forma del frontoparietal y el desarrollo de las cápsulas timpánicas, y, desde luego, a su antigüedad geológica y probable coetaneidad. Las diferencias estriban sobre todo en la morfología escapular, aberrante al parecer en *Shelania* e imprecisa en *Eoxenopoides*, en el menor número de vértebras presacras, la ausencia de costillas libres, y la soldadura del astrágalo y calcáneo en este género.

Pero la agrupación de ambos junto con los pípidos dentro de una Superfamilia *Pipoidea* se justifica plenamente, según todo lo dicho.

Dentro de ella *Shelania* y *Eoxenopoides* ocuparían una posición especial en base a los caracteres primitivos, y diferenciales, recién señalados; y creo llegada la oportunidad de proponer de manera formal y definitiva la erección de una nueva unidad familiar para ambos, insinuada por Houghton y avanzada por Reig (1958) para *Eoxenopoides*. Se denominará naturalmente *Eoxenopoididae* n. fam. y le corresponde la siguiente diagnosis: Cráneo de contorno ovoideo; ausencia de arco cuadrado-yugal; frontoparietales de forma romboidal y reunidos en una depresión sagital, con apariencia de sutura; enorme desarrollo de las cápsulas timpánicas; escápula corta; caracoides delgado y estili-forme; vértebras opistocélicas; sacro y coxis soldados, o reunidos sin cóndilos; diapófisis sacras muy expandidas y articuladas a la parte media de los iliones; miembro posterior mayor que el anterior.

De mucha menor significación son los caracteres que han llevado a Taylor (1941), por ejemplo, a separar a los pelodítidos de los pelobátidos; y los de la mayor parte de los *Neobatrachia* tienen escasa base en la morfología esquelética, por otra parte muy mal conocida. Es variabilísima en los bufónidos (Davis, 1936), y quizá solamente por el cráneo pueda ser distinguida de aquella de hílidos o leptodactílidos; igualmente mínimas son las diferencias entre estos grupos —siempre desde el mismo punto de vista. Cosas parecidas pueden decirse de varias otras familias, dentro de los *Neobatrachia* y fuera de ellos. Hay que concluir, con Laurent (1948-49), en la urgencia de un estudio profundo de la anatomía esquelética de los anuros, imprescindible además para el análisis paleontológico, y, por otro lado, felicitar a los investigadores que, como Griffiths (1959), ya lo han emprendido y encaran la revisión de las reales afinidades de los grupos en base a aportes multilaterales, echando mano por igual de antecedentes morfofisiológicos y esqueléticos.

Dentro de la nueva entidad —y a pesar de la presencia de varios caracteres de especialización, verdadero *aire de familia* de todo el grupo—, *Shelania* muestra los rasgos más significativos de primitividad: aparte de la situación de la articulación sacro-ilíaca y caracteres del cráneo, que comparte con *Eoxenopoides*, la presencia de ocho vértebras presacras, costillas libres, y la carencia de soldadura del astrágalo y calcáneo. Los caracteres de especialización, con relación a los otros géneros de pipoideos, radican sobre todo en la morfología, aparentemente avanzada, de la escápula. De los géneros con representantes vi-

vientes, *Xenopus* se le aproxima por el número de vértebras presacras, la morfología del sacro, la debilidad de la soldadura del astrágalo y calcáneo, y algún carácter del cráneo, sin duda más semejante a este género y *Eoxenopoides* que el de los demás pípidos. En varios otros caracteres, como la posesión de dientes, la presencia de un útero doble (Bhaduri, 1953; Van Dijk, 1954; Sedra y Michael, 1957), etc., *Xenopus* aparece como muy primitivo dentro del grupo, y sin embargo resulta ser, paradójicamente, en muchos otros aspectos, el más especializado de los pípidos.

Kotthaus (1933), citado por Millard (1949), ha señalado caracteres primitivos en el cráneo de *Xenopus*, pero no obstante es en el cráneo (Paterson, 1949, 1950, 1951, 1952) precisamente donde aparecen los signos más evidentes de especialización y las mayores diferencias entre este género y los restantes pípidos, y aun los restantes miembros de la subfamilia *Pipinae* de Noble (1931)¹, diferencias que llevan a Paterson (1951-52) a dudar seriamente de la atribución de *Xenopus* a esta subfamilia —y que por otro lado cierran la brecha entre aglosos y faneroglosos (Sedra y Michael, 1957). En su profundo trabajo acerca de las cavidades nasales de *Hemipipa*, Paterson hace un análisis de las reales afinidades de los pípidos de acuerdo con la anatomía de esa región del cráneo y otras consideraciones, e insiste en señalar que son mucho más estrechas las existentes entre *Pipa*, *Hemipipa* y *Hymenochirus*, sudamericanos los dos primeros y africano el otro, que entre *Hymenochirus* y *Xenopus*, por ejemplo. Sugiere además que *Hemipipa* podría ser el puente entre aquellos dos géneros y *Xenopus* (y los restantes) (véase además Paterson, 1945; 1955; Sedra y Michael, 1957).

Desde otro enfoque, tampoco el carácter de la cintura escapular puede ser ya utilizado como rasgo primitivo para *Xenopus* (con respecto

¹ Justificada modernamente por Dunn (1948), (seguido por Ginés, 1958), por ejemplo, quien propone además refundir a todos los géneros sudamericanos en uno solo. Las razones aducidas para ello son infantiles; en el reconocimiento de entidades taxonómicas no es cuestión de “preferir las disposiciones más simples”, según sus palabras, sino de aceptar aquellas que se imponen de un modo natural. Y son naturales las diferencias que separan en géneros a los pípidos sudamericanos, según todas las evidencias que hasta ahora se poseen (v. especial. Paterson (1951-52); Millard (1948), y es aceptada por todos los autores. Además, desde el punto de vista osteológico, un simple reconocimiento megascópico muestra profundas diferencias, sobre todo en el cráneo.

a *Pipa* y *Hymenochirus*; de Viliers, 1929) si son válidas las conclusiones de Reig (1956) en torno a la disposición de esa región en *Notabatrachus*, ya que la evidencia paleontológica parece hablar en favor de una mayor primitividad del tipo firmisternal de cintura con respecto al arciferal. También en el desarrollo larval, muy diferente de aquel de *Pipa* (Millard 1949), aparece como altamente especializado (Newth, 1948, 1949-50).

Esa estrecha afinidad entre géneros actuales de pípidos africanos y sudamericanos es altamente significativa y confiere mayor valor, si cabe, a la que acaba de establecerse en este trabajo acerca de las formas fósiles. Evidentemente, el grupo de los pipoideos ha sufrido una muy temprana diferenciación, que culmina —y explica, por otra parte— en la marcada variabilidad de sus descendientes del mundo actual.

VI. POSICION FILOGENÉTICA DE LA SUPERFAMILIA PIPOIDEA

Superadas las ideas que suponían el origen de los pípidos en los discoglósidos, todos los autores modernos coinciden en ubicarlos en una posición basal en el árbol filogenético de los anuros. Metcalf (1940), de acuerdo con la evolución supuesta para los opalínidos, y partiendo de la constatación de que *Xenopus* aparece infectado por el subgénero más arcaico del género más primitivo de esa familia (subfamilia *Protoopalinae*), se atreve a ver en ellos directamente al grupo más arcaico, y ubica su origen en el Triásico. Esas ideas aparecen reforzadas por los trabajos de Orton, quien, en base a sus investigaciones sobre caracteres larvarios concluye (1957: 83) que: “estas dos familias [la otra es *Rhinophrynidae*] son formas terminales de una radiación adaptativa muy antigua que representa el más viejo nivel sobreviviente conocido de la evolución de las ranas”, y supone para la línea una “muy larga historia, que va probablemente hasta muy atrás en el Jurásico”.

Sobre consideraciones puramente morfocomparativas, Slabbert y Maree (1945), Millard (1949), Paterson (1955), entre otros, coinciden aproximadamente en situar a los pípidos en una posición muy cercana, aunque algo más avanzada, a la de leiopelmátidos y discoglósidos. Sobre un árbol genealógico avanzado por Slabbert y Maree para estas dos familias, y recogiendo una sugestión de Millard para los pípidos, he elaborado el siguiente esquema, provisional y tentativo, que in-

cluye además a las familias *Eoxenopoididae*, *Paleobatrachidae*, *Pelobatidae*, *Pelodytidae*, *Rhinophrynidae* y *Notobatrachidae*. Se conserva la designación de *Amphicoela* en el sentido de Reig, es decir como suborden, y así, se completa con las de *Archaeobatrachia* y *Aglossa* (que reemplazan a *Opistocoela* de los autores citados).

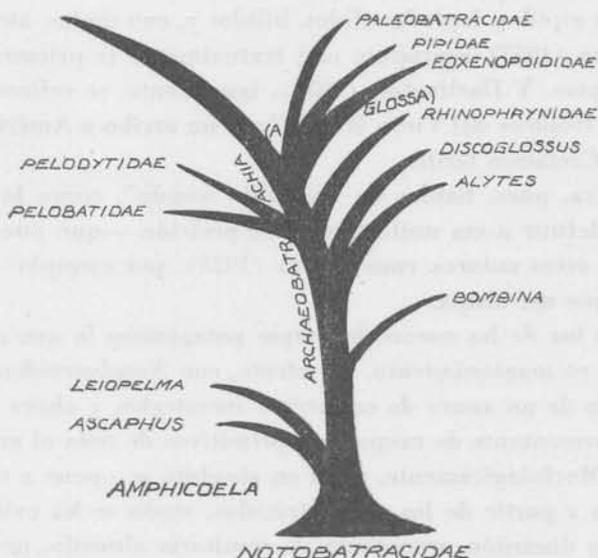


Fig. 7. — Esquema filogenético hipotético de las relaciones entre distintos taxones de anuros primitivos. En base a Slabbert y Maree (1945), modificado siguiendo a Reig (1958) y según las ideas del autor.

VII. CONSECUENCIAS BIOGEOGRAFICAS

¿Cómo se explica actualmente la discontinuidad gigantesca existente en la distribución de los pipoideos actuales y fósiles?

Conocidas son las ideas de Matthew acerca del origen holártico de los vertebrados, incluidos los anuros, y es en ellas que se sustentan las subsiguientes de Noble (1922) (quien subraya, con toda justeza, la ausencia de otros anuros primitivos en Sud América, evidencia contraria a una diferenciación *local* del grupo, y supone para los pípidos sudamericanos un acceso septentrional que se habría producido en el Mesozoico superior o Cenozoico inferior), de Schaeffer (1949) y Darlington (1948, 1953). Con respecto a los pípidos aquél habla de una

“dispersión en el Mesozoico superior desde algún centro holártico desconocido, con una forma semejante a *Protopipa* que alcanzara a Sud América desde el Norte antes de la ruptura del puente panameño” (Schaeffer, 1949: 61). De acuerdo con las ideas paleogeográficas avanzadas por Simpson (1943), incluye en la primera oleada faunística, que alcanza a Sud América antes de su aislamiento, en el temprano Terciario, a pípidos, leptodactílicos, hílidos y, con dudas, atelopódidos.

Brattstrom (1957) reproduce casi textualmente la primera parte de estos conceptos. Y Darlington (1957), igualmente, se refiere a un origen en “los trópicos del Viejo Mundo” y a un arribo a América del Sur durante el Cretácico tardío.

Se justifica, pues, hablar de un “sello común”, como lo ha hecho Reig para definir a esa uniformidad de posición —que puede hacerse extensiva a otros autores, como Dunn (1923), por ejemplo— frente al problema que me ocupa.

Pero a la luz de los nuevos hallazgos patagónicos lo que no se justifica más es su mantenimiento. En efecto, con *Notobatrachus* se estaba en presencia de un anuro de caracteres ancestrales, y ahora con *Shelania*, del representante de rasgos más primitivos de todo el grupo de los pipoideos. Morfológicamente, nada en absoluto se opone a una derivación directa a partir de los notobatrácidos, según se ha evidenciado a través de la discusión precedente. Y resultaría absurdo, por lo tanto, buscar fuera del continente, para después hacerlo retornar a él, al antepasado común de ambos géneros de coxenopódidos, y de todos los pipoideos en general.

En cuanto a la época de la diferenciación del grupo, ha de remontarse a tiempos muy antiguos del Cretácico, o aún más allá, ya que *Eoxenopoides*, quizá algo más antiguo que *Shelania*, es del fin de ese período o comienzos del Terciario, y un buen lapso deben de haber invertido sus antepasados para recorrer el camino de América a África.

Con este párrafo me encuentro peligrosamente situado sobre el foco del candente problema de las conexiones intercontinentales. Precisamente la dispersión actual de algunos anuros¹, como pípidos y leptodactílicos, ha sido siempre uno de los puntos fuertes en favor de las hipótesis en torno a puentes o incluso relaciones más directas de

¹ Inseparable, como es sabido, de la de toda una serie de grupos, en especial invertebrados, que muestran semejante o idéntica (los *Acropsopilionidae* y *Trianonychidae*, por ej.) distribución disyuntiva. (V. Ringuelet, 1957).

las masas continentales. Tales hipótesis se nutren, además, de la evidencia negativa que provee la ausencia de representantes fósiles de estas formas fuera de las áreas australes.

Indudablemente, es necesario proceder con mucha cautela en el análisis de estos postulados. Me parece sabia la prudencia de Simpson (Mayr et alii, 1952) cuando al referirse a los medios de dispersión de los organismos recuerda la posibilidad y la razón probabilidades-tiempo que en ese sentido poseen incluso los animales terrestres más “fijos” al suelo. Así, cabe mencionar para nuestro caso, entre otros medios accidentales, la capacidad que poseen las aves de transportar larvas de anuros, según lo evidenciaría un trabajo de Hojgaard (1934), que desgraciadamente no he podido consultar.

En definitiva, la labor de Simpson cumple en demostrar que toda la fisonomía del mundo biológico actual y desaparecido puede explicarse bien sin echar mano de los recursos, mucho más cómodos, de los puentes continentales. Esa es, desde luego, la posición de Darlington. También los antropólogos modernos en su terreno (Imbelloni, Menghin, Canals Frau) han “perdido el miedo a las distancias” y establecen con frecuencia relaciones étnicas o culturales extracontinentales o transoceánicas sin pensar, dada la juventud del escenario, en transformaciones geográficas de alguna magnitud.

No obstante, como el hecho de que con la configuración actual, o semejante a la actual del mundo *pueda* explicarse la distribución de los organismos a lo largo de su historia no significa que así *deba* explicarse; será muy útil arrojar un vistazo a las evidencias que provienen de los restantes campos de la investigación.

En los trabajos que, como el de Simpson recién citado, forman parte de las presentaciones al *Symposium* sobre “Las conexiones continentales a través del Atlántico Sur” realizado en Nueva York en 1949, (Mayr et alii, 1952) se encuentra una excelente “*puesta al día*” del problema, de bastante actualidad.

Sobre todo el análisis paleontológico y estratigráfico de Caster (1952), profundo y muy documentado, es positivo en cuanto a la posibilidad de una *unidad* continental Afro-sudamericana, con deriva o sin ella, hasta el Triásico final o Eojurásico. Caster no rechaza la posibilidad de una traslación de masas, pero más bien se inclina a pensar en un “hundimiento bilateral”, comparable a un proceso de *grabben* en escala gigantesca. Con la época recién apuntada para el cese de las

relaciones intercontinentales directas coinciden los datos proporcionados por la paleontología de los tetrápodos, según el trabajo de Colbert (Mayr et alii, 1952) y la sincerísima intervención de Romer, en ese mismo Symposium.

Es decir que por lo menos en ese sentido *temporal* deben abandonarse las conclusiones de Wegener (1924) y Du Toit (1937). En cuanto a la existencia de una Pangea primitiva aparece, por el contrario, reforzada por toda la evidencia moderna. Stock (1957) la ha utilizado recientemente como la explicación más inmediata y racional para la dispersión de los picnogónidos austrodécidos.

Pero *Notobatrachus degiustoi* Reig vivió en el Mesojurásico y, como hemos visto, la forma ancestral de los pipoideos ha de ser todavía algo más reciente; ¿cómo se explica su dispersión a la luz de las ideas que vengo exponiendo?

Axelrod (Mayr et alii, 1952), por ejemplo, recuerda que incluso Simpson (1943) acepta la posibilidad —lejanísima— de explicar las relaciones de los marsupiales australianos y sudamericanos por la migración a través de “una cadena de islas” y, de acuerdo con las relaciones florísticas, asegura que “la flora antarecto-Terciaria demanda claramente una libre e ininterrumpida migración entre Sud América y la región Tasmania por vía de la Antártida, a lo largo de las cadenas orogénicas que conectaban estas áreas continentales”. Datos muy interesantes acerca de las distancias y profundidades marinas de toda la región circumantártica consigna también Stock (1957).

En lo que se refiere a Africa y Sudamérica sería evidentemente necesario ir más allá. Personalmente, me inclino a pensar en la subsistencia de alguna clase de puente sudatlántico, continuo o discontinuo, durante buena parte del Mesozoico; algo parecido a lo imaginado por Schuchert (1915) para el Cretácico temprano y medio, y Ardlit (1907), modificado por Metcalf (1940), para el Cretácico superior. En esa corriente de ideas, será muy útil reproducir aquí la posición adelantada modernamente por Camp (Mayr et alii, 1952), en base a correlaciones *fitofiléticas*: “Yo honestamente no puedo ver ningún obstáculo para una hipótesis de trabajo al efecto de que una vieja masa continental existiera en un tiempo en el Hemisferio Sur, y que su segmentación, del modo en que fuere, no se produjera hasta alguna época del Mesozoico, con ciertas partes separándose mucho más tarde todavía” (p. 210).

Es oportuno recordar aquí que la evidencia proporcionada por los estudios geofísicos (Ewing; Bucher, en Mayr et alii, 1952) parece oponerse, con cierta firmeza, hasta el presente a este tipo de especulaciones. No obstante, ni contra ellas ni tampoco contra la hipótesis de la deriva continental, como subraya Darlington (1957), puede decirse todavía nada definitivo.

Creo que, por lo menos en un futuro inmediato, los datos más importantes han de provenir del registro paleontológico. En lo que los pipoideos respecta, el hallazgo de un solo representante fósil en las tierras holárticas puede ser fundamental. Pero es necesario realizarlo.

Abstract.—*A fossil pipoid Anuran from Patagonia.*— Impressions of a small Anuran from the plant bearing layer from Laguna del Hunco (middle course of Río Chubut, Province of Chubut, Patagonia, Argentina) are studied. The author analyses the problem of the geological age of these layers, and places them, temporarily, in the Lower Eocene or Paleocene. After reviewing the collections of fossil anurans of the world and particularly in Argentina, and the modern ideas on the phylogenetic origin of the group, he brings his macrosystematics up to date and discusses (generally following Reig), the material, its affinities and biogeographic significance. The author establishes a new genus and species *Shelania pascuali*, whose distinctive characters are the following: the skull is large, flattened and ovoid, and it is distinguished by highly developed auditive capsules, the morphology of the frontoparietal, which is rhomboid and with evidence of a fused sagittal suture, and by the absence of the quadrate-jugal arch. In the postcranial skeleton are emphasized: presence of eight presacral opisthocelous vertebrae; three pairs of free ribs which join with the second, third and fourth vertebrae; sacrum united with urostyle; sacral diapophysis very expanded distally; sacrum formed by no more than one vertebra; articulation between sacrum and pelvis very posterior; small and very particular scapula, with both pars acromialis and pars glenoidalis; coracoids rod-like; proportions between anterior and posterior legs quite similar to the condition in pipids; astragalus and calcaneum free. After careful analysis, the author places the new genus in the superfamily *Pipoidea* of the suborder *Aglossa sensu* Reig, and links it narrowly with *Xenopus*, a fossil and recent African genus, and specially with *Eoxenopoides reunigi* Haugh., a form from the Lower Tertiary or Late Cretaceous of the South Africa. In the author's opinion, both *Eoxenopoides* and *Shelania* are so closely related that he proposes to combine both in a new family, *Eoxenopoididae* n. fam., conintegrant with *Pipidae* of the superfamily *Pipoidea*. The author completes this part with a phylogenetic analysis of the entire group in relation to the primitive anurans. The paper ends with reflections concerning the biogeographical significance of this discovery. The pipoids are geographically characterized by their disjunctive and exclusive African and South American distribution. With reference to them, the author is opposed to the absolute generalizations on the postulated

holarctic origin of the tetrapods. He points out that since *Notobatrachus degiustoi* Reig is a South American and, what is more, a Patagonian, representative of the most primitive family of anurans known, and presumed root of the pipoids, it would be absurd to look outside the continent for the common ancestor of the two branches, the South American and the African. The author also analyses other paleobiogeographic problems, the supposed relation of the southern continents during the Triassic, and favors the assumption of some form of continental connection between Africa & South America during the greater part of the Mesozoic. He points out, that the definitive answer to the unsolved questions can be found only in new discoveries.

BIBLIOGRAFIA

- ADOLFI, H. 1895. *Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule in anuren Amphibien*. II, en *Morph. Jahrb.*, 22.
- AHL, E. 1926. *Anura; Aglossa, Xenopodidae*, en KAISER, E., *Die Diamantwüste Südwest Africa*, 2, 21, 12 : 141-142. Berlin.
- AMEGHINO, F. 1901. *L'age des formations sédimentaires de Patagonie*, en *Ann. Soc. Cient. Arg.*, 51 : 65-91.
- 1899. *Siopsis geológico-paleontológica*. Suplemento. (Adiciones y correcciones). La Plata.
- AXELROD, D. I. 1952. *Variables affecting the probabilities of dispersal in geologic time*, en MAYR et ALII, *The Problem...* : 177-188.
- BADENHORST, C. E. 1945. *Die Skedel morfologie van die Neotropiese Anure "Atelopus Moreirae" de Miranda-Ribeiro*, en *Ann. Univ. Stellenbosch.*, 23 A, 2-6 : 1-19.
- BERRY, E. W. 1925. *A Miocene flora from Patagonia*, en *J. Hopk. Univ. Studies Geol.*, 6 : 183-252.
- 1938. *Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina*, en *Geol. Soc. Am. Spec. Papers.*, 12.
- BHADURI, J. L. 1953. *A study of the urogenital system of Salientia*, en *Proc. Zool. Soc. Beng.*, 6, 1.
- BOULENGER, G. A. 1899. *On "Hymenochirus", a new type of aglossal Batrachian*, en *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7, 4 : 122-123.
- BRATTSTROM, B. H.. 1957. *The phylogeny of the Salientia based on skeletal morphology. (Symposium: Problems in Salientia phylogeny)*, en *Syst. Zool.*, 6, 2 : 70-74.
- BUCHER, W. 1952. *Continental drift versus land bridges*, en MAYR et ALII, *The Problem...* : 93-103.
- BURGER, W. L. 1955. *Two family groups of neotropical frogs*, en *Herpet.*, 10 : 194-196.
- BOURNE, A. G. 1884. *On certain abnormalities in the common frog ("Rana temporaria")*. II. *Abnormalities of the vertebral column* en *Quart. J. Mier. Sci.*, 24.

- CAMACHO, H. H. y J. A. FERNÁNDEZ. 1956. *La transgresión Patagónica en la costa atlántica entre Comodoro Rivadavia y el curso inferior del Río Chubut*, en *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 11, 1 : 23-45.
- CAMP, W. H. 1952. *Phytophyletic patterns on lands bordering the south-atlantic basin*, en MAYR ET ALII, *The Problem...* : 205-212.
- CASTER, K. E. 1952. *Stratigraphic and paleontologic data relevant to the problem of afro-american ligation during the Paleozoic and Mesozoic*, en MAYR ET ALII, *The problem...* : 105-152.
- COCHAN, D. M. 1955. *Frogs of southeastern Brazil*, en *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 206.
- COLBERT, E. H. 1952. *The Mesozoic tetrapods of South America*, en MAYR ET ALII, *The problem...* : 237-249.
- COPE, E. D. 1889. *The Batrachia of North America*, en *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 34.
- CHABANAUD, P. 1921. "*Pseudohymenochirus merlini*" gen. et sp. n. French Guinea, en *Bull. Com. Etud. Hist. Sci. Afr. Occ. Fr. Paris*, 3 : 448.
- CHIPLONKER, G. W. 1940. *A new species of fossil frog from the Intertrappean Beds of Worli Hill, Bombay*, en *Jour. Bombay. Nat. Hist. Soc.*, 41 : 799-804.
- DARLINGTON, P. J. 1948. *The geographical distribution of cold-blooded vertebrates*, en *Quart. Rev. Biol.*, 23, 1-2.
- DARLINGTON, P. J. 1957. *Zoogeography. The geographical distribution of animals*. N. York.
- DAVIS, W., 1936. *The distribution of Ridder's organ in the Bufonidae*, en *Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist.*, 20, 15 : 115-125.
- DIJK, VAN, 1954. *The "tail" of "Ascaphus": A histological résumé and new histological anatomical details*, en *Ann. Univ. Stellenbosch* 31 A, 1 : 1-71.
- DUNN, E. R. 1923. *The geographical distribution of Amphibians*, en *Am. Nat.* 57 : 129-139.
- 1948. *American frogs of the family "Pipidae"*, en *Am. Mus. Novit.* 1348.
- EEDEN, J. A. VAN. 1951. *The development of the chondrocranium of "Ascaphus truci" Stejneger with special reference to the relations of the palatoquadrate to the neurocranium*, en *Acta Zool. Stockh.*, 32 : 41.
- EVANS, F. G. 1939. *The morphology and functional evolution of the atlas-axis complex from fish to mammals*, en *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 39, 2 : 29-104.
- EWING, M. 1952. *The Atlantic ocean basin*, en MAYR ET ALII, *The problem...* : 87-91.
- FEJÉRVÁRY, G. J. 1917. *Anoures fossiles de couches préglaciaires de Püspökfürdő en Hongrie*, en *Földtani Közlöny*, 48.
- 1923. "*Ascaphidae*" a new family of the tailless Batrachians, en *Ann. Mus. Nat. Hung.*, 20 : 178-181.
- 1918. *Über die rudimentären Rippen der anuren Batrachier*, en *Verh. Zool. bot. Ges. Wien.* 68 : 114-128.
- FERRUCLIO, E. 1949. *Descripción geológica de la Patagonia*. II. Buenos Aires.

- FRENGUELLI, J. 1940. *Viaje a las zonas central y andina de Patagonia septentrional*, en *Rev. Mus. La Plata*, n. s., 1939 : 53-76.
- 1950. "Ichnites" en el Paleozoico superior del oeste argentino, en *Rev. Geol. Arg.*, 5: 136-148.
- FRIANT, M. 1944. *Caractères anatomiques d'un batracien oligocène de la Limagne*, le "*Prodiscoglossus vertaizoni* nov. gen. nov. spec.", en *Comp. Rend. (Hebd. Scan.) Acad. Sci. Paris*, 219 : 561-564.
- GADOW, H. 1897. *On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota*, en *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, 187 : 1-57.
- 1909. *Amphibia and Reptiles*. London.
- GINÉS, 1958. *Representantes de la familia "Pipidae" (Amphibia Salientia) de Venezuela*, en *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 28, 49 : 5-18.
- GREEN, T. L. 1931. *On the Pelvis of the "Anura": a Study in Adaptation and Recapitulation*, en *Proc. Zool. Soc. London* 1931 : 1259-1260.
- GREGORY, J. T. 1950. *Tetrapods of the Pennsylvanian nodules from Mazon Creek Illinois*, en *Am. Jour. Sci.*, 248 : 833-873.
- GRIFFITHS, I. 1954. *On the "otic element" in Amphibia Salientia*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 124, 1 : 34-49.
- 1956. *Status of "Protobatrachus massinoti"*, en *Nature*, 177 : 342-343.
- 1959. *The phylogeny of "Sminthillus limbatus" and the status of the "Brachycephalidae" (Amphibia, Salientia)*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 132, 3 : 457-485.
- GROEBER, P. 1942. *Rasgos geológicos generales de la región ubicada entre los paralelos 41 a 44 y entre los meridianos 69 a 71*, en *An. 1^{er}. Congres. Panam. Ing. Minas y Geol.*, 1, 2 : 368-379. Santiago.
- 1954. *La serie "andesítica" patagónica. Sus relaciones, posición y edades*, en *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 9, 1 : 39-42.
- HAUGHTON, S. H. 1931. *On a collection of fossil frogs from the clays at Banke*, en *Trans. Roy Soc. S. Afric.*, 29, 3 : 233-249.
- HECHT, M. K. 1959. *Amphibians and reptiles*, en Mc. GREW, P., *The geology and paleontology of the Elk. Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming*, en *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 117, 3 : 130-146.
- HODLER, F. 1949 a. *Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel and Urostyl bei den Anuren. Ein Beitrag zur Reutung des anuren Amphibientypus*, en *Rev. Suisse Zool.*, 56, 4 : 749-790.
- 1949 b. *Zur Entwicklung der Anurenwirbelsäule. Eine morphologisch-entwicklungs-physiologische Studie*, en *Rev. Suisse Zool.*, 56, 2 : 327-330.
- HOFFSTETTER, R. 1945. *A propos de deux fossiles des Phosphorites du Quercy "Enigmatosaurus" Both. (G. de Stefano 1903) et "Amphignatodon" sp. J. Piveteau, 1927*, en *Bull. Soc. Géol. France*, 51^{ème}. sér., 15, 4-5-6 : 167-169.
- HOJGAARD, M. 1934. *Undersogelser over Spring paddeyngels Muligheder for Fuglespredning*, en *Videns. Medd. naturh. Fören. Kjob.*, 98 : 169-196.

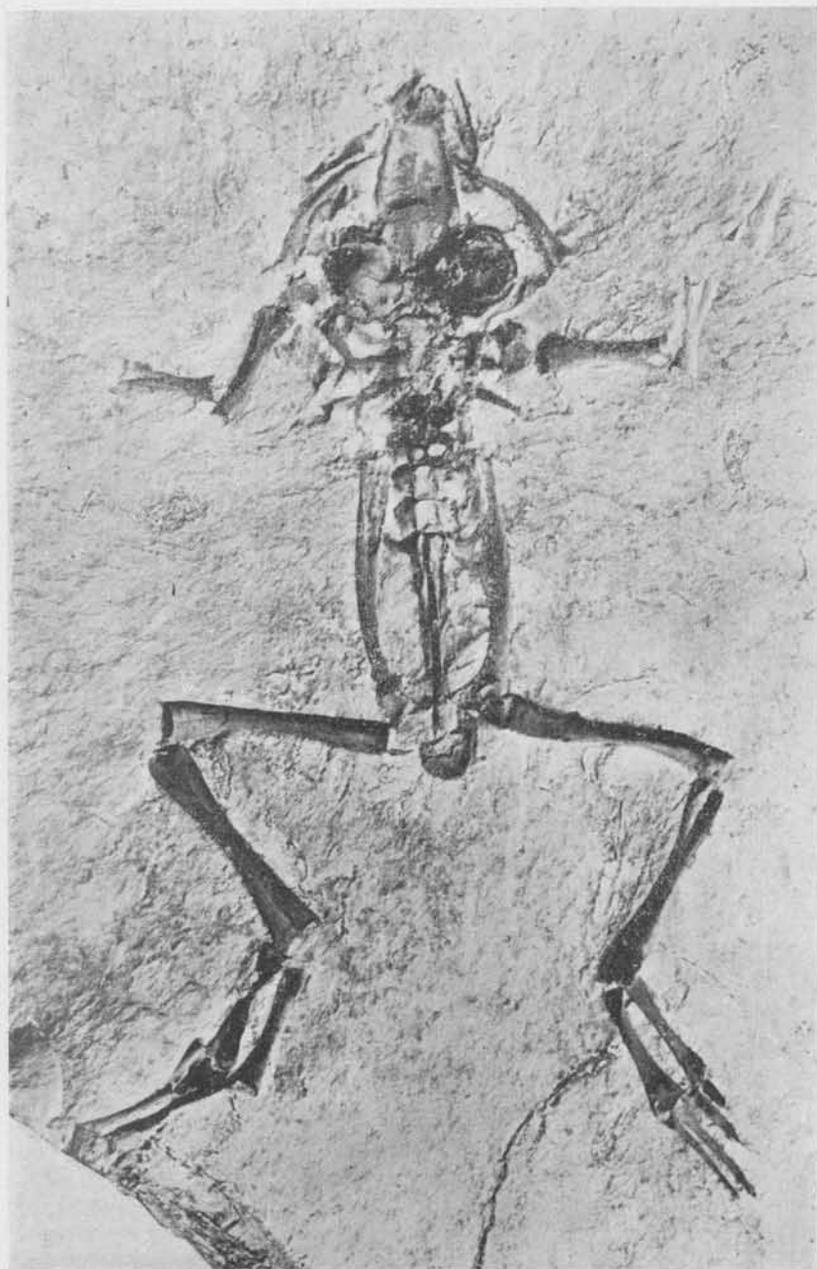
- HOWES, G. B. 1886. *On some abnormalities of the Frog's vertebral column*. "Rana temporaria", en *Anat. Anz.*, 1, 11 : 278-281.
- 1893. *Notes on the variation and development of the vertebral and limb skeleton of the Amphibia*, en *Proc. Zool. Soc. London* 1893 : 19.
- AND RIDEWOOD, W. 1888. *On the carpus and tarsus of the Anura*, en *Proc. (Sci. Meet.) Zool. Soc. London* 1888 : 141-182.
- HUENE, F. VON. 1954. *Die natürliche Art. grundlegender Stammesentwicklung der Tetrapoden*, en *Paläont. Zeits.* 28, 3-4 : 178-188.
- KALIN, J. VON. 1946. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen*, en *Bull. Soc. Frib. Sci. Nat.*, 37, 1942-44 : 135-175.
- KELLOG, R. 1932. *Mexican tailless amphibians in the United States National Museum*, en *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 160.
- KOTTHAUS, A. 1933. *Die Entwicklung des Primordialcraniums von "Xenopus laevis" bis zur Metamorphose*, en *Zeits. wiss. Zool. Leipzig*, 144 : 510-572.
- KUHN, O. 1941. *Die eoazänen Anura aus dem Geiseltale nebst einer Übersicht über die fossilen Gattungen*, en *Nova Acta. Leop. Carol. Halle. N. F.*, 10, 11 : 345-376.
- LAURENT, R. 1948. *L'ostéologie des batraciens dans ses rapports avec le systématique*, en *Compt. Rend. 13e Congr. Int. Zool. Paris* : 372-374.
- LUTZ, B. 1947. *Trends towards non-aquatic and direct development*, en *Copeia*, 1947 : 242.
- 1949. *A ontogenese dos anfíbios anuros e a evolução terrestre dos vertebrados*, en *Bol. Mus. Nac. R. de Janeiro (N.S.) Zool.*, 91.
- MAC BRIDE, E. W. 1932. *Recent work on the development of the vertebral column*, en *Biol. Rev.*, 7, 2 : 108-148.
- MARELLI, C. A. 1927. *Una interesante anomalía por sacralización coxígea del batracio "Calyptocephalus Gayi" D. y B.*, en *Rev. Chil. Hist. Nat.* 31 : 237-240.
- MARSH, O. C. 1887. *American Jurassic mammals*, en *Am. Jour. Sci.*, 33 : 327-343.
- MATTHES, E. 1934. *Giannesorgane Geruchsorgan (Amphibia und Reptilia)* : 892-921 en *Handb. vergl. Anat. Wirb.* 2, 2 : 879-986.
- 1915. *Climate and Evolution*, en *Am. Acad. Sci. N. York*, 24 : 171-318.
- MAYR ET ALII. 1952. *The problem of land connections across the South Atlantic, with special reference to the Mesozoic*, en *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99, 3.
- METCALF, M. M. 1940. *Further studies on the Opalinid ciliate infusorians and their hosts*, en *Proc. U. S. Mus.*, 87 : 465-634 (nº 3077).
- MILLARD, N. 1941. *The vascular anatomy of "Xenopus laevis"*, en *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 28, 5 : 387-439.
- 1949. *The development of the venous system of "Xenopus laevis"*, en *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 32, 1 : 55-99.
- MIRANDA RIBEIRO, A. DE. 1926. *Notas para servirem ao estudo dos "Gymnobatrachos" brasileiros*, en *Arch. Mus. R. de Janeiro*, 27 : 1-227.

- MOODIE, R. L. 1912 a. *The Pennsylvanian Amphibia of the Mazon Creek, Illinois, Shales*, en *Kans. Univ. Sci. Bull.*, 6 : 323-359.
- 1912 b. *An American Jurassic frog*, en *Am. Jour. Sci.*, ser. 4, 34, 201 : 286-288.
- 1914. *The fossil frogs of North America*, en *Am. Jour. Sci.*, ser. 4, 38 : 531-536.
- MOOKERJEE, H. K. 1931. *On the development of the vertebral column of Anura*, en *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 219 : 165-195.
- NEWTN, D. R. 1949-50. *A contribution to the study of fore limb eruption in metamorphosing Anura*, en *Proc. Roy. Soc. London*, 119 : 643-658.
- NICHOLS, G. C. 1915. *A note on the urostyle (os coccygeum) of the Anurous Amphibia*, en *Proc. Zool. Soc. London* 1915 : 239-242.
- NIEDEN, F. 1923. *Das Tierreich. Amphibia. Anura I*. Berlin und Leipzig.
- NOBLE, G. K. 1922. *The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature; their bearing on classification and phylogeny*, en *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 46 : 1-78.
- 1924. *A new spadefoot toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the "Pelobatidae"*, en *Amer. Mus. Nov.*, 132 : 1-15.
- 1925. *An outline of the relation of ontogeny to phylogeny within the Amphibia. I-II*, en *Amer. Mus. Nov. N. Y.*, 165 : 1-17; 166 : 1-10.
- 1926 a. *The pectoral girdle of the Brachycephalid frogs*, en *Am. Mus. Nov. N. Y.*, 230.
- 1926 b. *The importance of larval characters in the classification of South African Salientia*, en *Am. Mus. Novit. N. Y.*, 137 : 1-10.
- 1930. *The fossil frogs of the Intertrappean beds of Bombay, India*, en *Am. Mus. Novit. N. Y.*, 401.
- 1931 (1954, 2nd ed.). *The biology of the Amphibia* N. York.
- NOPCSA, F. 1930. *Notes on "Stegocephalia" and "Amphibia"*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 1930 : 979-995.
- ORTON, G. L. 1952. *Key to the genera of tadpoles in the United States and Canada*, en *Am. Midl. Nat.*, 47 : 382-395.
- 1953. *The systematic of vertebrate larvae*, en *Syst. Zool.*, 2 : 63-75.
- 1957. *The bearing of larval evolution of some problems in frog classification. (Symposium: Problems in Salientian phylogeny)*, en *Syst. Zool.*, 6, 2 : 79-86.
- PARKER, G. H. 1896. *Variations in the vertebral column of "Necturus"*, en *Anat. Anz.*, 11.
- PARKER, H. W. 1929. *The fossil frogs from the lower Miocene of Europe*, en *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4, 10a. ser. : 270-281.
- 1934. *A monograph of the frogs of the family "Microhylidae"*, en *Brit. Mus. Nat. Hist. London*.
- PARKER, W. K. 1876; 1882. *On the structure and development of the skull in the Batrachia*, en *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1876 : 625-648; 1882 : 1-266.

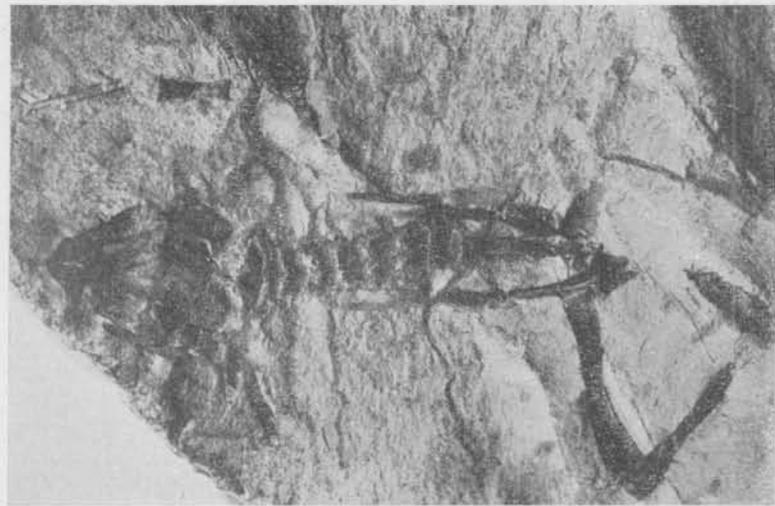
- PATERSON, N. F. 1939. *The head of "Xenopus laevis"*, en *Quart. Jour. Micr. Sci. London*, 81, 2 : 161-234.
- PATERSON, W. K. 1945. *The skull of "Hymenochirus curtipes"*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 115 : 327-354.
- 1949-50. *The development of the inner ear of "Xenopus laevis"*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 119 : 269-291.
- 1951-52. *The nasal cavities of the toad "Hemipipa carvalhoi"*. *Mir. Rib. and other Pipidae*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 121 : 381-415.
- 1955. *The skull of the toad "Hemipipa carvalhoi"* *Mir. Rib. with remarks on the other Pipidae*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 125 : 223-252.
- PATTERSON, B. 1951. *Early Cretaceous mammals from Northern Texas*, en *Am. Jour. Sci.* 249 : 31-46.
- PETERSEN, C. S. 1946. *Estudios geológicos en la región del río Chubut Medio*, en *Bol. Dir. Gral. Min. Geol.*, 59-
- PIVETEAU, J. 1927. *Etudes sur quelques amphibiens et reptiles fossiles*, en *Ann. Paléont. Paris*, 16 : 57-97.
- 1937. *Un amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et la évolution des Amphibiens Anoures*, en *Ann. Paléont. Paris.*, 26, 3-4 : 133-177.
- 1955. *Traité de Paléontologie. Anoura*. 5 : 250-274.
- POWER, J. H. 1929. *Recent advances in our knowledge of the South African Amphibia*, en *S. Afri. Jour. Sci. Cape Town*, 26 : 470-480.
- PROCTER, J. B. 1921. *On the variation of the scapula in the Batrachian group "Aglossa" and "Arcifera"*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 1921 : 197-214.
- RAICHOUDHURY, D. P. and DAS, B. K. *Observations on the malformations in the common Bengal toad, "Bufo melanostictus"*, en *Anat. Anz.*, 71.
- REIG, O. A. 1956. *Los anuros del Matildense. En STIPANIC, P. N. y O. A. REIG, El complejo porfírico de la Patagonia extraandina y su fauna de anuros*, en *Acta Geol Lill.* 1 : 185-297.
- 1958. *Proposiciones para una nueva macrosistemática de los anuros. (Nota preliminar)*, en *Physis*, 21 : 109-118.
- RIDEWOOD, W. 1897. *On the development of the vertebral column in "Pipa" and "Xenopus"*, en *Anat. Anz.*, 13 : 359-376.
- 1901-2. *Abnormal sacra in edible frog ("Rana esculenta"), and one in the common frog ("Rana temporaria")*, en *Proc. Linn. Soc. London*, 1901-2 : 46-47.
- RINGUELET, R. A. 1957. *Biogeografía de los Arácnidos Argentinos del Orden Opiliones*, en *Contr. Cient. Fac. Cien. Ex. y Nat. Bs. As. Ser. Zool.* 1, 1 :
- RITLAND, R. M. 1955. *Studies on the post-cranial morphology of "Ascaphus truei"*. *I. Skeleton and spinal nerves*, en *Jour. Morph.*, 97 : 119-177.
- ROMER, A. S. 1945. *Vertebrate Paleontology*. Chicago.
- 1952. (Discusión del trabajo de Colbert, 1952), en MAYR et alii. *The problem...*

- ROVERETO, C. 1914. *Los estratos araucanos y sus fósiles*, en *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Bs. As.*, 25 : 1-247.
- RUSCONI, C. 1932. *La presencia de anfibios ("Ecaudata") y de aves fósiles en el piso Ensenadense de Buenos Aires*, en *An. Soc. Arg.*, 113 : 145-149.
- RYKE, P. A. J. 1953. *The ontogenetic development of the somatic musculature of the trunk of the aglossal anuran "Xenopus laevis" (Daudin)*, en *Acta Zool. Stockh.*, 34 : 1-74.
- SANDER, O. 1953. *A new species of toad, with a discussion of morphology of the bufonid skull*, en *Héropelologica*, 9, 1 : 25-47.
- SCHAEFFER, B. 1949. *Anurans from Tertiary of Patagonia*, en *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 93, 2 : 45-68.
- SEBRA, S. N. 1949. *On the homology of certain elements in the skull of "Bufo regularis" Reuss (Salientia)*, en *Proc. Zool. Soc. London*, 119 : 633-641.
- and MICHAEL, M. 1957. *The development of the skull, visceral arches, larynx and visceral muscles of the south african clawed toad, "Xenopus laevis" (Daudin) during the process of metamorphosis (from stage 55 to stage 66)*, en *Verh. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. Natuurk.*, 2, 51, 4.
- SIMPSON, G. G. 1940. *Review of the mammal bearing Tertiary of South America*, en *Proc. Am. Phil. Soc.* 83, 5 : 649-709.
- 1943. *Mammals and the nature of continents*, en *Amer. Jour. Sci.* 241 : 1-31.
- 1952. *Probabilities of dispersal in geologic times*, en MAYR et alii, *The problem...* : 163-176.
- SLABBERT, G. K. and MAREE, W. A. 1945. *The cranial morphology of the "Discoglossidae" and its bearing upon the phylogeny of the primitive Anura*, en *Ann. Univ. Stellenbosch*, 23 A, 2-6 : 91-95.
- STEPHENSON, E. M. 1951. *The anatomy of the head of the New Zealand frog, "Leiopelma"*, en *Trans. Zool. Soc. London*, 27 : 255-305.
- 1952. *The vertebral column and appendicular skeleton of "Leiopelma hochstetteri" Fitzinger*, en *Trans. Roy. Soc. New Zeal.* 79, 3-4 : 601-613.
- STEPHENSON, N. G. 1951. *On the development of the chondrocranium and visceral arches of "Leiopelma archeyi"*, en *Trans. Zool. Soc. London*, 27, 2 : 203-251.
- STOCK, J. H. 1957. *The pycnogonid family "Austrodecidae"*, en *Beaufortia*, 68, 6.
- STREMMER, A. 1920. *Ueber die durch Bandverknöcherung hervorgerufene proximale Verschmelzung der Mittelhand oder Mittelfussknochen eines Reptiles*, en *Archiv. Biontologie*, 4 : 141-144.
- TAYLOR, E. H. 1938. *A new anuran amphibian from the Pliocene of Kansas*, en *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 25, 18 : 407-419.
- 1941. *A new anuran from the middle Miocene of Nevada*, en *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 27, 1 : 61-69.
- 1942. *Extinct toads and frogs from the upper Pliocene deposits of Meade County, Kansas*, en *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 2, 10 : 193-233.
- TOIT, A. L. DU. 1937. *Our wandering continents; an hypothesis of continental drifting*. Edinburgh.

- VIDAL, L. M. 1902. *Nota sobre la presencia del tramo Kimeridgense en el Montsech (Lérida), y hallazgo de un batracio en sus haldas*, en *Mem. Real. Acad. Cien. Barcelona*, 4 : 263.
- VILLIERS, C. G. S. DE. 1924. *On the anatomy of the breast-shoulder-apparatus of "Xenopus"*, en *Ann. Trans. Mus.*, 10, 4 : 197-211.
- 1929. *The comparative anatomy of the breast-shoulder apparatus of the three aglossal anuran genera: "Xenopus", "Pipa" and "Hymenochirus"*, en *Ann. Trans. Mus.*, 13, 1 : 37-68.
- 1934. *Some points in the anatomy of "Microbatrachela capensis" Hewitt, and their bearing upon the question of phylogenetic neoteny*, en *S. Afr. Jour. Sci. Johannesb.*, 31 : 406-414.
- WALKER, C. F. 1938. *The structure and systematic relationships of the genus "Rhinophrynus"*, en *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 1938 : 372.
- WATSON, D. M. S. 1940. *The origin of frogs*, en *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 40, 1 : 195-231.
- WEITZEL, K. 1938. *"Propelodytes wagneri", n. gen. n. sp., ein Frosch aus dem Mitteleozän von Messel*, en *Notizbl. Ver. Erdk. Darmstadt*, 5, 19 : 42-46.
- WEGENER, A. 1924. *The origin of continents and oceans*. N. York.
- WOLTERSTORFF, W. 1885-87. *Ueber fossile Frösche, insbesondere das Genus "Palaeobatrachus"*, en *Jahrb. Abh. natur. Ver. Magd.*
- ZAHARESCO, V. 1935. *Recherches anatomiques et morphogéniques sur les variations numériques de la colonne vertébrale chez la grenouille ("Rana esculenta")*, en *Ann. Sci. Univ. Jassy*, 20 : 370-405.
- ZANGERL, R. and DENISON, R. H. 1950. *Discovery of early Cretaceous mammals and frogs in Texas*, en *Science*, 112, 2898 : 61.
- ZWEIFEL, R. G. 1956. *Two Pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms*, en *Am. Mus. Novit.*, 1762.

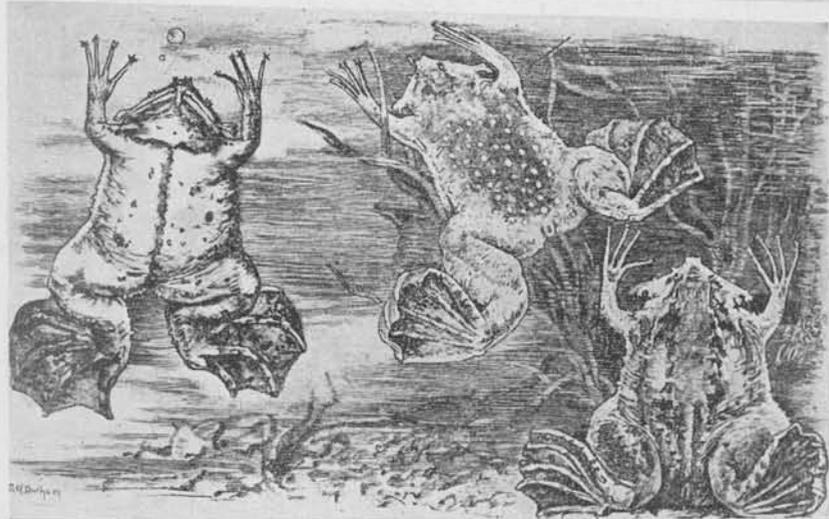
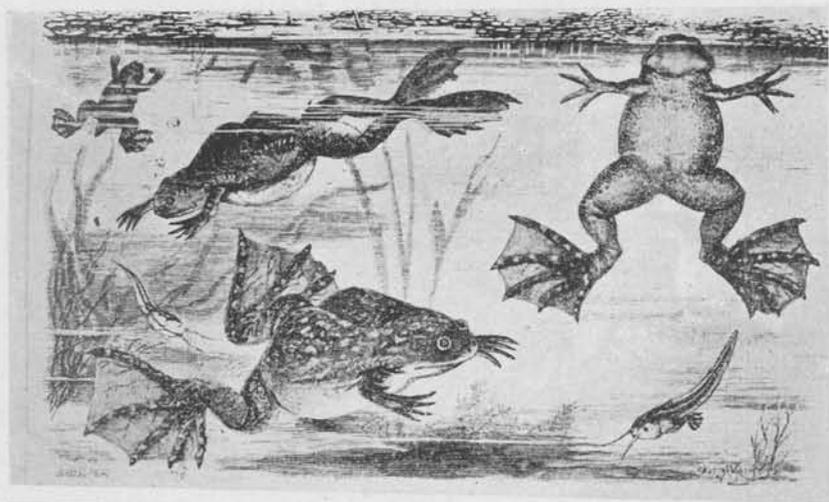


Fotografía del tipo de *Shelania pascuali*, n. gen., n. sp. N° P. V. L. 2186. Aprox. $\times 2,7$.



Derecha : Impresión del ejemplar N.º P. V. L. 2187 de *Stelania pascualli*, n. gen., n. sp. Aprox. $\times 2,5$.

Izquierda : Idem. N.º P. V. L. 2188 de *Stelania pascualli*, n. gen., n. sp. Aprox. $\times 1,2$



Principales representantes vivientes de la familia *Pipidae*. Arriba: *Xenopus laevis*, de África. ejemplares adultos y renacuajos. Abajo: Varios ejemplares de *Pipa pipa*, del N. de América del Sur. Extraído de Gadow, 1909.