

NUEVO MATERIAL DE « VIERAELLA HERBSTII » REIG.

REINTERPRETACION DE LA RANITA LIASICA DE LA PATAGONIA
Y CONSIDERACIONES SOBRE FILOGENIA Y SISTEMATICA
DE LOS ANUROS

POR RODOLFO M. CASAMIQUELA *

ABSTRACT

The paper begins for a critical analysis on the Holotype of *Vieraella herbstii* Reig, exhumed from Liassic beds of the province of Santa Cruz (Patagonia). Next it follows with the study of the counterpart of that original impression, collected during the summer of 1963, few meters near the first discovery. Thus, the author reviews 11 characters, missinterpreted, or not correctly designed, and 14 not considered in the original description of the Holotype, before proceeding to the analysis of the new specimen. This one brings together 32 different observations. According to all that, he places *Vieraella* in the vicinity of *Notobatrachus*, as a second genus of the family *Notobatrachidae*. Next, the writer is dealt with problems of macro systematic and after a succinct revision of the real affinities between the entities integrating the suborder *Amphicoela*, *Aglossa* and *Archaeobatrachia sensu* Reig (1959), he arrives to a new re-arrangement, proposed in an informal way. The author speaks furthermore of «paleo-anurans» and «neo-anurans» for referring to the respective members of both suborders, nomenclature of a great practical interest. The third main respect concerns to problems of phylogeny and, apart introductory and general considerations, specially on the *moments* of appearing of the different groups and the value of certain larval characters, includes a special point for the signification of *Protobatrachus* and a second for the relations between Anurans and Urodeles. The paper is completed with a pair of supplements, the former a critical note on the work of Hecht of 1962-63, and the latter other of similar nature on the paper of Griffiths of 1963.

* División Paleontología Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

I. INTRODUCCION

Vieraella herbstii Reig es el más reciente —y sensacional— de una serie de felices hallazgos de anuros fósiles en capas cenozoicas y mesozoicas de la Argentina. El ejemplar único sobre el que fuera establecida la nueva forma fue hallado —de manera casual— por Juan Carlos Viera, uno de los integrantes de la expedición geopaleontológica que, encabezada por Rafael Herbst (ambos del Instituto Miguel Lillo, de Tucumán), realizara estudios en el área de la estancia Roca Blanca), al sur del río Deseado (Santa Cruz), durante el verano de 1961.

Su interés fundamental reposa en la circunstancia de haber sido exhumado de terrenos de edad liásica (meso a supraliásica), edad absolutamente bien establecida sobre la base de consideraciones geológicas y paleontológicas por el propio Herbst (*vide* su noticia de 1961) y sobre la que no es posible insinuar dudas (*cf.* Hecht, 1963); casualmente la estratigrafía de esa área, de gran interés paleontológico, se conoce en el presente de manera muy ajustada, gracias a los trabajos (aunque fundamentalmente todavía inéditos) de una serie de geólogos y paleontólogos durante los últimos años. Todo ello equivale a decir que, con *Vieraella*, estamos en presencia del anuro más antiguo —con mucho— de todos los conocidos hasta el presente. *Notobatrachus degiustoi* Reig (1957; Casamiquela, 1961 *b*), de la misma región, resulta sólo escasamente más moderno, ya que, según las últimas conclusiones de las labores de campaña del verano pasado, es probable que las capas del denominado “Matildense” (Stipanovic, 1957) a que pertenece, tengan en realidad una edad mesojurásica *stricto sensu* (doggeriana) y no suprajurásica (*fide* Herbst, *teste*) como se pensara en un primer momento.

En un brevísimo trabajo, Reig (1961) ilustró y dio la descripción sucinta de la nueva forma, para la que señaló dubitativamente —hasta el descubrimiento de nuevos materiales más completos— mayores afinidades con los *Archaeobatrachia* que con los *Amphicoela* (de su propia nomenclatura: *vide* Reig, 1958; Casamiquela, 1961 *a*), aunque dejando constancia de la posibilidad de que incluso pudiera tratarse del representante de una nueva familia *Vieraellidae* de este último suborden. De cualquier modo, *Vieraella* quedaba, como se ve, completamente desvinculado de los *Notobatrachidae*.

Para llegar a estas conclusiones —en cuya significación es innecesario detenerse— se basó en la presencia o ausencia de ciertos carac-

teres fundamentales surgidos de su análisis, a saber: (1) ausencia de exposición lateral (en norma dorsal) del esfenetmoides, visible en cambio en *Notobatrachus*; (2) ausencia de proceso anterior (para los nasales) en el maxilar y falta de contacto entre nasales y maxilares, a diferencia de todos los anuros conocidos, salvo los discoglósidos (?); (3) presencia de un cuadrado-yugal, que descarta a los leiopelmátidos; (4) “rasgos generales de la arquitectura osteocraneana”, que recuerda a los discoglósidos (aunque en otra parte subraya “un cierto parecido entre *Vieraella* y *Notobatrachus* en la forma general del cráneo”); (5) existencia de una neta separación entre el cúbito y el radio, a diferencia de *Notobatrachus* y de todas las restantes formas conocidas; (6) ausencia aparente de un prepollex, presente en cambio en *Notobatrachus*.

De estos caracteres, como se aprecia, tres son negativos, circunstancia que, dadas las condiciones de preservación de la pieza, sumadas a su pequeñez y, desde luego, su unitariedad, los convierten en por lo menos peligrosos como para ser utilizados en calidad de argumento decisivo en el balance clasificatorio. A esto debe agregarse que el primero —aun real— no tiene valor si se recuerda que en mi trabajo especial sobre *Notobatrachus* (1961 *b*) dejé expresamente establecido que dicha exposición del esfenetmoides se producía únicamente por desplazamiento de ambas mitades laterales del hueso¹ (separado, como en *Leiopelma* y *Phrynomerus*, *fide* Wagner, 1934; De Villiers, 1930).

Consideraciones de esta clase me indujeron a solicitar personalmente al profesor Reig, en préstamo por breve lapso, el pequeño ejemplar único de *Vieraella* para su observación directa. Los resultados de esta primera revisión rápida fueron tan singulares —y tan importantes—, que pensé en principio darlos a conocer como *addenda* a un trabajo que, sobre materiales de *Shelania*, elaboraba yo por aquellos días (1962). No obstante, el descubrimiento de nuevos materiales de esta última forma hizo que demorara la publicación de dicho trabajo

¹ « Otro aspecto de la morfología endocraneana que resulta aclarado con los nuevos materiales es el de la forma y disposición de los esfenetmoides. Reig los ha ilustrado divididos en sus dos porciones contralaterales a ambos lados del parasfenoides — tal como se muestran en el tipo y en otros ejemplares — aunque subrayando la posibilidad de una situación artificial por aplastamiento. *Que esta interpretación es verdadera se echa de ver* », etc. Y más adelante: « Debe modificarse, sí, como vimos, la disposición de los esfenetmoides, huesos laterales que *en posición normal no se aprecian en vista dorsal* ». (Ob. cit., 43 y 45).

hasta el presente año. Y esa demora resultó afortunada, en definitiva, ya que, entretanto (presente verano) tuve ocasión de visitar personalmente el yacimiento original de *Vieraella* y de rescatar allí —merced a una fortuna realmente excepcional— no ya un nuevo ejemplar de dicha forma, sino directamente la OTRA MITAD de la laja que encierra al espécimen tipo! En la expedición aludida fui acompañado por el propio Herbst y Bonaparte (paleontólogos ambos del Instituto Miguel Lillo), y Archangelsky, paleobotánico de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Fuerza es decir que sin la guía de aquel especialista, y amigo, no me habría sido posible dar con el sitio exacto del hallazgo original, en cuyas vecindades se produjo el segundo comentado.

El análisis del nuevo material corrobora en lo fundamental las conclusiones preliminares a que aludiera *supra* (presentadas como informe del contrato especial que me vincula a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata), pero no obstante ello, la calidad superior de algunos de sus rasgos hace que se completen y aun reinterpreten ciertos aspectos. Para controlarlos debidamente solicité a las autoridades del Instituto Miguel Lillo la correspondiente venia para reestudiar, durante una visita realizada a Tucumán en julio del presente año, el ejemplar tipo de la rana que me ocupa. Agradezco especialmente el interés de las autoridades de dicha institución tucumana.

Quiero presentar hoy el resultado de la labor crítica realizada; pero antes de entrar en ello debo señalar todavía que una primera revisión crítica de esta clase fue tentada ya por Max Hecht, paleontólogo norteamericano que nos visitara durante el año 1962. Acerca de ella ha publicado hasta el momento de escribir estas líneas sólo algunas referencias incidentales (1963), pero está anunciando un trabajo específico sobre el tema. De manera que el conocimiento de la morfología de *Vieraella herbstii*, tan interesante por su antigüedad, ha de recibir aportes prácticamente decisivos.

Mi agradecimiento a los investigadores citados *supra*, particularmente Herbst, ha de hacerse extensivo al geólogo Casas (de Yacimientos Petrolíferos Fiscales) y a todos los miembros del personal científico y técnico de Y.P.F. que tuvieron vinculación con la expedición del pasado verano, amén del personal de la División Paleontología Vertebrados, del Laboratorio de Fotografía y de Biblioteca, respectivamente, de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Un reconocimiento especial merece la labor del dibujante contratado

por dicha institución, geólogo Cayetano Freile, a cuyo cargo estuvieron los minuciosos dibujos del tipo de *Vieraella*, y de su contraparte, que ilustran el presente trabajo. Una buena fotografía debo al señor Eduardo García, técnico preparador de la División Paleontología Vertebrados.

II. ANALISIS DEL MATERIAL

I. ANÁLISIS CRÍTICO DEL HOLOTIPO, Nº P.V.L. 2 2488.

En primer lugar debo advertir que el dibujo proporcionado por Reig en su nota no responde a la realidad, según puede apreciarse claramente a través del material iconográfico que acompaño (*vide* figs. 1 y 2 y láms. I a IV). En segundo lugar, señalar que —debido a una falsa interpretación de las condiciones de fosilización del esqueleto, parcialmente conservado en su estructura y sólo parcialmente en su impresión dorsal— varios de los elementos analizados y utilizados en la diagnosis y clasificación originales han sido erróneamente identificados; a saber:

(1) La morfología del elemento interpretado como un nasal en el dibujo no es real; es una ilusión óptica originada en la diferencia de planos entre un hueso anterior —real, es decir, conservado como tal— y la impresión de un segundo, posterior. Por otro lado, como aquél está situado en un plano superior (es decir, más cercano al observador) y la otra parte del esqueleto se ha impreso dorsalmente... resulta en realidad corresponder a la cara VENTRAL del cráneo en vez de a su cara dorsal (recuérdese que, dado el tamaño del anuro en estudio, el espesor de su cráneo no ha de haber sobrepasado el milímetro!). Con toda seguridad se trata, pues, de un prevómer ("vómer") —notablemente parecido, por cierto, al identificado con mucha reserva como tal en *Notobatrachus* en mi estudio ya citado: "En cambio se ve bien, por delante, en un plano superior del cráneo situado simétricamente con respecto a la línea media, una estructura par, en forma de V dirigida hacia atrás, con la cual coincidiría centralmente el parasfenoides, y cuyo brazo o ala izquierda, curvada suavemente, se despliega hacia el costado para articular, en una superficie bastante larga, con otro elemento óseo apenas visible. Dada la situación

* Laboratorio de paleontología de vertebrados del Instituto Miguel Lillo de Tucumán.

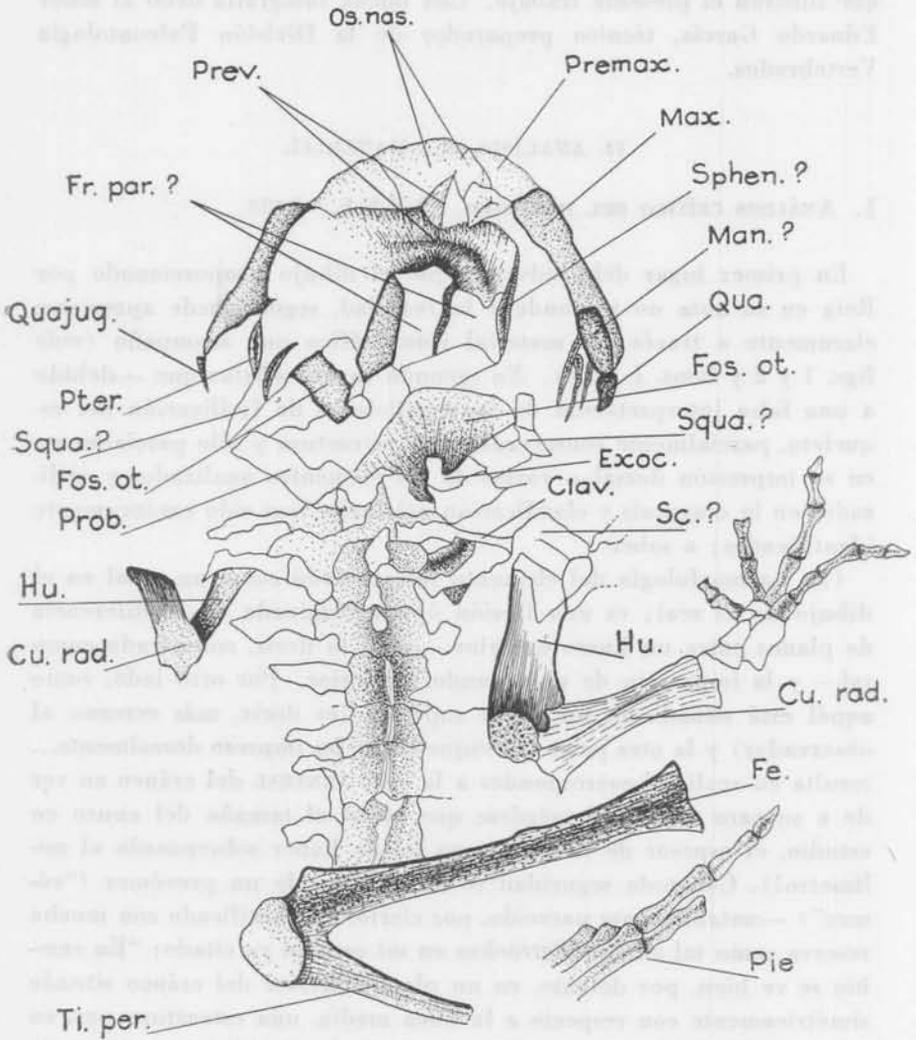


Fig. 1. *Vieraella herbstii* Reig. Dibujo esquemático del tipo (nº P. V. L. 2488) muy aumentado ($\times 4,6$). Cayetano Freyle del.

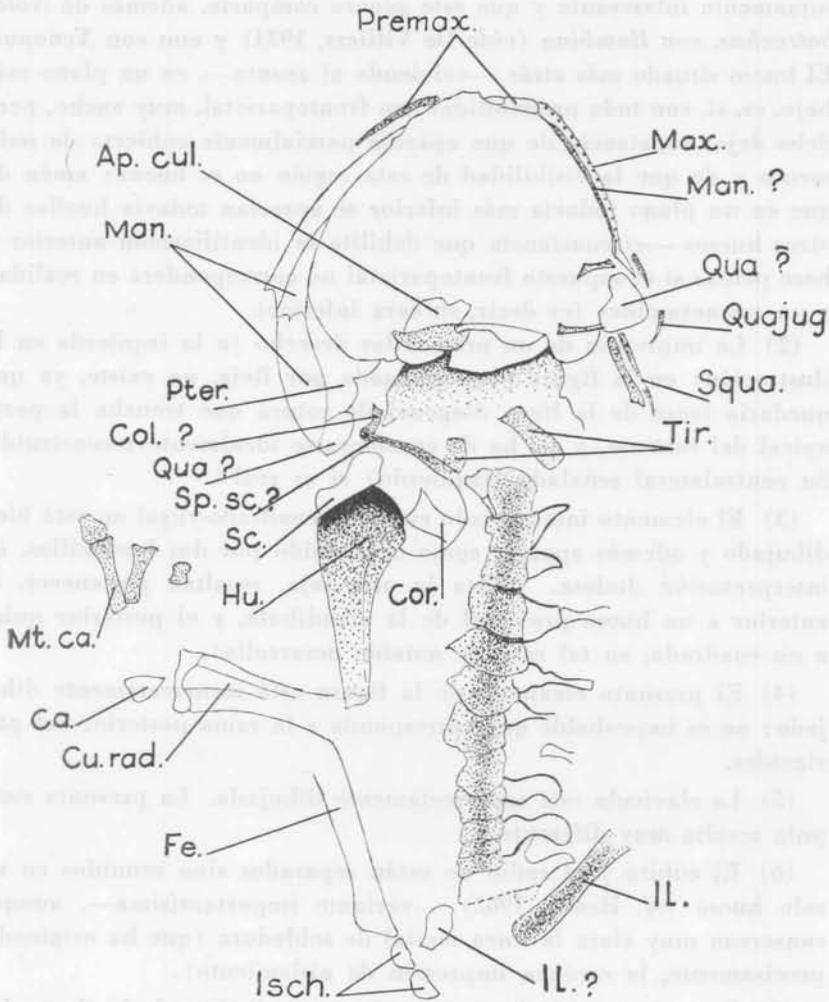


Fig. 2. — *Vieraella herbstii* Reig. Dibujo esquemático del n° M. L. P. 64-VII-15-1 muy aumentado ($\times 4,6$). Cayetano Freyle del.

del hueso descrito, en primera instancia puede ser interpretado como un vómer (prevómer), pero de disposición más semejante a aquella de los laberintodontes que a aquella de los anuros." (Casamiquela, 1961 b, 42). Por lo tanto, el prevómer en *Vieraella* es impar, rasgo sumamente interesante y que este género comparte, además de *Noto-batrachus*, con *Bombina* (vide De Villiers, 1934) y aun con *Xenopus*. El hueso situado más atrás —volviendo al asunto—, en un plano más bajo, es, sí, con toda probabilidad, un frontoparietal, muy ancho, pero debo dejar constancia de que aparece parcialmente cubierto de sedimento y de que la visibilidad de esta región no es buena; amén de que en un plano todavía más inferior se aprecian todavía huellas de otros huesos —circunstancia que debilita la identificación anterior y hace pensar si el supuesto frontoparietal no corresponderá en realidad a un esfenetmoides (es decir, su cara inferior).

(2) La impresión de un premaxilar derecho (a la izquierda en la ilustración) en la figura proporcionada por Reig, no existe, ya que quedaría fuera de la línea diagonal de rotura que troncha la parte apical del *rostrum*, y así ha de considerarse idealmente reconstruida. Su contralateral señalado (izquierdo) sí es real³.

(3) El elemento interpretado como un cuadrado-yugal no está bien dibujado y además aparece como constituido por dos huesecillos, de interpretación dudosa. (Vista la otra laja, resultan pertenecer, el anterior a un hueso proximal de la mandíbula, y el posterior quizá a un cuadrado, en tal caso de notable desarrollo).

(4) El presunto escamoso de la figura está incorrectamente dibujado; no es improbable que corresponda a la rama posterior del pterigoides.

(5) La clavícula está incorrectamente dibujada. La presunta escápula resulta muy diferente.

(6) El cúbito y el radio no están separados sino reunidos en un solo hueso (cf. Hecht, 1963) —variante importantísima—, aunque conservan muy clara la línea mesial de soldadura (que ha originado, precisamente, la errónea impresión de aislamiento).

(7) La estructura de la mano es bastante distinta de la ilustrada; si bien el número de huesecillos carpianos visible es difícil de establecer, su disposición no responde exactamente a la realidad, ya que

³ Debo señalar que, a esta altura, de la impresión del hueso puede inferirse un ensanchamiento muy importante del maxilar, que sería buen indicio, precisamente, de puente para su reunión con el nasal.

en verdad aparecen dispuestos en tres hileras⁴, que constan de uno o dos (radial y ulnar) la primera, dos la segunda (*medialia*), mucho más grandes, y dos o tres pequeños la tercera; por lo tanto, no es posible decir nada en favor de una eventual coalescencia de elementos o en contra de ella. En cuanto a las falanges, hay que agregar el inicio de una segunda en el dedo III; además es muy claro que la conservada para el dedo II no es terminal (por su sección subrectangular) y por lo tanto es necesario contar también aquí con una nueva falange. Es decir, que la fórmula falangeal quedaría como sigue: 2-2-3-3, la normal, por lo tanto, para todos los anuros. Lo mismo puede decirse para el largo relativo de los dígitos, ya que el IV se muestra claramente como el más desarrollado; a él lo sigue el III y luego el V; el II, como de regla, es el más corto. No hay prepollex.

(8) De las costillas libres son claras las correspondientes a las vértebras tercera y cuarta del lado izquierdo (del observador), aunque es muy probable que exista el inicio de otra, del lado derecho ahora, a la altura de la segunda vértebra. En el dibujo de Reig figura esta última con un signo de interrogación y en el texto correspondiente se habla siempre de "costillas libres", sin especificar el número de pares; no obstante, éste (tres pares) figura en la diagnosis sin otra reserva que aquella de la posibilidad de existencia de un número todavía mayor.

(9) En cuanto a la columna vertebral, seccionada —como ha apuntado Reig— por detrás de la octava vértebra presacra debido a la situación artificial de uno de los fémures, ya he tenido ocasión de decir que si bien las cinco primeras vértebras se conocen a través de su impresión dorsal (son claramente visibles, en las tres primeras, las impresiones triangulares correspondientes a la sección del relleno de los huecos dejados por las espinas neurales), las tres restantes se han conservado en su estructura original, es decir, por lo menos los cuerpos vertebrales restan intactos. Desde luego, permiten una visión VENTRAL de la columna, del mayor interés si se recuerda que sólo desde esta vista es posible apreciar la condición relativa de los centros.

(10) El húmero del lado derecho está incompletamente dibujado; el dibujo del cúbito-radio, articulado, es incorrecto.

(11) Del tibio-peroné (a todas luces un solo hueso) es visible una porción mayor que la dibujada; revela ser notablemente grácil y, en apariencia, corto.

⁴ Evidentemente, la morfología del carpo recuerda a la presente en *Leiopelma hochstetteri* (vide E. M. STEPHENSON, 1952, fig. 6).

Aparte de todo lo dicho es necesario subrayar que no todos los restos presentes en la muestra han sido ilustrados o individualizados, y que aun en aquellos que lo han sido faltan ciertos detalles importantes, a saber: (1) La presencia de osificaciones en la región nasal (Os. nas.⁵). (2) La presencia de una impresión a la derecha de la correspondiente al frontoparietal (sphen.) y que podría corresponder a un esfenetmoides, o quizá aun al palatino desplazado. (3) Por delante de la región auditiva (del lado izquierdo) es visible la rama anterior del pterigoides, que se adosa por dentro al maxilar (pter.). (4) Una impresión en forma de segmento de arco, aislada, a la izquierda del extremo caudal del maxilar (Quajug.) del lado izquierdo, corresponde a un arco cuadrado-yugal, muy delicado. (5) En el piso de ambas cápsulas óticas existe una foseta (gemela) diagonalmente alargada (Fos. ot.). Además, hay otros elementos de dicha región. (6) La región posterior del cráneo está hundida artificialmente. (7) Por detrás y fuera de la región ótica, del lado izquierdo (siempre para el observador), hay una estructura estiliforme (Squa.?), dirigida diagonalmente hacia afuera, y que se identifica con la contralateral correspondiente al elemento interpretado como escamoso por Reig (y que puede corresponder, bien a este hueso, bien al pterigoides). (8) A ambos lados del cráneo, a continuación de la cápsula ótica, se aprecian sendos elementos identificables con los exoccipitales (Exoc.). Parecen huesos bien desarrollados. (9) En esta misma área (a la izquierda), desvinculada de la base del cráneo, se aprecia una impresión oscura (Prob.), larga y rectangular, identificable. (10) Siempre del lado izquierdo del observador es visible la porción proximal de un cúbito-radio (Cu. rad.), con línea de soldadura longitudinal (cubierto por el sedimento), vinculado con la impresión parcial, descendente, de un húmero (Hu.). (11) En la porción superior derecha de la impresión correspondiente al fémur es evidente otra que podría haber sido dejada por un hueso largo (¿tibio-peroné?). (12) En el otro extremo del fémur, una impresión ancha corresponde a la porción proximal, articulada, de un tibio-peroné (Ti. per.). (13) Casi en el extremo de éste, caudalmente, hay un huesecillo no identificado. (14) En la columna vertebral, hay que agregar todavía que: (a) Las cinco primeras vértebras presacras se evidencian como delicadamente imbricadas; puede reconstruirse que en cada par la posterior se insi-

⁵ Las abreviaturas entre paréntesis corresponden a las utilizadas para identificar a los elementos enumerados, en el dibujo de la figura 1.

núa dentro de la anterior y asciende así anteriormente a un plano más ventral. (b) De las tres restantes, la circunstancia de su conservación real, apuntada más arriba, permite apreciar una línea sagital correspondiente a una ranura del hueso y, en fin —detalle importantísimo— la casi absoluta seguridad de una cavidad anterior de los cuerpos, hecho que (si no perdemos de vista toda la evidencia reunida con respecto al carácter de los centros en los anuros primitivos), habla no ya de PROCELIA (cf. Hecht, 1963) sino directamente de ANFICELIA. Esta idea parece confirmarse por la presencia, en el 5º centro, de un conillo de sedimento en la cara posterior, lo que hablaría precisamente de la presencia de un hueco posterior. Los cuerpos han de haber sido achatados dorso-ventralmente. (15) A la derecha de la columna, en fin, en un plano casi vertical con respecto al observador (lo que dificulta su observación), se aprecian las impresiones de elementos (Pie) correspondientes a un pie: la porción distal de cuatro metápodos y dos dígitos (¿4º y 5º?), que retienen, respectivamente, parte de tres falanges y dos falanges.

2. ANÁLISIS DE LOS NUEVOS RESTOS, N.º M.L.P. 6 64-VII-15-1

Como ya he dicho, se trata de la contraparte de la misma laja ⁷ que contiene a los materiales originales. Como en el caso anterior, en el presente se han conservado impresiones e incrustaciones, que en parte corresponden a aspectos ventrales y en parte a aspectos dorsales, de la morfología de *Vieraella herbstii*.

Pueden apreciarse:

Cráneo. (1) Para comenzar, el contorno escutiforme del cráneo, similar al de *Notobatrachus*. (2) La impresión del premaxilar del lado izquierdo (Premax. ⁸) —izquierdo—, con apariencia de alvéolos visibles. (3) La impresión del premaxilar derecho; ídem (Premax.) (4) La porción ósea dentaria, destruida dorsalmente, con todos los alvéolos a la vista y algunos dientes seccionados (17 en conjunto), del maxilar (Max.) derecho. (5) Por el lado interior de este hueso, otro elemento (Man. ?), que ha de corresponder más probablemente a la mandíbula que a la rama anterior del pterigoides; incluso —aunque muy proble-

⁶ División Paleontología Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

⁷ Correspondiente a una toba de grano fino, muy silicificada.

⁸ Las letras entre paréntesis corresponden a las utilizadas para identificar a los elementos enumerados, en el dibujo de la figura 2.

máticamente— podría tratarse del contrafuerte interno del propio maxilar. (6) La impresión de un segmento de arco (Quajug.), breve y delicado, desprendido hacia el extremo caudal maxilar derecho (lado derecho, siempre para el observador). Corresponde seguramente al arco cuadrado-yugal, elemento del mayor interés. (7) Una impresión (Man.), ancha y curva, del lado izquierdo, a continuación de la correspondiente al maxilar. Corresponde fundamentalmente a la mandíbula, hueso que revela así estar constituido por dos piezas (por lo menos), una proximal breve y una distal mayor, separadas por un tabique transversal (es decir vertical en el hueso en posición). Este último detalle es de extrema importancia por repetirse en *Notobatrachus* (cf. Casamiquela, 1961 b, 45). La mandíbula revela haber sido edéntula. (8) En la región proximal (Pter.) dicha impresión se confunde con otra, que corresponde al inicio de la rama anterior del pterigoides izquierdo. Del pterigoides se conservan además la región proximal de la rama interna y de la posterior, hasta la región cuadrática. No se observa claramente impresión correspondiente al cuadrado, pero quizá le corresponda una marca triangular, posterior (Qua.). (9) Del lado derecho, es probable que una breve impresión contralateral, calciforme, con la punta hacia delante y fuera, corresponda al mismo hueso (Qua.). (10) Una prolongación ósea en el ángulo posterior derecho (Squa.) del cráneo, que se dirige hacia atrás y fuera, corresponde seguramente a la rama caudal del escamoso. La impresión de la rama interna se confunde con la región ótica. (11) Una impresión en la región central posterior del cráneo (Ap. cul.) parece corresponder al inicio de la apófisis cultriforme del parasfenoides; su cuerpo se confunde, igualmente, con una serie de otras impresiones y de restos óseos conservados, de la región ótica y parieto-temporal. (12) (Esqueleto hiobranquial. Hacia atrás de esta última área, en plena región occipital, dicho conjunto de impresiones y huesos *desciende* hacia el atlas. Caudalmente, las láminas óseas están interrumpidas por la impresión de un par de huesecillos (Tir.) falangiformes, cortos y robustos, expandidos moderadamente en ambos extremos, y que se sitúan diagonalmente por delante del atlas. Corresponden a los procesos póstero-medianos, o procesos tirohiales del hiodes, o simplemente tirohiales. Aparecen bastante separados entre sí, rasgo que tiene, sin duda, relación con el desarrollo de la laringe. Puede tratarse de un carácter específico, o bien meramente sexual (vide N. G. Stephenson, 1951). (13) En la porción caudal-ótica del lado izquierdo del cráneo aparece una huella unguiforme (Col.), breve, dirigida hacia fuera y atrás. Por su ubicación topo-

gráfica podría tratarse de un opérculo (o de la porción osificada de la columela, ya que es quizá demasiado larga y estilizada para tratarse de aquel elemento).

Cintura escapular. (14) Por detrás de la impresión unguiforme mencionada se conserva parte de la escápula del lado izquierdo (Sc.), con saltaduras. Está ubicada diagonalmente, más separada del eje columnar hacia atrás. Se conserva perfectamente todo el borde anterior y la porción contigua, prácticamente idénticos a los correspondientes de la escápula de *Notobatrachus*. (15) La impresión del tirohial izquierdo está, a su vez, interrumpida por una impresión delgada, aparentemente de forma de S estirada, que surge hacia fuera y delante, y que se identifica a primera vista con una clavícula (Sp.sc.?). No obstante, como en el esqueleto del tipo (es decir, la otra mitad) está presente la verdadera clavícula de este lado (izquierda), transversal con respecto al eje columnar, esta idea debe ser abandonada. Como la impresión es profunda, quizá haya sido dejada, en realidad, por un hueso chato, encajado por el borde (y luego seccionado) en el sedimento (¿una supraescápula?). De cualquier modo, es un serio toque de alarma en cuanto al peligro de la interpretación de este tipo de restos, que combinan las impresiones con la presencia real de huesos. (16) En posición, además, asoma, a la altura de la contactación de los centros vertebrales 2º y 3º (Cor.), el extremo distal del coracoides, ensanchado. Es imposible inferir la morfología de su borde anterior, pero nada se opone a que poseyera una "quilla" semejante a la típica de este hueso en *Notobatrachus* (*vide* Reig, 1957, fig. 12; y Casamiquela, 1961 b, figs. 8, 9 y 10).

Miembro anterior. (17) Articulando con la escápula y el coracoides, en un nivel inferior al de aquel hueso (roto), surge hacia atrás la impresión del húmero izquierdo (Hu.), que articula con el cúbito-radio correspondiente. El húmero, de modelo generalizado, presenta una fuerte cabeza, aparentemente FACETADA, y se angosta distalmente. La impresión del cúbito-radio (Cu. rad.) conserva un claro indicio de sutura sagital, sobre todo a partir de la mitad del hueso. (18) Del carpo (Ca.) es prácticamente imposible decir nada. Sólo es clara la impresión del huesecillo más externo de la primera hilera, de forma aparentemente triangular. Luego se aprecian las impresiones de tres metacarpianos, correspondientes a los dígitos III y IV, éste con una falange y aquél con el inicio de otra. A la izquierda de la mano, anticipada, se conservan las impresiones asociadas de una falange ungueal y otra contigua. (19) A la derecha, a lo largo de las primeras cuatro

vértebras, hay una gran impresión, sub-paralela a la columna, que es imposible de interpretar.

Columna vertebral. (20) Se conserva prácticamente la mitad VENTRAL de los cuatro primeros centros vertebrales. A partir de ellos sólo restan impresiones, en secuencia algo confusa. (21) Hay nueve vértebras presacras presentes, desplazadas hacia la izquierda (desde luego artificialmente) a partir de la 6ª. Aparecen como imbricadas, es decir cada centro un poco por debajo del anterior en la serie (impresión que podría deberse a arqueamiento vertical artificial de la columna). (22) El centro del atlas demuestra poseer forma de URNA (con base menor caudal). (23) La vértebra sacra conserva la apófisis articular del lado derecho (derecha), escasamente expandida y de borde curvo; no alcanza a contar con el íleon, rotado hacia la izquierda distalmente. Dicha apófisis lateral resulta muy semejante a las presentes en *Notobatrachus* (vide Reig, 1957, fig. 3). (24) Se cuentan siete impresiones laterales del lado derecho, correspondientes a diapófisis, dirigidas levemente hacia atrás a partir de la 4ª. Parece ser que la que emerge de la 4ª vértebra articula con una costilla. La penúltima ya anticipa el modelo de la apófisis sacra, es decir se ensancha terminalmente y se dirige un poco más hacia atrás que las restantes. (25) Aparentemente hay restos de hueso conservado en la 9ª vértebra, cuya cara articular posterior impresiona al observador como cónvaca. (26) La 10ª vértebra (1ª postsacra) emite una apófisis articular (del lado derecho por lo menos), acuminada, que va a contactar con el íleon (desplazado). Idéntica circunstancia se da en algún caso de *Notobatrachus* (vide Reig, 1957, fig. 10), si bien en esta forma corresponde a una vértebra post-sacra aislada y en la presente nada puede decirse de ello, ya que prácticamente el centro está ausente. (27) No es posible decir nada, pues, del urostilo, que se presenta —quizá falsamente— como segmentado y corto.

Cintura pelviana. (28) Es muy probable que el sacro contactara con el íleon hacia la mitad del desarrollo de este hueso. (29) Del íleon (derecho) sólo se conserva la impresión correspondiente a la parte mesial (II.). El hueso ha sufrido rotación caudal hacia la izquierda, y así desaparece por debajo de la columna. (30) A la izquierda, a la altura de la impresión posterior del urostilo, hay una impresión del íleon izquierdo, muy breve (II.?). (31) Se advierten, a la izquierda, dos impresiones muy hondas, de forma de ampolla, que corresponden a los isquiones (Isch.).

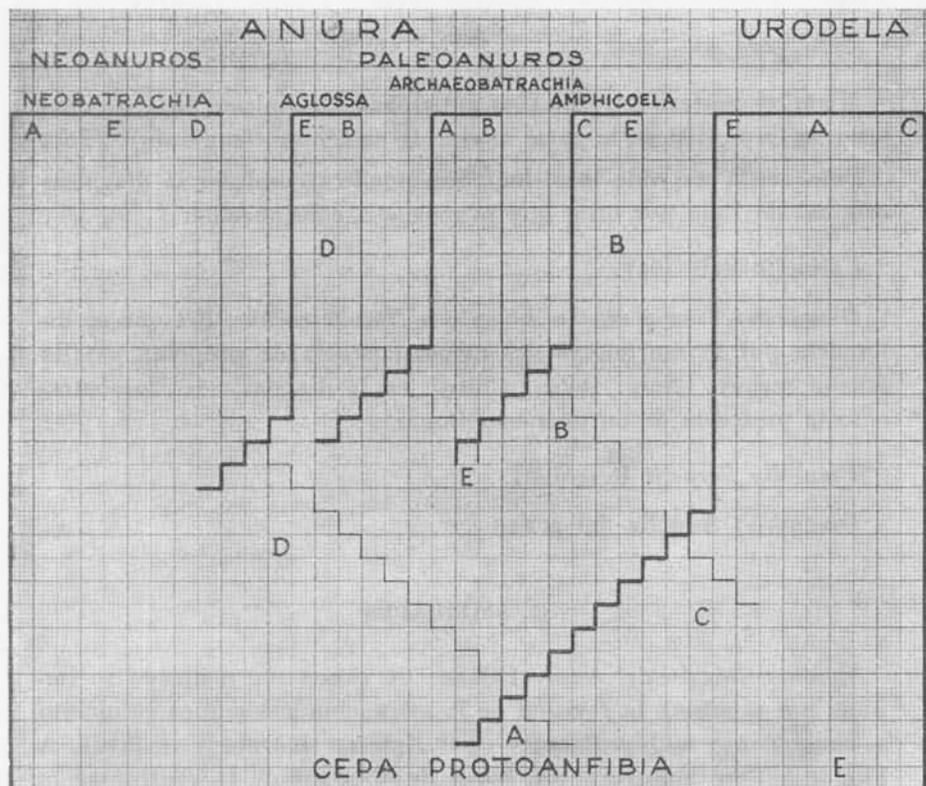


Fig. 3. Anuros y urodelos. Relación filogenética esquemática (Corregido de Casamiquela, 1961 b).

Expresamente se ha utilizado un esquema geométrico sobre papel cuadrículado. En él las hileras horizontales sugieren **COLECCIONES MULTIFORMES** de individuos (traducidas en taxones de jerarquía diversa) en evolución frontal (es decir contemporáneas). Las bases en zig-zag de las columnas verticales que culminan en los distintos grupos actuales se hunden diagonalmente en la cepa común protoanfibia sólo para traducir didácticamente — y esquemáticamente — la posibilidad potencial de que cualquier individuo (o taxón) de cualquiera de las columnas a cualquier nivel (es decir en cualquier momento de la evolución del grupo) conserve caracteres de cualquier otro individuo (o taxón) de dicha cepa ancestral. Tal concepto se ejemplifica por medio de las letras mayúsculas A, B, etcétera. Su posición en la cepa o en las columnas representa a los individuos (o taxón), y así un carácter, o un grupo de caracteres A, de la cepa protoanfibia puede aparecer separadamente en los **FRENTES** (colecciones) actuales de neobatracios y urodelos, por ejemplo; B, ser común a arqueobatracios actuales y una **LÍNEA** extinguida de anfícelios (sin figurar en la cepa ancestral), etcétera.

El ancho de las columnas está balanceado para indicar idénticas **JERARQUÍAS TAXINÓMICAS** a niveles subordinal e infraordinal en los **ANURA**, aunque es arbitrario en los **Urodela** (y deberá ser ampliado de acuerdo con la jerarquía que se le asigne). En cambio, las separaciones respectivas entre columnas, iguales en el esquema, son arbitrarias y no indican relaciones de paralelismo filogenético o temporales. Las diferentes alturas de las bases de las columnas (en donde se inician las líneas descendentes en zig-zag) sólo expresan relaciones filogenéticas **RELATIVAS** en el tiempo. Así, se entiende que «paleoanuros» y «neooanuros» surgen de una cepa común, pero que de aquéllos los anfícelios lo hacen con anterioridad en el tiempo con respecto a arqueobatracios y aglosos (igualados desde este punto de vista en el esquema, a título provisional), y en cuanto a los «neooanuros», su antigüedad relativa asignada, según surge del cuadro, es meramente especulativa y por lo tanto también arbitraria. Obviamente, la disposición de las columnas indica además las relaciones **LATERALES** supuestas en los distintos grupos: los anfícelios enraizan en la cepa común a los urodelos, los neobatracios en aquella común a los aglosos, y todo el conjunto de «paleoanuros» es, en este sentido, intermedio entre «neooanuros» y urodelos: etcétera.

Miembro posterior. (32) Algo anticipada, del mismo lado, se conserva la impresión de la parte mesial de un fémur (izquierdo). (Fc).

De acuerdo con todo lo dicho, corresponde reemplazar la diagnosis original de Reig por otra, que propongo a continuación.

Vieraella Reig 1961.

Diagnosis: Forma muy semejante a *Notobatrachus*, del que se diferencia por la morfología del carpo, ausencia de preplex y talla mucho menor. (Nota: Debe incluirse en la diagnosis de *Notobatrachus* la presencia de un prevómer impar).

Vieraella herbstii Reig 1961.

Diagnosis: Aquella del género.

III. AFINIDADES

Como corolario del nuevo balance de caracteres realizado se impone por sí misma la revisión de la asignación sistemática propuesta —aunque muy ambiguamente— por Reig en su trabajo reseñado. A ella se refiere nuestro autor, luego de eliminar de la confrontación a notobatrácidos y leiopelmátidos, del modo siguiente: “No es, sin embargo, descartable que este nuevo género pueda referirse al suborden *Amphicoela*, constituyendo una familia *Vieraellidae ad hoc*. Pero es igualmente posible que *Vieraella* deba referirse al suborden *Archaeobatrachia*. Resulta en este sentido muy elocuente el parecido que guarda su cráneo con el de los discoglósidos en la falta de contacto entre nasales y maxilares, la ausencia de *processus frontalis* del maxilar y los rasgos generales de la arquitectura osteocraneana. Pero, lamentablemente, la ausencia de otros elementos diagnósticos hace prematura toda mayor precisión sobre las relaciones sistemáticas de *Vieraella*” (Reig, 1961). Si bien de los párrafos transcriptos no se desprende, como se ve, ninguna conclusión definitiva, es evidente la inclinación del autor por la segunda alternativa, inclinación que se transparenta en varios pasajes del texto.

A la luz del nuevo análisis efectuado se habrá advertido que —desaparecidas las hipotéticas afinidades con *Discoglossus*— todo habla en el sentido de considerar a la forma en estudio como un auténtico miembro de los *Amphicoela*. Un problema diferente es el de su posición dentro de este taxón, pero lo cierto es que de acuerdo con las

semejanzas observadas en (1) contorno general del cráneo; (2) morfología del prevómer; (3) conformación de la mandíbula; (4) construcción (aparente) de la cintura escapular; (5) número y presunto carácter de las vértebras presacras; (6) morfología de las apófisis articulares del sacro; (7) presencia de apófisis laterales en la primera postsacra; (8) presencia de costillas libres; (9) morfología de los isquiones; (10) contactación mesial de los ileones con las apófisis sacras, etc.; la ranita patagónica demuestra estar en las vecindades de *Notobatrachus degiustoi*. De esta forma sólo se diferencia, en verdad, si las observaciones son correctas, por la morfología del carpo y la ausencia de un prepolex, amén de la talla. No obstante, creo que ellas, en el estado actual de nuestro conocimiento, son suficientes como para convalidar la diferenciación genérica establecida por Reig. Pero —provisionalmente—, en cambio, no se justificaría la creación de una familia *Vieraellidae ad hoc*, como postulara aquel autor a título de alternativa. Pienso que lo correcto por ahora es incluir simplemente a la nueva forma patagónica dentro de la familia *Notobatrachidae*, de cuyo género tipo, *Notobatrachus*, se separa por un intervalo geológico no excesivamente grande (Liásico Medio-Superior a Mesojurásico).

Antes de cerrar este punto, breves consideraciones con respecto a las posibles afinidades con los restantes anuros *primitivos* conocidos, a saber los *Leiopelmatidae* dentro de los *Amphicoela*, y los *Aglossa* y *Archaeobatrachia* (*sensu* Reig, 1958). Con los primeros hay, obviamente, un “aire de familia” común (dicho sea en sentido literario), dado sobre todo por la presencia de 9 vértebras presacras y el aspecto general del cráneo —a través del adelantamiento de la región suspensora, rasgo que igualmente comparten los discoglósidos (*cf.* Casamiquela, 1961 *b*, 49)—, pero es en la morfología craneana precisamente en donde encontramos las diferencias mayores: en la presencia de un arco cuadrado-yugal en *Vieraella*, ausente en *Leiopelma* y *Ascaphus*, y en la posesión de un prevómer impar, a diferencia de ambos géneros (pero a semejanza de *Bombina*, *Xenopus*; *vide* De Villiers, 1934). Es suficiente por el momento. En cuanto a los discoglósidos, vinculados con *Vieraella* por el rasgo dicho de la presencia de un prevómer impar, difieren, como es sabido, fundamentalmente del nuevo género por la presencia de sólo 8 vértebras presacras. El mismo rasgo descarta a los aglosos (y a todos los *Neobatrachia*, que tienen todavía un número menor de vértebras presacras), y así, no es necesario entrar en consideraciones acerca del carácter de los centros, etc.

Del mismo modo es posible rechazar —sin esperar al trabajo definitivo anunciado— la reciente reinterpretación de Hecht (1963), en el sentido de considerar a *Vieraella* como una rana “esencialmente moderna”, aunque con costillas libres. De cualquier modo, la labor del investigador norteamericano es sospechosa de ausencia de objetividad (*vide, infra*, cap. VI), y creo que es posible seguir adelante sin peligro. Lo mismo, exactamente, vale para la revaloración de *Notobatrachus*, y remito de nuevo al lector a la crítica aludida (cap. VI).

IV. CONSIDERACIONES SOBRE MACROSISTEMÁTICA

Pero de todo esto se desprende todavía una conclusión de carácter taxinómico de mayor importancia; en efecto, a la luz de la disyuntiva anterior planteada por Reig se impone por lo pronto una pregunta fundamental: ¿es posible que con la interpretación de sólo un par de caracteres pueda transferirse a un género nada menos que de suborden? En otras palabras, ¿son tan escasas las diferencias morfológicas (osteológicas, por lo menos) en que se soporta la diferenciación de los dos macrotaxones en juego? Evidentemente hay algo que falla en todo esto y que —con independencia del grado de VALOR de los caracteres elegidos— induce a reconsiderar por lo pronto el esquema macrosistemático utilizado como patrón.

Reig se guía en dicho trabajo (y yo lo he seguido en mis estudios anteriores) por su propio sistema de ordenamiento de los macrotaxones del orden *Anura* (Reig, 1958), los que, en el sector de nuestro interés, se consignan en el siguiente cuadro:

- Superorden *Salientia*
- Orden *Anura*
- suborden *Amphicoela*
- Familia *Notobatrachidae*
- Familia *Leiopelmatidae*
- Suborden *Aglossa*
- Familia *Pipidae*
- Familia *Paleobatrachidae*
- Familia nueva para *Eoxenopoides*
- Suborden *Archaeobatrachia, nov.*
- Superfamilia A.
- Familia *Discoglossidae*

Familia *Rhinophrynidae*

Familia *Montsechobatrachidae* ?

Superfamilia B.

Familia *Pelobatidae*

Familia *Pelodytidae*¹

Como se advierte, este cuadro descansa fundamentalmente sobre la clasificación de Noble (1931; 1954), sobre la que introduce las siguientes novedades: (1) *Salientia* es jerarquizada a superorden. (2) Se incluye la familia *Notobatrachidae* nov. en el suborden *Amphicoela*. (3) se reúnen las familias *Paleobatrachidae* y una nueva para *Eoxenopoides* en un nuevo suborden que reemplaza en cierto modo a *Opisthocoela*, denominado *Aglossa*. (4) Se crea el suborden *Archaeobatrachia*, con sendas superfamilias, para agrupar a las familias *Discoglossidae* (*Opisthocoela* para Noble), *Rhinophrynidae* (bufónidos para Noble), *Montsechobatrachidae* con dudas (creada sobre *Montsechobatrachus*, del Suprajurásico de España), *Pelobatidae* (miembro del suborden *Anomocoela* para Noble) y *Pelodytidae* (creada sobre *Pelodites*, pelobatínido en la clasificación de Noble).

Noble (1954, 485) basaba su distinción del primer suborden considerado, exclusivamente en el carácter de los centros vertebrales, anficélicos gracias a la particularidad de presentar “interdorsal e intervertebral cartilagosos”. Reig (1958, 110) habla de “remanentes notocordales continuos, de desarrollo pericordal”, y a este carácter agrega los siguientes —aparte del número de vértebras presacras (nueve)—: “costillas libres; escápula corta, sin muesca ventral;

¹ El resto del cuadro es el siguiente :

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 *Phrynomeridae*

Familia *Heleophrynidae*

omosternum ausente; cleithrum grande; 8 huesecillos carpianos; 12-13 pares de nervios espinales; persistencia del nervio suboccipital y de las venas postcardinales; persistencia de músculos caudales e indiferenciación del sartorio con respecto al semitendinoso; apófisis sacras simples y urostilo articulado por un solo cóndilo; tales son los caracteres fundamentales que otorgan a los leiopelmátidos la condición primitiva que señalamos y que los opone a los restantes anuros”.

Reig extrae la mayor parte de esas referencias de los fundamentales trabajos de Stephenson (E. M. y N. G., 1947; E. M., 1952) y Ritland (1955). Pero es quizá en otro trabajo de N. G. Stephenson (1951 a) en donde se establecen de manera más concisa las características anatómicas (y ontogénicas) que singularizan a *Leiopelma* y *Ascaphus*, los dos géneros que constituyen la familia *Leiopelmatidae* (y vide además N. G. Stephenson, 1951 b; 1955; E. M., 1951; 1955). No he de transcribirlas aquí por su extensión, ya que volveré sobre ellas más adelante; baste decir que desde luego confirman y refirman esta separación, aunque desde un enfoque más bien filogenético (en el sentido de una mayor primitividad de estos géneros) que taxinómico —problema que en ningún momento aparece expresamente contemplado.

Ahora bien, ¿estas características de primitividad morfológica y filogenética, indudablemente compartidas por las dos formas de referencia, en realidad “OPONEN a los leiopelmátidos a los restantes anuros”?

Ya he tenido ocasión de referirme tiempo atrás (1961 b) a las investigaciones de De Villiers (1934) y de Slabert y Maree (1945), las que, por cierto, no hablan en el mismo sentido. Por el contrario, una de sus notables conclusiones es que, por lo menos en lo que a la anatomía craneana respecta, para el primero (De Villiers) “*Ascaphus* podría razonablemente ser considerado un discoglósido”, y para los segundos (Slabert y Maree), a la inversa, *Bombina* —uno de los géneros clásicos de discoglósidos— DEBERÍA SER INCLUIDO CON MÁS DERECHO EN LA FAMILIA *Leiopelmatidae* QUE AL LADO DE *Alytes* Y *Discoglossus*! Y agreguemos otras observaciones de Szarki (1951, 145-6) acerca del sistema sanguíneo en *Leiopelma*, para él estrechamente semejante al presente en *Bombina*, hecho que indica “una gran primitividad de los *Discoglossidae* en general”. Y prosigue: “Los siguientes puntos de la anatomía vascular deberían ser especialmente subrayados como comunes a ambos, *Leiopelma* y *Bombina*: el origen de la arteria cóelico-mesentérica, la persistencia en el animal adulto de venas cardi-

nales caudales, el recorrido de la vena facial, el recorrido de la anastomosis venosa en el brazo, la disposición de las venas en el muslo. Todos estos rasgos son probablemente primitivos y por lo tanto indican una gran antigüedad para *Leiopelma* y *Bombina*". Luego de otras consideraciones concluye Szarki: "Parece, por lo tanto, que la presente sistemática de los *Salientia* inferiores, fundada por Noble (1924; 1931) —(por ejemplo dividiendo a esos animales en dos subórdenes: *Amphicoela* —incluyendo sólo una familia, *Leiopelmatidae*, y *Opisthocoela*— incluyendo dos familias, *Discoglossidae* y *Pipidae*)— no puede recibir apoyo desde el punto de vista angiológico. Los *Discoglossidae* parecen estar más cercanamente relacionados con los *Leiopelmatidae* que con los *Pipidae*".

En el esqueleto óseo ha de recordarse la presencia de costillas en el adulto, que *Leiopelma* y *Ascaphus* comparten solamente con los discoglósidos entre los géneros actuales (mientras los pípidos las presentan sólo en estados larvarios; E. M. Stephenson, 1952); la presencia de dos estilos anteriores en el esternón (id); la posesión de un *os parahyoideum*, que *Leiopelma* comparte con *Discoglossus* y *Alytes*² (Trewawas, 1933) ... amén de *Protobatrachus* (Piveteau, 1939); de un remanente falangeal sobre el prepox; y el número y distribución de los carpales (Ridewood y Howes, 1898), rasgos comunes a *Leiopelma* y *Bombina*.

Es decir, un enfoque estrictamente NEONTOLÓGICO que, en cierto modo, explica la disyuntiva presentada desde el paleontológico en cuanto a la asignación real de *Vieraella*.

Naturalmente, este tipo de situaciones da qué pensar, y reedita, aún con más firmeza, el interrogante planteado anteriormente: ¿es correcto el nivel sistemático de SUBORDEN para entidades que pueden ser reunidas por términos, calificables como de pasaje, al nivel genérico? Creo que la respuesta no puede ser esta vez sino negativa. Y como las distinciones FAMILIARES parecen descansar sobre base real³, lo que corresponde es reconsiderar la validez en el plano macrosistemático; en este caso concretamente rebajar la diferenciación subordinal acordada a la familia *Leiopelmatidae* o bien englobar con ella,

² Y, siempre en esta región, es útil recordar con el mismo TREWAWAS el carácter del músculo geniogloso, que «retiene en estas familias la primitiva condición encontrada entre los urodelos».

³ ¿Lo es realmente? Véanse mis anteriores observaciones críticas al respecto (CASAMIQUELA, 1961 b 55).

en el suborden *Amphicoela*, a las restantes formas, a saber la familia *Discoglossidae* y el género *Vieraella*.

Si se reflexiona un instante sobre el problema planteado se cae de inmediato en la cuenta de que las anteriores consideraciones críticas no pueden verse limitadas a los *Opisthocoela*; por el contrario, de modo natural surge la necesidad de una extensión a las entidades, o formas, ubicadas clásicamente —o modernamente— en las vecindades de los discoglósidos —con prescindencia en cierto modo de las asignaciones jerárquicas.

Esas entidades son, ante todo, la familia *Pipidae*⁴, y luego *Paleobatrachus*, *Rhinophrynus*, *Montsechobatrachus* y, por fin, las familias *Pelobatidae* y *Pelodytidae*. En cuanto a la primera entidad, he aquí por lo pronto la apodéctica afirmación de Noble (1954, 486) con respecto a *Pipidae*: “los *Discoglossidae* y *Pipidae* están incuestionablemente relacionados estrechamente”. Ella reposa sobre todo en el carácter de los centros vertebrales, opistocélicos (que explica precisamente su reunión en el suborden *Opisthocoela*); en la cortedad de la escapula; en la posesión de costillas libres (en la larva o el adulto, respectivamente); y en el sistema muscular, que —subraya Noble— “se aproxima estrechamente a aquel de los *Leiopelmatidae*”. Noble, iba, como es sabido, todavía más allá, ya que suponía a los pípidos verdaderos descendientes filogenéticos de los discoglósidos, idea hoy descartada. Ya he tenido ocasión de apuntar en otro trabajo (1961 a, 110) que, sobre la base de las consideraciones expuestas, “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”⁵. Tal interpretación aparecía ilustrada por un árbol filogenético esquemático elaborado sobre la base del propuesto por Slabbert y Maree (Casamiquela, id, 111).

⁴ O mejor la superfamilia *Pipoidea* nov. (vide CASAMIQUELA, 1961 a).

⁵ Esto está confirmado por la condición del músculo geniohioide, que demuestra que «los *Discoglossidae* son más primitivos que los *Aglossa*» (TREWAWAS, 1933). En cambio, un rasgo de mayor primitividad — aparente — de éstos con respecto a aquéllos (y leiopelmátidos) sería el del carácter de la línea lateral, que ha llevado a ESCHER (1925) a apuntar: «Cómo *Hymenochirus* y *Pipa* se acercan a los urodelos en la ordenación de sus líneas sensoriales, son, en lo que respecta a este carácter, los auros más primitivos» (y hay otros rasgos anatómicos que hablarían en el mismo sentido; con respecto al problema de las «quijadas córneas» cf. PARKER, 1876, 626). Pero DE VILLERS, por ejemplo, se inclina a pensar que la presencia de este rasgo en los pípidos es en realidad neofénica (1934, 27).

Y en ese mismo acápite tenía yo ocasión de transcribir aseveraciones de Orton (1957, 83), quien, sobre la base de sus trabajos sobre caracteres larvarios, ahora, incorporaba a *Rhinophrynus* al conjunto, al interpretar a las familias *Pipidae* y *Rhinophrynidae* como “formas terminales de una radiación adaptativa muy antigua que representa el más viejo nivel sobreviviente conocido de la evolución de las ranas”. Lo interesante es que esta ubicación de los rinofrínidos aparece contraprobada por una serie de caracteres morfológicos del adulto, de los cuales el más importante es el de las vértebras, de “potencial” opistocelia, “un estado desde el cual es teóricamente posible derivar en una línea las sólidas vértebras opistocélicas de los *Discoglossidae* y *Pipidae* y en otra línea la estructura de discos libres de los *Criininae* y *Megophrynae*”, según ha escrito Walker (1938, 9), quien concluye: “La aparentemente constante asociación del cuerpo intervertebral con la terminación anterior del centro torna dudoso que pueda haber una cercana relación con aquellos *Salientia* que tienen vertebras procélicas sólidas”. Otros rasgos primitivos que señala el propio Walker son: “la osificación parahioidial y la aparente ausencia de un músculo aductor longus”, y acto seguido recuerda que tal osificación puede presentarse esporádicamente en algunas de las familias “más avanzadas” pero que es constante sólo en los leiopelmátidos y discoglósidos (*vide supra*). Desde luego *Rhinophrynus* presenta igualmente una serie de caracteres de especialización, los que le confieren su situación singular entre los anuros.

La situación de la familia *Paleobatrachidae*, que con *Pipidae* y *Eoxenopoididae* integran el suborden *Aglossa* en el sentido de Reig, tiene estrechos puntos de contacto con la establecida para las últimas revistadas, esto es pípidos (como entidad representativa de la superfamilia *Pipoidea*) y rinofrínidos. Reig recuerda (1958, 112) por lo pronto que “ya Cope había incluido esta última familia [*Paleobatrachidae*] en los *Aglossa*, cosa que también admite Wolterstorff, la máxima autoridad en dicha familia de anuros extinguidos”. No conozco el trabajo de Wolterstorff a que aquel autor se refiere (1929 ?), pero en cambio conozco otras opiniones suyas más antiguas, por las que, si bien acepta “muchos puntos de afinidad con los *Aglossa*, aparece más bien inclinado a aceptar el punto de vista de Boulenger de que *Paleobatrachus* está más cercanamente vinculado con los pelobátidos entre los anuros vivientes”. Ridewood (1897, 118), de quien he tomado los conceptos transcriptos, señala a continuación una serie de caracteres primitivos para *Paleobatrachus*, que lo vinculan con

Pelobates y los pípidos. “*Paleobatrachus* es único entre los *Anura* por poseer las diapófisis de las 7ª, 8ª y 9ª confluentes para formar un disco, perforado por dos forámenes que marcan los límites de las 3 diapófisis. Entre los *Anura* vivientes un sacro múltiple se encuentra solamente en *Pelobates* y *Pipa*, aunque puede existir ocasionalmente en la RANA y en *Bombinator*”... “Hay 8 vértebras libres en *Xenopus*, pero en *Pipa* sólo 7, y las dos primeras indiferenciadas. En *Paleobatrachus* también las primeras 2 vértebras son confluentes, y desde que la 7ª y 8ª entran en la formación del sacro, hay sólo 5 vértebras libres”. Otros caracteres que individualizan a *Paleobatrachus* son: centros vertebrales ora opistocélicos ora procélicos; frontoparietal notablemente osificado, lo mismo que entre los pípidos; escápula (Procter, 1921) igualmente muy parecida a aquella de los representantes de este grupo. Cosa idéntica puede decirse del largo relativo de los dígitos del pie —detalle muy importante— (3º y 4º de largo prácticamente igual) que *Paleobatrachus* comparte con *Pipa*⁶ y *Xenopus* (Ridewood, id. 119). Y en fin, no olvidemos que en las larvas de *Paleobatrachus* y de los pípidos, conocidas fósiles en aquél, es coincidente la presencia de un espiráculo doble.

Como en el caso de *Rhinophrynus*, también en *Paleobatrachus* se observan, desde luego, caracteres de especialización, como la posesión de un doble cóndilo para el urostilo, ausencia de costillas libres, etcétera; pero el balance es favorable para los caracteres de primitividad.

Sólo me resta detenerme ahora, en este rápido vistazo, en las familias emparentadas *Pelobatidae* y *Pelodityidae*. De pasada se ha mencionado ya uno de sus caracteres distintivos: la presencia de un sacro múltiple en *Pelobates*, rasgo que comparte con *Pipa* (es decir, la reunión en ambos de las diapófisis con las vértebras 9º y 10º para formar una hoja articular común para el íleon); además en ambos géneros el urostilo está soldado al sacro⁷; la individualidad de los carpales distales 3 y 4 aproxima *Pelobates* a *Xenopus*, *Pipa* y los *Discoglossidae* (Ridewood, 1897, 121); en *Pelobates* la “esfera intervertebral puede permanecer libre en el adulto, o puede reunirse indiferentemente con la vértebra anterior o posterior, con lo que se

⁶ Para los dígitos de *Pipa* y *Xenopus* vide JUNGENSEN (1891); no hay en realidad un mayor desarrollo del 4º en *Pipa*, como insinúa RIDEWOOD.

⁷ RIDEWOOD (ob. cit., 119, nota) pone en duda la aseveración de COPE en cuanto a la presencia de un sacro monocondilar en *Pipa*. Según NOBLE (1924), *Macropelobates* presenta igualmente sacro monocondilar.

convierten en procélicas u opistocélicas respectivamente” (ibíd.); la musculatura del miembro posterior es de modelo primitivo (Reig, 1958, 113); en fin, *Pelobates* y *Pelodytes* son los únicos géneros en que es visible una reducción de los cuernos anteriores (ceratohiales) del esqueleto hiobranquial que por su intensidad puede ser comparada con la presente en *Pipa* (en el que desaparece del todo en el adulto; id., 117 y lámina 11). Recordemos que algunas singularidades de este esqueleto acercan del mismo modo *Pelobates* y *Pelodytes* a *Bombinator* (id., 116) y, para terminar con esto, que tanto entre los pelobátidos como entre los discoglósidos “la laringe es mucho más dilatada que en la mayor parte de los *Anura* y [donde] la lengua muestra inconfundibles signos de reducción” (id., 116), rasgos que, por cierto, llevan a ambos grupos nuevamente a la vecindad de los *Aglossa*. Como en los casos anteriores, desde luego, hay una serie de caracteres de ESPECIALIZACIÓN (en sentido MODERNO, se entiende), como la ausencia de costillas libres, la presencia de un doble cóndilo articular para el urostilo en los pelodítidos (Zweifel, 1956), etc.; pero otra vez la balanza se inclina del lado de los caracteres dichos primitivos.

Lo interesante es comprobar que esta COMUNIDAD, esta TRANSICIONALIDAD en cierto modo, de caracteres primitivos, fundamentales la mayoría desde el doble enfoque, morfológico y filogenético, no se extienden a otras de las familias⁸ en que clásicamente se divide a los anuros. Y creo que es precisamente a esta altura —si a alguna— en que es aplicable, con mayor objetividad, el calificativo de “oposición” de Reig. Que sean sus párrafos los que definan tal situación (1958, 114): “Las restantes familias de anuros gurdan en común una serie de caracteres de organización, por lo general especializados: vértebras presacras nunca más de 8, normalmente procélicas, aunque a veces con intercentros cartilagosos; musculatura femoral siempre especializada, con el sartorio distinto del semitendinoso y este último generalmente recubierto por el gracilis y el aductor; la escápula siempre con el borde mesial dividido y de mayor longitud que la de la mitad de la clavícula; sacro y urostilo siempre articulados por dos cóndilos; omosternum primitivamente presente; huesecillos carpianos siempre reducidos por anquilosis. Todo ello y su aparición posterior en el registro geológico, constituyen elementos

⁸ Es necesario reconsiderar la significación de los microhílidos, aunque considero exageradas las conclusiones radicales de ORTON (cf. DE VOS, 1935; PARKER, 1934).

bastante concluyentes para que se los considere parte de una radiación independiente de los anuros, posterior a la diferenciación de las familias anteriores”, etc.

Perfectamente de acuerdo con Reig, y subrayemos el aspecto geocronológico del problema, de importancia fundamental, y que retomaré en seguida. Pero antes vaya una proposición, a título todavía cuasi-informal, como consecuencia sintética de todo lo dicho: El orden *Anura* se presenta, a la luz de dichas consideraciones, como integrado por dos grupos fundamentales de unidades familiares, es decir *prima facie* dos entidades SUBORDINADAS A y B; entre estas jerarquías se escalonan desde luego otras intermedias, que para las divisiones establecidas del conjunto A descienden a la categoría de INFRAORDINALES (o aun SUPERFAMILIARES en algún caso, a establecer *a posteriori*). El todo quedaría así, por lo tanto:

Orden *Anura*

Suborden A.

Infraorden *Amphicoela*

Familia *Notobatrachidae* (plus *Vieraella*)

Familia *Leiopelmatidae*

Infraorden *Archaeobatrachia* (Reig)

Superfamilia A.

Familia *Discoglossidae*

Familia *Rhinophrynidae*

Familia *Montsechobatrachidae*

Superfamilia B.

Familia *Pelobatidae*

Familia *Pelodityidae*

Infraorden *Aglossa*

Superfamilia *Pipoidea*

Familia *Pipidae*

Familia *Eoxenopoididae*

Familia *Paleobatrachidae*

Suborden B. (*Neobatrachia* Reig)

Restantes familias.

Los taxones subordinales A y B abarcarían así, pues, un conjunto de PALEO-ANUROS y de NEO-ANUROS respectivamente, denominaciones también informales éstas por el momento. Adviértanse desde ya las ventajas que el nuevo sistema tendría desde el punto de vista meramente pragmático: en mi trabajo de 1961 (b, 159 y 161) — ya adi-

vinada pero no elaborada esta interpretación dualista —, por ejemplo, tuve que hablar de “anuros primitivos”, “anuros primitivos *sensu stricto*”, etc., definiciones nunca del todo satisfactorias.

V. CONSIDERACIONES SOBRE FILOGENIA

Observemos ahora el edificio con otra perspectiva, CRONO-FILOGENÉTICA, si cabe la expresión, es decir filogenética a la luz de los MOMENTOS de aparición de las distintas familias conocidas (o quizá mejor de los distintos TIPOS MORFOLÓGICOS). El criterio aparece introducido por el propio Reig cuando habla de “su aparición bastante posterior en el registro geológico”, según lo transcrito, para basar su diferenciación de los *Neobatrachia*.

A los anuros fósiles del Jurásico argentino (*Notobatrachus* y *Vieraella*) ya me he referido con extensión; hay que agregar a ellos ahora una pequeña ranita del Supracretácico (con toda probabilidad) de la provincia de Salta, un perfecto pipoideo¹. No se conocen otros en el Mesozoico de América del Sur. En América del Norte la situación es diferente y existen documentos paleontológicos que, si bien poco elocuentes, parecen ilustrar la presencia de anuros PRIMITIVOS (paleoanuros) (cf. Reig, 1957, 279-81; Hecht, 1963, 21), un fragmento de húmero asignado a *Eobatrachus* Marsh, y quizá MODERNOS (neoanuros) — esto último con muchísima reserva —, un nuevo húmero referido al nuevo género *Comobatrachus* Hecht (Hecht, id.), todo del Jurásico de Wyoming; y presuntos leptodactílidos (vide Zangerl y Denison, 1950; Paterson, 1956; cf. Hecht, 1963, 21-22) en el Cretácico Medio de Texas. Fuera de América aparecen: un paleoanuro no bien identificado, nominado *Eodiscoglossus santonjae* Vill. (en estudio por Hecht; 1962; y vide 1963) del Jurásico Superior de España Septentrional; un presunto *Archaeobatrachia* (vide Reig, 1957, 279; cf. Hecht, 1963, 20), *Montsechobatrachus*, de la misma edad y la misma región (Lérida); y, en fin, agლოს no del todo interpretados todavía, en el Cretácico Inferior de Israel (Nevo, 1956

¹ Un nuevo género y especie para REIG (1959), pero simplemente una nueva especie de *Exxenopoides* HAUGHTON (1931) (del Cretácico Superior o Paleoceno Inferior africano) para PARODI BUSTOS, KRAGLIEVICH y DEL CORRO (1959). De acuerdo con mi propio análisis del problema, sobre nuevos, magníficos, materiales, creo que son los últimos autores quienes dan en el clavo en cuanto a afinidades — puestos aparte los aspectos formales.

y teste)². En cuanto a *Stremmeia*, del Jurásico africano, los escasos restos óseos a él atribuidos no pertenecerían a un anuro, a estar con lo aseverado por Hecht, quien pudo ver personalmente el material— aunque no lo ilustra (*vide* 1963, 20). Y eso es todo.

En resumen: hasta el Cretácico inclusive la historia de los anuros documenta probadamente³ a representantes de los *Amphicoela*, *Aglossa* y *Archaeobatrachia* de Reig, es decir todos PALEOANUROS. Probablemente el hallazgo aludido del Cretácico de Texas, que comprende fragmentos varios, en mal estado de conservación, pero entre ellos la presencia de fragmentos de cráneos ornamentados (propios en la actualidad de los neoanuros), habrá de modificar a la brevedad este cuadro.

Algunos renglones más para completar este punto con referencia a los nuevos métodos clasificatorios basados en el estudio de los caracteres larvarios. Ya he tenido ocasión de referirme al asunto (Casamiquela (1961 a, 82) y de citar los resultados de trabajos modernos por los que Orton (1953; 1957) ha llegado a la distinción de 4 tipos fundamentales de larvas: “una, considerada la de organización más primitiva, en que entrarían aquellas de los pípidos y *Rhinophrynus*; una segunda para los *Microhylidae*; otra para *Ascaphus* y *Discoglossidae*; y por fin una cuarta en que entrarían todas las familias restantes.”

Aquí la sorpresa la constituye la distinción de los microhílidos (*vide supra*, nota 8 del punto anterior), ya que en lo que a los restantes respecta, todo encaja perfectamente.

Pero señalemos, no obstante, que si bien el estudio directo de las larvas de los anuros parece a primera vista eliminar las interferencias eventuales creadas por la presencia de rasgos neoténicos, de tanta importancia en los anfibios, no sé hasta dónde habrán podido resolver el problema de la “readaptación” particular al medio que Ewer (1960) ha señalado como un segundo camino en la interpretación de los fenómenos “neoténicos” para ciertas formas. Al respecto ha expresado, precisamente (*íd.*, 168-69): “La labor genética moderna ha tendido a subrayar la importancia de los pequeños cambios acumulativos en la evolución y la improbabilidad de que las grandes

² Aparentemente se trata de tres formas distintas de pipoideos.

³ Ya que la interpretación de los materiales del Cretácico de Texas como leptodactílidos no es del todo segura — aunque nadie la ha disentido hasta aquí, que yo sepa.

mutaciones sean plenamente favorables en sus efectos. Este punto está tratado muy competentemente por Ford (1957), a quien se remite al lector para detalles. Si esto es correcto, es improbable que la neotenia pueda ser alcanzada por un solo paso mutacional; es más probable un cambio gradual como resultado de mutaciones acumulativas de efecto pequeño. Hay dos caminos levemente diferentes en que puede ocurrir tal cambio gradual: el primero en lo que podría ser descrito no como que la larva ha devenido sexualmente madura sino como readaptación del adulto al modelo larval de vida, con la consecuente pérdida gradual de cualesquiera de las características que puedan hacerlo menos adecuado al modo de vida larval, o hayan simplemente devenido afuncionales. El resultado será una eliminación gradual de todo aquello que distinguía al adulto de la larva, con la excepción de los órganos reproductores, comportamiento, y posiblemente mayor tamaño". Y concluye Ewer: "Este parece haber sido el camino en que los *Amphibia* han alcanzado la neotenia".

Como se advierte, la tesis sugerida es particularmente importante para nuestro caso y, por lo pronto, cumple en señalarlos prudencia en cuanto a la adopción de los novedosos enfoques clasificatorios.

Pero el trabajo de Ewer tiene para el caso todavía otro interés, porque para ilustrar lo expuesto elige, entre otros, casualmente a *Xenopus*, considerado por todos los autores (*vide* discusión en Casamiquela, 1961 a) como una forma típicamente neoténica en el sentido clásico: "La consideración del anuro secundariamente acuático *Xenopus* cuenta la misma historia. Muchos rasgos de este animal han sido interpretados como neoténicos, por ejemplo la retención de los canales de la línea lateral. De modo similar, en lo fisiológico, las respuestas adaptativas a las hormonas pituitarias posteriores, características de los anuros adultos pero ausentes en el adulto de *Xenopus* (Ewer, 1951). Sin embargo, *Xenopus* se mantiene RANA, no renacuajo, sin cola y con los miembros posteriores aún más desarrollados que los de la mayoría de los *Anura*. En nuestra actual teoría las razones de esto son claras. El adulto ha retornado a su habitat larvario pero, a diferencia de los urodelos, carece de cola y nada impulsado por sus piernas. La presión selectiva hacia una mejor natación puede por lo tanto traducirse sólo en piernas más grandes y palmadas, y *Xenopus* nunca recuperará su cola perdida".

El largo de estas citas tiene su razón de ser, además de su interés para el estudio presente, como he dicho —y su interés general, desde luego—, en su gravitación con respecto a otros problemas vinculados

con la morfología larval y su interpretación. Tal y de candente significación el célebre caso de *Protobatrachus*, que, como es sabido, ha sido reinterpretado modernamente (Griffiths, 1956) como una forma larval en vez de una forma adulta. Y con este tema entramos en un nuevo punto del desarrollo que quiero dar a este trabajo.

1. *Protobatrachus* y el origen de los anuros.

En un par de trabajos anteriores (1961, *a* y *b*) me he ocupado con aspectos relativos a la filogenia de los anuros y, en relación con ellos, he mencionado la interpretación anterior de Griffiths; por ejemplo (1961 *b*, 51): “Griffiths, en un trabajo muy reciente, ha sugerido, sobre la base de sus estudios en la ontogenia de *Megophrys*, que los interrogantes que se plantean en torno a la locomoción y otros aspectos de la morfología particular de *Protobatrachus*, se explican naturalmente si se lo interpreta como una larva fósil. Esta nueva interpretación es muy interesante —concluía—, pero en definitiva, de ser cierta, no cambiaría las cosas: sería la larva del ANURO MÁS PRIMITIVO CONOCIDO”.

De acuerdo; pero de estar en lo cierto aquel autor, ¿qué nos enseña la morfología larvaria del anuro más primitivo conocido? Por lo pronto, algo importante es su comparación (no sé hasta donde intencionada y profunda pues no conozco otras contribuciones de Griffiths al asunto)⁴ con *Megophrys*⁵, el género más primitivo de la subfamilia *Megophryinae* de Noble, que con *Pelobatinae* y *Scoglossinae* integra la familia *Pelobatidae*. Y es innecesario recordar que esta familia es, a su vez, una de las integrantes del conjunto PALEOANURO a que me he referido ya extensamente.

Es decir que, de ser exacta la interpretación de Griffiths, *Protobatrachus* representaría, de cualquier modo, la larva de un paleoanuro, y el hallazgo sería, por lo tanto, coherente con la distinción establecida desde ambos enfoques: morfológico y cronológico.

Pero recientemente se ha presentado una tercera posición: la debemos a Hecht, ya varias veces citado, quien tuvo la ocasión extraordinaria de reexaminar las impresiones en cuestión. A través de su análisis Hecht llega a la conclusión de que *Protobatrachus* es... “un enigma”, y débilmente se inclina a pensar en el inicio de una rama

⁴ Después de escritas estas líneas aparece el gran trabajo de GRIFFITHS (1963) sobre filogenia de los anuros. Lo comento, brevemente, en un apéndice final.

⁵ *Megalophrys auctorum*, incluido *Leptobrachium*; *fid*e NOBLE, 1954.

paralela a la que condujo a los anuros. “La presencia de un frontoparietal e íleon alargado indican afinidades anuras, pero éstas podrían ser explicadas como el resultado de una evolución convergente. La interpretación usual de que *Protobatrachus* representaba una forma saltatoria terrestre no es congruente con la evidencia de una columna vertebral ósea no-rígida, asociada con un sacro débil. Por fin, resta el problema no resuelto de las verdaderas homologías de los tarsales alargados. La identificación de estos tarsales depende del descubrimiento de nuevo material. La clásica presentación de *Protobatrachus* en los libros de texto como una forma sin duda intermedia entre las ranas modernas y los anfibios ancestrales deja de ser una certeza” (1962, 43).

He preferido transcribir estos párrafos porque en ellos se resumen las observaciones críticas fundamentales realizadas por Hecht, a saber, como ya habrá advertido el lector: (1) que la columna es flexible y las apófisis articulares del sacro no están fusionadas a este hueso (*sic!*); textualmente: “En las ranas modernas hay una clara acción de deslizamiento entre el íleon y las adiapófisis sacras (Whiting, 1961) pero tal movimiento no es funcionalmente posible ENTRE LAS DIAPÓFISIS Y EL SACRO, ya que en su lugar se encuentra fusión completa en todas las ranas vivientes” (ob. cit., 42)¡ Y (2) que los tarsales alargados no serían proximales sino distales (y por lo tanto no homólogos de aquellos de las anuros). Además hay otras varias, pero de menor interés para el caso presente (y en parte dudosas). Por fin, no debo olvidar una objeción fundamental para la tesis anterior de Griffiths: el hecho de que —siempre según el investigador reseñado— las impresiones de *Protobatrachus* revelan un esqueleto perfectamente osificado.

Desde luego, es muy difícil abrir juicio sobre esta última evidencia a través de la sola observación de las láminas que debemos a Piveteau; no obstante, de ellas parece no desprenderse dicha conclusión de Hecht de manera tan clara. Y en cuanto al problema de la fusión de las apófisis laterales con el sacro, sí es visible con toda claridad que la línea transversal que Hecht ha interpretado como de separación entre ambos elementos se ha originado simplemente de la diferencia de planos entre las impresiones dejadas por ellos, es decir se trata sólo de una falsa evidencia. Y es que no podía ser de otro modo de acuerdo con toda la información proporcionada por la ontogenia; por el momento me limito a remitirlo a los trabajos fundamentales de Hodler sobre el tema (1949 a y b).

Resta el problema de la identificación de los metápodos, seguramente la más fuerte de las objeciones de Hecht. Pero, aparte de que su crítica no ha conseguido eliminar la posibilidad, avanzada por Piveteau, de que los huesecillos proximales presentes en el tarso de *Protobatrachus* sean realmente sesamoideos (como en algunas ranas modernas), es evidente que su autor no ha comprendido tampoco bien la verdadera significación de ESLABÓN que posee la forma eotriásica comentada. Obviamente como tal, es decir COMO GÉNERO, no puede ser el ancestro de las ranas; no creo que nadie nunca haya pretendido semejante cosa. Pero, en cambio, el valor de eslabón en un sentido mucho más amplio, en el sentido de constituir simplemente uno de los representantes DE LA CEPA ANCESTRAL (un suborden, u orden, por lo menos) de los anuros, resta incommovido — e incommovible.

esta significación de *Protobatrachus* es válida —ya lo dije— también para la interpretación de Griffiths.

De cualquier modo, es interesante analizar de un poco más cerca a *Protobatrachus* como MUESTRA de esa cepa ancestral de los anuros. Aparte del problema del tarso —que, aun en el caso en que la crítica de Hecht hubiese sido certera, revelaría en ella TENDENCIAS evolutivas plenas de potencialidad en el sentido anuro—, un aspecto interesantísimo es el que se refiere a la morfología del oído (medio y externo). Desgraciadamente, Hecht no se ha ocupado con el asunto, sin duda fundamental, en su revisión de *Protobatrachus*, y así resta intacta la interpretación de Piveteau en cuanto a la presencia de un opérculo aislado como todo vestigio de oído medio (y externo) en el fósil malgache. En cambio, Hecht se detuvo en el problema en *Notobatrachus*, forma en la que cree haber observado la presencia de un plectro (lo mismo que en una de las ranas del Jurásico de España, aludida *supra*; *vide* Hecht, 1963, 21). No habiendo podido reexaminar el material original de *Notobatrachus* —en poder de Reig— no abro juicio por ahora sobre este presunto hallazgo de Hecht. Pero en el nuevo material a mi disposición, de impresionante elocuencia en este aspecto, es CLARAMENTE DEMOSTRABLE la ausencia de todo vestigio de columela, y documentaré gráficamente el asunto a su debido momento. Personalmente, todo lo que había creído observar en el oído medio del fósil patagónico es un opérculo —dudoso— (*vide* Casamiquela, 1961 b, 48), estructura también aparentemente visible en los nuevos materiales aludidos.

En dicho trabajo anterior había llegado, con respecto a estos temas,

a una conclusión filogenética perfectamente encontrada con los hechos que la sustentaran y que por lo tanto es necesario enmendar aquí: desde un punto de vista ORTODOXO —diré— en cuanto a la significación de la estructura del oído medio, y con la doble guía de su ausencia en ciertos paleoanuros por un lado, y la posición relativa de la región suspensora por otro, concluía igualmente que: *Protobatrachus* quedaba como ejemplo de la cepa ancestral posible de paleoanuros y neoanuros (Casamiquela, 1961 b, 57). Desde esa posición ortodoxa la contradicción está en el hecho de que, si bien puede constituir la cepa de algunos PALEOANUROS, no puede, en cambio, constituir la cepa de los NEOANUROS, con oído normalmente completo (salvo raras excepciones).

Pero en el presente la posición ortodoxa con respecto a la interpretación del oído en los tetrápodos, ha sufrido serios ataques desde distintos enfoques, y —aunque lejos de haber aclarado definitivamente las cosas— vale la pena detenerse un poco en tales novedades.

Tumarkin (1955), por lo pronto, ha cumplido en llamar la atención sobre la posibilidad de una ausencia de real homología en el origen ontogénico de algunos elementos del oído medio en diversos grupos de tetrápodos; así sucede, por ejemplo, con la placa basal del “stapes” —que si bien coincide en su constante derivación del primordio hioidal, como subraya Tumarkin—, se origina a partir del proceso hioidal en las aves, del proceso cuadrático en los mamíferos y lagartijas, y del proceso dorsal en los urodelos (Tumarkin, ob. cit., 237). Pero el crítico llega más allá todavía; con el antecedente de observaciones de Gaupp transcribe luego parte de las conclusiones de un estudio (inédito por entonces) de Tinne, de la Universidad de Liverpool, sobre anuros, estudio que aporta un enfoque totalmente novedoso: “1. Los huesecillos auditivos surgen de dos fuentes enteramente diferentes. De mis propias observaciones el opérculo y el ‘otostapes’ (placa basal de la columela) son incuestionablemente de origen ótico. La parte mesial de la columela (‘mediostapes’) aparece como una mera excrecencia del ‘otostapes’ y es por lo tanto también de origen ótico. El anillo timpánico y la extracolumela, por el otro lado, parecen originarse del cuadrado. . .

“No puedo encontrar conexión posible en ningún momento durante el desarrollo, entre esta estructura (‘otostapes’ y ‘mediostapes’) y el arco hioideo”.

A ello debe agregarse todavía el hecho —perfectamente probado, por otra parte—, de que, en la ontogenia, la columela de los anuros

aparece ANTES que el cartilago opercular, mientras que la columela de los urodelos lo hace DESPUÉS de haberse originado dicho elemento (*vide* Kingsbury y Reed, 1909; De Villiers, 1934), según señala también Tumarkin.

Es sobre esta base, amén de los datos de orden negativo o problemático, extraídos de la escasa evidencia paleontológica que sobre el oído de los anfibios y reptiles primitivos poseemos hasta el presente, que el autor reseñado elabora su nueva teoría —muy interesante— sobre el origen (diferencial) del oído medio-externo en los distintos grupos fundamentales de tetrápodos. No voy a detenerme en ella aquí, pero sépase que, entre otras cosas, postula la tesis de una ausencia de homologías entre las distintas estructuras de los oídos medio y externo, y por lo tanto de un origen FILOGENÉTICAMENTE (y, desde luego, ontogenéticamente) DIFERENTE en tales elementos —y de los grupos de vertebrados involucrados como poseedores.

El enfoque novedoso de Tumarkin recibe, en cierto modo, completamentación moderna a través del recentísimo análisis de Barry (1963), quien —aparte de coincidir en la crítica de la evidencia en cuanto a la seguridad de la posesión de un oído COMPLETO en los tetrápodos inferiores— subraya, sobre todo, la variabilidad e inconstancia que caracterizan a la presencia de un oído medio-externo en todos los grupos de tetrápodos. Y al decir “grupos”, entiendo —entiende Barry— hablar al nivel de subórdenes y aun categorías inferiores. Es decir, para aclarar esto, que dentro de tales taxones existen, o pueden existir, todas las ETAPAS de integración de dichas estructuras, de acuerdo con las formas (géneros) que se consideren. Y Barry, tácitamente, deja señalada la posibilidad de un origen separado del oído medio-externo (es decir de una adquisición de “grado” semejante de desarrollo), aun para subdivisiones mayores de dichas categorías sistemáticas. Quizá todo esto último sea aventurado, ya que no es posible dudar del origen SECUNDARIO de la ausencia de dichas regiones del oído en muchas formas actuales. Pero es un importante toque de atención.

Por lo pronto sería útil aplicar los nuevos criterios al campo de nuestro interés: los anuros. Para hacerlo, no obstante, es necesario pasar, de inmediato, por sobre un seria crítica levantada por N. G. Stephenson (1951, 245), contra las ideas expuestas de Tumarkin. Stephenson, en efecto, ha señalado un “origen HIOTAL para la prominencia ototoial y el proceso hiobasal” en *Leiopelma*. ¿Invalida esta observación —surgida de un trabajo técnicamente impecable—

a las anteriormente transcriptas de Tinne, *vide* Tumarkin? Quizá no, en particular si recordamos que Stephenson ha trabajado sobre anuros de características morfológicas muy distintas de las presentes en los anuros de TIPO MODERNO —que han de ser, presumiblemente, los utilizados por Tinne en su labor de referencia. Por lo pronto, no invalida a las observaciones críticas del propio Tumarkin con respecto al origen comentado de la placa basal de la columela.

Y, de cualquier manera, la crítica no alcanza para nada a las observaciones revistadas por Barry, de carácter más general.

Si a su sola luz analizamos de nuevo el problema de la ausencia de oído medio y externo en *Protobatrachus*, concluiremos otra vez que nada se opone, desde este nuevo ángulo, a que el anfibio malgache constituya un legítimo representante de la cepa ancestral, multiforme, de los anuros. En cuanto a este grupo en sí, teóricamente nada se opone tampoco, pues —y siempre desde el mismo enfoque— a que los *Amphicoela*, entre los PALEOANUROS, formen parte de la cepa ancestral de los NEOANUROS. Pero claro está que la realidad puede haber sido otra ⁶, a pesar de las posibilidades meramente teóricas, y esto depende en gran medida ahora de las observaciones que puedan hacerse en *Notobatrachus* y *Vieraella* (consideradas, desde luego, como estrechamente emparentadas con los leiopelmátidos), ya que si dicha ausencia resultara CONSTANTE... el asunto cambiaría de aspecto. Por el momento, Hecht tiene la palabra, según su anuncio acerca de la presencia de columela en *Notobatrachus* (y la rana jurásica de España comentada). Espero con sumo interés sus PRUEBAS.

A partir de ellas será oportuno rever la evidencia aportada por el problema del grado de adelantamiento de la región suspensora, a que me referí *in extenso* en mi trabajo citado sobre *Notobatrachus* (1961 b). Recordemos que según dicho criterio (y sobre la base de la morfología PRIMITIVA presente en *Protobatrachus* y sus antepasados anfibios presuntos con respecto a la posición relativa de esta región del cráneo), se hacía dificultosa la posibilidad de una derivación de los NEOANUROS a partir de los PALEOANUROS: agreguemos que el ha-

⁶ El problema, obviamente, se complica con la espinosa cuestión planteada por la significación ontogénica de la ausencia de oído medio en los leiopelmáticos (*plus Bombina* y *Hemisus*), SECUNDARIA para DE VILLERS (1934; y *cf* WAGNER, 1934) — aunque NEOTÉNICA en los modelos para él — y PRIMARIA para N. G. STEPHENSON (1951; *vide* discusión en CASAMIQUELA, 1961 b, 61). Vale la pena agregar que entre los pípidos *Xenopus* presenta opérculo, pero la estructura está ausente en *Pipa* y *Hymenochirus* (DE VILLERS, 1934, 26).

llazgo comentado del Cretácico Medio de Texas, que ilustra la presencia de neoanuros en capas bastante antiguas, puede constituir un primer documento en apoyo de esta tesis, un tanto audaz. Como he dicho, un refuerzo parcial recibiría si pudiera probarse constancia en la ausencia de los oídos medio y externo de los *Archaeobatrachia* fósiles (y aun de otros paleoanuros).

2. Anuros y urodelos:

Pocos renglones más para volver sobre el apasionante problema del origen de anuros y urodelos, reseñado rápidamente en uno de mis trabajos anteriores citados (1961 *b*, 58 y siguientes). En él mencionaba la posición “difiletista” de Wintrebert-Säve-Soderbergh-Holmgren, retomada en un sentido diferente por Jarvik, autor de un clásico esquema en el que los primeros, anuros (a través de los estegocéfalos; *plus* “saurópsidos” y “terópsidos”) toman origen en los osteolepiformes, y los segundos, urodelos, directamente en los porolepiformes. Y mencionaba además la opinión contraria —entre otras— de Devillers (en Grassé, 1954, 659-660) a esa tesis, “innecesaria” según su expresión.

Personalmente aporté al asunto mis propias conclusiones surgidas del análisis craneoscópico de los anuros, y otras de índole perfectamente neontológica, descuidadas por Jarvik⁷, y por cierto del más alto interés. Me refiero a las investigaciones anatómicas de Du Toit, Slabbert y Maree, Pusey, Paterson, y especialmente N. G. Stephenson (1951 *a*) acerca del oído medio de los leiopelmátidos; observaciones todas concordantes en acercar —y a veces estrechamente— y no separar a urodelos y anuros en su origen lejano.

Por entonces, sin embargo, yo desconocía otro trabajo, fundamental de N. G. Stephenson, prácticamente contemporáneo con el anterior (1951 *b*) y dedicado precisamente al DESARROLLO de los leiopelmátidos, es decir *Leiopelma* y *Ascaphus*. En él no se limita ese autor a este aspecto específico, sino que, de un modo general, y luego de pasar revista a los caracteres primitivos más importantes que muestran dichos géneros, enfrenta abiertamente a la posición anterior, del siguiente modo, a mi juicio rotundo y concluyente (1951 *b*, 25): “Además, muchos caracteres morfológicos de los que previamente se consideraba separaban a *Urodela* de *Anura*, se encuentra ahora que no

⁷ *Vide* al respecto la oportuna crítica de ROMER (1962).

son aplicables a estos géneros primitivos. Sus relaciones morfológicas no prestan apoyo a las opiniones avanzadas por Wintrebert (1922), Holmgren (1933; 1939), Säve-Söderbergh (1934; 1936) y Herre (1935) y recientemente apoyadas por Jarvik (1942), de que urodelos y anuros han surgido independientemente. Por ejemplo, las diferencias en las conexiones entre el cuadrado y el neurocráneo en *Urodela* y en *Anura* parecían demostrar una laguna que se colma ahora con *Ascaphus* (Pusey, 1938; 1943⁸) y con *Leiopelma*. La separación de las cápsulas nasales y la presencia de una región etmoidal de la cavidad craneana en *Leiopelma* proporcionan una condición intermedia entre los dos órdenes. El recorrido del nervio hiomandibular en *Leiopelma* pone de manifiesto relaciones más comparables con aquellas pertenecientes a *Urodela* que a *Anura*". Y el propio Eaton (1959) puntualiza —además de las reseñadas— las siguientes semejanzas generales entre urodelos y anuros: "1) Una similar reducción de los huesos dermales del cráneo y expansión de las vacuidades palatales; 2) articulación basipterigoide móvil en los miembros primitivos de ambos órdenes; 3) un opérculo formado en la cápsula ótica, con músculo opercularis; 4) muchos detalles del desarrollo craneano, músculos craneales y músculos femorales, especialmente entre *Ascaphus* y los *Urodela*, como ha sido demostrado por Pusey y Noble; 5) forma esencialmente similar de desarrollo vertebral, perfectamente consistente con la derivación de ambos órdenes a partir de los *Temnospondyli*".

Y es sólo después de estos párrafos —que he preferido transcribir intactos, al igual que otros anteriores y posteriores, por una razón de claridad—, que Stephenson aporta las NOVEDADES procedentes del desarrollo de *Leiopelma* y *Ascaphus*. No voy a reseñarlas; una última transcripción de las conclusiones a que arriba (id., 27) me eximirá de ello: "Lo expuesto indica muchos puntos de similitud entre el desarrollo de los urodelos y el de las ranas en que hay desarrollo directo. Los urodelos en general tienen un desarrollo regularmente directo y se requiere una pequeña transformación para convertir a la larva en adulto. En las ranas el desarrollo es típicamente indirecto y el renacuajo de vida libre puede estar extremadamente especializado por adaptación a su medio. Una correlación natural es esta: cuando mayor es el grado de especialización en el renacuajo más notable es la

⁸ PUSEY (1958), *vide* EATON (1959, 159), enumera 26 ! caracteres compartidos por *Ascaphus* y las salamandras.

metamorfosis. *Ascaphus truei*, con sus grandes huevos, largo período de desarrollo intracapsular en el agua, seguido por un estadio de renacuajo de vida libre en arroyos de montaña, parece colmar la laguna entre el desarrollo directo e indirecto en los *Amphibia*".

La claridad de esta cita, que justifica plenamente su literalidad, hace innecesario que sea subrayada su importancia decisiva para el tema considerado.

El peso de todas estas observaciones es, desde luego, enormemente mayor que el representado por la evidencia de que se sirve Jarvik para su concepción difiletista, basada exclusivamente —como él mismo lo confiesa (1960, 53-54)— “en la conformación anatómica del hocico, única parte del cráneo que haya podido ser analizada en detalle (*vide supra* nota 7).

Como corolario de aquellas valiosísimas novedades en el campo neontológico vayan, desde el paleontológico ahora, las que aporta el hecho de que los representantes más antiguos de los anuros hasta aquí descubiertos —según lo visto— pertenecen PRECISAMENTE a un grupo de paleoanuros *estrechamente relacionados con los Leiopelmatidae*.

Una cuestión de otra índole es la *elección* de una cepa posible en el conjunto multiforme de los laberintodontes. Eaton, como vimos, piensa en los temnospóndilos. Pero, poco tiempo antes (1958) Mc Dowell había expresado ideas muy interesantes al respecto, que llevan “al sorprendente descubrimiento de que en muchos sentidos las ranas son más como *Seymouria* que como los temnospóndilos”. Mc Dowell —que trabajó con *Ascaphus*, *Leiopelma*, *Barbourula*, *Discoglossus* y *Alytes*— se basa en “la forma del esfenetmoides y su amplia separación de la cápsula ótica, la forma del oído y del ‘stapes’, la estructura vertebral, y la estructura de las cinturas”. Y concluye: “Desde que recientes descubrimientos en Europa sugieren que *Seymouria* y sus parientes tienen un estadio larval, se sugiere la opinión tentativa de que la comparación entre las ranas y *Seymouriamorpha* puede ser más fructífera que la comparación entre las ranas y los temnospóndilos”.

El problema resta, de este modo, abierto.

VI. ADDENDA

Era mi intención publicar separadamente, y en lengua inglesa, un comentario crítico al reciente trabajo de Hecht (1962-63) aludido *supra*. Con tales características, obviamente, pensaba en asegurarme

su lectura por los investigadores de habla extra-hispana. Pero desgraciadamente el asunto no pudo pasar del límite de las buenas intenciones, ya que, habiendo enviado el artículo, traducido, al propio Hecht para su inclusión en *Systematic Zoology*, u otra revista especializada, recibo de él — pesar de su notoria buena voluntad, que debo subrayar — respuesta negativa, debido en parte al carácter y tono del texto y en parte a su imperfecta traducción al inglés (derivada, por cierto, de los problemas con que tropieza el traductor al intentar un equivalente literal entre castellano e inglés, lenguas de estructura completamente diferente).

A sugerición del propio Hecht me decido, pues, a publicar el artículo crítico de referencia en su lengua original, y para hacerlo creo que lo más simple y conveniente es incluirlo, a modo de un primer *addendum*, en el presente trabajo. El segundo *addendum* habrá de referirse, escuetamente, al muy reciente e importante trabajo de Griffiths (1963), desconocido para mí al elaborar los materiales anteriores. Paso a ellos.

1. NOTA CRÍTICA A: A REEVALUATION OF THE EARLY HISTORY OF THE FROGS, SEGÚN EL DR. M. K. HECHT (1962-63).

Ante la aparición de la parte II del trabajo que motiva estos renglones y que se refiere largamente a anuros sudamericanos y, en buena parte incluso, estudiados personalmente por mí, creo oportuno no dejar pasar tiempo en responder críticamente a su autor, el Dr. Max Hecht, a quien conozco personalmente a través de su visita a la Argentina del año anterior. Sea encarada la crítica a través de un sistema de *ítems*:

1. Desliza una CUÑA de duda en cuanto a la edad de *Vieraella herbstii*, dada originalmente como del Liásico de la Patagonia austral.

2. Duda de su primitividad morfológica y de sus reales afinidades (y deja así abierta la posibilidad tácita de que no se trate de un anuro PRIMITIVO, en el sentido de las interpretaciones actuales).

3. Duda de la primitividad morfológica —en general— de *Notobatrachus degiustoi*, del Mesojurásico de la Patagonia austral, en especial por no haber seguridad (según su análisis) en cuanto a la condición anficélica de sus centros vertebrales. Hecht se inclina a pensar que en realidad, por el contrario, se trata de centros PRO-CÉLICOS.

4. Duda, en fin, directamente, de la mayor primitividad morfológica del grupo de anuros hasta aquí tenido, sin oposición expresa,

como tal (los *Amphicoela*, *sensu* Reig, 1958) y, en su reemplazo postula la candidatura de los AGLOSOS.

4.1. Se basa, para ello, en la morfología larvaria, según la clasificación morfo-filogenética establecida por Orton (1953-1959).

5. Asigna — con reservas en la presentación, pero sin ellas en absoluto en la discusión final — a dichos aglosos un húmero del Suprajurásico de América del Norte¹.

6. El punto sexto es TÁCITO, y resulta la conclusión final de la obra para el lector: Como *Notobatrachus* y *Vieraella* NO SON morfológicamente primitivos, y como en América del Sur los aglosos se documentan recién a partir del Cretácico... los anuros se habrían originado en algún lugar de Holártica (preferentemente América del Norte) en época muy anterior — supongo que por lo menos en el Triásico Medio — y de allí habrían derivado a este continente (América del Sur), y al resto del mundo, en radiaciones sucesivas, a lo largo del resto del Mesozoico. (Desde luego, aún no se han encontrado en Holártica tales antepasados, pero la evidencia negativa no cuenta para el caso.) El proceso queda *objetivado* por un cuadro filogenético en el que se esquematiza este desarrollo. Dicho cuadro es el último de una serie de esquemas filogenéticos SUPERADOS, obras de diversos autores, y entre los cuales el mío propio de 1961 (a). Como Hecht no ha leído —aunque lo cita— mi trabajo de 1961 (b), posterior al otro², omite incluir el nuevo cuadro allí presentado, y que, por cierto, nada tiene que ver con el anterior —ni los restantes, incluido el suyo—, ya que pretende ir algo más allá de los gráficos corrientes³.

Por fin, en un ámbito de menor proyección, cuestiona:

7. La validez genérica de *Shelania* y de la nueva familia en que se incluye el género, debido a las siguientes objeciones:

7.1. Bien *Shelania pascuali* estaría fundada sobre UN ESPÉCIMEN juvenil, recién metamorfoseado. De ahí su opistocelia aparente, debida, en cambio, a su osificación incompleta.

¹ Trabajo en colaboración con ESTES (1960).

² A pesar de figurar en el mismo volumen, y con paginación anterior. Que es posterior al otro se aprecia fácilmente porque en la referencia a él se lo menciona « como en prensa ».

³ Aprovecho para hacer la aclaración de que, por una omisión de dibujo — que no cambia en absoluto su interés profundo — en el cuadro en cuestión (*vide* CASAMIQUELA, 1961 b, 60) se ha omitido la RAMA correspondiente a los *Amphicoela sensu* REIG, y que ha de ir en el lugar que ocupa la de los *Archaeobatrachia*.

7.2. Bien *Shelania pascuali* sería una especie neoténica.

Y además señala:

8. La especialización de *Notobatrachus* (a través de la presencia, por él dubitativamente anunciada primero y ASEVERADA después, en la discusión, de un oído medio bien desarrollado).

8.1. Por ende, su falta de generalización como para representar a la forma ancestral de los anuros de tipo moderno, en general.

9. La ausencia de dientes mandibulares en *Notobatrachus*.

9.1. Esto último, luego de aludir a su comprobación, *de visu*, de la real pertenencia de la mandíbula dentada de *Stremmeia*, supuesto anuro del Jurásico de Africa, a un presunto reptil.

Vemos ahora qué, de todo esto, aguanta a una crítica elemental y puede seguir siendo sostenido con un mínimo de objetividad, y cuál es el aporte original y positivo de Hecht a la "early history of the frogs". Procedamos de nuevo por *ítems*:

1. La duda en cuanto a la edad geológica de *Vieraella*, presuntamente el vertebrado antiguo mejor datado de la Argentina, es más que sorprendente ya que — como el autor no podía ignorar⁴ — la edad liásica (o, en último caso, inframesojurásica) de las capas que encierran el fósil, en la región al sur del río Deseado, está controlada por la flora coetánea, por la flora supratríásica infrayacente, y por las dos floras meso a suprajurásicas suprayacentes. Una de las secuencias geológicas más completas y mejor conocidas del mundo entero.

2. Su duda en cuanto a la "ancestralidad" morfológica de *Vieraella* — ya que es, con toda probabilidad, certera su observación con respecto a la condición MODERNA del cúbito-radio en ese género — la acepto perfectamente, aunque ello no significa por cierto el dudar de su asignación a los *Amphioela* (siempre *sensu* Reig, 1959). Como vimos, es altamente probable que *Vieraella* sea, incluso, simplemente un *Notobatrachidae*.

3. En cuanto a la duda de la primitividad morfológica, en sentido GENERAL, de *Notobatrachus*, aquí ya estamos, por el contrario, en un resbaladizo terreno de subjetividad. Las afinidades de *Notobatrachus* con los restantes *Amphicoela* (*Leiopelma* y *Ascaphus*), y por ende su primitividad morfológica, no son contestables si se utiliza un mínimo de objetividad (y por ello es lamentable que Hecht no haya

⁴ Porque el trabajo de HERBST (1961) en que se consigna la edad apareció en el número anterior de «Ameghiniana» al del trabajo de REIG sobre *Vieraella*, y está, desde luego, incluido en la bibliografía de éste.

leído mi trabajo de 1961 b). De cualquier modo, para derribar el endeble edificio levantado por el autor sobre el cimiento de una pretendida procelia (en vez de anficelia, según lo postulado por Reig, 1956, y aceptado por mí), basta una sola prueba elemental: para evitar toda fuente de tendenciosas suspicacias, no ya un dibujo sino la clara microfotografía de una impresión vertebral aislada de *Notobatrachus*, de las nuevas colecciones del Museo de La Plata (M. L. P. N° 62-XII-11-1/1). *Vide* lámina V.

Es que Hecht olvidó, entre otras cosas, que en esta tierra fecunda las colecciones son tan dinámicas como sus cultores y que cada año se enriquecen con nuevos materiales. Por ello es difícil hablar sobre prueba negativa.

4. Este punto cuarto no es tanto asunto mío como de responsabilidad de los neo-herpetólogos. El Dr. Hecht ha desafiado a los fundamentos de la sistemática clásica de los anuros y alguien, supongo, recogerá el guante. Personalmente, me refiero al problema *supra*.

4.1. En lo que hace a la morfología larvaria, ignoro si Hecht habrá leído los párrafos que dediqué al asunto — para subrayar su interés especialísimo — en mi trabajo de 1961 (a, 82-83). Pero cumpla en señalarle, igualmente, que las ideas que en torno de la significación compleja de la neotenia y su incidencia en la morfología, etc., se tejen en otros círculos cumplen a su vez en llamar la atención sobre la peligrosidad del terreno y la cautela extrema con que se debe avanzar por él. Remito por lo pronto al Dr. Hecht a los trabajos de Ford (1957) y de Ewer (1960). Una cosa es utilizar la morfología larvaria como carácter auxiliar relativo y muy otra el tomarla como prueba absoluta para el juicio taxinómico.

5. La empresa científica de tentar la atribución (aun con todas las reservas del mundo) de un húmero aislado a un presunto agloso es arriesgadísima. No necesito decirles por qué a los especialistas, acostumbrados a la monotonía de las colecciones de huesos largos (y otros) en los anuros⁵. Pero mucho más arriesgado es todavía el utilizar dicha evidencia remota como cosa acreditada — como hace Hecht — para las conclusiones filogenéticas y zoogeográficas.

⁵ A pesar de ello HECHT encuentra rasgos suficientes como para señalar semejanzas con los pípidos y — con reserva — *Leiopelma*, con exclusión de los restantes anuros. Lo curioso es que distingue además variabilidad genérica, y por lo tanto — dentro de su concepción del problema — nada impediría que las reales semejanzas del hueso se encontraran en otros fósiles (desconocidos) de leiopelmátidos. En fin.

6. Sin comentarios.

7. En cuanto a la validez genérica de *Shelania* (y de la familia *Eoxenopoididae*), la sostengo, por los siguientes motivos:

7.1. El Dr. Hecht no puede ignorar que la osificación completa del fémur (único elemento APARENTEMENTE no osificado de manera completa en *Shelania pascuali*) en *Xenopus laevis* — la especie actual más semejante a la fósil —, en especial de las epífisis, se cumple recién dentro del TERCER AÑO DE VIDA DEL ADULTO⁶. Lo remito al interesante trabajo de Fox e Irving (1950 a).

Pero es más. Aun en el caso de que existiera una real ausencia de osificación completa EN EL EJEMPLAR TIPO DE *Shelania pascuali*, circunstancia que surgiría de la separación de la cabeza del fémur (aunque bien osificada en sí, como yo señalo expresamente) — no el húmero, como dice Hecht —, único hueso en que podría pensarse en cosa semejante⁷ (*vide* 1961 a, 92), el hecho de que este rasgo se limitara a un solo elemento y el resto del esqueleto estuviera perfectamente osificado⁷ — y en partes notablemente, como en el caso del frontoparietal — revelaría, de cualquier modo, que ya estaban presentes los caracteres fundamentales del adulto. Es decir que la eventualidad de que con EL TIPO de *Shelania pascuali* estuviéramos en presencia de un juvenil no cambiaría para nada los caracteres diagnósticos esenciales. Pero aquí aparece una omisión del autor que no puedo dejar de señalar expresamente. Hecht se refiere exclusivamente a MI ESPÉCIMEN⁸, en singular, cuando yo presento tres, y sobre todo en uno de los restantes, por cierto (Nº P. V.L. 2187), se confirman perfectamente dichos caracteres diagnósticos, en particular el gran desarrollo de las cápsulas óticas (etcétera). Además, debo agregar a modo de información complementaria, que ahora poseo tres ejemplares más de *Shelania*, en los que, desde luego, se repiten los caracteres diagnósticos señalados (*vide* Casamiquela, 1965).

Pero hay algo más digno de ser considerado en todo esto. Hecht parece no haber advertido la contradicción flagrante en que cae en cuanto a su interpretación de acabada osificación en la célebre

⁶ Aparte de que en ella inciden influencias hormonales tiroídicas (*vide* Fox e IRVING, 1950 b).

⁷ La aparente falta de osificación es un error de observación de HECHT.

⁸ Salvó cuando se refiere al «pequeño tamaño de LOS ESPÉCIMENES», como prueba de su eventual juventud; obviamente, si los tres ejemplares son del mismo amaño aproximado, la prueba se vuelve en su contra.

impronta de *Protobatrachus*, presunta forma ancestral del Infra-triásico de Madagascar: *Protobatrachus*, con SEPARACIÓN PROXIMAL (en su observación) de las apófisis sacras, estaría, no obstante, fuertemente osificado; *Shelania*, con sólo las cabezas de los fémures separadas, no lo estaría... Ante contradicciones tales, no es posible evitar la impresión de que *Protobatrachus* paga de esta manera el "pecado" de su extradición malgache, es decir AUSTRAL⁹.

7. 2. La alternativa de una morfología neoténica para *Shelania pascuali* (como especie) carece de valor para el caso, ya que, como se reconoce unánimemente, todos los géneros actuales de pípidos (y por ende de pipoideos, sin que esto signifique cuestionar su agrupación NATURAL) son neoténicos... No cambia, por cierto, ni su diagnosis, ni su interpretación, ni su significación.

8. Lamento que Hecht no haya leído mi trabajo — que cita — de 1962 b. Partiendo de la premisa tácita de que yo compartía las interpretaciones de Reig (lo que es perfectamente equivocado), no se detuvo a hacerlo, y así, fue incapaz de apreciar el interés de una conclusión como la siguiente, que extraigo del resumen final del acápite sobre el "problema de la especialización" (CASAMIQUELA, 1961 b, 61): "De cualquier manera la conclusión fundamental es una: sean reales la primera interpretación o la segunda, LAS FORMAS CONOCIDAS DE ANUROS DICHOS PRIMITIVOS — *sensu stricto* — NO PUEDEN HABER CONSTITUIDO EL ANCESTRO MORFOLÓGICO DE LOS RESTANTES, NEOBATRACIOS *sensu lato*". Y fue incapaz de apreciar, además, el interés — mucho mayor para él y para el caso — de otra como la siguiente (id., 57): "Hechas estas consideraciones, es fundamental no pasar por alto una importante aclaración: *Notobatrachus degiustoi* es la especie tipo del género, y éste a su vez el tipo de una nueva familia, *Notobatrachidae*, entidad definida como LA MÁS PRIMITIVA DE TODAS LAS FAMI-

⁹ La consideración anterior acerca de una presunta ausencia de osificación total en *Protobatrachus* podría dar la razón — parcialmente — a GRIFFITHS (*vide* su trabajo de 1956), quien lo había interpretado como una larva. En lo que hace a la significación filogenética de la forma en cuestión — y prescindiendo de su interpretación como larva o adulto, que no hace al asunto —, debo señalar que lo único positivo y valioso de la revaloración crítica de HECHT son sus observaciones sobre la morfología del tarso. Según ellas no es descartable que realmente estamos enfrentados a una forma *lateralizada* a partir de la cepa común de los anuros. Por cierto, esto cambiaría su significación de ancestralidad; remito al lector en general, y al Dr. HECHT en particular — ya que es visible que contempla el problema con gran limitación — al gráfico de la figura 3 de este trabajo.

LIAS DE ANUROS CONOCIDOS. Esta definición conserva todo su valor, y de las comprobaciones realizadas en este trabajo —de resultar válidas— no surge nada que pueda invalidarla como tal. Muy distinta resulta la posición del género *Notobatrachus*, como hemos visto”.

9. De acuerdo, en principio, en lo que respecta a la ausencia de dientes mandibulares en *Notobatrachus*. Pero — aunque yo tampoco los he visto — para negar algo apodóticamente hay que DEMOSTRARLO.

10. Lo dicho se aplica admirablemente al caso de *Stremmeia*.

La conclusión abreviada de todo esto ¹⁰, es que el trabajo del Dr. Hecht, de enfoque estrictamente negativista, representa — a mi entender — un esfuerzo prácticamente inútil y, lo que es mucho peor, desde muchos puntos de vista, lamentablemente desviado. En un momento en que la doctrina del “holarticismo” a ultranza parece que —por fin— comienza a atenuarse en América del Norte, resulta, además, decididamente inoportuno. Es por todo ello —y ateniéndome así al consejo, aunque no unánime de varios especialistas argentinos consultados — que escribo esta nota crítica, en buena medida de defensa personal, dentro de los cánones de la pura objetividad, prescindiendo de consideraciones de otra naturaleza y que habrían sido, sin duda, plenamente merecidas.

Pero no puedo dejar de consignar una consideración final bastante poco halagüeña: en el extranjero, por lo común, no nos leen en castellano, y cuando lo hacen —generalmente— es sólo de modo parcial; es tiempo, sin embargo, de que se comprenda que América del Sur ha dejado de ser “subdesarrollada” para los fósiles y para la paleontología.

Como resultado de la lectura de las precedentes líneas críticas, el Dr. Hecht, al devolvérmelas, las acompaña con carta de fecha primero de abril del corriente año, de la que transcribo — con su venia — los siguientes párrafos de respuesta aclaratoria:

¹⁰ Para no entrar en otras consideraciones de HECHT, algunas de ellas candorosas, como la correlación del « florecimiento » de los anuros y la flora de angiospermas, o bien la ADQUISICIÓN del andar « caminado » por los bufónidos. (Como es universalmente conocido, el andar « caminado » — más propiamente « reptado » — es filogenéticamente anterior al « saltado ». Si se secciona a una rana la mécula inmediatamente por detrás de la cabeza, pierde de inmediato el segundo pero conserva el primero. Remito al Dr. HECHT a los trabajos de GRAY, 1939; SCHAEFFER, 1941, y aun al mío propio de 1964, sobre pisadas fósiles, en el que se incluye una « filogenia » de los andares).

“Furthermore, I would like to correct some misinterpretations that you imply in your criticism. 1) Although I did not mean to cast doubt on the age of *Vieraella*, apparently in translation I did. I therefore stand corrected on this point. Please accept my apologies. 2) I think it is unfair of you to accuse me of citing a paper of yours and not reading it. You could accuse me of not translating it properly, but this is not true. Although I can not speak Spanish, I can translate adequately. I do not have confidence in my own work in this respect and therefore had all your papers translated for me by an expert. The translator TAPE-RECORDED all of your papers so that I have a permanent record of the translation. I would like to reiterate that all your papers have been fully studied. 3) Lastly, I was fully aware of your new phylogenetic arrangement but I nor anyone else or foreign colleagues (whom I had asked) could clearly make out your general thesis and as a result I decided to omit the diagram. Furthermore my phylogenetic trees dealt with the family level whereas your plan deals primarily with higher categories.

”I hope you do not mind if I keep your photograph. I would appreciate it if you would reexamine the type of *Notobatrachus* and tell me if you still believe it is amphicoelous. I suspect that we may have several conditions preserved here.

”I appreciate greatly the courtesy that you render me having sent me the copy of your criticism. I would suggest that you have it published in Spanish, where you can properly transmit the innuendo more effectively. Contrary to your beliefs we do read your papers in Spanish and those of all your colleagues. Furthermore neither I nor any of my colleagues consider the status of paleontology in South America ‘underdeveloped’...”

2. NOTA CRÍTICA PRELIMINAR A: THE PHYLOGENY OF THE SALIENTIA, SEGÚN EL DR. I. GRIFFITHS.

Habiendo aparecido, después de escrita la parte central de este estudio, un amplio trabajo de Griffiths de capital importancia con respecto a la macrosistemática y filogenia de los anuros, no me es posible entregar el presente escrito sin un análisis crítico, aun preliminar y sucinto, de sus puntos de vista. Para evitar engorrosas modificaciones del texto me decido a incluirlo a manera de un segundo apéndice.

El denso trabajo de Griffiths es susceptible de una neta división en dos partes, anatómica o morfológica —y, sobre esa base, macrosiste-

mática— la primera, y filogenética la segunda. Pero lamentablemente, ambas son de valor muy dispar. En aquélla están utilizados todos recursos propios del OFICIO de Griffiths y, así, le ha comunicado una seriedad y una profundidad realmente notables. En ésta, en cambio, el autor sorprende por el singular desconocimiento de ciertos temas particulares y aun conceptos generales, hecho que lo lleva a manejar elementos teóricos debilísimos con peligrosa seguridad, en particular en lo que se refiere a su insólita cuan audacísima teoría acerca del origen de los anuros. Pero vayamos por partes.

En lo que a nuestro interés actual se refiere, es valiosísimo, desde luego, su reconocimiento ordenado de familias y, sobre ellas, la erección de las correspondientes categorías superiores. No me es posible entrar aquí en el análisis —o la síntesis— de las elaboraciones anatómicas que lo llevan a proponer dichos esquemas clasificatorios, pero en cambio, creo del mayor interés consignar sus resultados. He aquí a las familias de anuros actuales reconocidas por Griffiths:

1. *Ascaphidae* (*Leiopelmatidae auctorum*).
2. *Pipidae*.
3. *Discoglossidae*.
4. *Pelobatidae*.
5. *Rhynophrynidae*.
- 6-7. *Leptodactylidae* y *Hylidae*.
8. *Bufo*nidae.
9. *Atelopodidae*.
- 10-11. *Ranidae* y *Rhacophoridae*.
- 12-13. *Microhylidae* y *Phrynomeridae*.
14. *Sooglossidae*.

Para este conjunto de familias postula Griffiths un origen “difilético” (con la distinción neta entre ascáfidos y restantes anuros, derivados de dos ramas de una misma cepa PROANURA o bien directamente de dos de tales cepas) y aun “trifilético”, si se aceptare igual origen para los discoglósididos. Cada una de estas “ramas” constituiría un infraorden “*ad hoc*”, no propuestos formalmente. El correspondiente a los “no ascafoides” derivaría a su vez de un “pipoid stock”, y en caso de no ser válida la alternativa sugerida para los discoglósididos, lo propio sucedería con ellos, es decir corresponderían al más temprano brote de tal tronco basal.

Dentro de dicho esquema *Notobatrachus* es integrado directamente en la familia *Ascaphidae* (*Leiopelmatidae*), aunque Griffiths recono-

ce su particular significación en relación con su alta antigüedad y extracción geográfica.

Y en relación con esto último y la calidad de relictuales de las formas sobrevivientes de dicha familia, *Ascaphus* y *Leiopelma*, norteamericana la una y neocelandesa la segunda —amén de la posibilidad de una incorporación de los *Montsechobatrachidae* a dicho conjunto—, Griffiths pasa a considerar su “distribution patterns” para aceptar, acto seguido, con lógica propia, que tal estado de cosas... apoya la sugestión de Darlington con respecto a un origen lejano —muy lejano— en los “Old World tropics”. En fin, a esta altura, prefiero no abrir juicio sobre esta última parte. En cuanto a la anterior, confróntese con las ideas correspondientes de este ya muy largo trabajo.

Pero en cambio, como especialista en pisadas fósiles, no puedo pasar de largo frente a su teoría del origen de los anuros.

Aceptado, desde luego (según lo dicho), que *Protobatrachus* valga como representante de la cepa ancestral de los anuros, según postula Griffiths (quien hace precisamente hincapié en ese obvio carácter de REPRESENTANTE de una cepa y no de modelo morfológico generalizado ideal), y aceptada igualmente LA POSIBILIDAD de que estemos en presencia en realidad de una forma larval; incluso aceptada la posibilidad de que el ideal *Protobatrachus*-larva haya maniobrado en el agua con los miembros sincronizados en bípedos separados como supone Griffiths —ya que me es imposible abrir juicio sobre un tema que desconozco. Pero todo lo restante ya es absolutamente inadmisibile. Desde su tesis central de que “los *Salientia* evolucionaron en el agua y que cuando ellos finalmente emergieron a la tierra estaban ya preadaptados para el salto”, hasta sus lucubraciones en torno de la posibilidad de que icnitas procedentes del Pérmico Inferior (Formación Eccc) de Africa del Sur puedan pertenecer a uno de tales ancestros acuáticos de los *Salientia*... todo es un castillo de naipes edificado sin el menor soporte científico — y aun en flagrante contradicción con algunas premisas fundamentales de la biología. Pero analicemos.

Quero creer que la idea de Griffiths en cuanto a una “evolución en el agua” de los anuros supone el paso anterior de la existencia de antepasados terrestres, y por lo tanto de un retorno del grupo ancestral de los anuros al medio acuático (ya que me es imposible aceptar que Griffiths desconozca toda la evidencia reunida en torno del origen de los tetrápodos continentales, etcétera). Es decir que, en tal caso, la cepa “protobatracoide” habría perdido en su retorno al agua su andar CAMINADO más antiguo. Pero lo singular es que como todos sa-

bemos —y Griffiths aparentemente también, desde el momento en que recuerda (p. 276) que hay muchos anuros que no saltan y que no han de haber saltado nunca, ya que la condición arcífera es poco apta para la marcha—, el andar saltado en los anuros es FILOGENÉTICAMENTE POSTERIOR AL CAMINADO. Basta seccionar la médula por detrás de la cabeza a un sapo (y ya lo he recordado *supra*) para que el animal pierda automáticamente la facultad del salto y RETENGA aquella más antigua, ancestral, del andar caminado. La moraleja es que los ancestros de los anuros actuales CAMINABAN... y no NADABAN; esto es elemental y no merece discusión ulterior.

Pero, como especialista en icnología, quiero todavía detenerme en las pisadas tetradáctilas del Pérmico de Africa, interpretadas por Griffiths “de la única manera posible” como estampadas por las manos de un “protobatracoide” durante su evolución en el agua, a ras del fondo, pero con las piernas y la cola distendidas (?). El autor reseñado se basa para tan fantástica deducción en la coincidencia de que precisamente los anuros (y preanuros) poseen cuatro dedos en las manos... Y como tales pisadas, aparte de ser APARENTEMENTE iguales (lo que indicaría que se trata de un solo miembro representado, el anterior para el caso), han sido dejadas por un ser digitigrado y APARENTEMENTE tetradigitado... la conclusión le parece inevitable, y así no vacila en llevar al Pérmico Inferior, sobre tal evidencia, el origen de los anuros.

Sin pensar mucho en el asunto, a mí se me ocurren algunas objeciones, cualquiera de ellas demoledora, desde el enfoque icnológico:

1. Que la distancia entre las dos pisadas anteriores y la 3ª y 4ª es menor que en la 2ª y 3ª... lo que indica prístinamente que estamos en presencia de DOS LOTES de pisadas diferentes, y por lo tanto de un andar cuadrupedal normal (cf. Casamiquela, 1964). Obviamente, de haberse tratado de uno bipedal todas las impresiones serían equidistantes.

2. Que hay animales, o los hubo, de pie y mano subiguales y aún de mano de mayor tamaño que el pie (cf. ídem), con lo cual se refuerza el punto 1.

3. Que la tetradactilia es FUNCIONAL, lo que no significa en absoluto que responda a un modelo tetradáctilo de autopodio. En fin.

Con tan magro material, por otro lado, la verdad es que, de ser correctos —cosa muy dudosa— los argumentos que tienden a invalidar la condición de saltarín en *Protobatrachus*, no alcanzo a com-

prender cuáles otros pueden ser esgrimidos para no pensar en una simple READAPTACIÓN TERRESTRE para el salto en dicha forma. Es más, lo lógico es imaginar que la transferencia NEUROFISIOLÓGICA del mecanismo de la marcha ha de haber sido precisamente PARALELA a aquella de la morfología mecánica, y el todo —no las partes aisladas— favorecido por la “selección natural”.

No puedo ser más extenso en este apéndice. En su oportunidad ahondaré en otros de los aspectos abordados por Griffiths, como por ejemplo su interpretación de *Notobatrachus* (en relación con el problema del urostilo y otros), etcétera.

Un último renglón, no obstante, para subrayar que son muy escasos los puntos de vista comunes a las interpretaciones de Griffiths y de Hecht, reseñado más atrás.

VII. BIBLIOGRAFIA

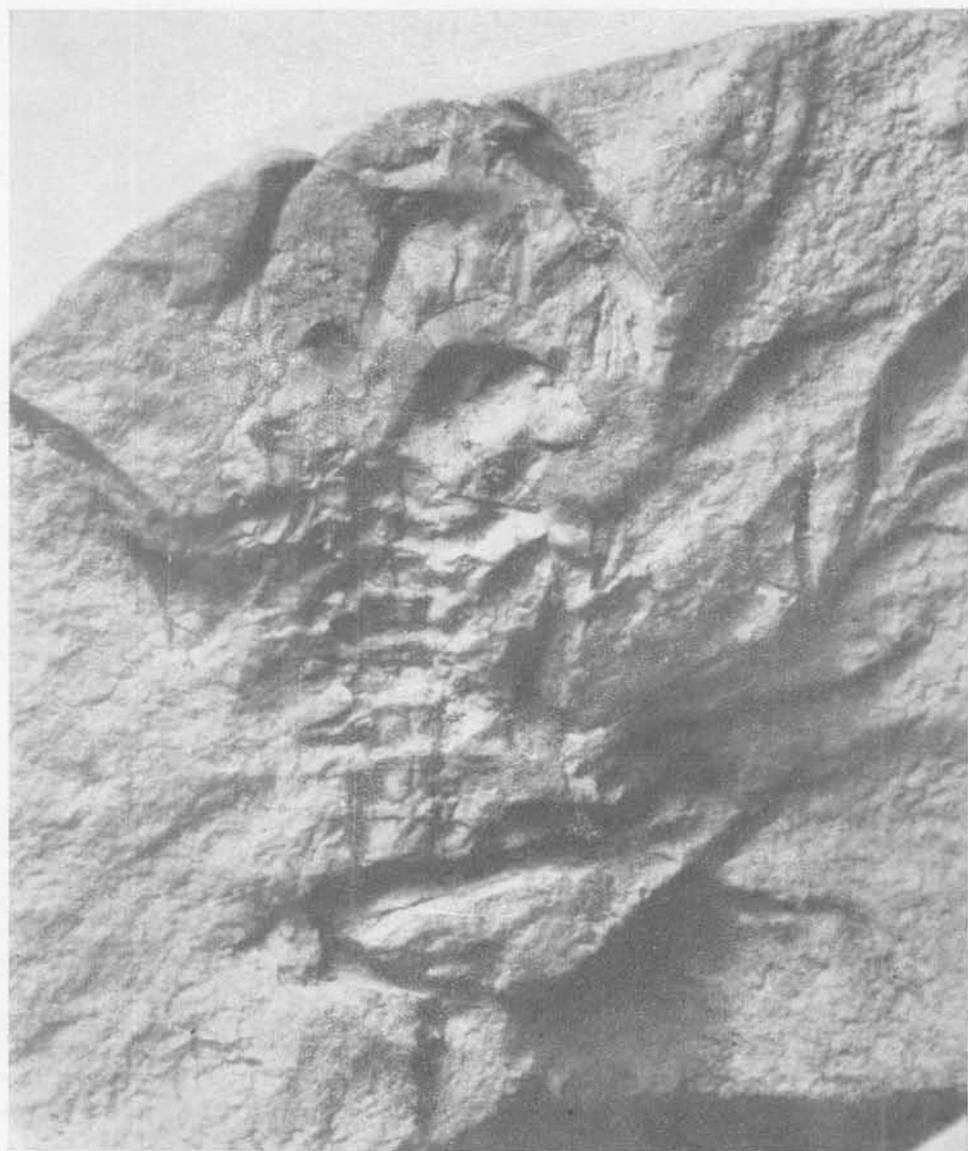
- BARRY, T. H. 1963. *On the variable occurrence of the tympanum in recent and fossil tetrapods*. — S. Afr. Journ. Sci., 59,5: 160.
- CASAMIQUELA, R. M. 1961 a. *Un pipoideo fósil de Patagonia*. — Rev. Mus. La Plata (Na. Ser.), Pal., 4: 71.
- 1961 b. *Nuevos materiales de «Notobatrachus degiustoi» Reig. La significación del anuro jurásico patagónico*. — Rev. Mus. La Plata (Na. Ser.), Pal., 4: 35-60.
- 1965. *Nuevos ejemplares de «Shelania (Anura, Pipoidea)» del Eoceno de la Patagonia*. Ameghiniana, 4, 2.
- 1964. *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con relación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia Bs. As.*
- DEVILLERS, C. 1954. *Structure et évolution de la colonne vertébrale*. — En Grassé, P., *Traité de Zoologie*: 605.
- DE VILLERS, C. G. S. 1930. *On the cranial characters of the South African Brevicepsid, «Phrynomerus bifasciatus»*. — Quart. Jour. Micr. Sci., 73: 667.
- 1934. *Studies of the cranial anatomy of «Ascaphus truei» Stejneger, the American «Liopelmid»*. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 77.
- DE VOS, C. M. 1935. *«Spelaophryne» and the bearing of its cranial anatomy on the monophyletic origin of the Ethiopian and Malagasy Microhylids*. — Anat. Anz. Jena, 80: 241.
- EATON, T. 1959. *The ancestry of modern Amphibia*. — A review of the evidence. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 12 (2): 157.
- ESCHER, K. 1925. *Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Übergang zum Landleben*. — Vierteljahrsh. Natf. Ges. Zürich, 70: 201.
- EWER, R. F. 1960. *Natural selection and neoteny*. — Acta Bioth., 13,4: 185.
- FORD, E. B. 1957. *Polymorphism in plants, animals and man*. — Nature, Lon., 180: 1315.
- FOX, E. & IRVING, J. T. 1950 a. *The ossification process in the long-bones of «Xenopus laevis»*. — S. Afr. J. Sci., 15,1-2: 5-10.

- 1950 b. *The effect of thyroid hormone on the ossification of the femur in «Xenopus laevis» tadpoles.* — S. Afr. J. Sci., 15, 1-2: 11-14.
- GRAY, J. 1939. *Aspects of animal locomotion.* — Roy. Soc. Proc. (B), 128: 28-62.
- GRIFFITHS, I. 1956. *Status of «Protobatrachus massinoti».* — Nature, Lon., 177: 342.
- 1963. *The phylogeny of the Salientia.* — Biol. Rev., 38: 241.
- HAUGHTON, S. H. 1931. *On a collection of fossil frogs from the clays at Banke.* — Trans. Roy. Soc. S. Afr., 19, 3: 233.
- HECHT, M. 1962-1963. *A reevaluation of the Early History of the Frogs.* — (I 1962; II 1963). System. Zool., 11, 1: 39 y 12, 1: 20.
- HERBST, R. 1931. *Algunos datos geológicos y estratigráficos de la zona estancia Roca Blanca y alrededores, provincia de Santa Cruz.* — Ameghiniana, Rev. Asoc. Pal. Arg., 2, 4: 55.
- HERRÉ, W. 1935. *Die Schwanzlurche der mittlereocänen (oberlutetischen) Braunkohle Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen.* — Zoologica, 33, 87: 1.
- HODLER, F. 1949 a. *Zur Entwicklung der Anurenwirbelsäule. Eine morphologisch-entwicklungs-physiologische Studie.* — Rev. Suisse Zool. Genève, 56, 2: 327.
- 1949 b. *Untersuchungen über die Entwicklung von Sacrawirbel und Urostyl beider Anuren. Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus.* — Rev. Suisse Zool. Genève, 56, 4: 747.
- HOLMGREN, N. 1933. *On the origin of the Tetrapod limb.* — Acta Zool. Stock. 20, 14: 185.
- 1939. *Contribution to the question of the origin of the Tetrapod limb.* — Acta Zool. Stock., 20: 89.
- JARVIK, E. 1942. *On the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general.* — Zool. Bidr. Uppsala, 21: 235.
- 1960. *Théories de l'évolution des Vertébrés.* — Masson et Cie. Paris.
- JUNGERSEN, H. F. E. 1891. *Remarks on the structure of the hand in «Pipa» and «Xenopus».* — Ann. Mag. Nat. Hist. Lon. (6) 8: 193.
- KINGSBURY, B. F. y REED, H. D. 1909. *The columella auris in Amphibia.* — Jour. Morphol., 4: 549.
- MC DOWELL, S. B. 1958. *Are the Frogs specialized Seymouriamorphs? (Abstract).* — Anat. Rec., 132 (3): 472.
- MILLARD, N. 1949. *The development of the venous system of «Xenopus laevis».* — Trans. Roy. Soc. S. Afr., 32, 1: 55.
- NEVO, A. R. 1956. *Fossil frogs from a lower Cretaceous bed in southern Israel (central Negev).* — Nature, Lon., 178: 1191.
- NOBLE, G. K. 1924. *A new spadefoot toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the «Pelobatidae».* — Amer. Mus. Nov., 132.
- 1931 (1954). *The Biology of the Amphibia.* — N. York.
- ORTON, G. 1953. *The systematics of vertebrate larvae.* — Syst. Zool., 2: 63.
- 1957. *The bearing of larval evolution of some problems in frog classification.* — Syst. Zool., 6, 2: 79.
- PARKER, H. W. 1934. *A monograph of the frogs of the family «Microhylidae».* — Brit. Mus. Nat. Hist. Lon.
- PARKER, W. K. 1876-1882. *On the structure and development of the skull in the Batrachia (I 1876; II 1882).* — Phil. Trans. Roy. Soc. Lon.: 625 y 1.

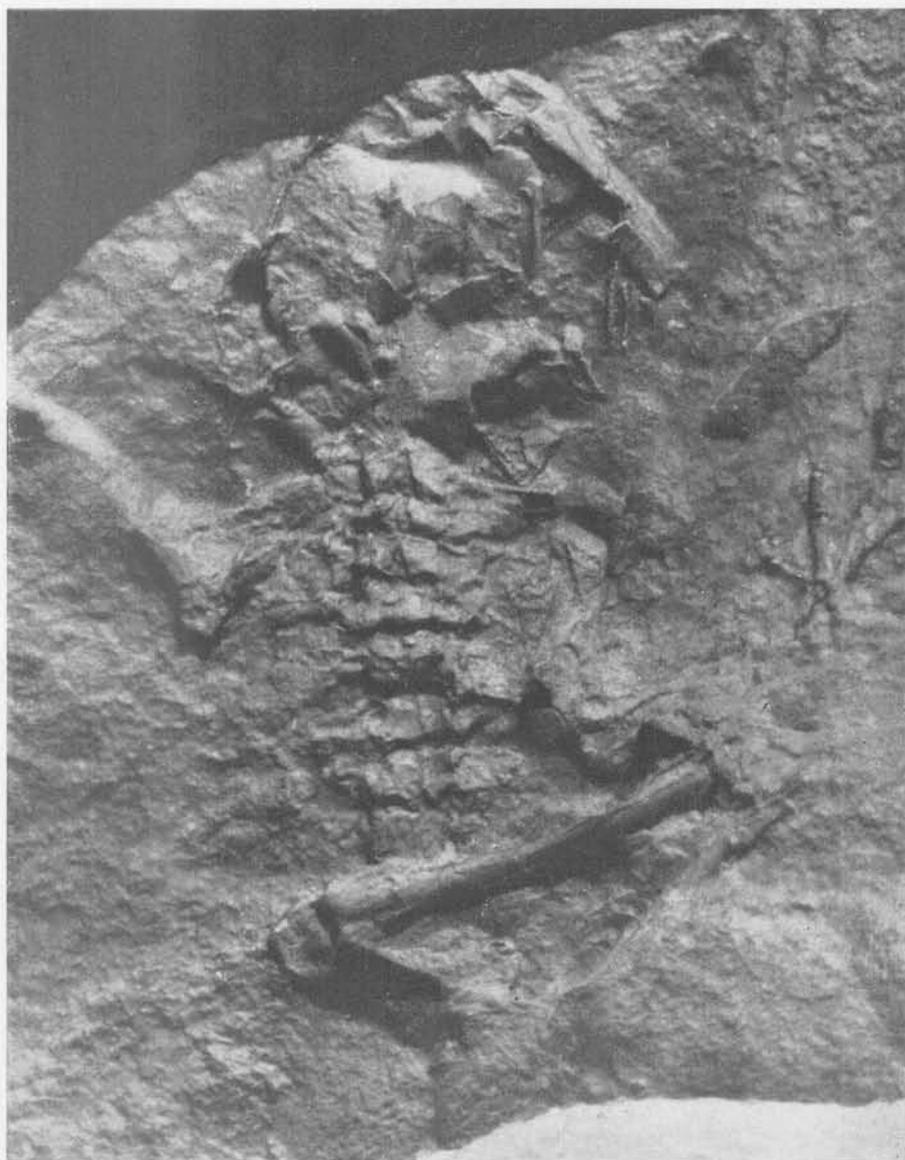
- PARODI BUSTOS, R., FIGUEROA CAPRINI, M., KRAGLIEVICH, J. L. y DEL CORRO, G. 1960. *Noticia preliminar acerca del yacimiento de anuros extinguidos de Puente Morales (Depto. de Guachipas, prov. de Salta)*. — Rev. Fac. Cien. Nat. Salta, 1,1 : 1.
- PARODI BUSTOS, R. y KRAGLIEVICH, J. L. 1960. *A propósito de los anuros cretácicos descubiertos en la provincia de Salta*. — Rev. Fac. Cien. Nat. Salta, 1,1 : 37.
- PARODI BUSTOS, R. 1962. *Los anuros cretácicos de Puente Morales (Salta) y sus vinculaciones con «*Shelania pascuali*» Casamiquela (Chubut) y «*E. reuningi*» Haughton, de Africa del Sur*. — Rev. Fac. Cien. Nat. Salta, 1,3 : 81.
- PATTERSON, N. F. 1955. *The skull of the toad «*Hemipipa carvalhoi*» Mir. Rib. with remarks on the other «*Pipidae*»*. — Proc. Zool. Soc. Lon., 125 : 223.
- PATTERSON, B. 1956. *Early Cretaceous Mammals and the evolution of mammalian molar teeth*. — Field. Geol., 13,1.
- PIVETEAU, J. 1937. *Un Amphibien du Trias Inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens Anoures*. — Ann. Pal. Paris, 26,3-4 : 133.
- PROCTER, J. B. 1921. *On the variation of the scapula in the Batrachian group «*Aglossa*» and «*Arcifera*»*. — Proc. Zool. Soc. Lon., 1921 : 197-
- PUSEY, H. K. 1938. *Structural changes in the anuran mandibular arch during metamorphosis, with reference to «*Rana tempraria*»*. — Quart. J. Micr. Sci. Lon., 80 : 479.
- 1943. *On the head of Liopelmid Frog «*Ascaphus truei*»*. I. *The chondrocranium. Jaws, arches and muscles of a partly-grown larva*. — Quart. J. Micr. Sci. Lon., 84,2-3 : 105.
- REIG, O. A. 1957. *Los anuros del Matildense*. En STIPANICIC, P. y REIG, O. A.: *El complejo porfírico de la Patagonia extraandina y su fauna de anuros*. — Acta Geol. Lilloana, 1 : 185.
- 1958. *Proposiciones para una nueva macrosistemática de los anuros (Nota preliminar)*. — Physis, Rev. Asoc. Cient. Cien. Nat., 21,60 : 109,
- 1959. *Primeros datos descriptivos sobre los anuros del Eocretáceo de la prov. de Salta (Rep. Argentina)*. — Ameghiniana, Rev. Asoc. Pal. Arg., 1,4 : 3.
- 1961. *Noticia sobre un nuevo anuro fósil del Jurásico de Santa Cruz (Patagonia)*. — Ameghiniana, Rev. Asoc. Pal. Arg., 2,5 : 73.
- RIDEWOOD, W. 1897. *On the development of the vertebral column in «*Pipa*» and «*Xenopus*»*. — Anat. Anz., 13 : 359.
- RIDEWOOD, W. y HOWES. 1899-900. *Note on the carpus of the new Aglossal toad «*Hymenochirus boettgeri*»*. — Jour. Linn. Soc., 27 : 454.
- RITLAND, R. M. 1955. *Studies on the postcranial morphology of «*Ascaphus truei*»*. I. *Skeleton and spinal nerves*. — Jour. Morphol. Lon., 97 : 215.
- ROMER, A. S. 1962. *Vertebrate Evolution*. — Review of: J. P. LEHMAN, *L'Evolution des Vertébrés Inférieurs*; and E. JARVIK, *Théories de l'Evolution des Vertébrés*. — Copeia, 1 : 223.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. 1934. *Some points concerning the evolution of the Vertebrates and the classification of this group*. — Ark. Zool., 26, A, 17.
- SCHAEFFER, B. 1941. *The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles*. — Amer. Mus. Nat. Hist. Bull., 78,6 : 395.
- SLABBERT, G. K. y MAREE, W. A. 1945. *The cranial morphology of the «*Discoglossidae*» and its bearing upon the phylogeny of the primitive Anura*. — Ann. Univ. Stellenbosch, 23, A, 2-6 : 91.

- STEPHENSON, E. M. 1951. *The anatomy of the head of the New Zealand frog « Leiopelma »*. Trans. Zool. Soc. Lon., 27 (2): 255.
- 1952. *The vertebral column and appendicular skeleton of « Leiopelma hochstetteri » Fitzinger*. — Trans. Roy. Soc. New Zeal., 79,3-4 : 601.
- 1955. *The head of the frog « Leiopelma hamiltoni » Mc Culloch*. — Proc. Zool. Soc. Lon., 124,4 : 797.
- STEPHENSON, E. M. y N. G. 1947. *On the circulatory system of « Leiopelma hochstetteri »*. — Trans. Proc. Roy. Soc. New. Zeal., 76,4 : 492.
- STEPHENSON, N. G. 1951. *On the development of the chondrocranium and viscerales arches of « Leiopelma archeyi »*. — Trans. Zool. Soc. Lon., 27 (2): 203.
- 1955. *On the development of the frog « Leiopelma hochstetteri » Fitzinger*. — Proc. Zool. Soc. Lon., 124 : 785.
- SZARSKI, H. 1951. *Remarks on the blood-vascular system of the frog « Leiopelma hochstetteri » Fitzinger*. — Trans. Proc. Roy. Soc. New Zeal., 79 : 140.
- TREWAVAS, E. 1933. *The hyoid and larynx of the Anura*. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. B 222 : 401.
- TUMARKIN, A. 1955. *On the evolution of the auditory conducting apparatus: A new theory based on functional considerations*. — Evolution, 9 : 221.
- WAGNER, D. S. 1934. *The structure of the inner ear in relation to the reduction of the middle ear in the « Liopelmidae » (Noble)*. — Anat. Anz. Jena, 79 : 20.
- WALKER, C. F. 1938. *The structure and systematic relationships of the genus « Rhinophrynus »*. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 372.
- WHITING, H. P. 1961. *Pelvic girdle in amphibian locomotion*. — Symposia Zool. Soc. Lon. 5 : 43.
- WOLTERSTORF, W. 1929. *Über fossile Frösche aus der Papier Kohle von Burgbrohl (Laachersee)*. — Jahrb. Preussischen Geol. Landesanst. 1928, 49,2 : 918.
- ZANGERL, R. y DENISON, R. H. 1950. *Discovery of Early Cretaceous Mammals and Frogs in Texas*. — Sci. Lancaster, Pa., 112, 2398 : 61.
- ZWEIFEL, R. G. 1956. *Two Pelobatid Frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms*. — Amer. Mus. Nov., 1762.

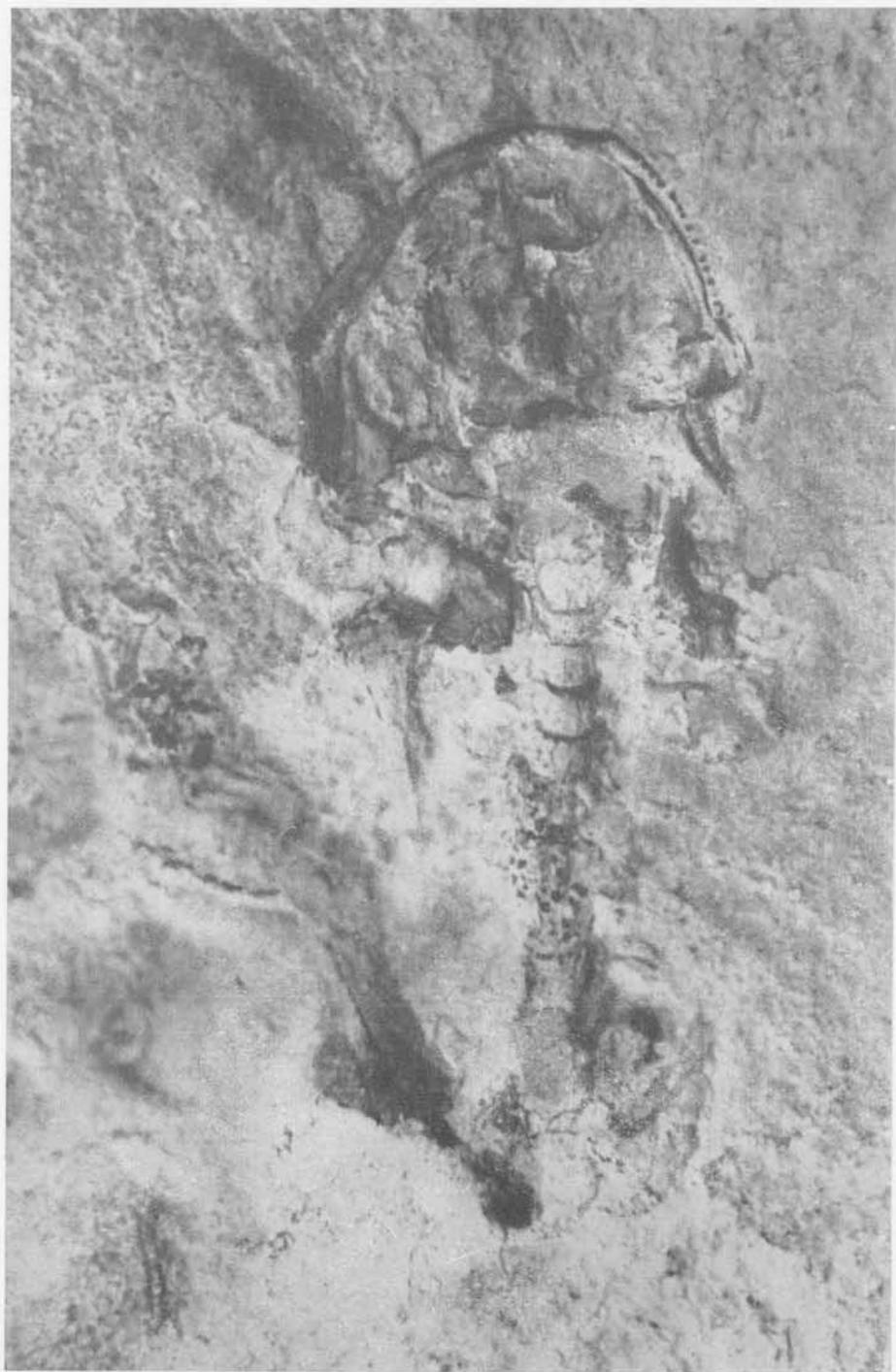
LAMINAS



Vieraella herbstii Reig. Tipo (nº P. V. L. 2488). Muy aumentado. ($\times 4,6$)



Vieraella herbstii Reig. Tipo (n° P. V. L. 2488). Fotografía obtenida con diferente luz.
Muy aumentado ($\times 4,6$)



Vieraella herbstii Reig, N° M. L. P. 64-VII-15-1. Muy aumentado ($\times 5,7$)



Vieraella herbstii Reig. N.º M. L. P. 64-VII-15-1. Muy aumentado ($\times 4,7$)



Impresión de una vértebra aislada de *Notobatrachus degiustoi* (Nº M. I. P. 62-XI-11-1/1). Las flechas indican los conos de sedimento que rellenaban AMBAS CAVIDADES, ANTERIOR Y POSTERIOR, del centro, el que resulta de esta manera incontrovertiblemente ANFICÉLICO. Muy aumentado