

EL ORIGEN DE LOS ANFIBIOS SUDAMERICANOS

R. F. LAURENT

Aunque este tema haya hecho correr mucha tinta, todavía no se alcanzó un grado de conocimiento que permita certeza ni consenso. Por una parte, las concepciones paleogeográficas han cambiado mucho con la nueva tectónica de las placas y se pueden anticipar otros cambios, aunque de menor importancia. Por otra parte, la comprensión de la filogenia de los Anfibios sigue evolucionando en un proceso de maduración de las ideas y sobre todo por los descubrimientos que se hacen cada año, tanto en paleontología como en neontología, en cariólogía, como en quimiosistemática y en muchos otros campos.

En un trabajo reciente de Pamela L. Robinson (1973) se encuentra una reconstrucción esquemática muy instructiva de los continentes desde el Carbonífero Superior hasta el Triásico Superior. En el Paleozoico, la masa continental era mayor y más continua en el hemisferio Sur que en el Norte, al contrario de lo que ocurre actualmente. El continente Euroamericano, que abarcaba el Noroeste de Europa, Groenlandia y el Noreste de América del Norte, era una isla grande, ubicada en la región ecuatorial. Cox (1974) sugiere que su riqueza en fósiles terrestres no resulta únicamente de la distribución geográfica de los Paleontólogos en un pasado reciente, sino realmente su clima (y yo agregaría su aislamiento) habría promovido una fase decisiva y exitosa en la evolución de los Vertebrados: la conquista del ambiente terrestre. Cox va más lejos: según él, los vertebrados terrestres quedaron prisioneros de esta isla hasta el Pérmico medio. Entonces, el Gondwana chocó contra la isla, que también estableció contacto con

el continente de Ankara y los Vertebrados terrestres se difundieron en el mundo entero. A pesar de algunas falsas notas como los Mesosaurios africano-brasileños del pérmico inferior, que se pueden explicar por su adaptación acuática, este concepto se ajusta bien al conjunto de hechos conocidos.

Hubo una homogeneización de la fauna mundial terrestre durante el fin del Pérmico y el Triásico.

Aunque la documentación paleontológica sea muy pobre al respecto, podemos estar casi seguros que los Lisamfibios, es decir, los Anfibios modernos, nacieron durante este período. Es tanto más notable que los Anuros sean los únicos que tengan en la actualidad una distribución cosmopolita. Los Gimnofiones son cosmotropicales y probablemente de origen gondwaniano; no se sabe si tuvieron una distribución latitudinal más amplia en un momento dado. Los Urodelos son un grupo esencialmente holártico, y lo fueron durante mucho tiempo, ya que la barrera ecuatorial fue muy formidable antiguamente. Como lo veremos, la franquearon finalmente, pero hace poco y gracias a una suerte de Caballo de Troya: las montañas.

Veamos eso de más cerca: de los Gimnofiones se conoce un solo fósil del Paleoceno Brasileño (Estes y Wake 1972). No podemos concluir nada en cuanto al origen del grupo, evidentemente muchísimo más antiguo. Pero es interesante notar que este género, *Apodops*, esté relacionado con *Geotrypetes* del Africa Central y confirma la vinculación Africano-Brasileña atestiguada por los últimos trabajos sobre la formación del Océano

Atlántico (Reyment y Tait 1972 y Reyment 1975).

Los Gimnofiones tienen generalmente un cráneo muy compacto, sin aberturas, como los Laberintodontes, pero hay razones para creer que esta situación es secundaria y debida a la adaptación cavadora. En efecto, muchos huesos faltan ya en los más primitivos, que también tienen aberturas craneales amplias, como una fosa temporal y una ventana interpterigoidea. En la evolución, estos vacíos se achican por acercamiento de los huesos y evidentemente no por aparición de huesos nuevos.

Basándose en tales criterios y varios otros, dos grupos parecen primitivos y poseen muchos cromosomas (de 36 a 42): la familia Ichthyophiidae, hoy en día representada en Asia y América tropical, y el ya aludido género *Geotrypetes* de África, el único Lisanfibio mencionado con un ectopterigoideo provisto de dientes. Ambos tienen sus caracteres arcaicos aunque son distintos, de manera que deben derivar de un antepasado común más primitivo todavía y extinguido. De tal cepa salieron probablemente antes que los otros grupos los Scolecomorphidae de África, que a la vez son muy primitivos, por las aberturas craneales muy grandes, y especializadas, por la atrofia de los ojos, la pérdida de las escamas dérmicas, etc. Todavía no se puede discernir si los otros grupos derivan de los Ichthyophiidae o de formas parecidas a *Geotrypetes*. A pesar de su primitivismo, este género se clasifica entre los Dermophiidae, pero esta familia ya separada de los Caeciliidae que abarca numerosos géneros del Viejo y Nuevo Mundo, es probablemente difilética.

Los géneros de Asia y África conservaron dientes espléniales salvo *Boulengerula*, que es patentemente terminal, mientras que los géneros americanos los han perdido, con la excepción de *Gymnopsis*, que conservó un par de estos dientes.

Este grupo americano es variado pero, poco especializado, tiene de 24 a 26 cromosomas. Contiene *Gymnopsis*, *Dermophis*, *Siphonops* y géneros afines con veinte especies en total. Se originaron probablemente en Amé-

rica Central donde están bien difundidos.

Otra familia americana, previamente confundida con la precedente es la de los Caeciliidae (Laurent, en prensa). Difiere de ella por la fusión de los postfrontales con los maxilares y no con los escamosales, el alargamiento del cuerpo, su tamaño mayor, la hipertrofia de los dientes y sus hábitos predadores. También difiere de los Dermophiidae americanos por la conservación de dientes espléniales bien desarrollados y numerosos. A pesar de este carácter más primitivo, está más evolucionada (tiene menos cromosomas: 22-24) y es más exitosa: treinta y siete especies de dos géneros: *Caecilia* y *Ocaecilia*. Son esencialmente sudamericanos y no penetran lejos en América Central.

Los Typhlonectidae son los más adelantados; son notables por su adaptación acuática y por su ovoviviparismo. Tienen solamente 20 cromosomas, abarcan 18 especies y son exclusivamente sudamericanos.

En fin, la familia Ichthyophiidae, ya citada, está representada por ocho especies pertenecientes a los géneros: *Epicrionops* y *Rhinatrema*. Es una familia primitiva y las otras tres podrían derivar de ella, a menos que sea del grupo de *Apodops*.

El caso de los Urodelos es bastante simple. Solamente se conocen dos géneros especializados de Plethodontidae: *Bolitoglossa* y *Oedipina*. El último representa sin duda una invasión reciente por el istmo de Panamá, restringida a Colombia occidental; pero *Bolitoglossa*, pudo haber entrado con anterioridad, posiblemente junto con los Procyonidae, llegando hasta Bolivia, sudeste del Brasil y posiblemente hasta el NOA argentino. Sin embargo, se descubrió recientemente un Urodelo, todavía no estudiado, en el Cretácico superior del Níger (Broin de, Buffetaut, Koeniger, Rage, Taquet, Vergnaud-Grazzini y Wenz, 1974). Eso está en el Gondwana y sugiere la posibilidad de otra radiación desconocida hasta la fecha, en el Mesozoico africano y por consiguiente sudamericano.

Los Anuros, por supuesto, nos plantean más problemas. Aunque dos fósiles argentinos

del Jurásico, *Vieraella* y *Notobatrachus*, pertenecan al nivel más primitivo de los Leiopelmatidae, hoy en día el grupo sobrevive en Nueva Zelandia (*Leiopelma*) y el noroeste de los Estados Unidos (*Ascaphus*), no permitiendo afirmar que América del Sur haya sido la cuna de los Anuros. Tampoco el Proanuro del Triásico de Madagascar, *Triadobatrachus*, justifica la idea de Madagascar como cuna de los Anuros. Tales hechos sugieren, sí, que los Anuros nacieron en el continente de Gondwana pero no bastan para descartar su origen laurasiático. Es particularmente difícil ubicar el nacimiento de los grupos que aparecieron a fines del Pérmico y durante el Triásico, porque la reunión de todos los continentes en una masa única, permitió una difusión muy rápida de las faunas y de las floras, las que por lo tanto tuvieron transitoriamente una notable uniformidad.

Otras familias primitivas, aunque más adelantadas que los Leiopelmatidae, se conocen únicamente en el Norte, incluyendo los fósiles: Discoglossidae, Rhinophrynidae, Pelobatidae y Pelodytidae. Una situación tal se podría interpretar como el resultado de una competencia reducida con Anuros evolucionados, ausentes en el Norte por algún tiempo. Estes y Reig (1973) suponen que los primeros linajes de Anuros se desarrollaron paralelamente en el Norte y en el Sur: Discoglossidae y Leiopelmatidae, Palaeobatrachidae (hoy en día extinguidos) y Pipidae, Pelobatidae y Myobatrachidae. De esta fase Jurásica y Cretácica de la radiación anura, solo subsisten en América del Sur los Pipidae (*Pipa* 2 especies, *Hemipipa* 1 especie, *Protopipa* 2 especies, probablemente porque su especialización acuática los ha puesto a resguardo de la competencia de los otros anuros más evolucionados. Esta familia es típicamente gondwaniana occidental con otros tres géneros africanos. Varios fósiles se conocen de los dos continentes y el género africano *Xenopus*, más primitivo que los otros, existió en Brasil durante el Paleoceno (Estes 1975).

Según la teoría clásica, los Anuros superiores, es decir los Neobatrachia de Reig, de-

rivan de los Pelobatidae que Lynch (1971) hace pasar de Europa a África, y por consiguiente en el Gondwana durante el Jurásico superior. No se acepta más la necesidad de tal migración porque en 1973, se descubrió en Australia un Anuro muy primitivo, más o menos del nivel de los Pelobatidae y que representa muy bien la transición entre los Leiopelmatidae y los Myobatrachidae. Se llama *Rheobatrachus* y propuse aislarlo en una familia propia (Laurent, en prensa). Tiene además una reproducción muy original, ya que los huevos se desarrollan en el estómago del macho. De este tipo morfológico derivaron fácilmente los Myobatrachidae, que probablemente eran los Anuros dominantes en el Gondwana a principios del Cretácico. Hoy en día sobreviven en Australia, donde son dominantes todavía y en África del Sur, si se admite que el género *Heleophryne* pertenezca a la familia; en el resto del Gondwana evolucionaron para producir los Leptodactylidae en América del Sur, los Microhylidae, Ranidae e Hyperoliidae en el Viejo Mundo.

Los Leptodactylidae son una familia muy numerosa y que se diversificó mucho. Una primera rama generalmente tratada en Argentina como una familia distinta está constituida por los escuerzos. También se admite en este país que hay verdaderos escuerzos (*Ceratophrys*, *Chacophrys*, *Lepidobatrachus*) con un total de diez especies, y falsos escuerzos (*Proceratophrys*, *Odontophrynus*, *Macrogenioglottus*), con once especies y más bien relacionados con *Leptodactylus*. Ni Lynch (1971) ni Heyer (1975) siguen este criterio. Heyer considera el grupo como el resultado monofilético de una antigua adaptación de tipo cavadador al medio árido. Otro grupo primitivo es la subfamilia andino-patagónica de los Telmatobiinae, con aproximadamente unas cincuenta especies, entre las cuales se señalan todavía dos casos de amplexus inguinal, característico de las familias arcaicas y de la mayoría de los Myobatrachidae. Los géneros más importantes de los Telmatobiinae son: *Telmatobius*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hammatodactylus*, *Batrachyla*. Es de hacer notar que las dos subfamilias más primi-

tivas (Telmatobiinae y Ceratophryinae) son las más australes geográficamente y por consiguiente las más cercanas de los Myobatrachidae, que sobrevivieron seguramente en la Antártida antes de su invasión por el hielo. El número de cromosomas más frecuente en esos grupos es veintiséis, con algunas variaciones. Los Grypiscinae, con treinta y tres especies cuyos géneros más importantes son *Thoropa*, *Cycloramphus*, *Hylodes* (= *Elosia*), han derivado aparentemente de los Telmatobiinae. Conservaron los veintiséis cromosomas y están adaptados a un ecosistema de riachuelos forestales en el Sur-Este del Brasil. La tendencia terrestre de este grupo se acentuó en la numerosa subfamilia Eleutherodactylinae, con aproximadamente unas cuatrocientas especies, y cuyos géneros importantes en Sudamérica son: *Eleutherodactylus* y *Phrynopus*. Adquirieron el desarrollo directo lo que permitió la colonización de nichos ecológicos alejados del agua y muy diversos. Esto posibilitó una multiplicación asombrosa de las especies y finalmente un éxito territorial notable: la invasión de todo el Norte del continente, de América Central, hasta el Sur de los Estados Unidos y las Antillas, ocurriendo antes de la formación del Istmo de Panamá. Los cromosomas se redujeron a veintidós, con algunos casos de fusión suplementarios y varios de fisión, hasta treinta y seis.

Los Leptodactylinae, con una centena de especies, constituyen otra subfamilia exitosa, siendo sus géneros importantes: *Physalaemus*, *Pleurodema* y *Leptodactylus*. Por sus nidos de espuma, se adaptaron muy bien a ambientes áridos (bosque chaqueño, praderas, sabanas, monte). Su extensión territorial, posiblemente posterior a la formación del istmo de Panamá, es muy grande, abarcando desde Tejas hasta la Patagonia pero con algunas excepciones, se mostró refractaria a los ambientes montañosos. El número frecuente de veintidós cromosomas hace pensar en un parentesco con los Odontophryni.

Los Bufonidae también tienen generalmente veintidós cromosomas. Según las ideas actuales, particularmente desde el estudio multidisciplinario del género *Bufo* dirigido por

W. F. Blair (1972), se opina que la familia se originó en Sudamérica. Los antecesores podrían estar dentro de los falsos escuerzos, que se parecen muchísimo a sapos, especialmente *Odontophrynus* y sobre todo *Macrogenioglottus*. (Reig 1972).

Mientras los Leptodactylidae casi quedaron prisioneros en América Tropical, con solo dos subfamilias fuera de Sudamérica, los Bufonidae invadieron todo el mundo, salvo Madagascar, Nueva Guinea, Australia y Nueva Zelanda.

Tal situación plantea un problema, ya que los Leptodactylidae antecesores de los Bufonidae, tuvieron necesariamente más oportunidades que ellos para invadir otros continentes y sin embargo no lo hicieron ¿Por qué? Probablemente porque los Leptodactylidae fueron mantenidos en su lugar por los Ranidae, más o menos equivalentes ecológicos, mientras que los Bufonidae, con su metabolismo más alto, su mayor actividad, su psiquismo aparentemente más desarrollado (Szarski, 1972), no encontraron rivales. Lo notable es que tampoco son rivales con respecto a otros Anuros, sin duda porque su adaptación global les confiere nichos ecológicos sutiles pero radicalmente distintos.

¿Cómo y cuándo los Bufonidae partieron a la conquista del mundo? Cabe notar los siguientes hechos: 1) En número de géneros y especies, América del Sur está en primer lugar (8 géneros y entre 110 y 120 especies); Africa en segundo lugar (8 géneros y más o menos 65-70 especies), seguida por Asia tropical (6 géneros y 50-55 especies, América Central con un número mucho menor de formas (3 géneros y más o menos 30 especies) y finalmente América del Norte y la Zona Paleártica. 2) Los Bufonidae fósiles no aparecen en Norteamérica antes del Mioceno (Estes 1970). 3) Los Bufonidae carecen de omosterno con excepción de algunas especies del género *Bufo*, como el grupo *haematiticus* del Norte de Sudamérica, el género africano *Nectophrynoides* y posiblemente el género *Werneria* del oeste de Africa. Estos Bufonidos son obviamente primitivos y viven en una región que formó un istmo residual entre América y Africa hasta el Turo-

niano inferior (Cretácico superior). En consecuencia, los Bufónidos invadieron probablemente Africa antes de su separación total. De Africa prosiguieron su extensión por Asia tropical, Asia templada, Europa, y América del Norte. Posiblemente invadieron Norteamérica por la vía meridional también, pero no antes del Mioceno. No obstante, llegaron demasiado tarde a las riberas del Océano Indico para alcanzar Madagascar.

Los Hylidae, Anuros arborícolas, constituyen el tercer gran desarrollo neotropical. Se difundieron en el mundo más que los Lepidodactylidae pero menos que los Bufonidae. Faltan en Africa y en Asia tropical (con la excepción de una especie), pero en ellas hay muchas ranas arborícolas: Hyperoliidae en Africa, Ranidae (Rhacophorinae) en Asia. En América Central y en la región Holártica, donde tal competencia no existía, se expandieron sin ningún obstáculo, con la excepción de los Rhacophorinae de Extremo-Oriente, con los cuales pudieron convivir. No salieron de América del Sur por la misma vía de los Bufonidae; podría ser que los Hyperoliidae les hayan impedido el acceso ecológico a Africa o que se hayan desarrollado demasiado tarde para tener el fácil acceso terrestre que desapareció después del Turoniano inferior. La multiplicidad de Hylidae, en América Central, sugiere que ese fue el camino tomado muchísimo tiempo antes de la formación del Istmo de Panamá, posiblemente a fines del Cretácico o en el Paleoceno. Sin embargo, la migración aparentemente no continuó hacia el Norte antes del Oligoceno, ya que no se conocen fósiles norteamericanos anteriores, y entonces llegaron solo hasta Europa Occidental, vía del istmo de Bering.

La homogeneidad de los Hylidae es cuestionable. No se puede confiar demasiado en los cartílagos intercalares y en las ventosas digitales, ya que son características que aparecen junto a cada adaptación arborícola, en Africa para los Hyperoliidae, en Asia para los Rhacophorinae y en Australia para los Pelodyadidae. Dentro de los Hylidae neotropicales hay dos grupos con veintiseis cromoso-

mas: por un lado los Phyllomedusinae (3 géneros, 39 especies), con sus extremidades prensiles, y por otro los Amphignathodontinae (8 géneros, una cincuenta de especies) y Hemiphractinae (1 género, y 5 especies) con las rubetas marsupiales. Podrían tener un origen distinto de los Hylinae (10 géneros y cerca de 250 especies en Sudamérica) cuyo número más frecuente de cromosomas es de veinticuatro. Este grupo tan floreciente aseguró el éxito de la familia fuera del continente sudamericano. Queda sin embargo la posibilidad de que los Phyllomedusinae hayan dado origen a los Pelodyadidae de Australia y Nueva Guinea, pero la objeción a esta hipótesis está en que los dos grupos están concentrados bastante lejos de los territorios australes, es decir, en América del Sur hasta el Chaco, y en Australasia hasta el norte de Australia. Por lo tanto, el origen más probable de los Pelodyadidae está en la familia simpátrida de los Myobatrachidae.

América del Sur fue también el sitio de otras radiaciones y especializaciones menores. Varios grupos evolucionaron paralelamente a los Anuros dichos Superiores del Viejo Mundo, adquiriendo en este sentido una cintura escapular firmisterna. El género *Rhinoderma* parece provenir de Telmatobiinae, conservando el número de 26 cromosomas. Los Dendrobatidae (3 géneros, \pm 60 especies, 20-24 cromosomas) estuvieron a menudo asociados a los Ranidae, pero parecen más bien derivados de los Grypiscinae. Los Atelopodinae (5 géneros más de 50 especies y 22 cromosomas) parecen Bufonidae especializados y los Brachycephalidae, reducidos ahora a los géneros *Brachycephalus* y *Psilophryne* (este último casi microscópico), probablemente descendientes de Bufónidos primitivos ya que conservan un omosternón vestigial.

Al lado de los Hilidos hay que señalar a los Centrolénidos (2 géneros, más de 60 especies, 20 cromosomas) y los Pseudidos, dos grupos estrictamente Neotropicales, pero no está todavía bien comprobado que los Pseudidae (2 géneros, 5 especies, 24 cromosomas) hayan sido Hilidos que regresaron a la

vida acuática. Podrían ser Leptodactílidos especializados.

Así parecería que la mayoría de los Anuros sudamericanos se desarrollaron *in situ*. Sin embargo, hay excepciones. Sabemos que *Rana palmipes* invadió el continente después de la formación del istmo de Panamá y ningún otro Ránido lo hizo.

También están los Microhilidos (15 géneros y 29 especies). Se creía generalmente que penetraron en América del Sur por el norte, viniendo de Asia por la ruta clásica del istmo de Bering, lo que todavía se admitía hasta hace poco (Laurent, 1975). Pero un examen más detallado del problema me convenció que esto es muy poco probable. De haberlo hecho después del Plioceno, la diversificación de la familia en América tropical resulta demasiado amplia. Tampoco parece probable que hayan entrado por el norte hace unos 60 ó 70 millones de años, ya que era muy temprano para una migración tan larga a partir de Asia tropical. Menos todavía si, como lo he sugerido, esta familia bastante aberrante hubiera nacido en India durante su deriva a través del Océano Indico, ya que no chocó con Asia antes del Eoceno y probablemente más tarde.

Durante esta travesía, India quedó conectada intermitentemente por guirnalda de islas, las que actualmente constituyen el Archipiélago de las Seychelles y sobre todo Madagascar, que alberga ahora a los grupos más primitivos.

Los Microhilidos pudieron pasar a Africa, posiblemente antes de la formación del canal de Mozambique (60-130 millones de años), o después, por "desembarcos fortuitos". Desde Africa pudieron invadir América del Sur antes del Turoniano (90 - 95 millones de años). No se puede explicar de otro modo la presencia en Sud América de un género primitivo como es *Otophryne*. Como con los Bufonidae, se puede preguntar la razón de tal éxito, mientras que los Hyperoliidae y los Ranidae no lo lograron. Hay razones para creer que los Microhylidae son más antiguos que Ranidae e Hyperoliidae, y que estos no nacieron a tiempo para invadir Sudamérica; sin em-

bargo, no está comprobado. Hay otra razón posible: hemos dicho que la presencia de los Ranoidea en Africa quitaba el acceso ecológico a los Leptodactylidae e Hylidae, pero la situación es también probablemente cierta.

En cambio, los Microhilidos, con la adaptación cavadora de los adultos, y sobre todo, la adaptación filtradora de los renacuajos, encontraron poca competencia entre los Anuros Sudamericanos.

Así en resumen, ningún continente ha tenido un papel más importante que América del Sur en la radiación adaptativa de los Gymnophiones y Anuros, ya que alberga trece familias de un total de veintiseis, es decir, el 50% siendo originarias de ella el 35%. Cinco familias (19%) no existen fuera de este continente. Ni Africa, ni Asia, ni Australia ni América del Norte alcanzan cifras tan altas.

BIBLIOGRAFIA

- BLAIR, W. F. (ed.), 1972.- Evolution in the genus *Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, I-VIII; 1-459.
- BROIN, F. de; E. BUFFETAUT; J. C. KOENIGUER, J. C. RAGE; P. TAQUET; C. VERGNAUD - GRAZZINI et S. XENZ, 1974.- La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beccen (Senonien du Niger) C. R. Acad. Sc. Paris, 279: 469-472.
- COX, C. B., 1974.- Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift - Jour. Biogeog., 1: 75-94.
- DUELLMAN, W. E., 1970.- The Hylid frogs of Middle America - Monog. Mus. Nat. Hist. Kansas, I y II: 753 pp.
- ESTES, R., 1970.- Origin of the recent North American lower Vertebrate fauna: in inquiry into the fossil record.- Forma et Function, 3: 139-163.
- ESTES, R., 1975.- Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South América and the zoogeography of Pipid frogs - Herpetologica 31: 263-278.
- ESTES, R. y O. REIG, 1972.- The early fossil record of frogs. A review of the evidence. En VIAL, J.L. Evolutionary biology of the Anurans - University of Missouri Press: 11-63.

- ESTES, R. y M. WAKE 1972.- The first fossil record of Caecilian amphibians - *Nature*, 239: 228-231.
- HEYER, W. R. 1975.- A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae - *Smiths. Contr. Zool.*, 199: 1-55.
- LAURENT, R. F., 1975.- La distribution des amphibiens et les translations continentales - *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris Nouv. Ser. A. Zool.*, 88: 176-191.
- LAURENT, R. F., (en prensa) Systématique et distribution géographique des Amphibiens. En GRASSE, P. P. *Traité de Zoologie*. XIV. fasc. 3.
- LYNCH, J. D., 1971.- Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactylid frogs - *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 53: 1-238.
- REIG, O., 1972.- *Macrogenioglottus* and the South American Bufonid toads. En BLAIR, W. F. *Evolution in the Genus Bufo* - Univ. Texas Press, Austin: 14-36.
- REYMENT, R. A., 1975.- Paléontologie évolutive et nouvelle tectonique. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris Nouv. Ser. Zool.*, 88: 8-18.
- REYMENT, R. A. y E. A. TAIT, 1972.- Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean - *Phil. Trans. roy. Soc. London*, 264: 55-95. *
- ROBINSON, P. L., 1972.- Palaeoclimatology and continental drift. En TARLING, D. H. y S.K. RUNCORN - *Implications of continental drift to the Earth Sciences*: 451-476.
- SZARSKI, H., 1972.- Integuments and soft parts. En BLAIR, W. F. *Evolution in the genus Bufo* - University of Texas, Austin: 71-81.