

PAPÉIS AVULSOS  
DO  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
SECRETARIA DA AGRICULTURA — SÃO PAULO - BRASIL

---

A PROPÓSITO DE LOS LEPTODACTYLIDAE  
(AMPHIBIA ANURA)

JOSÉ M. GALLARDO

INTRODUCCIÓN

A lo largo de los años ha habido diversas interpretaciones con respecto a la extensión de la familia Leptodactylidae de Batracios Anuros. Unos autores han tenido un criterio que podemos llamar sintético, uniéndola aveces con otras familias, otros en cambio con criterio analítico la han subdividido en varias subfamilias y aún en varias familias diferentes. En el presente trabajo me referiré en particular a los representantes neotropicales de esta familia.

En una revisión de estos diferentes criterios enumeraré y comentaré brevemente, los conceptos de los distintos autores, desde el trabajo de conjunto de Nieden en el Tierreich (1923), sin considerar en particular a los autores anteriores a éste, pues juzgo muy completa la sinonimia de esta familia dada por el autor alemán.

Así para Nieden (1923:355), que da primacía a Cystignathidae con respecto a Leptodactylidae, la familia se divide en tres subfamilias: Hemiphractinae, Cystignathinae y Dendrophryniscinae (aunque de los 27 géneros neotropicales, sólo 20 son realmente Leptodactylidae, según el concepto actual). Los tres géneros que para Nieden constituyen la subfamilia Hemiphractinae (*Amphodus*, *Cerathyla*, *Hemiphractus*) son considerados actualmente de la familia Hylidae (Goin, 1961:7,8,10). En Cystignathinae, considera Nieden, 19 géneros neotropicales que pertenecen a los Leptodactylidae: *Cycloramphus*, *Hylopsis*, *Lepidobatrachus*, *Calyptocephala*, *Telmatobius*, *Ceratophrys*, *Zachaenus*, *Oocormus*, *Borborocoetes*, *Syrrhophus*, *Elosia*, *Hylodes*, *Lithodytes*, *Leptodactylus*, *Pleurodema*, *Paludicola*, *Tomodactylus*, *Limnomedusa*, *Hylorina* (aunque algunos son conocidos en la actualidad con otros nombres); otros son géneros de Leptodactylidae o de Bufonidae no neotropicales; dos géneros aunque neotropicales forman familias especiales, *Pseu-*

---

Jefe de la Sección Batracología del Museu Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

*dis* (Pseudidae) y *Centrolene* (Centrolenidae), mientras que *Hyloscirtus* es considerado Hylidae (Goin, 1961:12). En Dendrophryniscinae considera dos géneros (ambos neotropicales), uno de los cuales es considerado actualmente como Bufonidae (Griffiths, 1959:484), *Dendrophryniscus*, el otro como Leptodactylidae, *Batrachophrynus*. Por lo que se ve, Nieden resulta excesivamente sintético en su clasificación de los Leptodactylidae.

Miranda Ribeiro (1926), nos da una clasificación analítica, para este grupo, considera dividido en seis familias diferentes: Telmatobiidae con *Calyptocephalus*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius*, *Pseudis*; Elosiidae con *Megaelosia*, *Elosia*, *Crossodactylus*; Hylodidae con *Amphodus*, *Grypiscus*, *Cycloramphus*, *Illiodiscus*, *Craspedoglossa*, *Basanatia*, *Hylodes*, *Ololygon*, *Holoaden*; Ceratophryidae con *Zachaeus*, *Stombus*, *Ceratophrys*, *Proceratophrys*, *Odontophrynus*; Paludicolidae con *Eupemphix*, *Engystomops*, *Pleurodema*, *Paludicola*; Leptodactylidae con *Leptodactylus*, *Limnomedusa*, *Pseudopaludicola* (observemos que según este autor, la familia Leptoctylidae, quedaría reducida a tres géneros). Un criterio de síntesis, en cambio, es el sustentado por Noble (1931:496), quien por lo pronto a los Leptodactylidae de otros autores, los incluye en los Bufonidae; a esta última familia la considera dividida en siete subfamilias: Criniinae y Heleophryinae (sin representantes americanos), Pseudinae (con *Eleutherodactylus*, *Calyptocephalus*, *Ceratophrys*, *Hylorina*, *Cycloramphus*, *Telmatobius*, *Batrachophrynus*, *Eupsophus*, *Zachaeus*, *Syrrhophus*, *Pseudis*), Rhinophryinae (actualmente una familia aparte; Kellog 1932), Bufoninae (los Bufonidae de otros autores), Elosiinae (*Elosia*, *Megaelosia*, *Crossodactylus*) y Leptodactylinae (*Physalaemus*, *Pleurodema*, *Eupemphix*, *Limnomedusa*, *Edalorhina*). Un criterio tan absolutamente sintético no es sostenido por los demás autores, que tratan de reagrupar a los diversos géneros. Así Parker (1940) considera a Leptodactylidae dividida en seis subfamilias, que son las de Noble salvo Bufoninae (que queda en una familia aparte). Melin (1941:7) no está de acuerdo con Noble en cuanto a unir Bufonidae y Leptodactylidae, considerando las características en común entre ambas como fenómenos de convergencia; Melin nos habla de dos familias: Hylodidae (*Hylodes*, *Ctenocranius*) y Leptodactylidae (criterio similar al de Miranda Ribeiro). También sigue a Miranda Ribeiro, Carvalho cuando (1946:2) habla de Ceratophryidae (*Macrogenioglottus*, *Ceratophrys*, *Stombus*, *Odontophrynus*). Un alcance algo diferente es el que Vellard (1951:21) da a Telmatobiidae (usado por Miranda Ribeiro), pues lo considera como subfamilia Telmatobiinae de los Leptodactylidae (solamente con *Telmatobius* y *Batrachophrynus*); según Burger (1954:194-196) corresponde escribir Telmatobiinae, de acuerdo con la grafía de la familia Telmatobii Fitzinger (1843:32).

Bertha Lutz (1954:156) al tratar de los Anfibios del Distrito Federal (Rio de Janeiro) tiene un equilibrado criterio entre analítico y sintético al considerar a los Leptodactylidae en sentido amplio, divididos en dos familias: Ceratophryidae (*Stombus*, *Oocormus*) y Leptodactylidae (con cuatro subfamilias: Leptodactylinae, con *Leptodactylus*, *Physalaemus*, *Eupemphix*; Elosiinae con *Elosia*, *Crossodactylus*; Cyclorhamphiinae con *Cyclorhamphus*, *Thoropa*; Eleutherodactylinae con *Eleutherodactylus*). Cei (1956) en su

Catálogo de los Anfibios argentinos, sigue el criterio de B. Lutz, pues considera dos familias para agrupar los Anfibios que tratamos: Ceratophryidae (*Ceratophrys*, *Odontophrynus*, *Lepidobatrachus*) y Leptodactylidae (*Leptodactylus Pseudopaludicola*, *Eupemphix*, *Physalaemus*, *Pleurodema*, *Limnomedusa*, *Eleutherodactylus*, *Hylorina*, *Eupsophus*, *Telmatobius*); mientras que sigue a Savage y Carvalho (1953:198) al considerar a *Pseudis* y *Lysapsus* en la familia Pseudidae. Reig (1960:126) considera cinco subfamilias en los Leptodactylidae neotropicales: Leptodactylinae y Elosiinae (de acuerdo a Noble), Telmatobiinae (de acuerdo a Vellard y Burger), Ceratophryinae (de acuerdo a Parker, 1935: 511) y Calyptocephalellinae nov. subfam.

De todo lo expuesto anteriormente se deduce la necesidad de un estudio total de los diversos géneros (44 hasta ahora conocidos) de Leptodactylidae americanos, para poder establecer las verdaderas relaciones entre los mismos; esto último será consecuencia de un mejor conocimiento, no sólo de su anatomía, sino también de la etología y desarrollo de los Anfibios.

Pero antes de intentar un ordenamiento de los mismos, haré la enumeración de los géneros conocidos, con algunos comentarios sobre ellos:

*Allophryne* Gaige, 1926. Con una especie de la Guayana Inglesa, de posición taxonómica dudosa.

*Alsodes* Bell, 1843. Con una especie poco conocida, del Sur de Chile.

*Amblyphrynus* Cochran & Goin, 1961. Con una especie de Colombia.

*Ancudia* Philippi, 1902. Una sólo especie del Sur de Chile. Según Ceí (1958:268) cercana a *Eupsophus* o a *Batrachyla*.

*Aruncus* Philippi, 1902. Con una sólo especie del Sur de Chile. Según Gallardo (1962:46) sinónimo de *Telmatobufo* Schmidt, 1952.

*Basanitia* Miranda Ribeiro, 1923. Con tres especies de Brasil.

*Batrachophrynus* Peters, 1879. Con tres o cuatro especies. Desde Perú hasta la Patagonia argentina (Gallardo 1962:54).

*Batrachyla* Bell, 1843. Con una especie del Sur de Chile y de la Argentina (Gallardo, entregado para su publicación).

*Calyptocephalella* Strand, 1926. Con una especie de Chile, y otra dudosa de Panamá.

*Ceratophrys* Boie, 1825. Con unas seis especies de Argentina, Brasil, Uruguay, Bolivia, Perú, Colombia, Venezuela, y Guayanas.

*Crossodactylodes* Cochran, 1938. Con una especie de Brasil.

*Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841. Con cinco especies de Brasil y Argentina (Gallardo 1961:37).

*Craspedoglossa* L. Müller, 1922. Con dos especies de Brasil.

*Ctenocranius* Melin, 1941. Dos especies, de Brasil, Ecuador y Colombia.

*Cycloramphus* Tschudi, 1838. Con unas diez especies de Brasil.

*Edalorhina* Espada, 1870. Con unas cuatro especies de Perú y Ecuador.

*Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841. Con casi 250 formas (Goin 1960:243) desde Argentina hasta el Sur de EE.UU.; muchas especies en las Antillas. Por el estudio comparativo con respecto a otros géneros menos fraccionados en diferentes especies, he llegado a la conclusión de que este fraccionamiento puede deberse a la peculiar forma de reproducción y desarrollo de las especies del género *Eleutherodactylus*.

Para ello es necesario tener en cuenta que éstos son puramente terrestres, de modo que no se consagran en cuerpos de agua para su reproducción, a diferencia de lo que es común en otros géneros de Batracios (lo que contribuye en estos últimos, al intercrucamiento de ejemplares que viven normalmente alejados entre sí, y por ello se facilita el mantenimiento de caracteres constantes en los descendientes, impidiendo el fraccionamiento en gran número de especies). En cambio en *Eleutherodactylus* prima la tendencia del "homing" o sea del aislamiento, y ello facilita la formación de gran cantidad de razas y de especies. Resumiendo podemos decir que en los Anfibios hay dos tendencias opuestas que actúan en diferente momento: el "homing" que los hace permanecer en una zona limitada, relativamente pequeña, donde obtienen el alimento, y la tendencia migratoria que los hace congregarse en cuerpos de agua durante las épocas de reproducción. La primera tendencia al primar y confundirse con la segunda en *Eleutherodactylus* (pues estos animales utilizan para su reproducción lugares húmedos; siendo estos lugares muy frecuentes en el área habitada por el género) ha llevado al género al fraccionamiento en una enorme cantidad de especies. A esto se agrega, probablemente, en las Antillas una evolución de tipo "explosivo" en las diversas islas.

*Elosia* Tschudi, 1838. Con siete especies de Brasil.

*Engystomops* Espada, 1872. Con unas cinco especies, de Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, Trinidad, Centro América y Méjico.

*Eupemphix* Steindachner, 1863. Con una o dos especies de Brasil, Paraguay, Bolivia y Argentina.

*Eupsophus* Fitzinger, 1843. Con unas seis especies del Sur de Chile y de la Argentina.

*Holoaden* Miranda Ribeiro, 1920. Con dos especies de Brasil.

*Hylopsis* F. Werner, 1894. Con una especie, descrita con la única indicación de Sud América.

*Hylorina* Bell, 1843. Con una especie del Sur de Chile y de la Argentina.

*Lepidobatrachus* Budgett, 1899. Con una o dos especies, de la Argentina y Paraguay.

*Leptodactylus* Fitzinger, 1826. Con unas 61 especies, de la Argentina hasta el Sur de EE.UU., presente en las Antillas. Las más numerosas son las especies del Grupo Cavicola, que se han diferenciado según un proceso similar al explicado para *Eleutherodactylus*, ya que dichas especies desovan en cavidades subterráneas cercanas a pantanos, donde terminan su desarrollo que iniciaron fuera del agua (Gallardo 1958:463).

*Limnomedusa* Fitzinger, 1843. Con tres especies, de Brasil, Uruguay, Argentina y Colombia.

*Lithodytes* Fitzinger, 1843. Con una ó dos especies, de Perú, Ecuador, Guayanas y Venezuela.

*Macrogenioglottus* Carvalho, 1946. Con una especie de Brasil.

*Megaelosia* Miranda Ribeiro, 1923. Con una o dos especies de Brasil.

*Microbatrachylus* Taylor, 1940. Con ocho especies de Méjico.

*Odonthophrynus* Reinhardt & Lütken, 1862. Con tres especies, de Brasil, Argentina y Paraguay.

*Paratelmatoibius* B. Lutz & Carvalho, 1958. Dos especies de Brasil.

*Phrynanodus* Ahl, 1933. Con una especie de Brasil.

*Physalaemus* Fitzinger, 1826. Con unas doce especies, de Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay y Bolivia.

*Pleurodema* Tschudi, 1838. Con unas doce especies, de Chile, Argentina, Perú, Bolivia, Uruguay, Brasil, Venezuela, Colombia y Antillas.

*Proceratophrys* Miranda Ribeiro, 1920. Con una especie de Brasil y Argentina (Gallardo 1961:34).

*Pseudopaludicola* Miranda Ribeiro, 1926. Con cinco especies, de Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay, Colombia y Venezuela.

*Stombus* Gravenhorst, 1825. Con cinco especies, de Brasil y Paraguay.

*Syrrhophus* Cope, 1889. Con 24 especies, de Perú, Ecuador, Colombia, Centro América, Méjico y Sur de EE.UU.

*Telmatobius* Wiegmann, 1834. Con unas 21 especies y varias subespecies, de Chile, Argentina, Bolivia, Perú y Ecuador.

*Thoropa* Cope, 1865. Con tres especies de Brasil.

*Tomodactylus* Günther, 1900. Con cinco especies de Méjico.

*Zachaenus* Cope, 1866. Con una o dos especies de Brasil.

En un trabajo anterior (Gallardo 1961:113) llamé la atención con respecto a dos tipos diferentes de vértebras atlas en algunos Leptodactylidae; en otro trabajo más reciente (Gallardo 1962:46) agregué otros géneros a uno y otro tipo. Así presentan una vértebra atlas con convexidad anterior (proceso odontoideo, Evans 1939:40) y cóndilos occipitales cercanos entre sí, los siguientes géneros que he estudiado; *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, *Calyptocephalella*, *Macrogenioglottus*, *Eupsophus*, *Telmatobius*, *Batrachophrynus*.

Mientras que el atlas tiene una cara anterior cóncava o plana (sin proceso odontoideo), a la que corresponden cóndilos occipitales separados (en los géneros estudiados): *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Pleurodema*, *Edalorhina*, *Pseudopaludicola*, *Limnomedusa*, *Eupemphix*, *Engystomops*, *Odontophrynus*, *Stombus*, *Eleutherodactylus*, *Microbatrachylus*, *Basanitia*, *Syrrhophus*, *Cycloramphus*, *Craspedoglossa*, *Zachaenus*, *Elosia*, *Crossodactylus*, *Thoropa*, *Holoaden*.

Las especies estudiadas a fin de determinar el tipo de atlas son: *Ceratophrys ornata*, *C. dorsata*, *C. cornuta*, *C. pierotti* (este último quizás no pertenezca a este género, ni mucho menos a

*Stombus*), *Lepidobatrachus asper*, *Macrogenioglottus alipioi*, *Calypotocephalella gayi*, *Eupsophus taeniatus*, *Telmatobius peruvianus*, *Batrachophrynus macrostomus*, *B. patagonicus* (todos ellos para el primer tipo); *Leptodactylus pentadactylus*, *L. ocellatus*, *L. chaquensis*, *L. prognathus*, *L. sibilatrix*, *L. gracilis*, *Lithodytes lineatus*, *Physalaemus barbouri*, *P. albifrons*, *P. cuvieri*, *Eupemphix nattereri*, *Engystomops pustulosus*, *Pleurodema cinerea*, *P. bufonina*, *P. bibroni*, *Edalorhina perezii* (estas tres últimas con un atlas con su parte anterior plana), *Pseudopaludicola falcipes*, *Limnomedusa misionis* (con la primera y segunda vértebras totalmente soldadas entre sí), *Odontophrynus americanus*, *Stombus boiei*, *S. appendiculatus*, *Eleutherodactylus martinicensis*, *E. binotatus*, *E. güntneri*, *Microbatrachylus smithi*, *Basanitia lactea*, *Cycloramphus fuliginosus*, *C. dubius*, *C. asper*, *C. pinderi*, *C. eleutherodactylus*, *Craspedoglossa stejnegeri*, *Zachaenus parvulus*, *Holoaden lüderwaldti*, *Elosia nasus*, *E. aspera*, *Megaclasia goeldii*, *Crossodactylus schmidti*, *C. gaudichaudi*, *Thoropa miliaris*, *Syrrophus montium* (para el segundo tipo).

Esta característica del atlas si bien no parece suficiente para distinguir dos familias diferentes (ya que ambos tipos de vértebras suelen estar presentes en una misma familia, como sucede en Ranidae, Gallardo 1961:113), permite agrupar a los géneros de Leptodactylidae en una forma más natural, que la que resulta en algunos de las subfamilias propuestas por diversos autores. Es de hacer notar que tanto entre los géneros con atlas convexo como en los de atlas cóncavo, existen formas terrestres, cavadoras, semiacuáticas, típicamente acuáticas, de zonas semiáridas, de selvas o de bosques húmedos.

Al considerar las diversas subfamilias de Leptodactylidae neotropicales, es conveniente llamar la atención en los siguientes puntos:

En la llamada familia Ceratophryinae (o Ceratophryidae) o subfamilia Ceratophryinae, de otros autores, se han incluido géneros como *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, *Macrogenioglottus*, *Stombus* y *Odontophrynus*, los tres primeros géneros con atlas convexo, mientras que el cuarto y el quinto tienen atlas cóncavo; *Stombus* y *Odontophrynus* serían entonces casos de convergencia con respecto a *Ceratophrys*; hay además, de la indicada, otras notables diferencias en el cráneo de estos géneros con respecto a *Ceratophrys*, así tanto en *Stombus* como en *Odontophrynus* los huesos craneales son delgados, falta el proceso óseo post-orbital y la órbita está abierta hacia atrás (en *Stombus* la región interorbital es muy cóncava), mientras que en *Ceratophrys* los huesos craneales son fuertes, existe un proceso post-orbital bien definido (aproximadamente triangular equilátero, en *C. ornata* y *C. dorsata*; más estrecho en *C. cornuta*) y la órbita está totalmente rodeada por hueso; lo anteriormente indicado aconseja la creación de una subfamilia diferente a Ceratophryinae, que llamo Stombinae la cual incluye a *Stombus* y *Odontophrynus* (y probablemente también a *Proceratophrys*), la cual está caracterizada por una marcada convergencia hacia Ceratophryinae, que se hace aparente principalmente en su aspecto externo (convergencias hacia Ceratophryinae, existen también en otros géneros que pertenecen a otras subfamilias, como sucede con *Cycloramphus ohausi* y *Zachaenus parvulus*), un atlas

cóncavo y cóndilos occipitales separados entre sí, un omoesternón reducido (mayor en *Proceratophrys*), una placa esternal cartilaginosa y con escotadura, la falta de placas óseas dérmicas en el dorso del tronco, definen a la nueva subfamilia propuesta; a las diferencias anotadas, puede agregarse con respecto a *Ceratophrys* y *Odontophrynus*, que mientras el primero posee renacuajos que son predadores de otros renacuajos, las larvas de *Odontophrynus* no lo son.

Una subfamilia natural resulta Telmatobiinae (Vellard 1951:21; Gallardo 1962:45) donde se incluyen los *Telmatobius* y *Batrachophrynus*, ambos de atlas convexo; el segundo de los géneros tiene muchos puntos de convergencia con *Pseudis* (familia Pseudidae) debidos probablemente a caracteres neoténicos presentes en ambos, que les valieron el ser incluidos por Noble en una misma subfamilia, la de los Pseudinae. Las falanges intercalares que hacen que *Pseudis paradoxa*, *Lysapsus mantidactylus* y *L. limellus* integren la familia Pseudidae, faltan según he podido comprobar en un estudio comparativo, en *Batrachophrynus macrostomus* y en *B. patagonicus*.

Una nueva subfamilia que denomino Batrachylinae, constituida por *Eupsophus* y *Batrachyla* (que resulta muy cercano al anterior: Gallardo 1962 b, en prensa); en ambas la cintura escapular, en su porción esternal, aunque cartilaginosa está bien diferenciada en esternón y xifisternón (mientras que en los otros géneros estudiados, con atlas convexo: *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, *Calyptocephalella*, *Telmatobius*, y *Batrachophrynus*, dicha porción tiene el aspecto de una placa cartilaginosa poco diferenciada; es probable que *Aruncus*, por el tipo de esternón en forma de placa, también pertenezca a dicho grupo de géneros de atlas convexo); *Eupsophus* tiene un superficial parecido con *Thoropa* lo que le ha valido el ser sinonimizada la segunda con aquella, por algunos autores (Cochran 1955:291), pero el atlas y la porción esternal en la cintura escapular de ambos géneros, los hace muy diferentes: *Batrachyla* por el tipo de falanges en T, representa una convergencia hacia *Eleutherodactylus* (del grupo de atlas cóncavo); convergencia que también existe por el desarrollo en parte terrestre de *Eupsophus* (aunque menos especializado que en *Eleutherodactylus*), y por el tipo de cintura escapular.

Entre los géneros con vértebra atlas cóncava todos tienen esternón y xifisternón cartilaginosos, salvo los Leptodactylinae (que he estudiado). Dicha subfamilia, constituye un grupo natural (como lo hice notar anteriormente, Gallardo 1958:464), constituido por *Leptodactylus*, *Physalaemus*, *Eupemphix*, *Engystomops* y *Pleurodema*, los cuales construyen nidos de espuma; a los que puede agregarse quizás, *Limnomedusa*, *Edalorhina*, *Lithodytes*, *Paratelmatobius* y *Tomodactylus* (este último, de acuerdo a del Campo 1940:745, tiene desarrollo abreviado) que poseen en su cintura escapular un estilo esternal óseo, como los cinco géneros anteriormente nombrados. De modo que en el concepto de Leptodactylinae quedan incluidos los géneros dados por Miranda Ribeiro (1926) como Paludicolidae y Leptodactylidae, salvo *Pseudopaludicola* (que no tiene estilo óseo esternal y que no construye nidos de espuma, como lo ha determinado Barrio 1945:37-43; dicho género por la falta de afinidades con los demás Leptodactylidae, debería perte-

necer a una subfamilia propia, Pseudopaludicolinae), a los que se sumarian *Edalorhina* (cercana a *Physalaemus*), *Lithodytes* (cercana a *Leptodactylus*) y *Tomodactylus* (su tipo de desarrollo lo aleja del grupo).

Entre los Leptodactylidae con atlas cóncavo, son varios los que tienen falanges terminales en T en su estado adulto (*Crossodactylus*, *Elosia*, *Eleutherodactylus*, *Syrrhophus*, *Megaelosia*, *Lithodytes*), o en estado juvenil (*Leptodactylus*, como lo he observado en *L. prognathus*). Pero en estos géneros, además de la subfamilia Leptodactylinae (a la cual pertenece *Leptodactylus*, y probablemente también *Lithodytes*) existen otras dos subfamilias que son grupos naturales: Elosiinae y Eleutherodactylinae.

Así Elosiinae está constituído por *Crossodactylus*, *Elosia* y *Megaelosia* (con atlas cóncavo); los tres tienen falanges en T; y en los tres hay renacuajos acuáticos grandes.

En Eleutherodactylinae se ubican *Eleutherodactylus*, *Syrrhophus*, *Basanitia*, *Ctenocranius* y *Microbatrachylus*; tanto en *Eleutherodactylus* como en *Syrrhophus* el desarrollo es terrestre y abreviado. Tienen desarrollo abreviado, otros géneros con falanges en T, aunque no muy típicas, como *Holoaden*, *Craspedoglossus* y algunos *Cycloramphus*; así como también *Zachaeus*, de falanges simples. Estos cuatro géneros, por sus afinidades esqueletarias, pueden integrar los Cycloramphiinae, grupo al cual de acuerdo a B. Lutz (1954:156) se agregaría *Thoropa* (de falanges en T).

Quedan aún algunos géneros de Leptodactylidae, que requieren ser estudiados teniendo en cuenta el tipo de atlas, pero en los que lo he hecho, se ve que los de atlas convexo existen actualmente al Oeste de Sud América, al Sur del Ecuador, y se extendieron en el Terciario hacia la Patagonia; de esta última región, Schaeffer 1949:50, ha descripto *Calyptocephalella canqueli*, *Eupsophus* sp., *Neoprocoela edentatus* para el Oligoceno, y *Eophractus casamayorensis*, probable Leptodactylidae del Eoceno; mientras que Casamiquela (1959:174), describió *Gigantobatrachus parodii* del Mioceno (cuyo género es cercano a *Calyptocephalella*); esto es particularmente interesante, si se tiene en cuenta, que *Batrachophrynus patagonicus* recientemente descripta (Gallardo 1962 a: 54) para Laguna Blanca, Neuquén, constituye un relicto de dicho grupo (según Schaeffer 1949:57, *Neoprocoela* es muy cercano a *Batrachophrynus*); *Ceratophrys* es el género, de los hasta ahora estudiados en este grupo que se extiende más hacia el Este (alcanza Brasil y Guayanas). Mientras que los de atlas cóncavo o plano, se extienden principalmente por el Este y Norte de Sud América, donde especialmente se han diferenciado, y son los únicos que alcanzan a las Antillas, Centro América y Norte América.

#### AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina, que me becó para estudiar los Leptodactylidae neotropicales en las colecciones de diversos Museos norteamericanos. Al Dr. Ernest E. Williams, Curator of Amphibians and Reptiles del Museum of Comparative Zoology at Harvard University, donde se desarrolló principalmente mi trabajo para el

cual fué becado. Al Sr. Jefe de Vertebrados del Departamento de Zoología da Secretaria da Agricultura, São Paulo, Dr. Paulo E. Vanzolini, por las facilidades acordadas durante mi trabajo en las colecciones de Anfibios de dicho Museo. Al Sr. Jefe de la División Herpetología del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Dr. Jorge A. N. Cranwell; y al Sr. Jefe del Laboratorio de Histología de dicho Museo, Dr. Jorge M. de Carlo, por la diafanización de diversos ejemplares de Anfibios, que he utilizado en el presente estudio.

## BIBLIOGRAFIA

- AHL, E., 1933: Über einige neue Frösche aus Brasilien. *Zool. Anz.* 104(1-2):25-30.
- BARRIO, A., 1954: Contribución al estudio de la Etología y Reproducción del Batracio *Pseudopaludicola falcipes*. *Rev. Argent. Zoogeol.* 5:37-43, pls. 1-3.
- BURGER, W. L., 1954: Two family-groups of Neotropical frogs. *Herpetologica* 10(3):194-196.
- CAMPO, R. M. DEL, 1940: Una observación del desarrollo de *Tomodactylus nitidus*. *Ac. Inst. Biol. Scienc. Mex.* 11(2):745-746.
- CARVALHO, A. L., 1946: Um novo gênero de Ceratofrideo do Sudeste Baiano. *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro (N.S.) Zool.* 73:1-5, pls. 1-9.
- CASAMIQUELA, R. M., 1959: Un Anuro gigante del Mioceno de Patagonia. *Rev. Asoc. Geol. argent.* 13(3-4):171-183, pls. 1-2.
- CEI, J. M., 1956: Nueva lista sistemática de los Batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Invest. Zool. Chilenas*, Santiago, 3(3-4):35-68, pls. 1-9.
- 1958: Las láminas originales del Suplemento a los Batracios chilenos de Philippi: primera impresión y comentario. *Ibidem* 4:265-278, pls. 1-10.
- COCHRAN, D. M., 1938: Diagnoses of new Frogs from Brazil. *Proc. biol. Soc. Wash.* 51:41-42.
- 1955: Frogs of southeastern Brazil. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 206: IV-XVI + 1-423, pls. 1-34.
- & C. J. GOIN, 1959: A new Frog of the genus *Limnomedusa* from Colombia. *Copeia* 3:208-209.
- 1961: A new genus and species of Frog (Leptodactylidae) from Colombia. *Fieldiana, Zool.* 39(48):543-546.
- EVANS, G. F., 1939: The morphology and functional evolution of the Atlas-axis complex from fish to mammals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 39(2):29-104.
- FITZINGER, L. J., 1843: *Systema reptilium*. Fasciculum Primus-Amblyglossae. 106 pp. Vindibonae.
- GAIGE, H. T., 1926: A new frog from British Guiana. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 176:1-3, pl. 1.
- CALLARDO, J. M., 1958: Observaciones biológicas sobre *Leptodactylus prognathus* Boulenger. *Cienc. e Invest.* 14(10-11):460-465.

- 1961a: Anfíbios Anuros de Misiones, con la descripción de una nueva especie de *Crossodactylus*. *Neotropica* 7(23):33-38.
  - 1961b: On the species of Pseudidae (*Amphibia*, *Anura*). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 125(4):111-134, pl. 1.
  - 1962a: Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (*Amphibia*, *Leptodactylidae*) en la Argentina. *Neotropica* 8(26):45-58.
  - 1962b: Los géneros *Eupsophus* y *Batrachyla* (*Anura*, *Leptodactylidae*) en la Argentina, y la verdadera identidad de *Paludicola illota* Barbour. *Rev. Mus. argent. Cienc. Nat.* (entregado para su publicación).
- GOIN, C. J., 1960: Pattern variation in the frog *Eleutherodactylus nubicola* Dunn. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sciences* 5(5):243-258.
- 1961: Synopsis of the genera of Hyliid frogs. *Ann. Carneg. Mus.* 36:5-18.
- GRIFFITHS, I., 1959: The phylogeny of *Smithillus limbatus* and the status of the *Brachycephalidae* (*Amphibia*, *Salientia*). *Proc. Zool. Soc. London* 132(3):457-487.
- KELLOG, R., 1932: Mexican tailless Amphibians in the United States National Museum. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 160: II-IX + 224 pp., pl. 1.
- LUTZ, B., 1954: Anfíbios Anuros do Distrito Federal. *Mem. Inst. Osw. Cruz* 52(1):155-238, est. 1-19.
- LUTZ, B. & A. L. CARVALHO, 1958: Novos Anfíbios Anuros das Serras Costeiras do Brasil. *Ibidem* 53(1):239-249, pls. 1-5.
- MELIN, D., 1941: Contributions to the knowledge of the Amphibia of South America. *Göt. Vetensk. Samh. Handl. B.* 1(4):1-71.
- MIRANDA RIBEIRO, A., 1920: Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas espécies. *Rev. Mus. Paulista* 12:290-304, pls. 1-5.
- 1920: Algumas considerações sobre *Holoaden lüderwaldti* e gêneros correlatos. *Ibidem* 12:317-320, pl. 1.
  - 1923: *Elosia* Tsch. e os gêneros correlatos. *Ibidem* 13:814-821, pls. 1-4.
  - 1923: *Basanitia lactea* (um novo batrachio das colleções do Museu Paulista). *Ibidem* 13:849-852, pl. 1.
  - 1926: Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (*Anura*) Brasileiros. *Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro* 27:7-227, pls. 1-22.
- NIEDEN, F., 1923: *Das Tierreich* Vol. 46. *Amphibia Anura I.* XXXII + 584 pp. Berlin & Leipzig.
- NOBLE, G. K., 1931: *Biology of the Amphibia*. XII + 577 pp. New York.
- PARKER, H. W., 1935: The frogs, lizards and snakes of British Guiana. *Proc. Zool. Soc. London* 3:505-530.
- 1940: The Australasian Frogs of the Family *Leptodactylida*. *Novit. Zool. London* 42(1):11-106, pl. 1.
- REIG, O., 1960: Las relaciones genéricas del Anuro chileno *Calyptocephalella gavi* (Dum. et Bibr.). *Actas y Trabajos Primer Congreso Sudamericano de Zoología* 4:113-131.

- SAVAGE, J. M. & A. L. DE CARVALHO, 1953: The family position of Neotropical frogs currently referred to the genus *Pseudis*. *Zoologica* 38(4):193-200.
- SCHAEFFER, B., 1949: Anurans from the early tertiary of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 93(2):47-68, pls. 16-19.
- SCHMIDT, K. P., 1952: A new Leptodactylid frog from Chile. *Fieldiana, Zoology* 34(2):11-15.
- STRAND, E., 1926: Miscellanea nomenclatorica zoologica et paleontologica I-II. *Arch. Naturgesch. (A)* 92(8):1-75.
- TAYLOR, E. H., 1939: Herpetological Miscellany N. I. *Kans. Univ. Sci. Bull.* 26(15):489-549, pls. 53-63.
- VELLARD, J., 1951: Estudios sobre Batracios andinos. I—El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. "J. Prado", Lima*, 1:3-89, pls. 1-8.
- 1956: Repartitions des Batraciens dans les Andes au Sud de L'Equateur. *Inst. Française Etudes Andines* 5:141-162.

