

UN NUEVO ESCUERZO (ANURA, LEPTODACTYLIDAE) DEL “ENSENADENSE” (PLEISTOCENO INFERIOR-MEDIO) DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES (ARGENTINA), CON NOTAS SOBRE LA CLASIFICACIÓN DEL GÉNERO *CERATOPHRYS*

[A new escuerzo (Anura, Leptodactylidae) from the Ensenadan (Lower-Middle Pleistocene) of Buenos Aires Province (Argentina), with notes on the classification of the genus Ceratophrys]

Federico L. AGNOLIN (*)

(*): Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Av. Ángel Gallardo, 470. Buenos Aires (1405), Argentina

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2005-05-13) (FECHA DE ADMISIÓN: 2005-05-20)
BIBLID [0211-8327 (2005) 41: 45-55]

RESUMEN: En este trabajo se describe una nueva especie del género *Ceratophrys*, procedente del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Esta especie es distinguible de otros miembros del género principalmente por la gran expansión lateral y compresión anteroposterior de la fosa posttemporal. La nueva especie se relaciona cercanamente con las especies *C. cranwelli* y *C. ornata*. Adicionalmente se reporta el registro más antiguo para la subfamilia, procedente del Oligoceno medio-superior de Patagonia.

Palabras clave: Anura, *Ceratophrys*, Plioceno, Buenos Aires, Argentina.

ABSTRACT: The new species *Ceratophrys rusconii* is here described. It is distinguishable from other members of this genus mainly by the laterally expanded and anteroposteriorly compressed post-orbital gaps. This fossil species is nearly related to living *C. ornata* and *C. cranwelli*. Additionally, the earliest record for the subfamily Ceratophryinae is recorded from the Middle-Upper Oligocene of Patagonia.

Key words: Anura, *Ceratophrys*, Pliocene, Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Ceratophrys es el género tipo de la subfamilia Ceratophryinae, un grupo peculiar de anuros neotropicales, cuyos integrantes se caracterizan por la posesión de un cuerpo corto y ancho, patas cortas y cabeza desproporcionadamente grande. El género *Ceratophrys* se encuentra representado en la actualidad por seis especies (PERÍ, 1993a; WILD, 1997), las cuales han sido tradicionalmente agrupadas en dos subgéneros: *Ceratophrys* y *Stombus* (LYNCH, 1982; LIMESSES, 1965). Sin embargo, y como fuera notado por PERÍ (1993a) y MAXSON & RUIBAL (1988), la distinción entre ambas entidades ha sido sustentada con escasa evidencia. Estos autores consideran a *C. cornuta* y *C. calcarata* como sucesivos grupos hermano del nodo que incluye a las especies *C. cranwelli*, *C. ornata* y *C. aurita*. Finalmente *C. stolzmanni* ha sido considerada por PERÍ (1993a) la especie más basal dentro del género *Ceratophrys*.

La morfología de los ceratofrinos permite suponer una adaptación básica a hábitos fosoriales y la misma puede estar relacionada a condiciones ambientales con un régimen climático árido o estacional (LYNCH, 1982).

El registro fósil de la subfamilia Ceratophryinae se restringe al continente sudamericano (ESTES & BÁEZ, 1985; pero véase BUFFETAUT & RAGE, 1982). En el Cretácico Superior de Brasil se reconoce el género extinto *Baurubatrachus* (BÁEZ & PERÍ, 1989), posiblemente relacionado a los ceratofrinos. Sin embargo, el registro fósil seguro más antiguo para la subfamilia se remonta a dos hallazgos asignados al Mioceno tardío. Uno de ellos procede de la Provincia de Río Negro (Argentina); se trata del género extinto *Wawelia* Casamiquela, 1963 (véase con respecto a la validez de este taxón a LYNCH, 1971; BÁEZ & PERÍ, 1990). El otro registro pertenece a un Ceratophryinae indeterminado y procede de la Provincia de San Juan (Argentina; CONTRERAS & ACOSTA, 1998).

Con respecto al registro del género *Ceratophrys*, su primera mención como fósil en el territorio argentino se debe a AMEGHINO (1899), quien describe escuetamente la especie extinta *C. prisca*, a la cual se refiere bajo los siguientes términos: "*Ceratophrys prisca* n. sp. muy parecida a la especie precedente [se refiere a *C. ornata*] pero de un tamaño poco menor, cráneo proporcionalmente corto y escultura granulosa de la superficie externa de los huesos dérmicos del cráneo más acentuada. Mioceno superior de Monte Hermoso". Posteriormente, ROVERETO (1914), sin revisar el material tipo de la especie de Ameghino, describió cuatro variedades de *C. prisca*, basándose en caracteres craneanos de poca significación taxonómica, en su totalidad variables durante la ontogenia (PERÍ, 1993a). Posteriormente REIG (1972) considera la especie *C. prisca* conespecífica con *C. ornata*. Finalmente, FERNÍCOLA (2001) consideró que la breve descripción de la especie de Ameghino, sumada a la ausencia de figuras en la descripción original y a la pérdida del material tipo, eran razones suficientes para considerar a *C. prisca* como *species inquirenda* (FERNÍCOLA, 2001). Adicionalmente, FERNÍCOLA (2001) introduce para la especie montehermosense el nombre específico de

Un nuevo escuerzo (Anura, Leptodactylidae) del "Ensenadense" (Pleistoceno inferior-medio) de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), con notas sobre la clasificación del género *Ceratophrys*

C. ameghinorum. Una segunda especie fósil referida a *Ceratophrys* es *C. ensenadensis* Rusconi, 1932, procedente del Pleistoceno de los alrededores de la Ciudad de Buenos Aires. Esta especie actualmente es considerada nónimo de *C. ornata* (BÁEZ & GASPARINI, 1977; PERÍ, 1993a; figura 1, A-B). En cuanto al registro de neoespecies en nuestro país, se conocen materiales asignables a la especie *C. ornata*, en el Pleistoceno-tardío-Holoceno de la Provincia de Buenos Aires (AMEGHINO, 1899; PERÍ, 1993b).

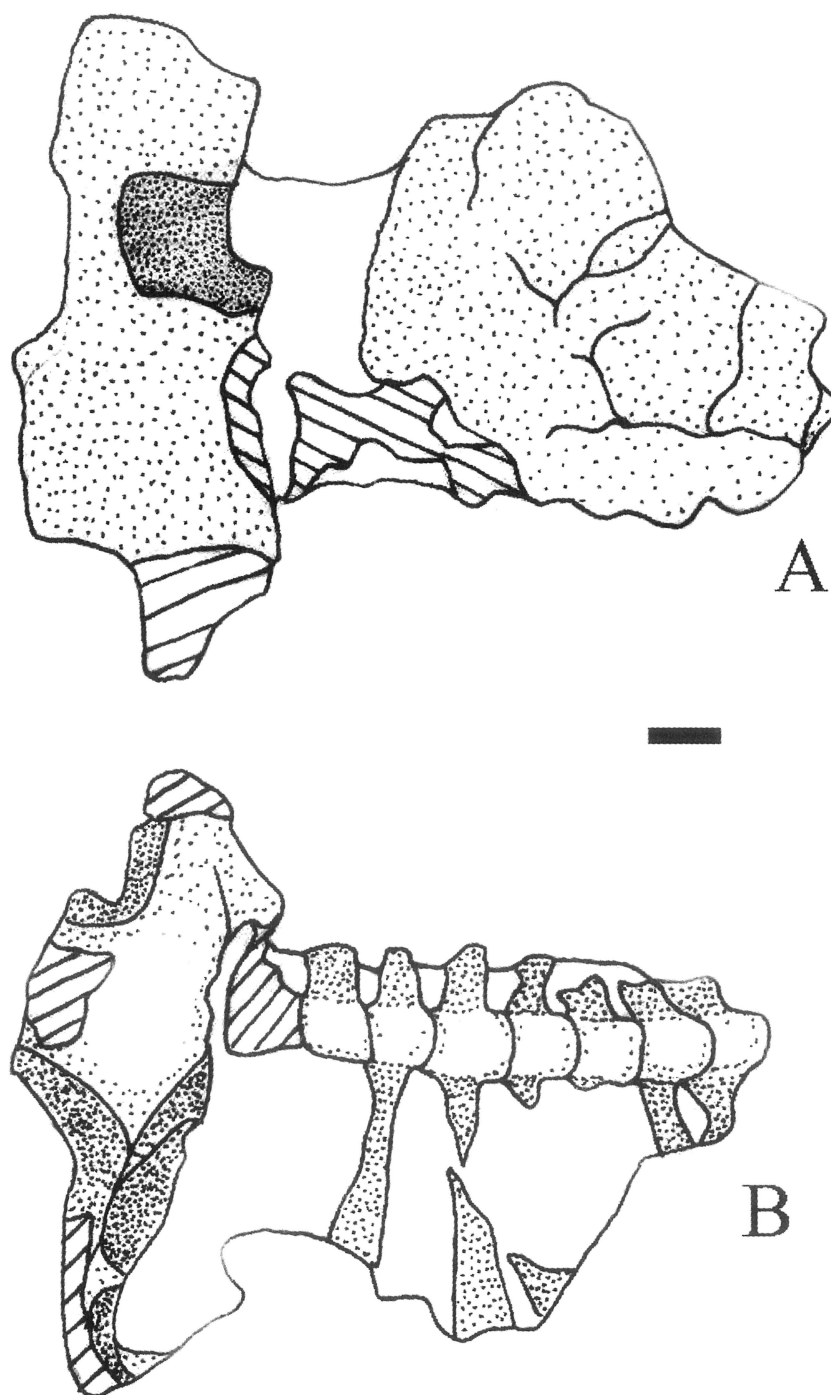


Figura 1. A-B, *Ceratophrys ornata* (PVL 616, paratipo de *C. ensenadensis*), esqueleto incompleto, en vistas: A, dorsal; B, ventral. Escala 1 cm.

El propósito de esta breve nota es describir una nueva especie fósil de *Ceratophrys*, proveniente de sedimentos del Pleistoceno inferior-medio de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), el cual constituiría la segunda especie extinta descrita para el género. Adicionalmente, son registrados por primera vez materiales referibles a la subfamilia Ceratophryinae provenientes del Oligoceno medio-superior de la Patagonia argentina, los cuales consisten en un premaxilar y un ulna-radio completos.

La terminología osteológica es tomada de PERÍ (1993a). La nomenclatura de los accidentes basicraneanos sigue a WILD (1997). La terminología sistemática es la utilizada por LYNCH (1982).

Abreviaturas. MACN Pv: Colección Paleontología Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". MACN A: Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". PVL: Colección Paleontología Vertebrados del Instituto "Miguel Lillo".

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Anura Rafinesque, 1815

Familia Leptodactylidae Werner, 1826

Subfamilia Ceratophryinae Tschudi, 1838

Género *Ceratophrys* Wied-Neuwied, 1824

Ceratophrys rusconii sp. nov. (figura 2 A-D)

Etimología: En reconocimiento al gran paleontólogo argentino Carlos Rusconi.

Holotipo: MACN Pv 19744. Cráneo casi completo sin premaxilares ni la porción anterior de los maxilares.

Posición geográfica y estratigráfica: Mar Chiquita, Playa Dorada (40 kilómetros al norte de Mar del Plata), Provincia de Buenos Aires (Argentina). Formación Miramar ("Ensenadense"; Pleistoceno inferior-medio; véase TERUGGI *et al.*, 1974).

Diagnosis: Especie del género *Ceratophrys* cercana a *Ceratophrys cranwelli* y *C. ornata*, de los cuales difiere en las siguientes autapomorfías: 1) fosa posttemporal lateralmente expandida y anteroposteriormente acortada; 2) fosa posttemporal cercana a la órbita; 3) frontoparietales estrechados posteriormente; 4) en vista lateral, el cráneo presenta la fenestra temporal muy amplia y el cuadrado-yugal y la rama ventral del escamoso muy delgados; 5) basicráneo, en vista posterior con las eminencias epióticas reducidas en tamaño y relativamente agudas. Adicionalmente, *C. rusconii* puede distinguirse de las especies *C. cranwelli* y *C. ornata* por presentar el

siguiente carácter plesiomórfico: la rama anterior del pterigoides carece de un fuerte proceso posterolateral (PERÍ, 1993a).

DESCRIPCIÓN

Cráneo alto y corto, prácticamente akinético debido a la extensa fusión de los huesos craneanos (LYNCH, 1971). La superficie del frontoparietal, así como las del maxilar, el premaxilar, el escamoso y los nasales presentan marcada ornamentación exostótica tuberculada (en la especie *C. ameghinorum* es reticulada en la mayoría de los ejemplares). La longitud máxima, medida sobre la línea media, es de 3,2 cm y el ancho máximo estimado entre las superficies articulares de los cuadrados es de 5,5 cm. Tanto en los nasales como en los frontoparietales la línea media presenta la ornamentación externa atenuada. Frontoparietales fusionados entre sí y con los nasales. Frontoparietales de contorno subcuadrangular en su sector posterior y anteriormente subrectangular. El frontoparietal se encuentra lateralmente comprimido como en las especies *C. ornata* y *C. cranwelli*. Proceso maxilar del nasal robusto, anteroposteriormente expandido y fusionado al proceso nasal del maxilar. Los maxilares se encuentran muy mal preservados; sin embargo, el sector conservado se asemeja tanto en tamaño como en proporciones al de *C. ornata*. Al igual que en el resto de las especies del género, los maxilares se encuentran bien alejados de la órbita. No se han preservado dientes. Placa ótica del escamoso poco desarrollada, cuadrangular y orientada medialmente. La fosa posttemporal es de contorno subrectangular, se presenta bien expandida lateralmente y se encuentra anteroposteriormente acortada. La rama anterior del pterigoides es delgada, al igual que la rama para el cuadrado, la cual es más corta que la rama medial. La rama anterior del pterigoides presenta un pequeño proceso ubicado en la región anterolateral, lo que distingue a *C. rusconii* de las especies *C. cranwelli* y *C. ornata* (PERÍ, 1993a). La rama ventral del escamoso se encuentra bien ornamentada, es delgada, elongada y se presenta fusionada distalmente al cuadrado-yugal. El borde posterior del cuadrado se encuentra detrás de la línea de los cóndilos occipitales. Fosa temporal subtriangular y anteroposteriormente estrechada. En vista posterior el cráneo presenta los cóndilos occipitales discontinuos. El foramen magno es de gran tamaño y es de contorno ovoidal. El foramen yugular es pequeño y se ubica lateralmente a los cóndilos occipitales. El foramen para la arteria carótida es amplio y subcircular y se ubica sobre los cóndilos occipitales, justo por debajo del margen posterior del frontoparietal, como ocurre en el resto de las especies del género. Eminencias epióticas pequeñas y de contorno subtriangular. En vista ventral, el cráneo no presenta grandes diferencias con el de otras especies del grupo *C. ornata* (ver discusión). El parasfenoides es ancho y robusto, a diferencia de otras especies del género (e. g. *C. cornuta*). El foramen óptico es amplio y de contorno ovoidal, y se ubica a la misma altura que el foramen troclear. Este último es pequeño y se encuentra

anteroposteriormente extendido. El foramen proótico es amplio y está subdividido transversalmente por una pequeña cresta ósea.

COMPARACIONES Y DISCUSIÓN

La asignación de *C. rusconii* al género *Ceratophrys* está sustentada entre otros caracteres por la posesión de un cráneo alto, de contorno triangular, presencia de dos escotaduras óticas en el dermocráneo, margen posterior del cuadrado ubicado por detrás de la línea de los cóndilos occipitales, maxilar bien alejado del borde orbitario y extensa ornamentación exostótica en la superficie dorsal del cráneo con obliteración de numerosas suturas óseas (LYNCH, 1971; PERÍ, 1993a; FERNICOLA, 2001).

Ceratophrys aurita difiere principalmente de *C. rusconii* por presentar el contorno de la fenestra temporal subtriangular alargado, las órbitas relativamente pequeñas y la diferente conformación de la fosa posttemporal y de la placa ótica. Asimismo, *C. calcarata* difiere por el contorno del cráneo, el cual es mucho más alto en vista lateral, la morfología de la placa ótica y de la fosa posttemporal. Las especies *C. cornuta* y *C. stolzmanni* se diferencian en gran medida de *C. rusconii*, especialmente en el menor grado de fusión de los huesos del cráneo, la rama ventral del escamoso ornamentada en gran parte de su longitud, las órbitas, en vista lateral poco expandidas anteroposteriormente y las fosas nasales pequeñas. *C. ameghinorum* es claramente distinguible de la especie aquí descrita por presentar ornamentación craneana reticulada y la placa ótica del escamoso aguda y subtriangular, orientada dorsalmente (FERNICOLA, 2001).

Ceratophrys rusconii n. sp. puede ser incluido dentro del grupo *C. ornata* (*C. ornata* + *C. cranwelli*), principalmente (aunque no únicamente) por los siguientes caracteres: 1) placa ótica del escamoso poco desarrollada, muy expandida medialmente y de contorno subcuadrangular, bastante más ancha que alta, y 2) presentar el margen posterior del frontoparietal fuertemente convexo.

Con respecto a la clasificación del género *Ceratophrys*, LYNCH (1982) lo ha dividido en dos entidades subgenéricas: *Ceratophrys* [incluyendo las especies *C. cranwelli* + (*C. ornata* + *C. aurita*)] y *Stombus* [incluyendo las especies *C. stolzmanni* + (*C. calcarata* + *C. cornuta*)]. Este autor caracteriza al subgénero *Ceratophrys* por presentar el escudo vertebral osificado, mientras que *Stombus* es diagnosticado en base a la elongación de la placa ótica, la ausencia de un escudo vertebral osificado y características externas del pie (LYNCH, 1982). La presencia de un escudo vertebral osificado citada por este autor como diagnóstica de *Ceratophrys* (*Ceratophrys*) es en realidad un carácter plesiomórfico, puesto que se encuentra presente en los ceratofrinos *Lepidobatrachus* y *Chacophrys* (PERÍ, 1993a); por lo tanto la validez de este subgénero, tal como fuera propuesta por LYNCH (1982) es altamente cuestionable. Con respecto a *Stombus*, este autor incurre en un error al considerar que la placa ótica de *C. stolzmanni* se encontraba prolongada

Un nuevo escuerzo (Anura, Leptodactylidae) del "Ensenadense" (Pleistoceno inferior-medio) de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), con notas sobre la clasificación del género *Ceratophrys*

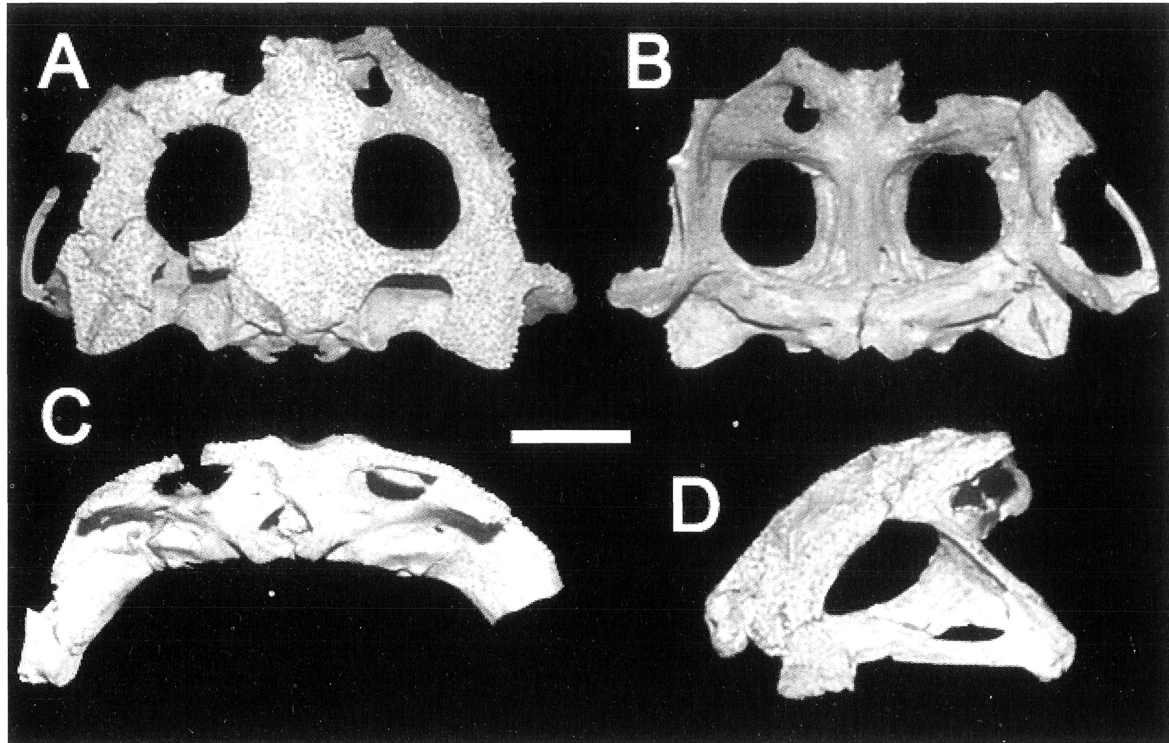


Figura 2. A-D, *Ceratophrys rusconii* n. sp., holotipo (MACN Pv 19744), cráneo en vistas: A, dorsal; B, ventral; C, posterior; D, lateral. Escala 1 cm.

posteriormente formando una cresta ótica, la cual también existe en las especies *C. calcarata* y *C. cornuta*. En *C. stolzmanni*, por el contrario, existe la típica placa ótica presente en otras especies del género (e. g. *C. ornata*) siendo poco proyectada posteriormente y subcuadrangular en contorno.

Con respecto a la clasificación propuesta por PERÍ (1993a), esta autora considera, como fuera adelantado en la introducción, a *C. stolzmanni*, *C. cornuta* y *C. calcarata* como sucesivos grupos hermano del nodo que incluye a las especies *C. cranwelli*, *C. ornata* y *C. aurita*. PERÍ (*op. cit.*) considera a *C. stolzmanni* como la especie más basal dentro del grupo, debido a que carecería de los siguientes caracteres derivados exhibidos por el resto de las especies del género: cuadrado ubicado por detrás de los cóndilos occipitales y presencia de apéndice palpebral. Sin embargo, en *C. stolzmanni* el cuadrado, al igual que en las otras especies de *Ceratophrys*, así como en *Chacophrys* y *Lepidobatrachus* (REIG & LIMESES, 1963), se encuentra desplazado muy por detrás de la línea de los cóndilos occipitales. Del mismo modo, la presencia de apéndice palpebral no puede ser tomada como diagnóstica de los *Ceratophrys* más avanzados que *C. stolzmanni*, puesto que se encuentra presente en una gran cantidad de géneros y especies de leptodactílidos relacionados a los ceratofrinos (e. g. *Zachaenus*, *Oocormus*; COCHRAN, 1955; MIRANDA-RIBEIRO, 1926), por lo tanto consideramos que la presencia de un apéndice palpebral es un carácter plesiomórfico para *Ceratophrys* (contra PERÍ, 1993a). Esta autora asimismo cita dos caracteres derivados, que dentro del género *Ceratophrys* se encuentran ausentes tanto en *C. stolzmanni*, como en *C. cornuta*: vértebra IV con procesos transversos

expandidos anteroposteriormente, vértebras I-II no anquilosadas (este último carácter es claramente primitivo, puesto que se encuentra presente en los grupos externos *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*; PERÍ, 1993a). En cuanto al ensanchamiento de los procesos transversos de la vértebra IV, estos se encuentran ensanchados de manera semejante en todas las especies de *Ceratophrys* así como en *Lepidobatrachus* (véanse figuras 17, 36, 37 en PERÍ, 1993a). En conclusión, la mayoría de las agrupaciones propuestas por PERÍ (*op. cit.*) necesitan una exhaustiva revisión.

En este trabajo, siguiendo parcialmente a la clasificación propuesta por LYNCH (1982) consideramos a *Ceratophrys* como subdividible en los subgéneros *Stombus* y *Ceratophrys*. El primer subgénero abarcaría las especies *C. stolzmanni*, *C. aurita*, *C. ameghinorum*, *C. cornuta* y *C. calcarata* y se diagnosticaría por los siguientes caracteres derivados: 1) rama ventral del escamoso fuertemente ornamentada en casi toda su longitud, 2) órbita en vista lateral anteroposteriormente comprimida, 3) fosas nasales pequeñas, 4) rama ventral del escamoso en vista dorsal muy extendida lateralmente, 5) proceso posterior del maxilar ornamentado en gran parte de su longitud, y 6) ausencia de escudo vertebral osificado (presente como reversión en *C. ameghinorum*; FERNÍCOLA, 2001). Dentro de este subgénero, *C. ameghinorum*, *C. cornuta* y *C. calcarata* pueden ser agrupados por presentar la placa ótica del escamoso expandida posteriormente y aguda, de contorno subtriangular (LYNCH, 1982). Adicionalmente las últimas dos especies exhiben dos caracteres derivados no presentes en *C. ameghinorum*: 1) cráneo anteroposteriormente acortado, 2) placa ótica del escamoso ubicada por debajo de la línea dorsal del frontoparietal.

Siguiendo este esquema, el subgénero *Ceratophrys* abarcaría a las especies *C. rusconii*, *C. ornata* y *C. cranwelli*. Este taxón puede ser diagnosticado en base a los siguientes caracteres derivados: 1) placa ótica del escamoso expandida medialmente y de contorno subcuadrangular, mucho más ancha que larga; 2) nasales sin contactarse en la línea media, 3) margen posterior del frontoparietal muy convexo. Dentro de este subgénero, *C. cranwelli* y *C. ornata* exhiben la rama anterior del pterigoides con un fuerte proceso posterolateral (PERÍ, 1993a).

En conclusión, según esta propuesta, el subgénero *Ceratophrys* abarcaría únicamente las especies *C. rusconii*, *C. ornata* y *C. cranwelli*, mientras que *Stombus* incluiría a *C. stolzmanni*, *C. aurita*, *C. ameghinorum*, *C. cornuta* y *C. calcarata*.

Además de los caracteres morfológicos citados en la diagnosis específica, el material holotipo de *C. rusconii* (MACN Pv 19744) pertenecería a un ejemplar tetraploide (4n) según los análisis efectuados por MERCADAL DE BARRIO & BARRIO (2002), lo que lo diferenciaría de las especies vivientes *C. cranwelli* y *C. ornata*, cuyo nivel de ploidía es diploide (2n) y octoploide (8n), respectivamente.

Como fuera comentado en la introducción, los materiales más antiguos asignables a la subfamilia Ceratophryinae hasta ahora conocidos procedían

Un nuevo escuerzo (Anura, Leptodactylidae) del "Ensenadense" (Pleistoceno inferior-medio) de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), con notas sobre la clasificación del género *Ceratophrys*

de sedimentos miocenos de la Patagonia y del oeste argentinos. Sin embargo, materiales provenientes del sur del lago Colhué Huapi (Provincia de Santa Cruz, Patagonia, Argentina) y colectados en la Formación Sarmiento (Oligoceno medio-tardío), consistentes en un premaxilar izquierdo sin el proceso maxilar y un radio-ulna derecho pertenecientes a un mismo ejemplar (MACN A-10434; figura 3 A-B) sugieren la existencia de ceratofrinos en tiempos pre-miocénicos. Estos materiales son asignables a la subfamilia Ceratophryinae en base a los siguientes caracteres: 1) dientes no pedicelados (REIG, 1972), 2) implantación dentaria acrodonte (PERÍ, 1993a), 3) pilares transversos de la *pars dentalis* anchos (PERÍ, 1993a), 4) *pars palatina* del premaxilar volcada dorsalmente y adosada a la *pars facialis* (PERÍ, 1993a), 5) radio-ulna fuertemente fusionado, ancho, anteroposteriormente aplanado y expandido distalmente, 6) olécranon muy desarrollado. Adicionalmente, el material MACN A 10434 se acerca a *Ceratophrys* más que a *Lepidobatrachus* o *Chacophrys* en poseer el radio-ulna muy robusto y por presentar el proceso alar del premaxilar no diferenciado de la *pars facialis* ni anterior, ni posteriormente (PERÍ, 1993a).

La presencia de *C. rusconii* en la Formación Miramar no aporta datos relevantes para el conocimiento paleoclimático de la región, puesto que los representantes actuales del género habitan gran variedad de ambientes en nuestro país, aunque no se encuentran más al sur de la Provincia de Río Negro (PERÍ, 1993a).

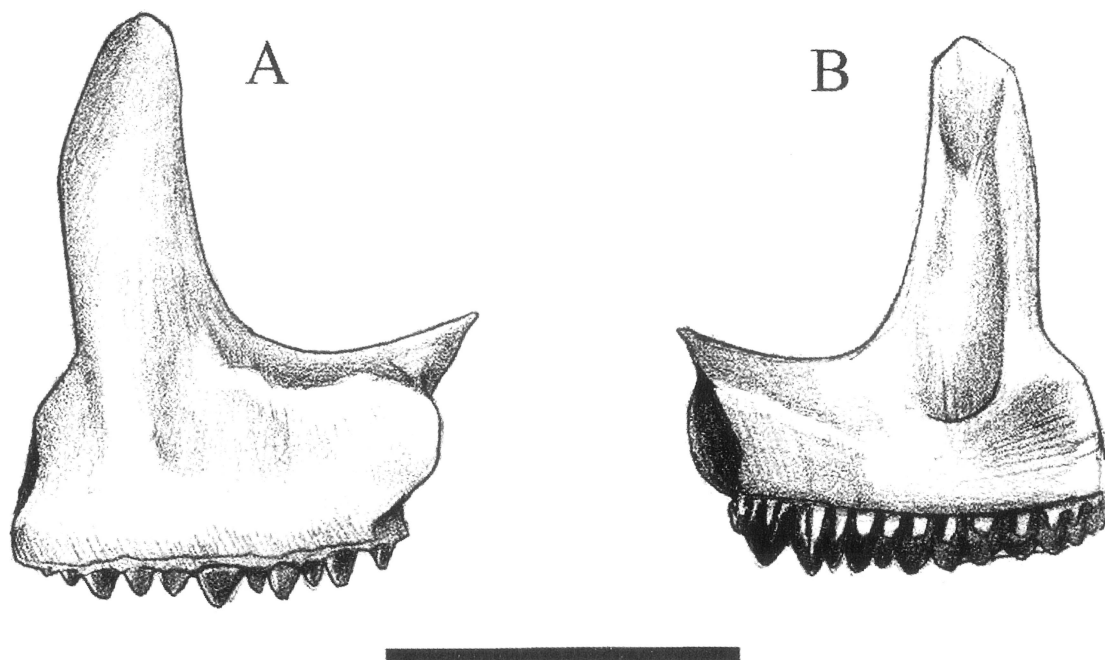


Figura 3. A-B, *Ceratophryinae* indet. (MACN A-10434), premaxilar en vistas: A anterior; B posterior. Escala 1 cm.

AGRADECIMIENTOS

A J. F. Bonaparte, A. Forasiepi, A. Kramarz y A. Martinelli por el acceso a las colecciones del MACN. A A. M. Báez, G. R. Carrizo, P. A. Gallina y J. I. Canale por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito. A F. Prevosti por brindarme fotografías de materiales ubicados en la Colección de Paleontología Vertebrados del Instituto Miguel Lillo. La ilustración 3 fue efectuada por G. L. Lio.

BIBLIOGRAFÍA

- AMEGHINO, F. (1899): *Sinopsis geológico-paleontológica*. Suplemento, 13 pp. Edición del autor.
- BÁEZ, A. M. & GASPARINI, Z. (1977): Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Zool. Lill.*, **14**: 149-232.
- BÁEZ, A. M. & PERÍ, S. (1989): *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *An. Acad. Bras. Cienc.*, **61**: 447-458.
- BÁEZ, A. M. & PERÍ, S. (1990): Revisión de *Wawelia gerholdi*, un anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana*, **27 (3-4)**: 379-386.
- BUFFETAUT, E. & RAGE, J. C. (1982): Première indication de la présence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy (France). *Geobios*, **15 (2)**: 267-269.
- CASAMIQUELA, R. (1963): Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia) *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophryinidae) y *Gigantobatrachus parodii* (Leptodactylidae). *Ameghiniana*, **5**: 141-162.
- COCHRAN, D. M. (1955): Frogs of southeastern Brazil. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, **206**: 1-409.
- CONTRERAS, V. H. & ACOSTA, J. C. (1998): Presencia de un anuro (Ceratophryidae) en el Mioceno Tardío de la Provincia de San Juan, Argentina: su significado paleoecológico, paleoclimático y paleozoogeográfico. *Bol. Sco. Biol. Concepción*, **69**: 83-88.
- ESTES, R. & BÁEZ, A. M. (1985): Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In: *The Great American Biotic Interchange* (edits. STEHLI, F. G. & WEBB, S. D.). Plenum press, New York, pp. 139-197.
- FERNÍCOLA, J. C. (2001): Una nueva especie de *Ceratophrys* (Anura, Leptodactylidae) en el Neógeno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, **38 (4)**: 385-391.
- LIMESSES, C. E. (1965): La musculatura mandibular de los ceratofrínidos y formas afines (Anura, Ceratophryinidae). *Physis*, **25**: 41-58.
- LYNCH, J. D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frog. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, **53**: 1-238.
- LYNCH, J. D. (1982): Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypothesis of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Syst. Zool.*, **31**: 166-179.
- MAXSON, L. R. & RUIBAL, R. (1988): Relationships of frogs in the leptodactylid subfamily Ceratophryinae. *Journ. Herp.*, **22 (2)**: 228-231.

Un nuevo escuerzo (Anura, Leptodactylidae) del "Ensenadense" (Pleistoceno inferior-medio) de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), con notas sobre la clasificación del género *Ceratophrys*

- MERCADAL DE BARRIO, I. T. & BARRIO, A. (2002): Tetraploidía en *Ceratophrys* (Anura, Leptodactylidae), análisis del registro fósil. *Iberingia (Zool.)*, **92 (3)**: 17-31.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. (1926): Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. *Archiv. Mus. Nac.*, **27**: 1-127.
- PERÍ, S. I. (1993a): *Relaciones evolutivas de las especies de la Subfamilia Ceratophryinae (Anura: Leptodactylidae)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 223 pp. Inédita.
- PERÍ, S. I. (1993b): *Ceratophrys* (Anura, Leptodactylidae) en el Holoceno de Laguna Los Tres Reyes, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, **31 (1)**: 3-7.
- REIG, O. A. (1972): Macrogenioglottus and the South American bufonid toads. *In: Evolution in the genus Bufo* (edit. BLAIR, W.). University of Texas Press, pp. 14-26.
- REIG, O. A. & LIMESSES, C. E. (1963): Un nuevo género de anuros ceratofrínidos del distrito chaqueño. *Physis*, **24**: 113-128.
- ROVERETO, C. (1914): Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anal. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, **25**: 1-116.
- TERUGGI, M.; ANDREIS, R.; MAZZONI, M.; DALLA SALDA, L. & SPALLETI, L. (1974): Nuevos criterios para la estratigrafía del Cuaternario de las barrancas de Mar del Plata-Miramar. *LEMIT, Anales*, **268**: 134-148.
- WILD, E. R. (1997): Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog, *Ceratophryis cornuta* (Anura: Leptodactylidae). *Jour. Morph.*, **232**: 169-206.