

***Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un Anuro del Cretacico Superior de Minas Gerais, Brasil**

ANA MARÍA BÁEZ¹ y SILVIA PERÍ²

¹Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires y CONICET, Argentina; ²División Zoología Vertebrados, Museo de La Plata, Becaria CIC Pcia. de Buenos Aires, Argentina

Manuscrito recibido em 30 de junho de 1989, aceito para publicação em 6 de novembro de 1989, credenciado por DIÓGENES DE ALMEIDA CAMPOS

ABSTRACT

A new presumably leptodactylid frog, *Baurubatrachus pricei*, from the Upper Cretaceous (Bauru Group) of Minas Gerais, Brasil, is diagnosed and briefly described. *Baurubatrachus* is known from a single rather complete and partially articulated skeleton. It is a large frog of snout-vent length of about 100 mm and characterized by a skull exostosed in a pitted sculpture pattern, maxilla in extensive contact with both nasal and squamosal, subtemporal fenestra reduced or absent, an element analogous to the *pars facialis* of the maxilla seemingly developed by the quadratojugal; squamosal and perhaps quadratojugal forming the boundary of a fenestra lateral to the *crista parotica* and dorsal to the ventral ramus of the former, anterior ramus of pterygoid bearing a ventral flange, extensive pterygoid-parasphenoid articulation; presacral vertebrae procoelous (at least the anterior seven), centra presumably holochordal, and bearing well developed neural spines dorsally, transverse processes of presacrals III and IV longer than those of posterior vertebrae and sacrum and expanded distally; sacral diapophyses moderately expanded, bicondylar sacrococcygeal articulation; pectoral girdle presumably arciferal with scapulae, clavicles and coracoids relatively robust; dorsal crest on ilial shaft. Possible evolutionary relationships of this frog are discussed, although assignment within the family (as currently defined) must await further study and comparisons.

Key words: Anura, Leptodactylidae, Cretácico, Grupo Baurú

INTRODUCCION

Con excepción de unos escasos registros jurásicos en el extremo meridional del continente (Estes, Reig, 1973), los testimonios paleontológicos de la historia temprana de la batracofauna sudamericana están restringidos a aquéllos del Cretácico más tardío (Estes, Báez, 1985). Aunque resulta evidente que la parte crucial de esa historia no está documentada, este hecho no disminuye la importancia que desde los puntos de vista evolutivo y paleobiogeográfico tienen los hallazgos en el Cretácico Superior, como el del

anuro que se da a conocer sucintamente en este trabajo y cuyo interés se destacara en una nota anterior (Báez, 1985).

El material fue hallado en el transcurso de una campaña de la Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional da Produção Mineral da República Federativa do Brasil, y exhumado de los términos superiores del Grupo Bauru (*sensu* Soares *et al.*, 1980) en el oeste del Estado de Minas Gerais (Fig. 1). Esa unidad estratigráfica constituye una secuencia continental de edad cretácica que remata la sucesión mesozoica en la cuenca intracratónica de Paraná

(Soares, 1981; Baptista *et al.*, 1984). Sus vastos afloramientos se extienden por los estados de Minas Gerais, Goiás, São Paulo, Mato Grosso y Paraná y es conocida largamente por su rico contenido fosilífero (*e.g.* Freitas, 1955; Mezzalira, 1974). De acuerdo a un esquema de subdivisión estratigráfica del Grupo Bauru recientemente propuesto (Soares *et al.*, 1980), los depósitos portadores del anuro corresponden a la Formación Marília.



Fig. 1 — Ubicación de la localidad de procedencia del material.

Los restos consisten en el esqueleto algo incompleto y parcialmente articulado de un único individuo, conservado en dos bloques cuyo seccionamiento irregular permite observarlo en parte dorsalmente y en parte ventralmente (Fig. 4, A y B). La sedimentita portadora es una arenisca de grano grueso y pobre grano de selección (en la muestra donde se halla el anuro hay transición de tamaños desde partículas limosas hasta guijarros de 2 cm de diámetro), con características que revelan su depositación bajo condiciones de alta energía cinética y algo oxidantes (Luis Spalletti, *com. pers.*).

El cráneo, columna vertebral y cinturas se encuentran casi completos, faltando principalmente las porciones distales de los miembros. La

alteración de la posición anatómica normal de las diversas partes del esqueleto impide mediciones precisas, pero puede estimarse que la longitud total, excluidos los miembros, era de unos 10 cm aproximadamente.

Una descripción detallada y evaluación exhaustiva de las afinidades evolutivas de este interesante anuro se halla en preparación por las autoras, por lo que se consignan preliminarmente sólo aquellos caracteres más sobresalientes. Una reconstrucción parcial tentativa del esqueleto se observa en la Figura 2.

La preparación del material se orientó fundamentalmente hacia la elucidación de detalles de interés anatómico, dada su fragilidad. La matriz fue removida mecánicamente con aguja bajo lupa y

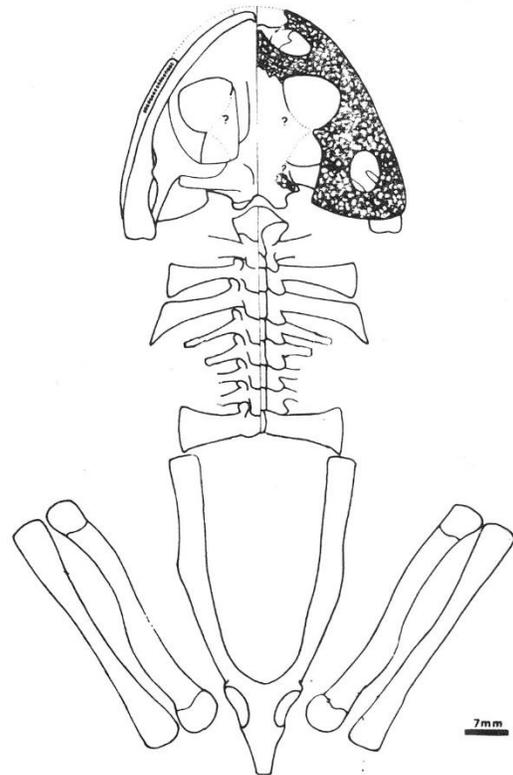


Fig. 2 — Reconstrucción parcial tentativa de *Baurubatrachus pricei*, no articulado. Cráneo y columna vertebral en vistas dorsal (mitad derecha) y ventral (mitad izquierda). Pelvis y parte de los miembros posteriores en vista ventral.

ocasionalmente fue utilizado ácido acético diluido por su naturaleza calcárea.

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Orden ANURA Rafinesque, 1815

Familia LEPTODACTYLIDAE Werner, 1896

Género *baurubatrachus* nov.

Derivatio nominis: en referencia a los depósitos portadores, incluidos en el Grupo Bauru; *batrachus*: del griego *batrachos*, rana.

Diagnosis: la misma de la especie tipo por monotipia.

baurubatrachus pricei sp. nov.

Holotipo: esqueleto incompleto, parcialmente articulado, conservado en dos bloques. Divisão de Geologia e Mineralogia, Direção Nacional da Produção Mineral, Seção Paleontologia Nº 1412-R, A y B.

Localidad: Ruta BR - 262 (Uberaba - Belo Horizonte), 3.3 km de la entrada a Peirópolis, NE de la Estación de la Ferrovia Paulista S.A., antigua E. F. Mogiana, Município Uberaba, Estado de Minas Gerais.

Horizonte y edad: términos superiores del Grupo Bauru, posiblemente Formación Marília; Santoniano - Maestrichtiano (Soares, 1981).

Derivatio nominis: en homenaje al Dr. Llewelyn Ivor Price por sus valiosos aportes al conocimiento de los tetrápodos mesozoicos del Brasil.

Diagnosis: anuro leptodactílido caracterizado por la presencia de huesos dérmicos del techo craneano con ornamentación exostósica que resulta en un relieve superficial "poceado", extenso contacto entre maxilares y nasales y entre maxilares y escamosos, con reducción o ausencia de la fenestra subtemporal; presencia de una abertura lateral a la *crista parotica* y dorsal a la rama ventral del escamoso completamente circunscripta por hueso dérmico ornamentado, principalmente por el escamoso y tal vez por el cuadrado yugal que desarrolla un elemento análogo a la *pars facialis* del maxilar y contacta con aquél; rama anterior del pterigoides con un proceso ventral, ex-

tensa articulación entre pterigoides y paracfenoides; vértebras presacras con centros procélicos, presumiblemente holocordales, llevando fuertes espinas neurales, procesos transversos de las vértebras tercera y cuarta más largos que las diapófisis sacras, expandidos distalmente; diapófisis sacras moderadamente dilatadas en los extremos; escápulas, clavículas y coracoides relativamente robustos; iliones con cresta dorsal.

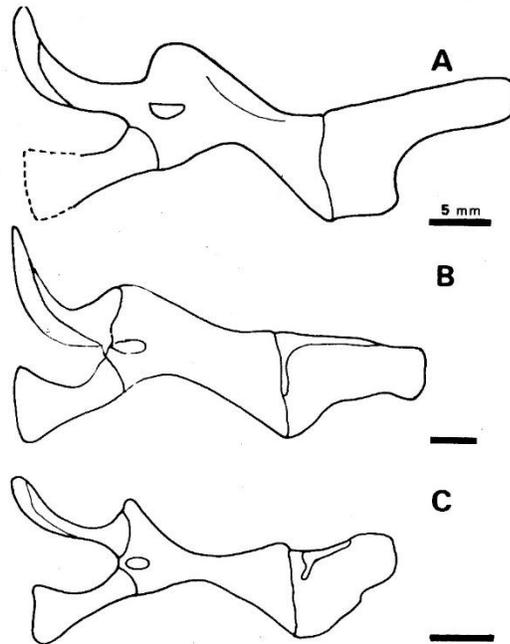


Fig. 3 — Morfología de la cintura pectoral en vista dorsal; cleitro desviado ventralmente, mitad derecha. A - *Baurubatrachus pricei*, holotipo. B - *Caudiverbera caudiverbera* LIHUBA 1433. C - *Lepidobatrachus llanensis* LIHUBA 1293.

DESCRIPCIÓN

El cráneo es relativamente deprimido, si bien está ligeramente aplastado, y ancho en relación a la longitud corporal (alrededor del 50%). En norma dorsal tiene un contorno aproximadamente triangular, siendo más ancho que largo (una relación de aproximadamente 1.40). Hay hiperosificación que se manifiesta especialmente en la región temporal con hipertrofia de los huesos de cobertura del techo craneano, los que exhiben

gran espesor y además una ornamentación exostósica que produce un relieve "poceado". Hay también osificación extensa del cartilago esenoetmoidal en la región nasal (Fig. 5 C). La superficie "poceada" de los huesos dérmicos del techo craneano mencionada está dada por la presencia de fosetas irregulares de diverso tamaño con márgenes redondeadas (Fig. 5 A), las que contribuyen a la obliteración de las suturas entre los diversos elementos, cuya delimitación, así, resulta difícil de precisar.

Los nasales, fuertemente ornamentados, se hallan en contacto entre sí a lo largo de la línea media. Lateralmente se prolongan en un proceso maxilar prácticamente perpendicular al plano sagital, algo ensanchado distalmente, y que desciende suavemente hacia un plano más ventral para contactar con el maxilar correspondiente (Fig. 5 A). Las características de su contacto con el frontoparietal no son claras ya que sólo se han conservado unos pocos restos de estos últimos elementos; no obstante, en el borde interno del margen orbitario el límite posterior de los nasales parece hallarse ligeramente por delante del foramen órbitonasal. Lateroposteriormente se fusionan al *planum anteorbitale* osificado, formando una espesa pared que delimita anteriormente a la órbita.

Algunos restos aislados de los frontoparietales parecen indicar que lateralmente sobresalían de los márgenes del esenoetmoides, constituyendo parcialmente el borde posteromedial de las órbitas. Posteriormente se hallaban fusionados al otoccipital (*sensu* Trueb, 1973). Una porción ornamentada de dichos elementos se observa sobre la eminencia epiótica derecha, pero no es posible establecer con claridad las características de su relación con el escamoso. Sin embargo, el borde medial de la rama ótica de este último hueso es muy liso y su forma sugiere que no había un extenso contacto entre ambos elementos. La arteria occipital se hallaba encerrada en un canal óseo sólo en un corto trecho.

Los premaxilares no se han conservado *in situ*, pero a juzgar por el espacio entre los maxilares no eran muy anchos. Posiblemente un resto no ornamentado que se halla por delante del nasal

izquierdo corresponde a este elemento, pero sin que pueda precisarse su morfología.

Los maxilares se caracterizan por el gran desarrollo de la *pars facialis*, tanto en sentido dorsoventral como anteroposterior. La ornamentación no alcanza el margen lateral de esos huesos, quedando así una zona lisa que sólo en su tercio posterior se halla espesada y presenta algunas costillas longitudinales. Anteriormente hay un extenso contacto con el proceso maxilar del nasal (Fig. 5 A). Los maxilares forman el margen lateral de las órbitas, articulando hacia atrás extensamente con la porción cigomática del escamoso. En la región donde normalmente se halla la fenestra subtemporal (*sensu* Trueb, 1974; = infratemporal) se extiende la *pars facialis* contactando con una porción ornamentada aparentemente desarrollada por el cuadradoyugal, en tanto que dorsalmente articula con el escamoso de tal manera que esa región está completamente, o casi, cerrada. La *pars dentalis* de los maxilares es ancha (Fig. 5 B) y lleva dientes robustos cuyo número total no es posible establecer, aunque en la porción comprendida entre su extremo anterior y el comienzo de su articulación con el nasal pueden contarse diez. Los dientes se hallan sólidamente anquilosados al maxilar y en contacto anterior y posteriormente con septos transversales óseos desarrollados por dicho hueso. La pared lateral de la *pars dentalis* es muy baja y por lo tanto la fijación lateral del diente está disminuída, implicando una condición diferente de la típica implantación pleurodonte. Sólo se conservan porciones basales de los dientes, de sección transversal elíptica, cuyas características sugieren por lo menos la existencia de una zona de debilidad entre la pared basal y la apical. Una única porción apical (corona?) desplazada de su lugar presenta forma cónica y aparentemente dos cúspides. Si bien la mandíbula dificulta la observación, parece haber una *pars palatina* dirigida perpendicularmente a la *pars facialis*.

La rama ótica del escamoso desarrolla una placa ótica (*sensu* Lynch, 1971) que articula con la parte distal de la *crista parotica*, cuya superficie quedaba parcialmente visible en norma dorsal. La rama ótica parece extenderse hacia atrás y proyec-

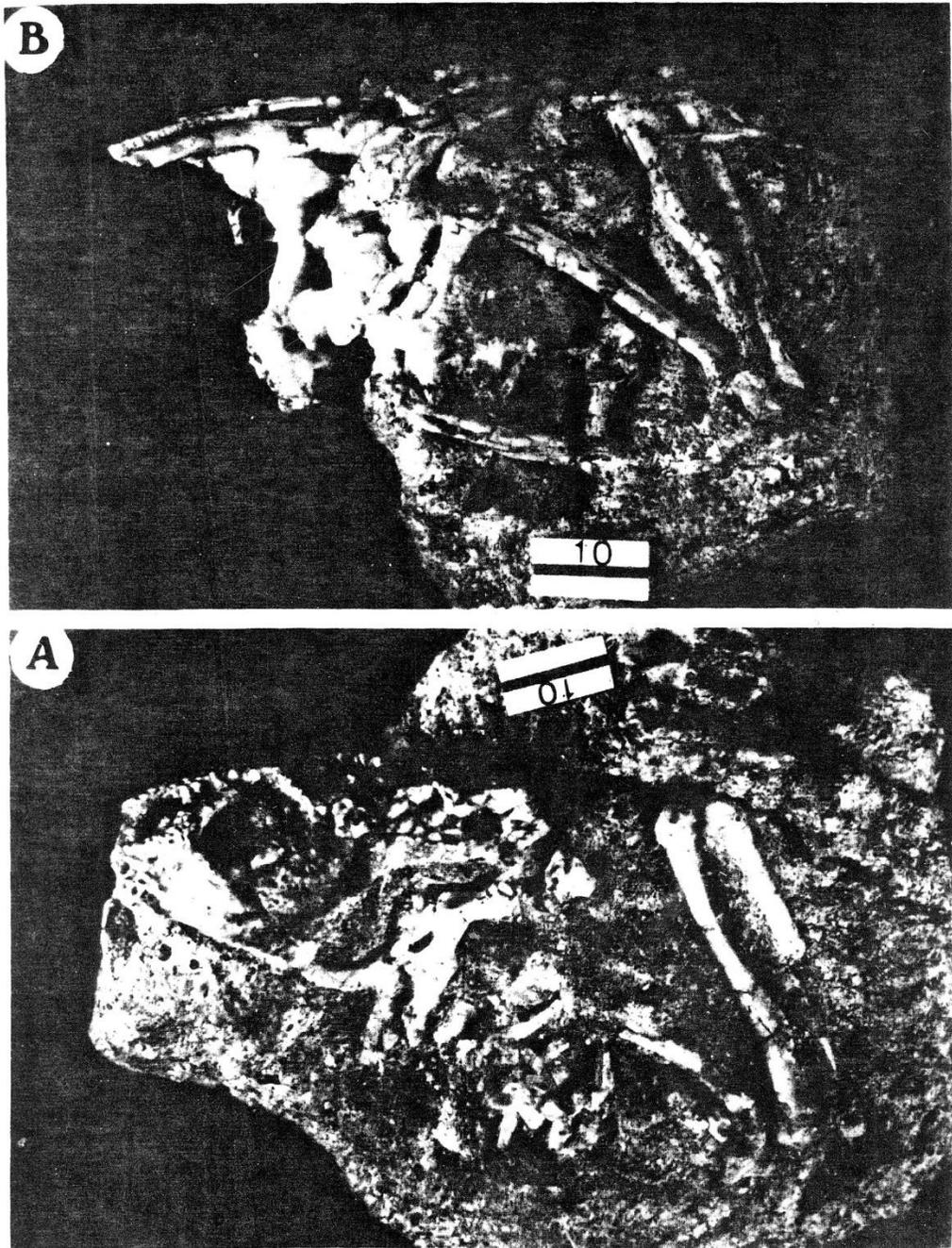


Fig. 4 — Holotipo, DNPM Paleontologia R 1412-A. B - Holotipo, DNPM Paleontologia R 1412-B.

tarse lateralmente para contactar con lo que presumiblemente constituye una extensión dorsal del cuadradoyugal ornamentada. Anteriormente el escamoso tiene una rama cigomática que contacta extensamente con el maxilar. Lateralmente a la *crista parotica* entre las ramas ótica y cigomática del escamoso, y presumiblemente al cuadrado yugal, queda determinada una fenestra redondeada a través de la cual puede observarse la rama ventral del escamoso que se dirige al cuadrado, en un plano más ventral (Fig. 5 E). Los límites de los huesos que circunscriben dicha fenestra son difíciles de precisar. Cabe señalar que la rama ventral del escamoso muestra una cicatriz que podría corresponder a la implantación del borde laterodorsal del anillo timpánico. Si dicho elemento estaba presente, quedaba enmarcado totalmente por hueso.

El esfenotmoides es impar y extenso. Anteriormente se continúa en el septo nasal osificado y por detrás del *planum anteorbitale*, que también se osifica, consiste en un tubo más ancho dorsal que ventralmente. A nivel del ángulo anterointerno de las órbitas se observan ambos forámenes orbitonasales, con un margen óseo completo.

El paraesfenoides se dispone ventralmente al esfenotmoides, cuya superficie ventral es cubierta por la apófisis cultriforme de aquél por lo menos hasta la altura del margen anterior de las órbitas. Las alas se hallan muy levemente dirigidas hacia adelante y tienen un extenso contacto con la rama medial del pterigoides. Posteriormente su borde alcanza el nivel del foramen magno (Fig. 4 B).

Los pterigoides presentan una muy ancha rama anterior, la que llega hasta cerca del nivel de los palatinos, pero su sutura con el proceso pterigoideo de la *pars palatina* del maxilar no es visible por estar la mandíbula *in situ*. A la altura de la salida de las ramas posterior y medial de este hueso, la rama anterior presenta un fuerte proceso ventral. La rama medial es también robusta y

larga; alcanza un punto cercano a la apófisis cultriforme del paraesfenoides y articula ampliamente con el ala correspondiente de ese elemento.

Exoccipital y proóticos se hallan fusionados. Las eminencias epióticas son prominentes posteriormente y las crestas paróticas (*sensu* Trueb, 1970) angostas y largas. Los cóndilos occipitales tienen carillas articulares muy próximas entre sí. La articulación mandibular es posterior con respecto a la línea de los cóndilos occipitales.

La columna vertebral está integrada por ocho vértebras presacras, de las cuales por lo menos las siete primeras, ya que el centro de la octava no se ha conservado, son procélicas y presumiblemente holocordales. No hay fusiones parciales y los arcos neurales se hallan imbricados. No hay evidencias de costillas. Las vértebras III y IV presentan robustos procesos transversos expandidos distalmente, cuya longitud supera la de los procesos transversos de las vértebras posteriores y la de las diapófisis sacras. La longitud de los procesos transversos de la vértebra II no se puede precisar ya que la única apófisis conservada completa (izquierda) desaparece por debajo del cráneo y su extremo distal no es visible, pero alcanza por lo menos la mitad del largo de los de la vértebra subsiguiente. La forma de la porción observable de su margen anterior sugiere que dichos procesos no se ensanchaban abruptamente en sus extremos. La longitud de los procesos transversos de las vértebras presacras posteriores no se puede determinar en todos los casos debido a que algunos están rotos en sus extremos, pero son mucho más delicados que los de las vértebras anteriores. Los arcos neurales de todas las vértebras presacras llevan fuertes espinas que terminan en una superficie dorsal plana. No se han hallado evidencias de la existencia de un escudo dérmico dorsal.

La vértebra sacra tiene las diapófisis robustas y algo dilatadas distalmente y, como las vértebras presacras, tiene una alta espina neural. La articulación sacrococcígea es bicondilar y el uros-

Fig. 5 — A — Vista lateral del cráneo; la flecha indica el diente cuya vista ventral ampliada se muestra en B. C - Vista dorsal del cráneo. D - Cintura pectoral incompleta; aspecto dorsal de la mitad derecha. E - Detalle de la fenestra lateral a la crista parotica; vista dorsal. F - Fragmento de pelvis y miembro posterior derecho; la flecha indica una porción de urostilo con prominente cresta

tarse lateralmente para contactar con lo que presumiblemente constituye una extensión dorsal del cuadradoyugal ornamentada. Anteriormente el escamoso tiene una rama cigomática que contacta extensamente con el maxilar. Lateralmente a la *crista parotica* entre las ramas ótica y cigomática del escamoso, y presumiblemente al cuadrado yugal, queda determinada una fenestra redondeada a través de la cual puede observarse la rama ventral del escamoso que se dirige al cuadrado, en un plano más ventral (Fig. 5 E). Los límites de los huesos que circunscriben dicha fenestra son difíciles de precisar. Cabe señalar que la rama ventral del escamoso muestra una cicatriz que podría corresponder a la implantación del borde laterodorsal del anillo timpánico. Si dicho elemento estaba presente, quedaba enmarcado totalmente por hueso.

El esfenotmoides es impar y extenso. Anteriormente se continúa en el septo nasal osificado y por detrás del *planum anteorbitale*, que también se osifica, consiste en un tubo más ancho dorsal que ventralmente. A nivel del ángulo anterointerno de las órbitas se observan ambos forámenes orbitonasales, con un margen óseo completo.

El paraesfenoides se dispone ventralmente al esfenotmoides, cuya superficie ventral es cubierta por la apófisis cultriforme de aquél por lo menos hasta la altura del margen anterior de las órbitas. Las alas se hallan muy levemente dirigidas hacia adelante y tienen un extenso contacto con la rama medial del pterigoides. Posteriormente su borde alcanza el nivel del foramen magno (Fig. 4 B).

Los pterigoides presentan una muy ancha rama anterior, la que llega hasta cerca del nivel de los palatinos, pero su sutura con el proceso pterigoideo de la *pars palatina* del maxilar no es visible por estar la mandíbula *in situ*. A la altura de la salida de las ramas posterior y medial de este hueso, la rama anterior presenta un fuerte proceso ventral. La rama medial es también robusta y

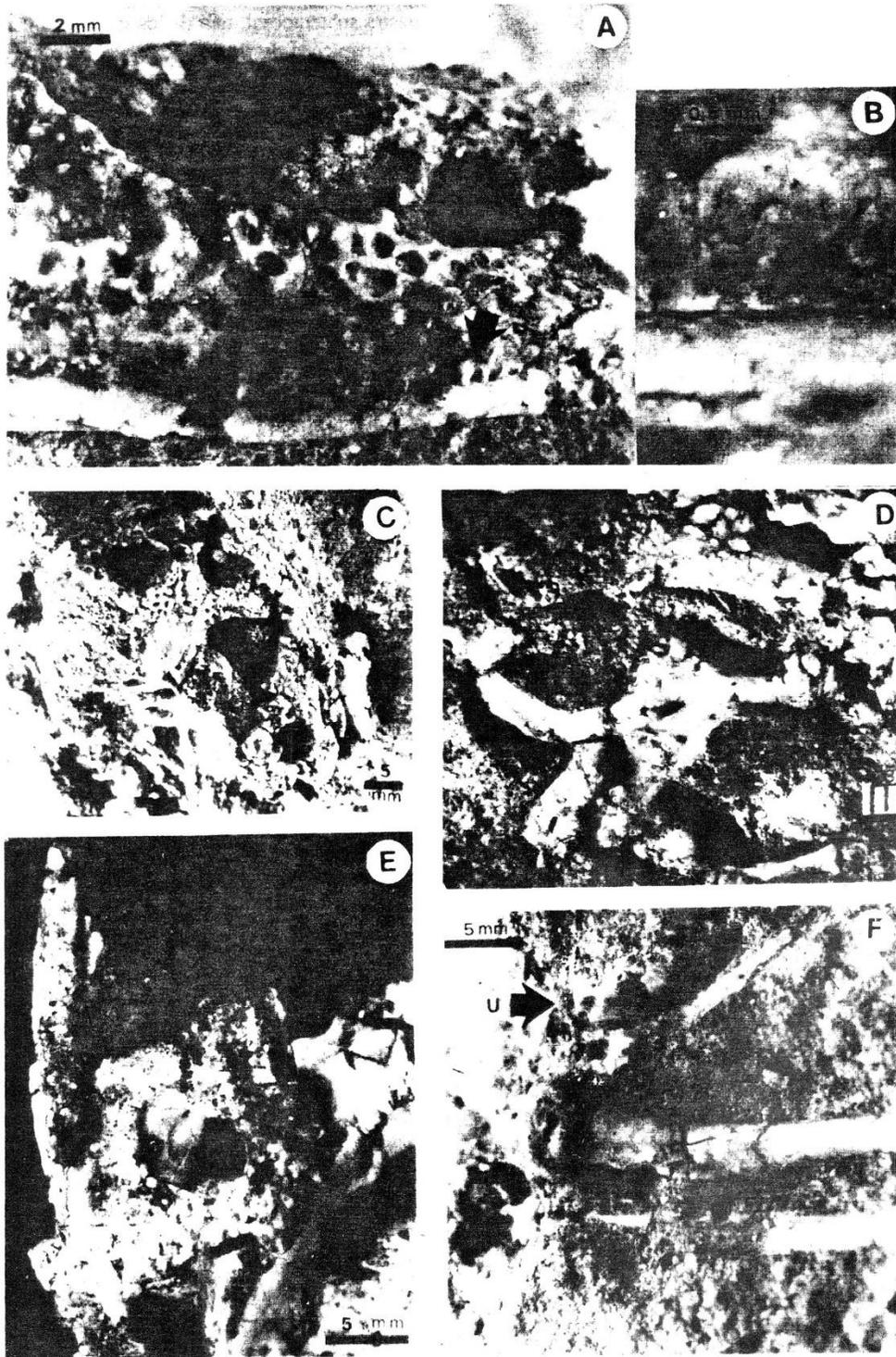
larga; alcanza un punto cercano a la apófisis cultriforme del paraesfenoides y articula ampliamente con el ala correspondiente de ese elemento.

Exoccipital y proóticos se hallan fusionados. Las eminencias epióticas son prominentes posteriormente y las crestas paróticas (*sensu* Trueb, 1970) angostas y largas. Los cóndilos occipitales tienen carillas articulares muy próximas entre sí. La articulación mandibular es posterior con respecto a la línea de los cóndilos occipitales.

La columna vertebral está integrada por ocho vértebras presacras, de las cuales por lo menos las siete primeras, ya que el centro de la octava no se ha conservado, son procélicas y presumiblemente holocordales. No hay fusiones parciales y los arcos neurales se hallan imbricados. No hay evidencias de costillas. Las vértebras III y IV presentan robustos procesos transversos expandidos distalmente, cuya longitud supera la de los procesos transversos de las vértebras posteriores y la de las diapófisis sacras. La longitud de los procesos transversos de la vértebra II no se puede precisar ya que la única apófisis conservada completa (izquierda) desaparece por debajo del cráneo y su extremo distal no es visible, pero alcanza por lo menos la mitad del largo de los de la vértebra subsiguiente. La forma de la porción observable de su margen anterior sugiere que dichos procesos no se ensanchaban abruptamente en sus extremos. La longitud de los procesos transversos de las vértebras presacras posteriores no se puede determinar en todos los casos debido a que algunos están rotos en sus extremos, pero son mucho más delicados que los de las vértebras anteriores. Los arcos neurales de todas las vértebras presacras llevan fuertes espinas que terminan en una superficie dorsal plana. No se han hallado evidencias de la existencia de un escudo dérmico dorsal.

La vértebra sacra tiene las diapófisis robustas y algo dilatadas distalmente y, como las vértebras presacras, tiene una alta espina neural. La articulación sacrococcígea es bicondilar y el uros-

Fig. 5 — A — Vista lateral del cráneo; la flecha indica el diente cuya vista ventral ampliada se muestra en B. C - Vista dorsal del cráneo. D - Cintura pectoral incompleta; aspecto dorsal de la mitad derecha. E - Detalle de la fenestra lateral a la crista parotica; vista dorsal. F - Fragmento de pelvis y miembro posterior derecho; la flecha indica una porción de urostilo con prominente cresta



tilo presenta una cresta dorsal muy desarrollada (Fig. 5 F).

La cintura pectoral (Figs. 3 A y 5 D) era presumiblemente arcífera. Las clavículas se hallan fuertemente arqueadas, alcanzando sus extremos mediales un punto anterior a las márgenes cefálicas de las escápulas. Los extremos laterales de las clavículas no se superponen al borde anterior de las escápulas. Los coracoides son robustos y se ensanchan medialmente. Los cleitros son muy extensos. No se han hallado evidencias de otros elementos de la cintura pectoral.

DISCUSION

La presencia en *Baurubatrachus* de ocho vértebras presacras, con centros procélicos (al menos los de las primeras siete vértebras) y presumiblemente holocordales, clavículas no sobrepuestas anteriormente a las escápulas y la ausencia de costillas sugieren su relación con los neobatraquios (*sensu* Reig, 1958), grupo que incluye familias de anuros considerados "avanzados" (Lynch, 1973). Sin embargo, el análisis de las relaciones familiares de esta forma se ve dificultada por la falta de reconocimiento de caracteres osteológicos derivados únicos en la definición de las agrupaciones de ese rango usualmente aceptadas (*e.g.* Duellman, Trueb, 1985) y cuya presencia pueda constatarse en los representantes fósiles. Por otra parte, la hiperosificación manifiesta de *Baurubatrachus* limita las posibilidades de comparación con especies poco osificadas, y es por esta razón que en el análisis comparativo se enfatizó en el examen de aquellas formas con fuerte osificación. Sin embargo, es posible advertir que dicha condición, lejos de constituir una indicación de una estrecha afinidad filogenética, se desarrolla convergentemente en diversas familias de anuros ligada a similares tipos adaptativos. En general el incremento de la osificación, si bien con diferentes características, se asocia a la existencia de condiciones ambientales subhúmedas con presencia de hábitos cavadores y conductas fráglicas. La hiperosificación puede manifestarse en la hipertrofia de los huesos de la región temporal y

resultar en la oclusión total o casi completa de la ventana subtemporal, uno de los rasgos craneanos más conspicuos de *Baurubatrachus*. Esto ha sido notado en algunos representantes vivientes adultos de diversas familias de neobatraquios, como especies de hílidos del género *Hemiphraactus* (Trueb, 1974), el ránido *Ceratobatrachus* (Laurent, 1943), el leptodactílido eleutero dactilino *Amblyphrynus* (Lynch, 1975), los microhílidos *Geniophryne* (Zweifel, 1971), *Pheroaspis* y ocasionalmente *Asterophrys* (Zweifel, 1972). En la mayoría de los casos los límites de los diversos elementos de dicha región (maxilar, cuadradoyugal y escamoso) son difíciles de precisar, en gran parte por la presencia de ornamentación exostósica, como sucede en el ejemplar de Bauru. Sin embargo, este último presenta como carácter excepcional el desarrollo de una ventana de forma circular lateral a la *crista parotica* y en un plano dorsal a la rama ventral del escamoso, completamente circunscripta por hueso dérmico ornamentado (Fig. 5 E).

A pesar de que en *Baurubatrachus* no se han conservado algunos elementos esqueléticos de posible importancia en el reconocimiento de sus relaciones filogenéticas, tal como los centros vertebrales de las vértebras octava y sacra y los segmentos distales de los miembros, se descarta su parentesco con los ranoideos pues, al menos preliminarmente, no se ha hallado ninguna sinapomorfía compartida entre ellos. *Baurubatrachus* exhibe el estado plesiomorfo de varios caracteres derivados presentes en, aunque no exclusivos de, ese grupo de anuros, como diapófisis sacras moderadamente dilatadas, clavículas fuertemente arqueadas hacia adelante, cintura pectoral arcífera y apófisis transversas de las vértebras presacras anteriores de muy disímil longitud que las de las posteriores. Igualmente, *Baurubatrachus* no presenta sinapomorfías comunes entre los microhílidos, como reducción de algunos elementos de la cintura pectoral y diapófisis sacras ampliamente dilatadas.

Entre los bufonoideos, la presencia de dientes y un ángulo escamoso-maxilar (*sensu* Griffiths, 1954; 1959; 1963) relativamente bajo sugieren que el anuro de Bauru no tiene parentesco cercano con

los Bufonidae. En esa familia, además, el contacto entre el escamoso y el maxilar ocurre muy ocasionalmente y cuando existe (como en el grupo *Bufo granulatus*; Martin, 1972) está asociado a un cráneo alto y con conspicuas crestas en el frontoparietal y nasales. Por otra parte, la morfología de la cintura pectoral, con clavículas muy arqueadas y cuerpo escapular relativamente alargado, tampoco sugiere afinidades con dicho grupo. En los hílidos, entre los que se encuentran numerosas formas hiperosificadas, el esqueleto es generalmente grácil. En la gran mayoría la porción cigomática del escamoso está poco desarrollada, aunque en algunas formas hay un contacto con el maxilar (*Cyclorana australis*, *Hemiphractus*, especies de *Gastrotheca*). Asimismo, el pterigoides es relativamente delicado y sólo en algunos casos (p. ej. *Hemiphractus*; Trueb, 1974) presenta una extensa articulación con el paraesfenoides.

Los estados de los caracteres presentes en *Baurubatrachus* son consistentes con su asignación a la familia Leptodactylidae, como fuera anteriormente sugerido (Báez, 1985). Sin embargo, debe advertirse que ese grupo de anuros, en su concepto y extensión corrientes, está definido sólo por plesiomorfías y comprende un amplio espectro de variaciones. *Baurubatrachus* recuerda al telmatobino *Caudiverbera*, género viviente sudamericano y bien representado en el registro fósil de ese continente, en la presencia de una serie de estados de caracteres, no ponderados filogenéticamente, como la forma general triangular y relativamente escasa altura del cráneo (si bien está algo aplastado), los premaxilares más bien angostos, el extenso esfenotmoides impar sin una escotadura en su borde posterior correspondiente al margen anterior de la fontanela dorsal, el maxilar con una *pars facialis* bien desarrollada pero no excesivamente alta formando parte del borde orbitario, la posición posterior de la articulación mandibular con respecto a los cóndilos occipitales, los elementos de la cintura pectoral masivos (Fig. 3 A y B), los iliones con cresta dorsal.

Sin embargo, la ulterior preparación del material y un análisis comparativo más exhaustivo

pusieron de manifiesto una serie de características en *Baurubatrachus* que significativamente sugieren su relación con los ceratofrinos (en sentido estricto). Es distintivo el mayor alargamiento y robustez de los procesos transversos de las primeras vértebras presacras, especialmente de la III y la IV, con respecto a los correspondientes de las vértebras posteriores. Los procesos de las vértebras tercera y cuarta superan en longitud a las diapófisis sacras y se hallan distalmente expandidos, a diferencia de lo observado en *Caudiverbera*, en la que, si bien esos procesos son robustos, no son tan largos ni presentan ensanchamientos en los extremos. Ese notable alargamiento de los procesos transversos de las vértebras anteriores ha sido considerado una sinapomorfía de los ceratofrinos (incluyendo *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, y el cuestionado género *Chacophrys*, todos con representantes vivientes) y que, conjuntamente con la presencia de dientes no pedicelados, justificaría su condición de grupo monofilético, según Lynch (1982), aunque su rango taxonómico ha sido discutido (Reig, Cei, 1963; Cei, 1965; 1980; Barrio, Rinaldi de Chieri, 1970; Mercadal, 1986).

Como en los ceratofrinos, en *Baurubatrachus* hay una tendencia a que la osificación del esfenotmoides sea continua anteriormente con el septo nasal y cartílagos asociados y a la fusión de los huesos craneanos con obliteración de suturas. La región anteorbitaria es relativamente más extensa que en *Caudiverbera*. La relación entre la longitud de la porción anteorbitaria y la longitud del cráneo entre premaxilares y cóndilos occipitales, tomadas en la línea media, en esa última forma es de 0.25 (n=3), mientras que en *Baurubatrachus* es estimada en alrededor de 0.32, cercana a las proporciones de *Ceratophrys ornata* con un índice de 0.34 (n=20) en individuos adultos. En otros ceratofrinos se advierte una posición más posterior de las órbitas, como en *Ceratophrys cranwelli* (índice de 0.49; n=20) y aparentemente en las especies del género *Lepidobatrachus*, de las que se contaron con pocos ejemplares.

La morfología de los dientes, por su base globosa, recuerda a la de los ceratofrinos, aunque en *Baurubatrachus* son probablemente

pedicelados y tal vez bicuspidados y constituirían estados plesiomorfos (e.g. Lehman, 1968). Por otra parte, la pared lateral de la *pars dentalis* no tiene el gran desarrollo presente en *Caudiverbera*. Si bien no puede apreciarse con toda claridad, en *Baurubatrachus* la *pars palatina* del maxilar no parece estar volcada dorsalmente y aplicada contra la *pars facialis*, un carácter derivado presente en los ceratofrinos. La placa ótica ornamentada del escamoso forma un ángulo con la superficie dorsal del proótico, ángulo que en *Baurubatrachus* es algo mayor que en *Ceratophrys*, pero no es visible la porción lisa que en este último género se apoya sobre la *crista parotica*, ventral a la musculatura temporal, si bien en ejemplares añosos sus límites pueden desaparecer por fusión con el proótico. Aunque la sutura entre el proceso pterigoideo del maxilar y la robusta rama anterior del pterigoides no es clara en *Baurubatrachus*, es evidente que dicho proceso está muy desarrollado como en los ceratofrinos. Es interesante señalar que en el ceratofrino viviente *Lepidobatrachus llanensis* se observa una prominencia en el extremo lateral del contacto entre esos dos elementos, aunque no alcanza las dimensiones de la proyección que en esa zona presenta *Baurubatrachus*. Un proceso semejante también se ha observado en un ejemplar rotulado como *Ceratophrys cornuta*, no catalogado, del Florida State Museum y donado a una de las autoras.

Los elementos de la cintura pectoral son relativamente robustos en contraste con la delgadez que se observa en los de los ceratofrinos, especialmente en la escápula (Fig. 3 C).

La extrema cortedad de los iliones y la reducción de la cresta dorsal, muy volcada medialmente, diferencia la cintura pélvica de la mayoría de los ceratofrinos con respecto a la de *Baurubatrachus*. No obstante, el posible ceratofrino del Mioceno de Patagonia *Wawelia gerholdi* (Casamiquela 1963; v. Báez, 1986), si bien presenta iliones muy cortos, las ramas ilíacas llevan dorsalmente una cresta relativamente más desarrollada que en los individuos adultos de muchas de las especies vivientes de aquel grupo. Los iliones en *Baurubatrachus*, sin embargo, son

más largos que en los ceratofrinos, incluyendo *Wawelia*.

El grado de deposición de hueso dérmico en la región temporal del único ejemplar conocido de *Baurubatrachus* no ha sido constatado en los ejemplares de ceratofrinos examinados ni aún como variante individual, si bien es evidente la plasticidad de los elementos óseos involucrados. En la especie viviente *Lepidobatrachus llanensis* hay una reducción de la fenestra subtemporal, consistente mayormente en un acortamiento anteroposterior con una configuración diferente a la del anuro aquí descrito. Igualmente, en el ejemplar de *Ceratophrys cornuta* aludido precedentemente puede advertirse hueso dérmico ornamentado en toda la extensión de la rama del escamoso que se dirige al cuadrado.

En suma, con carácter preliminar, puede señalarse que *Baurubatrachus* presenta algunos caracteres presumiblemente derivados especialmente en la columna vertebral (e.g. alargamiento de los procesos transversos de las vértebras presacras anteriores) que sugieren su vinculación con los ceratofrinos. No obstante, retiene los estados plesiomorfos de otros caracteres (e.g. dientes con distinción de corona y pedicelo, bicuspidados, *pars palatina* del maxilar no adosada a la *pars facialis*) presentes en estado derivado en ese grupo hoy estrictamente sudamericano.

La morfología de los ceratofrinos permite suponer una adaptación básica a hábitos fosoriales y la misma pudo tener alto valor adaptativo vinculada a condiciones ambientales bajo un régimen climático árido o estacional (Heyer, 1975; Lynch, 1982). En ese contexto es significativo que las evidencias sedimentológicas en los niveles de procedencia de *Baurubatrachus* sugieren condiciones subhúmedas con marcada estacionalidad en las precipitaciones, lo que sería compatible con el carácter de la fauna asociada (Báez, 1985).

Es importante destacar que en el Cretácico Superior del norte de Patagonia se ha documentado la presencia de un anuro que, como *Baurubatrachus*, exhibe hiperosificación y los huesos de cobertura del cráneo con una escultura "pocçada". Si bien esta forma está representada por material fragmentario, es posible señalar al-

gunas diferencias entre ambas que permitirían descartar un estrecho parentesco (Báez, 1987). En efecto, la forma patagónica presentaría una fenestra subtemporal "normal", el proceso pterigoideo del maxilar está moderadamente desarrollado y la pared lateral de la *pars dentalis* de ese mismo elemento es muy alta. Estos y otros registros provenientes del Cretácico Superior de América del Sur y asignados a la misma familia (Sigé, 1968; De Muizon *et al.*, 1983) parecen indicar la existencia ya entonces de diversos linajes evolutivos y una amplia distribución en el continente.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen especialmente a los Dres. Llewellyn Ivor Price (+) (*D.N.P.M.*, Rio de Janeiro) y Richard Estes (*San Diego State University, Estados Unidos*) por haber cedido este material para su estudio a una de las autoras (A. M. B.), así como la colaboración del Sr. Omar Molina (*Museo de La Plata, Argentina*) por la preparación del material. Igualmente agradecen por el préstamo y/o donación de material para comparaciones al Dr. José M. Gallardo (*Museo Argentino de Ciencias Naturales*), al Dr. Ramón Formás (*Universidad Austral de Chile*), al Dr. Peter Meylan (entonces *Florida State Museum, Estados Unidos*), a la Prof. Marta Miranda (*Instituto de Neurobiología, Buenos Aires*) y al Lic. Jorge Williams (*Museo de La Plata*). También expresan su agradecimiento al Dr. Diogenes de Almeida Campos (*D.N.P.M.*, Rio de Janeiro) por todo el apoyo brindado y al Dr. Luis Spalletti (*Museo de La Plata*) por el análisis sedimentológico de la roca portadora.

REFERENCIAS

- BAEZ, A. M., (1985), Anuro leptodactílido en el Cretácico Superior (Grupo Bauru) de Brasil, *Ameghiniana*, 22: 75-79.
- BAEZ, A. M., (1986), El registro terciario de los anuros en territorio argentino: una revaluación, *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 107-118.
- BAEZ, A. M., (1987), The Late Cretaceous fauna from Los Alamitos, Patagonia, Argentina. III. - Anurans, *Rev. Mus. Arg. Cs. Naturales*, Buenos Aires Paleontología, 3: 121-130.
- BAPTISTA, M. B., BRAUN, O. P. G. & ALMEIDA CAMPOS, D. DE, (1984), Grupo Bauru, pp. 57-58 en *Léxico Estratigráfico do Brasil*, Pub. Dep. Nac. Prod. Min., Div. Geologia e Mineralogia, Brasilia, 541 pp.
- BARRIO, A. & RINALDI DE CHERI, P., (1970), Relaciones cariosistémicas de los Ceratophryidae de la Argentina (Amphibia, Anura), *Physis*, 30: 321-329.
- CASAMIQUELA, R., (1963), Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia), *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophrydidae) y *Gigantobatrachus parodii* (Leptodactylidae), *Ameghiniana*, 3: 141-160.
- CEI, J. M., (1965), The relationships of some Ceratophryid and Leptodactylid genera as indicated by precipitin tests, *Herpetologica*, 20: 217-224.
- CEI, J. M., (1980), Amphibians of Argentina, *Mon. Zool. Italiano* (N. S.), Monogr. 2, 609 pp.
- DE MUZON, C., GAYET, M., LAVENU, A., MARSHALL, L. G., SIGÉ, B. & VILLAROEEL, C., (1983), Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia, *Geobios*, 16: 747-753.
- DUELLMAN, W. & TRUEB, L., (1985), Phylogeny, pp. 461-475; Classification, pp. 493-553 en *Biology of Amphibians*, Mc Graw Hill Book Co., New York, 607 pp.
- ESTES, R. & REIG, O. A., (1973), The early fossil record of frogs, pp. 11-63 en *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems*, ed. J. L. VIAL, University of Missouri Press, Columbia.
- ESTES, R. & BAEZ, A. M., (1985), Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange?, pp. 139-197 en *The Great American biotic interchange*, eds. F. STEHLI & D. WEBB, Plenum Press, New York.
- FREITAS, R. O., (1955), Sedimentação, estratigrafia e tectónica da Série Bauru (Estado de São Paulo), *Bol. Fac. Fil. Ciênc. e Letras*, Univ. São Paulo, Geologia, 14: 1-185.
- GRIFFITHS, I., (1954), On the "otic element" in Amphibia, Salientia, *Proc. Zool. Soc. London*, 124: 35-50.

- GRIFFITHS, L. (1959), The phylogeny of *Sminthillus limbatus* and the status of the Brachycephalidae (Amphibia, Salientia), *Proc. Zool. Soc. London*, **132**: 457-487.
- GRIFFITHS, L. (1963), The phylogeny of the Salientia, *Biol. Rev.*, **38**: 241-292.
- HEYER, R., (1975), A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae, *Smithsonian Contr. Zool.*, **199**: 1-55.
- LAURENT, R., (1943), Note sur l'ostéologie de deux ranides exotiques, *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, **19**: 1-16.
- LEHMAN, J. P., (1968), Remarque concernant le philogénie des amphibiens, pp. 307-315 en *Current problems of lower vertebrates phylogeny*, Nobel Symposium 4, ed. T. ORVIG, Estocolmo.
- LYNCH, J. D., (1971), Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs, *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Misc. Pub.*, **53**: 1-238.
- LYNCH, J. D., (1973), The transition from archaic to advanced frogs, pp. 133-182 en *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems*, ed. J. L. VIAL, University of Missouri Press, Columbia.
- LYNCH, J. D., (1975), A review of the broad-headed eleutherodactyline frogs of South America (Leptodactylidae), *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **38**: 1-46.
- LYNCH, J. D., (1982), Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on the hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria, *Syst. Zool.*, **31**: 166-179.
- MARTIN, R. F., (1972), Evidence from osteology, pp. 37-70 en *Evolution in the genus Bufo*, ed. W. F. BLAIR, University of Texas Press, Austin.
- MERCADAL, I., (1986), *Ceratophrys joazeirensis* sp. n. (Ceratophryidae, Anura) del noreste del Brasil, *Amph. Reptilia*, **7**: 313-334.
- MEZZALANA, S., (1974), Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do Arenito Bauru, *Bol. Inst. Geogr. e Geol., Sect. Agr. São Paulo*, **51**: 1-163.
- REIG, O. A., (1958), Propositiones para una nueva macrosistemática de los anuros. Nota preliminar, *Physis*, **21**: 109-118.
- REIG, O. A. & CEB, J. M., (1963), Elucidación morfológica-estadística de las entidades del género *Lepidobatrachus* Budgett con consideraciones sobre la extensión del distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical, *Physis*, **24**: 181-204.
- SIGE, B., (1968), Dents de micromammifères et fragments de coquilles d'oeufs de dinosauriens dans la faune de vertébrés du Cretace supérieur de Laguna Umayo (Andes Peruviennes), *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. D*, **267**: 1495-1498.
- SOARES, P. C., (1981), Estratigrafia das formações jurássico-cretáceas na Bacia do Paraná, Brasil, pp. 271-304 en *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, ed. W. VOLHEIMER & E. A. MUSACCHIO, 1, Buenos Aires.
- SOARES, F. C., LANDIM, P. M. B., FULFARO, V. J. & SOBREIRO NETO, A. F., (1980), Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru, *Rev. Brasil. Geoc.*, **10**: 177-185.
- TRUEB, L., (1970), Evolutionary relationships of casque-head tree frogs with co-ossified skulls (Family Hylidae), *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **18**: 547-716.
- TRUEB, L., (1973), Bones, frogs, and evolution, pp. 65-132 en *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems*, ed. J. L. VIAL, University of Missouri Press, Columbia.
- TRUEB, L., (1974), Systematic relationships of Neotropical horned frogs genus *Hemiphraactus* (Anura, Hylidae), *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **29**: 1-60.
- ZWEIFEL, R., (1971), Results of the Archbold Expeditions. Nº 96. Relationships and distribution of *Geniophryne thomsoni*, a microhylid frog of New Guinea, *Am. Mus. Novit.*, **2469**: 1-13.
- ZWEIFEL, R., (1972), Results of the Archbold Expeditions. Nº 97. A revision of the frogs of the subfamily Asterophrynae, Family Microhylidae, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **143**: 411-546.