

# Oswaldo A. Reig, Rodolfo M. Casamiquela y la Escuela Paleobatracológica Argentina

Federico L. Agnolín<sup>1</sup>

Recibido: 29 de abril de 2021  
Aceptado: 27 de agosto de 2021

---

**Resumen:** Entre 1956 y 1965 los paleontólogos Oswaldo A. Reig y Rodolfo M. Casamiquela llevaron adelante una serie de trabajos sobre anuros fósiles que impactaron de manera decisiva sobre la comunidad paleontológica. Sus trabajos consistieron en la descripción de una gran diversidad de anuros sudamericanos extintos así como en los hallazgos de las especies más antiguas conocidas para el grupo en aquel entonces. Tomando como excusa esos hallazgos, Reig y Casamiquela cuestionaron los principales esquemas clasificatorios de la época e incluso pusieron en jaque el paradigma holarcticista de distribución de los organismos. Estos autores fueron posiblemente los primeros investigadores por fuera de los “centros científicos” en oponerse, con algún éxito, a las ideas biogeográficas dominantes en la época.

**Palabras clave:** Reig; Casamiquela; Anura; Holarcticismo; *Notobatrachus*.

**Title:** Oswaldo A. Reig, Rodolfo M. Casamiquela and the Argentinean Palaeobatrachological School

**Abstract:** During 1956 and 1965 years the paleontologists Oswaldo A. Reig and Rodolfo M. Casamiquela published a series of contributions about fossil anurans that have a deep impact on the paleontological community. Their works included the description of a large diverse array of extinct South American anurans as well as, the oldest finding of anurans along the world. With this background, Reig and Casamiquela quizzed the main classificatory schemes of the epoch and even questioned the Holarcticistic paradigm for the distribution of living organisms. These authors were probably the first investigators outside “scientific centers” in opposing, with some successfulness, to the biogeographic ideas dominant at that time.

**Keywords:** Reig; Casamiquela; Anura; Holarcticism; *Notobatrachus*.

---

## 1. Introducción

La “Disputa del Nuevo Mundo” es un término acuñado por Gerbi (1960) para referirse al marco conceptual y teórico de una serie de pensadores europeos que afirmaban que el continente americano era de naturaleza inferior al Viejo Mundo (es decir Europa, norte

---

<sup>1</sup> Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Buenos Aires, Argentina. CONICET. Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”. Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. Universidad Maimónides. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

✉ [fedeagnolin@yahoo.com.ar](mailto:fedeagnolin@yahoo.com.ar) |  [0000-0001-5073-561X](https://orcid.org/0000-0001-5073-561X)

Agnolín, Federico L. (2021). Oswaldo A. Reig, Rodolfo M. Casamiquela y la Escuela Paleobatracológica Argentina. *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 6(1), 22–47.

<https://revistas.unc.edu.ar/index.php/afjor/article/view/32860>



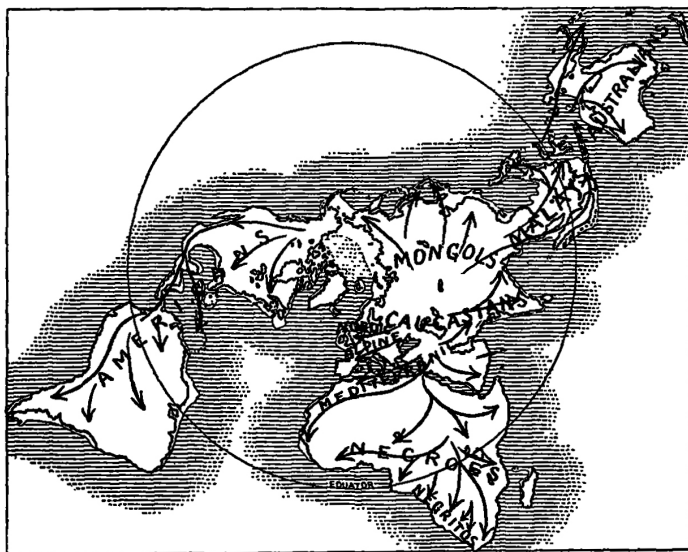
de África y Asia). Si bien algunos intelectuales europeos habían expresado con anterioridad esta propuesta, se debe a George Louis Leclerc de Buffon (conocido como Conde de Buffon) las bases científicas de la superioridad natural del Viejo Mundo (Croizat, 1958; Gerbi, 1960). Buffon consideraba que América ejercía una acción retardataria e inhibitoria en sus organismos debido al clima húmedo y abundancia de pantanos, albuferas, etc. Esto resultaba en un efecto negativo sobre los organismos “superiores”, mientras que “alimañas” como serpientes y batracios encontraban en estos ambientes un espacio propicio para su desarrollo. Esto también se extrapolaba a los pobladores locales, que los naturalistas y antropólogos europeos veían como “intrínsecamente inferiores” a los pobladores del Viejo Continente (Hegel, 2020[1899]). Bajo este esquema, la totalidad de las formas vivientes habrían tenido sus orígenes profundos en el Viejo Mundo, y desde allí se habrían dispersado a lo largo de todo el globo. A medida que se alejaban del centro de origen (siempre el Viejo Mundo) se degradarían paulatinamente, y quedarían sucesivamente acumuladas a modo de relictos en los continentes australes, especialmente Sudamérica (Darlington, 1957). Vale la pena remarcar que la noción de un “centro de origen” y la subsecuente “dispersión” se origina en mitos bíblicos Judeo-Cristianos (como el Jardín del Edén), y esto parece haber incluido en gran medida el pensamiento de aquellos naturalistas (Croizat, 1958; George, 1993; Papaverio et al., 1997; Bueno et al., 1999; Llorente et al., 2000).

Esta idea fue debatida en la primera mitad del siglo XIX por varios naturalistas de renombre, incluyendo Francisco Clavijero, Félix de Azara y Thomas Jefferson (este último también reimpresso por Mariano Moreno), así como por varios intelectuales porteños cercanos a los últimos tiempos del Virreinato del Río de La Plata (Gramuglia, 2018; Sebastiani, 2020). Sin embargo, a medida que Estados Unidos de América se tornaba en una nueva potencia imperial, la idea de intrínseca “inferioridad” americana fue cayendo en desuso y fue transmutando; en efecto, la “inferioridad” biótica (y humana) comenzaba así a restringirse a América Latina ya para fines del siglo XIX (véase Quintero Toro, 2008).

Es bien sabido que ambos esquemas biogeográficos y evolutivos coinciden estrechamente con distintas etapas de colonialismo imperial. Aunque el imperialismo estadounidense no tuvo las mismas características que el imperialismo europeo, sí puede caracterizarse como un imperio informal si hablamos de relaciones científicas (Quintero Toro, 2006). En este sentido, especialmente en las postrimerías de la doctrina Monroe, y especialmente en relación a las presidencias de Theodore Roosevelt, el imperialismo estadounidense empleó a la ciencia como un instrumento para expandir sus ideales a lo largo de Latinoamérica. Junto a Museos, Universidades e incluso empresas como United Fruit Company, los científicos estadounidenses llevaron a cabo sondeos y exploraciones en América Central y del Sur (Quintero Toro, 2008) que resultaron fundamentales para propagar y divulgar los modelos científicos estadounidenses.

Ambas visiones del mundo natural, se correspondían estrechamente con hipótesis sobre el origen y poblamiento de la flora y fauna globales. Así como Buffon concibió el Viejo Mundo (y más específicamente Europa) como la cuna de la mayor parte de las especies animales y vegetales, que a su vez eran intrínsecamente superiores, a fines del siglo XIX y durante el siglo XX investigadores estadounidenses sostuvieron a América del Norte como el gran proveedor de novedades evolutivas y especies

competitivamente superiores. En esta línea de pensamiento, Henry Fairfield Osborn, fue posiblemente uno de los paleontólogos que más influyó en su tiempo (Rainger, 1991). Director del Museo Americano de Historia Natural, podría ser considerado como el inspirador de la influyente “Escuela de Zoogeografía de Nueva York” (véase Nelson y Ladiges, 2001). Osborn fue asimismo un reconocido eugenista que argumentaba la superioridad intelectual de los individuos que habitaban el norte de Europa y América con respecto a Latinoamérica y otras regiones del globo (Rainger, 1991). Bajo el esquema planteado por Osborn, varios investigadores desarrollaron sus líneas de investigación. Uno de los casos más notables es el del paleontólogo William Diller Matthew. Este autor puede considerarse como el biogeógrafo más influyente del siglo XX. En su obra de 1915 “*Climate and Evolution*” sostiene una biogeografía estrictamente darwiniana basada en centros de origen (sitios puntuales donde los diferentes linajes tendrían su origen) y posterior dispersión hacia regiones alejadas (Figura 1). Esta biogeografía de la dispersión o dispersalismo, sigue a pie juntillas las propuestas biogeográficas de Darwin y Wallace, que como fuera indicado anteriormente, se remontan a Buffon y a su vez a antiguos mitos Judeo-Cristianos (Llorente et al., 2000). Matthew propone, que la totalidad (o casi) de los seres vivos se originan en el Hemisferio Norte y desde allí se dispersan hacia el sur. Específicamente, en el caso de América, el origen de la totalidad de los linajes de mamíferos (y muchos otros organismos) se habría originado en Norteamérica y desde allí, mediante sucesivas oleadas habrían poblado el sur, desplazando a especies “competitivamente inferiores”. Esta propuesta fue seguida por la mayor parte de los biogeógrafos del siglo XX, incluyendo a Simpson, Darlington, Mayr, y muchos otros que formaron parte de la “Escuela de Zoogeografía de Nueva York” (e.g., Simpson, 1948, 1980; Darlington, 1957; ver en detalle Nelson & Ladiges, 2001). Es más, su influencia es tan fuerte (específicamente en el caso de los mamíferos), que el modelo de Matthew-Simpson es el que aún se utiliza (prácticamente sin modificaciones) para explicar la evolución de los mamíferos sudamericanos y casi todos los grupos de vertebrados, e incluso invertebrados y plantas (Ricklefs, 2002; Pascual & Ortíz Jaureguizar, 2007; Ortíz Jaureguizar, & Pascual, 2011; Defler, 2018; Hoffmeister, 2020).



**Figura 1.** Ilustración extraída del libro *Climate and Evolution* (Matthew, 1915) que refleja gráficamente la posición Holarcticista a ultranza (sensu Reig, 1981). En este caso se muestra la radiación temprana del hombre según Matthew (1915) en donde se refleja el origen del hombre en Eurasia y desde allí su migración hacia otros territorios, incluyendo los continentes del Hemisferio Sur.

Como fuera indicado más arriba no parece ser casual que las perspectivas biogeográficas de Matthew y Simpson reflejaban y daban un sustento científico a los intereses expansionistas de Estados Unidos hacia Latinoamérica. Si tanto los animales y vegetales, como las civilizaciones humanas del norte eran naturalmente más aptas que las del sur, tenían un derecho natural a ejercer su dominio sobre estas últimas (Quintero Toro, 2008). Esta superioridad inherente fue luego reproducida por los mismos intelectuales latinoamericanos (Quintero Toro, 2008).

Sin embargo, la visión matthewiana (o podría decirse nearcticista) contaba con un importante escollo: la enorme cantidad de evidencias que sostenían el robusto marco teórico elaborado por el paleontólogo Florentino Ameghino. Este propugnaba que América del Sur no era simplemente un recipiente en el cual iban cayendo diferentes linajes, sino que, por el contrario, había sido parte del teatro evolutivo de diversos linajes y cuna de varios grupos de mamíferos. Es por eso que desde varios museos y universidades del Hemisferio Norte partieron expediciones en búsqueda de fósiles que probaran lo incorrecto de las hipótesis ameghinianas (Rainger, 1991; Quintero Toro 2009). Esto es especialmente evidente en las expediciones de la Universidad de Princeton, que, tal como fuera confesado por sus mismos ejecutores (ver Quintero Toro, 2009).

Los descubrimientos de los Ameghino fueron de tal importancia que despertaron el interés de paleontólogos y geólogos en todas partes [...] muchas de las observaciones y teorías aparentemente conflictivas expuestas por los Ameghino probarían ser inválidas, mientras que los hechos más importantes armonizarían con aquellos bien establecidos en el norte. (Hatcher, 1903, p. 3)

En este párrafo, Hatcher da por sentado lo erróneo de la hipótesis ameghiniana. Su interés no es el de poner a prueba dicho esquema, puesto que ya partía de la certeza de su naturaleza incorrecta.

Es así que las propuestas ameghinianas fueron profundamente atacadas por la mayor parte de los autores estadounidenses, en especial G.G. Simpson y B. Patterson, quienes establecieron un paradigma que hoy en día se mantiene en pie (conocido como “Programa Paleontológico de Simpson” por Cain, 1992; o la “agenda Simpson-Patterson” de Hershkovitz, 1969).

A pesar de que el esquema “Matthew-Simpson-Patterson” es aceptado hoy en día por la gran mayoría de los paleontólogos, este paradigma de la biogeografía sudamericana encontró, fundamentalmente durante las décadas de 1950 y 1960 unos pocos autores que cuestionaron este modelo imperante (aún hoy). Es en el Instituto Miguel Lillo, emplazado en la provincia de Tucumán, en el Noroeste de Argentina en donde un grupo de paleontólogos nucleados alrededor de la figura del prominente biólogo Osvaldo Reig, comenzarán rápidamente a demostrar que el paradigma Nearcticista tiene importantes puntos débiles.

Especialmente a partir de 1958 los investigadores Osvaldo Reig y Rodolfo Casamiquela comenzarán con una serie de contribuciones sobre anuros fósiles que pondrán en jaque a los principales postulados biogeográficos y clasificatorios de los anfibios fósiles y extintos. Sus publicaciones serán de gran relevancia internacional, pero no solamente tendrán impacto en el estudio de los anfibios, sino también en los esquemas globales de clasificación y biogeografía de los vertebrados.

La presente contribución constituye un extracto de la charla inédita titulada “Oswaldo Reig, Rodolfo Casamiquela y los anfibios fósiles sudamericanos” brindada en el contexto del encuentro “Paleontología de Vertebrados Mesozoicos. Conmemoración de los 61 años del inicio de la dinosauriología argentina” llevado a cabo el 05 de Diciembre de 2019 en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

## 2. El estudio de los batracios y el “Nearcticismo” a ultranza

Gladwyn Kingsley Noble (1924, 1925, 1926, 1928, 1954) es el primer investigador especializado en anuros que sustenta y adopta de manera cabal, la teoría biogeográfica de Matthew. Las propuestas filogenéticas y biogeográficas de Noble se corresponden en su totalidad a los principales postulados Nearcticistas, y fueron rápidamente seguidas por la amplia mayoría de los herpetólogos coetáneos (e.g., Dunn, 1923, 1931; Schmidt, 1946; Darlington, 1948; Schaeffer, 1949). Darlington (1957) toma el modelo de Noble, con la única diferencia que sostiene que el origen de los anuros ocurre en los trópicos del Viejo Mundo, y que desde allí habrían poblado todo el globo en varias oleadas sucesivas. En el caso de Latinoamérica, habrían arribado luego de un largo viaje, pasando a través de América del Norte y Central.

Noble (1954) en su esquema clasificatorio reúne o separa diferentes grupos taxonómicos, sobre la base principal (si bien no lo explicita) de la distribución geográfica de los diferentes tipos de anuros vivientes. Sobre esta base, desecha las similitudes morfológicas especiales reconocidas por la mayoría de los herpetólogos, exhibidas entre diferentes taxones presentes en Sudamérica, Australia, e incluso África. Al igual que Matthew, Simpson y los dispersalistas de la escuela Zoogeográfica de Nueva York, Noble concebía un mundo inmóvil (todos estos autores combatieron las teorías de movimientos continentales de Wegener; Frankel, 1981), sobre el que los diferentes linajes se desplazaban a lo largo de los continentes a través de lenguas de tierra o cadenas de islas. En este sentido, Noble (1925) describió para el Cretácico de India al género *Indobatrachus*, con claras afinidades a los *Myobatrachidae* australianos y a los *leptodactiloideos* sudamericanos (ver Spinar y Hodrova, 1985; pero véase Agnolín, 2012). Esto lo hizo concluir que los *myobatrachios* se originaron en Asia y desde allí habrían emigrado a Australia, mientras que los *leptodactílicos* se habrían originado en Norteamérica y desde allí habrían migrado hacia el sur (Noble, 1925). Sin embargo, la distribución de todas estas formas se explica de manera más parsimoniosa si se considera al stock *Myobatrachidae-Leptodactyloidea* como un grupo ampliamente distribuido en Gondwana durante el Mesozoico (Lynch, 1971).

Bobb Schaeffer (1949) es posiblemente uno de los autores de la primera mitad del siglo XX que en mayor detalle se ocupó del poblamiento de anuros en América del Sur. Para Schaeffer (al igual que para todos los seguidores de Matthew) ningún linaje de anfibios se habría originado o siquiera tenido parte importante de su historia evolutiva en América del Sur. Con respecto al momento de llegada separa a los anuros sudamericanos en tres diferentes estirpes (o stocks):

1- Anuros que entraron a América del sur previo al aislamiento del continente durante el Cenozoico. En este grupo se incluyen *Pipidae*, *Leptodactylidae*, *Hylidae* y *Atelopodidae*. El caso de la familia *Pipidae* demuestra la serie de preconceptos e hipótesis ad hoc que son necesarias para poder sostener un origen boreal para el grupo. Los *Pipidae*

actuales se distribuyen en África y América del Sur, y constituían en aquel entonces una evidencia importante que sostenía la antigua conexión terrestre entre ambos continentes. Sin embargo, Schaeffer cuestiona esta posibilidad.

[...] hallazgos indican fuertemente una dispersión Mesozoica temprana desde algún centro Holártico desconocido, con una forma tipo *Protopipa*, alcanzando Sudamérica desde el norte previo a la fractura del puente panameño. Otra hipótesis tentadora, para la cual no hay información morfológica convincente, sugiere un origen independiente de los pípidos sudamericanos y africanos desde un stock discoglóside primitivo Eurasiático. (Schaeffer, 1949, p. 61)

2- Anuros “saltadores de islas” que llegaron atravesando barreras oceánicas amplias. En este caso se incluye como posibilidad a los Bufonidae

3- Finalmente, las formas que participaron en el Gran Intercambio Biótico Interamericano (GABI) ocurrido a finales del Cenozoico. Se incluyen aquí a los Microhylidae, Ranidae, y posiblemente Hylidae (Hyla).

En suma, el estudio de la biogeografía de vertebrados, incluyendo los anuros, se encontraba en manos de investigadores “Holarcticistas a ultranza” (sensu Reig, 1981a) o mejor dicho, para el caso de América, en “Nearcticistas a ultranza”. Para los especialistas, los diferentes linajes de anuros se habrían originado en el Hemisferio norte y desde allí, se habrían dispersado hacia el sur. El Hemisferio Austral no sería generador de ninguna novedad evolutiva, y las importantes similitudes faunísticas observadas entre Sudamérica, África, Australia e India son simplemente el resultado de invasiones separadas y posterior evolución convergente y no el resultado de una historia evolutiva común.

Sin embargo, como fue indicado más arriba este paradigma será puesto en duda, y muchos de sus pilares serán derribados por las investigaciones del grupo de paleontólogos emplazados en Tucumán con Osvaldo Reig a la cabeza.

### **3. Osvaldo A. Reig y la escuela Paleobatracológica Argentina**

Hacia 1920-1930 una recepción local entusiasta de las ideas neovitalistas fundamentalmente de Francia y Alemania, se mantiene en los círculos universitarios argentinos donde están presentes figuras antievolucionistas y creacionistas, lo que resulta en un medio científico acrítico y periférico (vitalistas reconocidos eran José María Gallardo, Elio Massoia, Emiliano Mac Donagh, Jorge De Carlo; Contreras, 2019). De esta manera, la mayor parte de los paleontólogos y zoólogos argentinos hasta mediados del siglo XX no fueron capaces de generar un marco teórico propio ni de proponer hipótesis o cuestionamientos de importancia a los paradigmas vertidos desde los centros científicos, comportándose como lo que se conoce como “ciencia periférica” (López Beltrán, 1997; Bardo Torres, 2002). Sin embargo, hacia 1950 empieza a culminar para la zoología y paleontología argentinas esta etapa de estrechez intelectual y falta de modernismo (Contreras, 2002). Aquel pobre panorama comienza a virar aproximadamente partir de 1957 y hasta 1962, donde acontece rápidamente un cambio profundo en la zoología y paleontología de Argentina, como se ve reflejado en el Primer Congreso Sudamericano de Zoología en 1958 (Contreras, 2019). Osvaldo Reig es posiblemente el mayor impulsor local de este cambio de paradigma

Debido a sus convicciones políticas (era comunista) Reig (Buenos Aires 1929-1992) fue perseguido por todos los gobiernos totalitarios de Argentina, por lo que nunca pudo establecerse en ningún lugar de manera estable. Su falta de arraigo le valió el calificativo de “Biólogo Itinerante”, que él mismo pregonaba (Reig, 1989; Quintana, 2012). Fue apresado y torturado en dos ocasiones, en Argentina y Chile, incluyendo un simulacro de fusilamiento por parte del gobierno peronista de 1950 (Ponsà, 2012). Fue amigo y parte de un grupo importante de intelectuales, incluyendo figuras de la talla de Juan Gelman, León Rozitchner y Mario Bunge. Estas amistades, especialmente aquella con Bunge, resultaron en un gran interés en Reig por cuestiones filosóficas y epistemológicas. A pesar de sus periplos y su condición itinerante, la participación activa de Reig en problemas que atañen a nuestra región dejaba en evidencia una suerte de “lealtad latinoamericana” (Fontdevila, 1989).

Si bien sus primeros trabajos (comenzó a publicar cuando tenía aún 16 años) fueron descriptivos, su relación con el mastozoólogo Ángel Cabrera, que en aquel entonces se desempeñaba en el Museo de La Plata, le permitió introducir el sentido de especie biológica, variación, etc. que lo indujeron a nunca más separar los fósiles de los organismos vivientes.

Luego del alejamiento de Alejandro Bordas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), y con Noemí Cattoi a la cabeza de la Sección de Paleontología de Vertebrados, comienzan las actividades de Oswaldo Reig en dicha institución. Sus primeros trabajos, e incluso varias publicaciones fueron firmadas en coautoría con Jorge L. Kraglievich, hijo del gran paleontólogo L. Kraglievich. Sin embargo, rápidamente Reig comienza a tener relevancia por sí mismo.

En el año 1955 Pedro Stipanovic, por parte de su colega de YPF José M. de Giusto le hace llegar a Reig en el MACN los restos de un anuro procedente de las capas Jurásicas de la provincia de Santa Cruz (Boido y Tenner, 1991). Reig, inmediatamente reconoce la importancia del hallazgo, bautizando a la especie como *Notobatrachus degiustoi* en 1956 y monografiándola extensamente en 1957. Este primer trabajo mostró su lucidez académica al interpretar correctamente a este primitivo batracio. Desde un comienzo Reig se sumergió en los grandes temas de la biología y la paleontología; los discutió y analizó con gran competencia, tomando desde los mismos fines de la ciencia hasta la realidad de las especies biológicas (e.g., Reig, 1959, 1962a, 1980). Siempre con una visión diferente y con propuestas novedosas, abarcó todas las aristas posibles de las ciencias naturales y demostró la pobreza epistemológica de la paleontología y zoología como ciencias eminentemente descriptivas. En palabras de Reig (1962a) “...ciencia solo se merece ese nombre cuando supera el limitarse a la ordenación y al análisis de los hechos, para proyectarse en la interpretación generalizadora y en la síntesis conceptual de la teoría.”

Debido al reconocimiento obtenido esencialmente por sus trabajos sobre *Notobatrachus*, hacia 1958, el paleobotánico Sergio Archangelsky lo invitó a formar parte del Instituto Miguel Lillo en la provincia de Tucumán, que en aquel entonces era una Institución de prestigio internacional que aglutinaba a una gran cantidad de científicos de gran talla. Hacia 1958 Reig fue designado investigador del Instituto Miguel Lillo, donde creó y dirigió el Laboratorio de Vertebrados Fósiles y el de Batracología Neontológica. Allí Reig logró nuclear un grupo de entusiastas de la paleontología, con figuras de la

relevancia de José F. Bonaparte, Galileo Scaglia y Martin Vince. A este grupo fundacional será luego incorporado Rodolfo Casamiquela. Reig fue el promotor y organizador de las fructíferas expediciones a San Juan y La Rioja que en poco tiempo lograron reunir las colecciones de tetrápodos triásicos más importantes del Hemisferio Sur (Bonaparte, 1997).

Dos años después Reig será destituido por “Incumplimiento de contrato”. Hacia 1960 se instaló en Buenos Aires, contratado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, que en aquel entonces gozaba de una época de oro bajo el decanato de Rolando García (véase Penchaszadeh, 2016). En cuatro años de gestión, Reig consiguió más de 4500 ejemplares zoológicos para sus laboratorios y colecciones en UBA (Contreras, 2019). Con su establecimiento en la UBA, los intereses de Reig se vuelcan más especialmente hacia la biología evolutiva, utilizando como objeto de estudio especialmente los roedores y la genética, pero sin dejar de lado sus estudios batracológicos. En 1960 estableció el Laboratorio de Investigaciones Herpetológicas (LIHUBA), donde redactó varios trabajos sobre la evolución de anuros con una visión holística que se hace especialmente evidente en sus publicaciones sobre Ceratophryidae en los que analiza el esqueleto, musculatura, merística y biogeografía (e.g., Reig, 1960a; Reig y Limeses, 1963; Reig y Cei, 1963). Entre 1961 y 1962 la actividad batracológica de Reig fue grande. Desde la UBA envió a Gilberto Gallopín a trabajar junto al herpetólogo J.M. Cei en métodos de electroforesis de proteínas para la resolución de problemas taxonómicos, y a Cristina Busch y Celia Limeses en el análisis de la musculatura en anuros con finalidades filogenéticas (Contreras, 2019). Esto evidencia la continuidad temática y epistemológica entre neontología y paleontología que concebía Reig.

Entre sus variadas actividades, Reig prestó especial importancia a uno de sus grupos predilectos: el de los anuros. A partir de 1956, Reig comienza una titánica labor paleobatracológica que perdurará fundamentalmente hasta 1964. A partir de la década de 1960 su interés por profundizar enfoques evolutivos de mayor envergadura, resultó en un abandono de la temática batracológica. Sin embargo, entre 1972 y 1973 realizará algunas contribuciones adicionales sobre el tema.

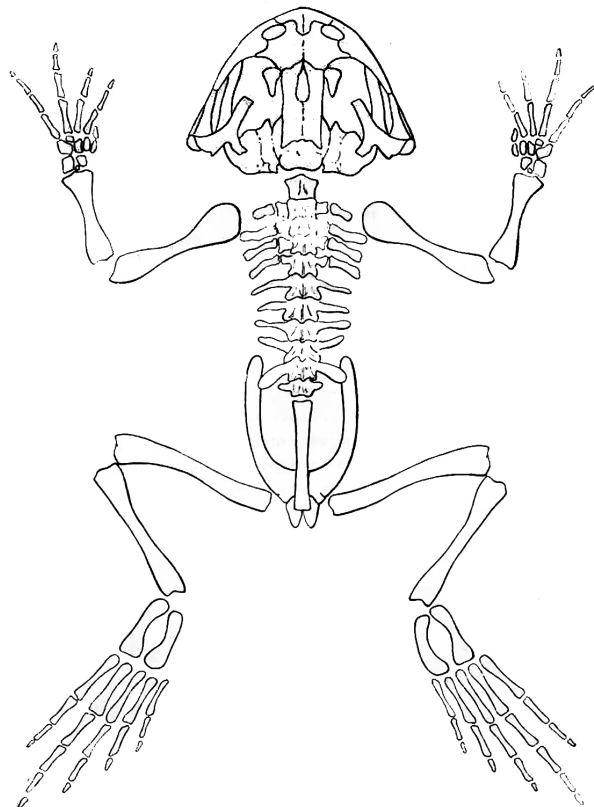
En 1958 Reig establece un esquema clasificatorio sobre los anfibios modernos fundamentalmente sobre la base de características craneanas, vertebrales y musculatura. Su esquema resulta totalmente novedoso, y rompe con armados previos, fundamentalmente las clasificaciones llevadas adelante por Noble (1954). El esquema Reigiano es, con modificaciones, básicamente el que se sigue empleando hoy en día (e.g., Frost et al., 2006; Roelants et al., 2007; Pyron and Wiens, 2013; Feng et al., 2017). La formulación de un nuevo arreglo clasificatorio, sea en cualquier grupo de organismos, requiere un profundo conocimiento de la literatura mundial (Mellender de Araújo, 2010), así como amplias nociones de anatomía. Luego, establecerá la monofilia de los lissanfibios (1964), con criterios modernos.

Sin embargo, Reig no se restringe al trabajo investigativo, sino también forma recursos humanos especializados en esa temática. Entre sus discípulos pueden resaltarse Rodolfo M. Casamiquela y Celia Limeses. Reig orientará a Casamiquela en el estudio de los anuros fósiles y a Limeses en analizar musculatura mandibular y del miembro posterior en diferentes linajes con el fin de reconocer caracteres filogenéticamente informativos. Esta última línea de trabajo, resultó en sendas publicaciones (Reig y



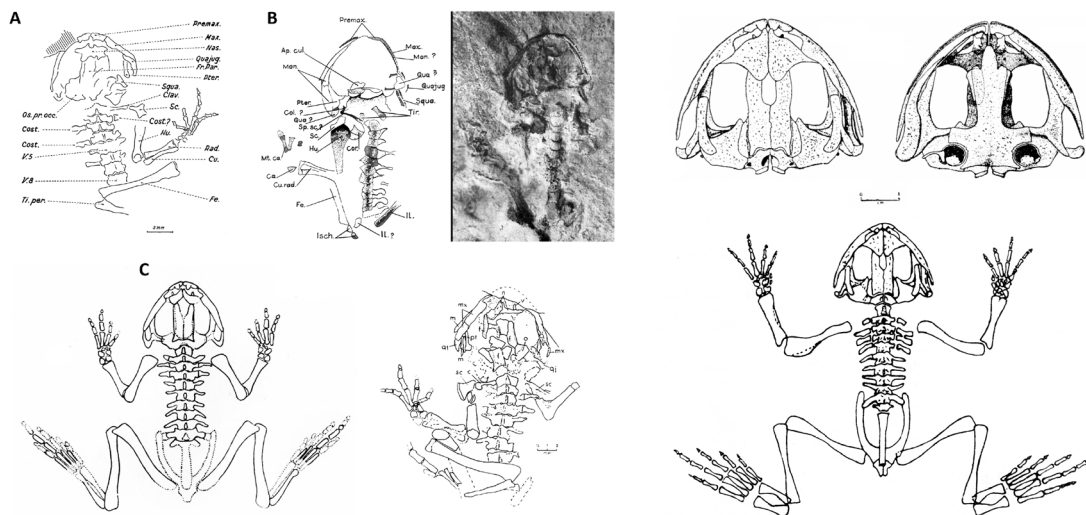
Limeses, 1963; Limeses, 1963, 1964, 1965a,b, 1969; Limeses et al., 1972) muy avanzadas para aquel entonces. En adición, durante el Primer Congreso Sudamericano de Zoología ocurrido en Buenos Aires, tanto Casamiquela como Reig tuvieron una actuación remarcable (Contreras, 2019). En el caso de Reig, presentó diversos trabajos que tratan sobre la anatomía esquelética de anuros actuales (Reig, 1960a,b) y sus implicancias en la filogenia de anuros fósiles y vivientes, así como biogeografía batracológica a nivel global (Reig, 1960c); temáticas estas que nunca habían sido tratadas en Argentina (y tengo entendido que tampoco en el resto de Sudamérica).

Los estudios batracológicos de Reig, en los cuales proponía nuevos enfoques de clasificación de los anuros actuales parecen tener como fin último la confección de un nuevo marco teórico biogeográfico para Sudamérica. Su profunda discrepancia con los esquemas enarbolados por los “Holarcticistas a ultranza” se verá reflejada en sus trabajos sobre biogeografía de los vertebrados sudamericanos, donde plantea novedosas hipótesis (Morrone, 2003). Estos planteos parecen tener su origen en sus estudios sobre los anuros fósiles del Jurásico, particularmente en sus análisis sobre *Notobatrachus*. Allí Reig (Stipanovic & Reig, 1956; Reig, 1957; Figura 2) indica que debido a que el hallazgo del anuro más primitivo y antiguo conocido hasta ese momento había ocurrido en la Patagonia Austral, parte importante de la evolución del grupo habría tenido lugar en los continentes del hemisferio sur. Para Reig (1957), la diversificación interna de los anuros así como el propio linaje, habrían tenido su origen en el Hemisferio Sur.



**Figura 2.** Reconstrucción esquelética de *Notobatrachus degiustoi* por Reig (modificado de Reig, 1957).

Hacia 1960, Reig (1960c) presenta un esquema preliminar de lo que será su propuesta biogeográfica en los años siguientes. Sobre la base del descubrimiento de *Notobatrachus* en Patagonia, el cual representaba el anuro más antiguo y primitivo conocido, así como el hallazgo del pre-anuro *Triadobatrachus* efectuado en el Triásico de Madagascar (Piveteau, 1937; Rage and Rocek, 1989; Ascarrunz et al., 2016) y los patrones de distribución de los anuros actuales propone que los anuros, pudieron ser de origen austral. De la misma manera, sostiene que varias cepas de anuros modernos (grupo conocido como Neobatrachia) se habrían diferenciado en los continentes del sur. Esto se ve luego reforzado por el hallazgo del anuro *Vieraella*, aún más primitivo y antiguo que *Notobatrachus*, también procedente del Jurásico Medio de la provincia de Santa Cruz (Reig, 1961; Figura 3). Las propuestas de Reig acerca de la posición basal en la línea de los anuros de *Notobatrachus* y *Vieraella* han sido corroborados por numerosos estudios posteriores (ver especialmente Estes & Reig, 1973; Baez & Basso, 1996; Baez & Nicoli 2004; Figuras 3 y 4).



**Figura 3 (a la izquierda).** Interpretaciones sucesivas del anuro Jurásico *Vieraella herbsti*. A, ilustración y descripción original por Reig (1961); B, interpretación de contralaja del holotipo por Casamiquela (1965); C, reconstrucción y reinterpretación del ejemplar por Estes y Reig (1973).

**Figura 4 (a la derecha).** Detalles de cráneo y reconstrucción esquelética de *Notobatrachus degiustoi* por Estes y Reig (modificado de Estes & Reig, 1973).

En su clasificación de 1958 (y luego en 1972) separa consistentemente a los Bufonidae y Leptodactylidae, considerando sobre la base de la filogenia, distribución geográfica y registro paleontológico que los Bufonoidea tienen su origen y radiación temprana en América del sur, mientras que los leptodactyloideos pudieron haberse originado en Asia y migrar desde allí a Australia y a América del sur, que en aquel entonces permanecían unidas. Varios de estos puntos de vista serán tomados y sostenidos también por Casamiquela en diversos trabajos (ver más abajo). Análisis recientes soportan la importancia de América del Sur en la radiación temprana de los neobatracios (San Mauro et al., 2005, Zhang et al., 2005, Marjanovic & Laurin, 2007,

Roelants et al., 2007, Santos et al., 2009; Feng et al., 2016; Agnolín et al., 2020). Contra la visión holarcticista a ultranza Reig (1957) cita ejemplos sobre las particularidades de la distribución geográfica de los anuros vivientes, como ser presencia de Leptodactylidae en Sudamérica y Australia y Pipidae en Sudamérica y África. Sostiene que esas distribuciones reflejan antiguas conexiones entre esas masas continentales, en contra del fijismo imperante en su época.

De esta manera, Reig critica la postura de Noble (1954) quien sostenía que los bufónidos y leptodactílidos conformaban un mismo grupo. Basado en dicho esquema, Noble proponía que estos grupos de anfibios se habrían originado en el norte y habrían poblado los diferentes continentes australes de manera paralela. Es por eso que las similitudes faunísticas observadas entre América del Sur y África, o América del sur y Australia son simplemente invasiones paralelas y evolución convergente y no serían evidencia de antiguas conexiones faunísticas y continentales. Esto es sostenido asimismo por Simpson en sus numerosos trabajos en los que el fijismo es un pilar fundamental de su esquema biogeográfico (véase Matthew, 1915; Simpson, 1940, 1943a,b).

Los estudios sobre filogenia, evolución y anatomía sobre anuros constituyen pasos fundamentales hacia los esquemas biogeográficos ulteriores propuestos por Reig. En efecto, Reig (1962b,c; 1968; 1981a,b) propone un nuevo esquema biogeográfico en el cual América del Sur no solo constituye un receptor de fauna, sino también un generador de novedades evolutivas, lo que también puede extrapolarse a otros continentes australes. Junto con León Croizat (e.g., 1958, 1960), Reig es uno de las pocas voces críticas al esquema Matthewiano-Simpsonianiano prevaleciente hasta el día de la fecha (Reig, 1981a,b).

Desde su última publicación sobre la temática (1972) Reig no volvió a ocuparse de manera sistemática en el estudio de los anuros fósiles o actuales, hasta su fallecimiento en 1992.

#### **4. Rodolfo M. Casamiquela y sus contribuciones paleobatracológicas**

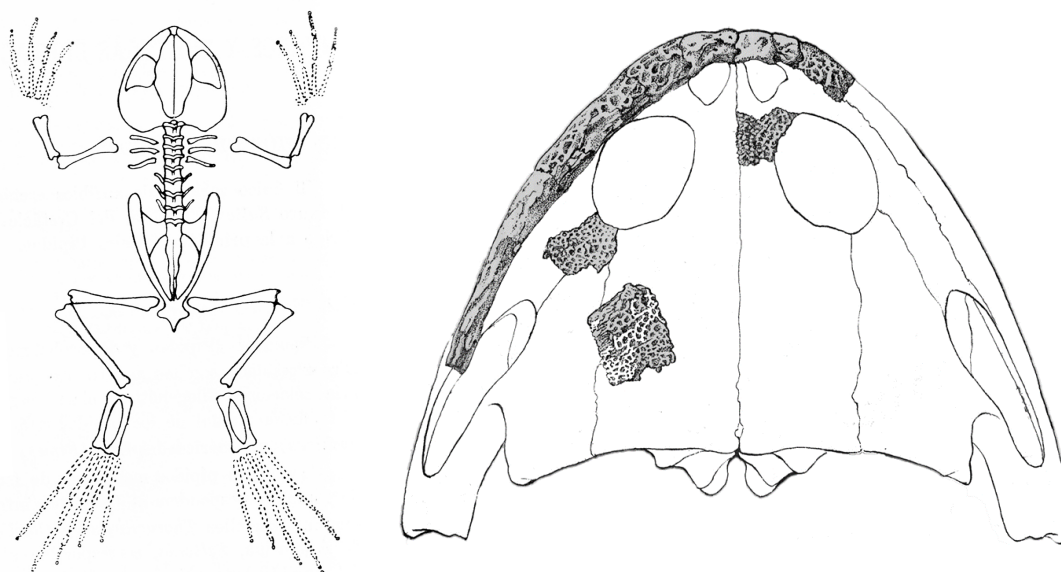
Rodolfo Casamiquela ha sido un seguidor, y parcialmente discípulo de Reig. Nacido en Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro, en 1932 y fallecido en 2008, ha sido un multifacético investigador, notable paleontólogo de vertebrados, antropólogo y lingüista. Desde adolescente se destacó por sus estudios paleontológicos y antropológicos, e incluso fundó el Museo Naturalístico, Antropológico e Histórico “Jorge Gerhold” en Jacobacci. Hacia la década de 1950 comenzó a estudiar paleontología en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. En ese momento, Rosendo Pascual, Andreina Bocchino y Pedro Bondesio inauguran la licenciatura en Paleontología de Vertebrados. Rodolfo Casamiquela, junto a Juan A. Pisano y Jorge Zetti forman la primera promoción de alumnos. Aparentemente, el impulso de Casamiquela fue fundamental en la creación de la carrera (Bonomo & Prates, 2019).

A fines de la década de 1950 y la primera mitad de 1960, Casamiquela comenzará a desarrollar el estudio de los anuros fósiles bajo la dirección de Rosendo Pascual. Pascual no solo le brinda materiales de estudio, sino que también en 1959 lo envía a perfeccionarse al Instituto Miguel Lillo de Tucumán bajo la tutela de Reig, además de contar allí con grandes colecciones anatómicas de anuros actuales. En Tucumán, Casamiquela conoce al grupo de trabajo de Reig, y junto a ellos comienza una etapa sin

precedentes en el estudio de la paleoherpetofauna sudamericana. Junto a José Bonaparte, Galileo Scaglia y Martín Vince forman un grupo sin paralelo, preparando, describiendo y analizando restos de reptiles, anfibios y sinápsidos fundamentalmente del Mesozoico. Bonaparte entra como un personaje periférico en el estudio de anfibios fósiles, su labor en este campo se restringe al análisis de los temnospóndilos (1963, 1975) y una extensa descripción inédita del postcráneo de *Chigutisaurus*. En su libro de texto universitario (Bonaparte, 1978) también ataca el Holarcticismo especialmente sobre la base de los anuros fósiles y las huellas de mamíferos descritas por Casamiquela (ver abajo). En todos estos trabajos Bonaparte coincide con Reig y Casamiquela en resaltar la importancia de Gondwana en la evolución de los diversos grupos de tetrápodos.

Es de este grupo de entusiastas, de donde saldrán ideas y trabajos novedosos que lentamente comenzarán a cambiar las ideas que se tenían acerca de la evolución de diferentes grupos de vertebrados, incluyendo fundamentalmente reptiles triásicos, dinosaurios y anfibios. La actividad de este grupo es muy grande, y abarca cuestionamientos claros a los paradigmas previamente establecidos. Sin lugar a dudas esto influyó definitivamente en los trabajos paleontológicos posteriores de Casamiquela. Desde 1958 Casamiquela comienza una gran labor paleobatracológica que mantiene hasta 1965; posteriormente solo realiza dos publicaciones sobre el tema (1966, 1967) hasta su fallecimiento en 2008. Es posible que el cambio relativamente abrupto en su temática de estudio se haya debido a su exilio forzado en 1966. Regresa a la Argentina en la década de 1970, pero ha abandonado sus trabajos batracológicos. Se ve nuevamente exiliado hacia 1976, para retornar en 1978 y reincorporarse al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas recién en 1984.

En 1959 Casamiquela publica su primer trabajo sobre anuros fósiles, que consiste en la descripción de restos óseos del Cenozoico de Patagonia correspondientes al anuro de mayor tamaño conocido hasta aquel entonces (Casamiquela, 1958). En dicha contribución, Casamiquela, indicaba que el conocimiento de los anfibios fósiles en Argentina es pobrísimo cuando es comparado con otros campos. Sin embargo, desde ese año hasta 1963 el panorama cambió drásticamente con las descripciones de los anuros jurásicos primitivos *Notobatrachus* y *Vieraella*, el reconocimiento de Pipoidea fósiles sudamericanos de afinidades africanas, con los géneros *Shelania* y *Saltenia*, y la descripción de los caliptocefalélidos *Wawelia* y *Gigantobatrachus* (Casamiquela, 1963; Figuras 5 y 6).



**Figura 5 (a la izquierda).** Reconstrucción esquelética del Pipidae *Saltenia ibanezi* por Reig (modificado de Reig, 1959).

**Figura 6 (a la derecha).** Reconstrucción craneana del Calyptocephalellidae *Gigantobatrachus parodii* (modificado de Casamiquela, 1958).

Sus trabajos fundamentalmente de 1960, 1961 y 1965 (y su trabajo fundacional de icnología en 1964) tratan temáticas que se encontraban reservadas para investigadores de centros científicos reconocidos y no para la “ciencia periférica”. En esos trabajos, y siguiendo muy posiblemente la influencia de Reig, analiza y discute la morfología, biogeografía y filogenia de anfibios (y de los vertebrados en general). De acuerdo también a Reig, Casamiquela (1963, 1967) sobre la base de los hallazgos de fósiles en el Cenozoico de Patagonia (e.g., *Wawelia*, *Gigantobatrachus*, “*Bufo*”) sostiene que los neobatracios tendrían una gran antigüedad en el continente y revelan una importante historia evolutiva regional, en contraposición con el arribo reciente propuesto por Noble (1954). En el mismo sentido, en la descripción de “*Bufo*” *pisanoi* (hoy *Rhinella loba* Pérez Ben et al., 2014, 2019) analiza, tanto sobre la base del registro fósil como el neontológico la posibilidad del origen austral de, al menos parte, de la familia Bufonidae (Casamiquela, 1967).

En 1960, Casamiquela da a conocer el primer Pipidae fósil del Paleógeno de Patagonia: *Shelania pascuali*, del Eoceno de la provincia de Chubut. Posteriormente lo describe en mayor detalle en una extensa monografía y una nota complementaria (1961a, 1965). Según Casamiquela, *Shelania* se encuentra íntimamente relacionado a los Pipidae africanos, un hecho que cuestiona la hipótesis tradicional que postulaba que los pípidos habrían arribado a América del Sur y África de manera paralela desde dos centros de origen emplazados en el Hemisferio Boreal (Schaeffer, 1949). Más aún, argumenta que las conclusiones por él alcanzadas afectan la teoría general sobre el origen de las faunas de vertebrados terrestres y el poblamiento faunístico de los continentes australes (1961a).

Casamiquela sostiene conexiones diversas entre los continentes australes, de acuerdo a la visión también sostenida por Reig y otros. En este sentido expresa (1961a, p. 114): “En lo que se refiere a África y Sudamérica sería evidentemente necesario ir más

allá. Personalmente, me inclino a pensar en la subsistencia de alguna clase de puente sudatlántico, continuo o discontinuo. durante buena parte del Mesozoico...”. Vale la pena remarcar que la condición anfiatlántica de los pípoideos hoy en día es sostenida por la gran mayoría de los autores (Báez, 1996, 2000) y recientemente la dispersión de pípidos a través de África y Sudamérica por un puente terrestre o conexión continental directa ha sido sustentada por varios autores (Cannatella, 2015; Carvalho et al. 2019). Tanto Reig como Casamiquela y Bonaparte adoptarán rápidamente una visión movilística, en un momento en donde los conceptos fijistas estaban fuertemente arraigados en la comunidad científica, en particular debido al impulso de Simpson, Mayr, y sus seguidores, lo que constituye un cuestionamiento de gran importancia a uno de los pilares fundamentales del Holarcticismo (ver Reig, 1981a,b).

Las ideas de Casamiquela se verán reforzadas por una serie de hallazgos de los cuales forma parte a lo largo de las décadas de 1950-1970. Fundamentalmente, en 1960 forma parte de una exploración paleontológica a la localidad de “El Tranquilo” en la provincia de Santa Cruz, con la finalidad de rescatar restos de reptiles triásicos. Esa campaña resultó en el hallazgo de abundantes restos de dinosaurios sauropodomorfos basales (Casamiquela, 1980). En aquella campaña se produce el hallazgo de un elenco de huellas de dinosaurios y mamíferos de edad Jurásica que Casamiquela se apresura a publicar de manera preliminar en 1961 (1961c). Allí reconoce el *Ameghinichnus patagonicus* el primer mamífero del Mesozoico del Hemisferio Sur. El hallazgo del *Ameghinichnus* demuestra definitivamente que, en contra de lo sostenido por Simpson y la escuela Matthewiana, existían mamíferos mesozoicos en América del Sur. Sobre esta base, Casamiquela sostiene, que algunos linajes de mamíferos habrían tenido su origen, o al menos parte de su evolución temprana, en América del Sur (Casamiquela, 1975). Junto a otros hallazgos sostiene una tesis similar para diferentes linajes de vertebrados, y en para diferentes linajes de vertebrados, y en 1976 se doctora en la universidad de Santiago con la tesis titulada: “El poblamiento de América del Sur por los tetrápodos. Importancia paleozoogeográfica y filogenética y cronología del poblamiento”, donde presenta la mayor parte de sus conclusiones y evidencias sobre esta temática.

Como fue indicado más arriba, al igual que Reig, y posiblemente debido a su influencia, Casamiquela analizó e investigó no solamente los ejemplares que llegaron a sus manos, sino también los grandes temas relacionados a la evolución de los anfibios y a la paleobiogeografía global. Pero Casamiquela, a diferencia de Reig, no se adscribe a la escuela de clasificación cladística. Por otro lado, él mismo aventura una novedosa forma de clasificación y de graficación del árbol genealógico de los organismos, alejándose tanto de los cladogramas cladistas como de los clásicos árboles evolucionistas (véase Gould, 1997).

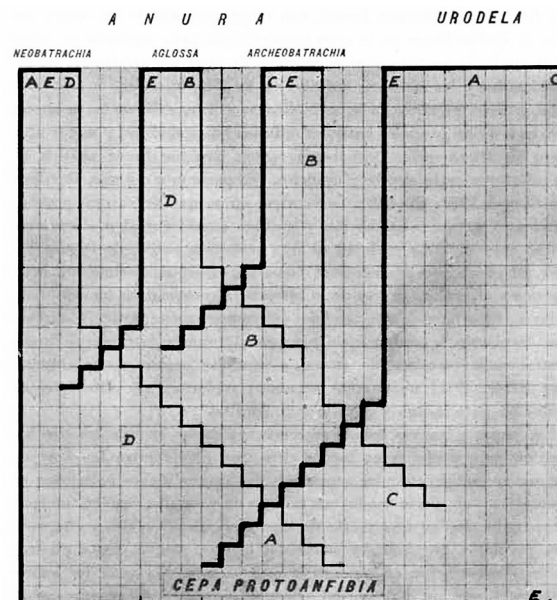
Para Casamiquela (1961b, 1965) varios procesos oscurecen el entendimiento de las relaciones filogenéticas de los anuros actuales. Puntualiza que la recurrencia de determinados procesos como el de “neotenia” y “readaptación” (este último hoy en día incluye progénesis, postdesplazamiento y neotenia propiamente dichas) oscurecen la “verdadera” filogenia de los anuros. Casamiquela (1961b, 1965) advierte que esto posiblemente se deba a que hasta ese momento la clasificación macrosistemática de los anfibios se basaba solo en una baja cantidad de caracteres morfológicos discretos que resultaban definitorios a la hora de establecer grandes grupos taxonómicos. Debido a

esto, dice Casamiquela, es frecuente que un determinado anuro pueda saltar de un “suborden” a otro solo sobre la base de un par de características, lo que ocurriría porque las diferencias osteológicas reconocibles entre cada grupo (en aquel entonces) eran escasas.

Casamiquela (1961b) concluye que la realidad cambiante y compleja de la evolución de estos grupos de anuros merece ser expresada de una manera gráfica en particular. Esta forma de clasificación será perfeccionada por él mismo en 1965.

Casamiquela, sobre un papel milimetrado representa las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de anuros así como los urodelos (Figura 7). En las hileras horizontales se ubican los grupos de anfibios contemporáneos. Los grupos se disponen de izquierda a derecha desde el taxón más derivado hacia el más primitivo.

Las líneas en zig-zag en la base de las columnas verticales se unen diagonalmente en las cepas “protoanfibias”, lo cual pretende indicar que cualquier taxón puede conservar rasgos morfológicos de aquella cepa ancestral. Así un carácter puede reaparecer en cualquiera de los grupos que estén conectados mediante la línea diagonal



**Figura 7.** Esquema clasificatorio de los anfibios urodelos y anuros según el sistema elaborado por Casamiquela (1961). En las líneas horizontales se ubican los linajes principales de anuros (i.e. Neobatrachia, Aglossa, Archeobatrachia), de izquierda a derecha desde el más derivado al más basal. Las líneas en zig-zag escalonadas en la base de las columnas indican relaciones de parentesco entre cada uno de los linajes y su relación con la “cepa protoanfibia”. A través de estas líneas pueden perdurar los diferentes caracteres morfológicos analizados (indicados en el gráfico por las letras A,B,C,D,E). Así, debido a que una línea en zig-zag escalonada que surge de la “cepa protoanfibia” se dirige directamente a los Urodelos y es a su vez atravesada por una línea en zig-zag que va hacia los Neobatrachia, el carácter “A” presente ancestralmente en los protoanfibios, puede encontrarse solamente en neobatrachios y urodelos, pero no así en aglosos y arqueobatrachios. Este carácter “A” se “desplaza” a través de las líneas en zig-zag. Por otro lado, la profundidad de las columnas indica la relativa antigüedad de cada uno de los grupos analizados (modificado de Casamiquela, 1961).

zigzagueante. Los caracteres se “mueven” por esas líneas diagonales. Las letras representan los caracteres. Así, por ejemplo, el carácter “B” aparece en un grupo de *Agllossa* actuales y en un grupo de *Amphicoela* extintos.

A su vez, el entrecruzamiento de las líneas diagonales representa una relación de parentesco entre los grupos incluidos. La profundidad de las barras indica la antigüedad relativa, con los *Amphicoelia* bien profundos en el tiempo (la barra se prolonga hasta la línea que cruza en diagonal a la de los *Urodela*).

En ambos trabajos (1961b, 1965) Casamiquela considera dos ramas principales en su clasificación de los anuros. Una de ellas incluye a todos los anfibios primitivos (sus paleo-anuros) y los urodelos, mientras que la otra rama de los “neoanuros” incluye únicamente a los *Neobatrachia* (Casamiquela, 1961b). Las similitudes profundas entre urodelos y “paleoanuros” hacen pensar a Casamiquela que las formas conocidas de anuros primitivos no fueron los ancestros morfológicos (pero sí filogenéticos) de los neobatracios (1961b, p. 61; 1965).

Más allá de la validez de su método de clasificación, vale la pena remarcar que el armado de una nueva metodología clasificatoria requiere sin lugar a dudas de un gran bagaje de conocimientos bibliográficos y un gran entendimiento de la literatura disponible

## 5. Palabras finales

Los sucesivos trabajos de Reig y Casamiquela, fueron orientados de manera semejante, tanto por el valor intrínseco de los fósiles, como por la prolijidad de las descripciones y la robustez de las hipótesis propuestas impactaron inmediatamente en la comunidad paleontológica internacional. Debido a las múltiples contribuciones de estos dos investigadores, desde la década de 1960 de manera casi unánime, los diferentes especialistas en anfibios a lo largo del globo han sostenido que varios linajes de anuros e incluso los anuros en un todo, pudieron tener un origen o al menos una importante etapa evolutiva en el Hemisferio Sur (e.g., Estes, 1975; Laurent, 1979; Roelants & Bossuyt, 2005; Feng et al., 2016).

Sin embargo, en los primeros años de la década de 1960 algunos autores relacionados a la “Escuela Zoogeográfica de Nueva York” (Hecht, 1962, 1963; Griffiths, 1963) rechazaron la importancia biogeográfica y la posición basal de *Notobatrachus* y *Vieraella*. Particularmente, Max Hecht (1963) sostuvo que los hallazgos en Sudamérica no implicaban nada seguro y que la supuesta condición primitiva de *Notobatrachus* y *Vieraella* podía deberse a que ambos pertenecieron a un “stock discoglórido” que migró desde el Hemisferio Norte hacia Sudamérica, y cuyos supuestos caracteres primitivos eran tan solo el producto de simplificaciones secundarias. Hecht (1963) de un modo realmente curioso critica severamente a Reig y Casamiquela quienes habrían aceptado la “hipótesis más simple” del origen austral del grupo y concluye que hasta el momento es imposible proponer un centro de origen y radiación del grupo. Su postura contradice flagrantemente el registro fósil conocido en aquella época, así como la distribución y clasificación de los anuros de aquel entonces. Sin embargo, los trabajos de Hecht y Griffiths son contestados punto por punto por Casamiquela (1966) quien echa por la borda todos sus argumentos. Finalmente, Casamiquela en su crítica al trabajo de Hecht expresa (1966; p. 309) “...es tiempo, sin embargo, de que se comprenda que América del Sur ha



dejado de ser “subdesarrollada” para los fósiles y para la paleontología”. Esto de alguna manera muestra la posición de Casamiquela con respecto al desarrollo de la disciplina paleontológica en Argentina.

Las numerosas contribuciones de gran calidad que fueron producto del trabajo de Reig y Casamiquela especialmente durante 1958-1965 ponen a la paleobatracolología argentina en un plano internacional. Como fue indicado más arriba, con sus trabajos hacen que la mayor parte (o la totalidad) de los herpetólogos hasta el día de la fecha acepten que América del Sur fue parte importante de la evolución de los anuros. Sin embargo, esto no fue así para otros grupos de vertebrados como los mamíferos, donde, por ejemplo, *Ameghinichnus* es ignorado completamente en casi todas las contribuciones paleomastozoológicas (no es discutido, refutado ni validado, es simplemente omitido), especialmente de Simpson y seguidores (ver Casamiquela, 1975), así como en el tratado más completo de mamíferos mesozoicos que se disponía en las décadas de 1970 y 1980 (Lillegraven et al., 1979).

En sus muchos trabajos Reig y Casamiquela sostienen que en el Hemisferio Sur la falta de fósiles de un determinado grupo no implica su ausencia real, especialmente debida a la relativa escasez de trabajo de campo en el Hemisferio Austral. El hallazgo de un mamífero mesozoico sudamericano, en este caso representado por las huellas del *Ameghinichnus*, era para Casamiquela un hecho esperable y refutaba de alguna manera los preconceptos Holarcticistas: “Lo sensacional de algunos descubrimientos no radica muchas veces en su contradicción con los esquemas lógicos sino en su oposición a los esquemas humanos, casi siempre viciados de simpatías o preconceptos” (1961c, p. 14). En el mismo sentido, cuando se refiere al trabajo incansable del grupo de paleontólogos del Lillo, que empezaban a quitar el velo a la fauna mesozoica sudamericana, y que resultaba en hallazgos que desafiaban el Holarcticismo a ultranza:

[...] el panorama biológico del mundo mesozoico se ha ampliado considerablemente con estos nuevos elementos y probabilidades de interpretación; confío en que no se olvide esta realidad nueva en el momento de las grandes elaboraciones paleozoogeográficas y filogenéticas. A la luz de su concepción y teniendo en cuenta las restantes observaciones hechas más atrás, por lo pronto una de ellas ha de ser abandonada: la que postula rígidamente al Hemisferio Boreal como cuna sucesiva y “Torre de Babel” de todos los grandes grupos de tetrápodos. Pienso a la brevedad la Holártica así imaginada, verdadera Atlántida rediviva, ha de seguir, en pos de ésta, el destino de todos los fantasmas que los hombres, ignorantes o sabios, suelen pretender corporeizar en ocasiones. (Casamiquela, 1964, p. 166)

En suma, el análisis de las publicaciones acerca de batracios fósiles (y también de otros vertebrados) llevados adelante por Oswaldo Reig y Rodolfo Casamiquela (y de manera periférica a J. Bonaparte) permite vislumbrar un tronco común en varias de sus propuestas. En primer lugar, en ambos casos se ponen a prueba los marcos teóricos previos, cuestionan y proponen nuevas clasificaciones generales (macrosistemática) y por último, pueden ser considerados como anti-Holarcticistas (sin ser sin embargo autoctonistas a ultranza). Estas semejanzas, tanto en su forma de trabajo como en sus concepciones teóricas, hacen que Reig y Casamiquela, puedan integrarse dentro de una particular “Escuela Paleobatracológica Argentina”.

## Agradecimientos

Agradezco enormemente las charlas, discusiones e intercambio de ideas especialmente con F.E. Novas y con J.F. Bonaparte, este último uno de los protagonistas de esta historia. F.E. Novas, E.P. Tonni, y C. Quintana brindaron datos e información inédita sobre el tema tratado en la presente nota. Esta contribución se ha visto también beneficiada de extensas discusiones e intercambio de ideas con N. Chimento, A. Martinelli, M. Ezcurra, S. Bogan, J. D'Angelo, G. Lio y S. Lucero. A. Agnolín comentó y corrigió una versión previa del presente manuscrito. Asimismo, agradezco al editor H. Severgnini y a revisores anónimos, que con sus comentarios y observaciones ayudaron a mejorar el presente texto.

## Referencias

- Agnolín, F.L. (2012). A new Calyptocephalellidae (Anura, Neobatrachia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina, with comments on its systematic position. *Studia Geologica Salmanticensia*, 48(2), 129–178.
- Agnolín, F., de Souza Carvalho, I., Rolando, A.M.A., Novas, F.E., Xavier-Neto, J., Andrade, J.A.F.G., & Freitas, F.I. (2020). Early Cretaceous neobatrachian frog (Anura) from Brazil sheds light on the origin of modern anurans. *Journal of South American Earth Sciences*, 101, 102633.
- Ascarrunz, E., Rage, J.C., Legreneur, P., & Laurin, M. (2016). Triadobatrachus massinoti, the earliest known lissamphibian (Vertebrata: Tetrapoda) re-examined by  $\mu$  CT scan, and the evolution of trunk length in batrachians. *Contributions to Zoology*, 85(2), 201–234.
- Baez, A.M. (1996). The fossil record of the Pipidae. En *Symposia of the Zoological Society of London* (No. 68). London: The Society, 1960–1999.
- Baez, A.M. (2000). Tertiary anurans from South America. *Amphibian biology*, 4, 1388–1401.
- Baez, A.M. & Basso, N.G. (1996) The earliest known frogs of the Jurassic of South America: review and cladistic analysis. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, 30, 131–158.
- Baez, A.M., & Nícoli, L. (2004). A new look at an old frog: The Jurassic *Notobatrachus* Reig from Patagonia. *Ameghiniana*, 41(3), 257–270.
- Bardo Torres, P. (2002). *Ciencia periférica o ciencia marginal: la vía periférica de construcción institucional y cognitiva de la ciencia*. Tesis doctoral de la Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Políticas y Sociología. Recuperada de <https://eprints.ucm.es/id/eprint/4077/1/T20494.pdf>
- Boido, G. & Tenner, G. (1991). Osvaldo Reig. Indagaciones de un biólogo itinerante. *Ciencia Hoy*, 3(14), 10–22.
- Bonaparte, J.F. (1963). *Promastodontosaurus bellmanni* ng et n. sp., Capitosaurido del Triasico medio de Argentina (Stereospondyli-Capitosauroida). *Ameghiniana*, 3(3), 67–78.

- Bonaparte, J.F. (1975). Sobre la presencia del laberintodonte *Pelorocephalus* en la formación Ischigualasto y su significado estratigráfico (Brachyopoidea Chigutisauridae). En *Actas del 11 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 1, 537–544.
- Bonaparte, J.F. (1978). *El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos*. Ministerio de Cultura y Educación, Fundación Miguel Lillo.
- Bonaparte, J.F. (1997). *El Triásico de San Juan–La Rioja, Argentina y sus dinosaurios*. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Buenos Aires, Argentina.
- Bonomo, M., & Prates, L.R. (2019). *Historias de la Arqueología en el Museo de La Plata: Las voces de sus protagonistas*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, Argentina.
- Bueno, A.A., Morrone, J.J., De Las Mercedes Luna-Reyes, M. & Pérez–Malvárez, C. (1999). Raíces históricas del concepto de centro de origen en la biogeografía dispersionista: del Edén Bíblico al modelo de Darwin–Wallace. *Science and Technology Perspectives*, 3, 27–45.
- Cain, J. (1992). Building a temporal biology: Simpson’s program for paleontology during an American expansion of biology. *Earth Sciences History*, 11(1), 30–36.
- Cannatella, D. (2015). Xenopus in space and time: fossils, node calibrations, tip–dating, and paleobiogeography. *Cytogenetic and Genome Research*, 145(3–4), 283–301.
- Carvalho, I.S., Agnolín, F.L., Rolando, M.A.A., Novas, F.E., Xavier–Neto, J., Freitas, F.I., & Andrade, J.A.F.G. (2019). A new genus of pipimorph frog (anura) from the early Cretaceous Crato formation (Aptian) and the evolution of South American tongueless frogs. *Journal of South American Earth Sciences*, 92, 222–233.
- Casamiquela, R.M. (1958). Un anuro gigante del Mioceno de la Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 13(3), 171–184.
- Casamiquela, R.M. (1960). Datos preliminares sobre un pipoideo fósil de Patagonia. *Actas y Trabajos del I Congreso Sudamericano de Zoología (1959)*, 1(4), 17–22.
- Casamiquela, R.M. (1961a). Un pipoideo fósil de la Patagonia. *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología*, 4, 71–123.
- Casamiquela, R.M. (1961b). Nuevos materiales de *Notobatrachus degiustoi* Reig. La significación del anuro jurásico patagónico. *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología*, 4(21), 5–14.
- Casamiquela, R.M. (1961c). Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (icnológico) de vertebrados del Jurásico de la Patagonia. *Physis*, 22(63), 225–233.
- Casamiquela, R.M. (1963). Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia): *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophryidae) y *Gigantobatrachus parodii* (Leptodactylidae). *Ameghiniana*, 3(5), 141–160.
- Casamiquela, R.M. (1964). *Estudios icnológicos: problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Colegio Industrial Pio IX.

- Casamiquela, R.M. (1965). Nuevos ejemplares de *Shelanina pascuali* (Anura, Pipoidea) del Eoterciario de la Patagonia. *Ameghiniana*, 4(2), 41–51.
- Casamiquela, R.M. (1966). Nuevos materiales de *Vieraella herbstii* Reig. Reinterpretación de la ranita liásica patagónica y consideraciones sobre filogenia y sistemática de los anuros. *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología*, 4, 35–69.
- Casamiquela, R.M. (1967). Sobre un nuevo *Bufo* de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 5(5), 161–169.
- Casamiquela, R.M. (1975). Sobre la significación de *Ameghinichnus patagonicus*, un mamífero brincador del Jurásico medio de Santa Cruz (Patagonia austral). *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 71–86.
- Casamiquela, R.M. (1980). La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. *Actas 2 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires 1978*, 143–158.
- Contreras, J.R. (2002). El momento histórico de la biología argentina hacia la mitad del siglo XX, con énfasis en la Zoología. *Homenaje a Osvaldo A. Reig. Primer Congreso “Osvaldo A. Reig” de Vertebradología Básica y Evolutiva e Historia y Filosofía de la Ciencia, Buenos Aires, Argentina. Resúmenes*, 8–10.
- Contreras, J.R. (2019). *Elio Massoia: su personalidad y su obra: ensayo bio-bibliográfico acerca del destacado naturalista argentino y su tiempo*. Buenos Aires: Vázquez Mazzini, Universidad Maimónides, Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”.
- Croizat, L. (1958). *Panbiogeography; or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology, with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc.* Caracas.
- Croizat, L. (1960). *Principia botánica*. Caracas.
- Darlington, P.J. (1948). The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. *Quarterly Review of Biology*, 23(1), 1–26.
- Darlington, P.J. (1957). *Zoogeography. The Geographical Distributions of Animals*. New York: John Wiley and Sons, Inc.; London: Chapman.
- Defler, T. (2018). *History of terrestrial mammals in South America: How South American mammalian fauna changed from the Mesozoic to Recent times*. Topics in Geobiology. Springer.
- Dunn, E.R. (1923). The geographical distribution of amphibians. *American Naturalist*, 57, 129–136.
- Dunn, E.R. (1931). The herpetological fauna of the Americas. *Copeia*, 3, 106–119.
- Estes, R. (1975). Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and the zoogeography of pipid frogs. *Herpetologica*, 31, 263–278.
- Feng, Y.J., Blackburn, D.C., Liang, D., Hillis, D.M., Wake, D.B., Cannatella, D.C., & Zhang, P. (2017). Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), E5864–E5870.

- Fondtdevila, A. (1989). *Presentació d'Oswaldo A. Reig*. Discurs llegit a la cerimònia d'investidura celebrada a la sala d'actes de la Facultat de Ciències el dia 12 de desembre de l'any 1989. Publicacions Universitat Barcelona, 6–14.
- Frankel, H. (1981). The paleobiogeographical debate over the problem of disjunctively distributed life forms. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 12(3), 211–259.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C.F., De Sá, R., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.I., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., & Wheeler, W. C. (2006). The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 297, 1–291.
- George, W. (1993). The strange rodents of Africa and South America. En George, W., and Lavocat, R. (eds.) *The Africa–South America connection* (pp. 119–141). Oxford University Press.
- Gerbi, A. (1960). *La disputa del Nuovo Mundo: historia de una polémica, 1750–1900*. Fondo de Cultura Económica.
- Gould, S. J. (1997). Redrafting the tree of life. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 141, 30–54.
- Gramuglia, P.M. (2018). La disputa del Nuevo Mundo en la prensa periódica porteña hacia fines del Virreinato. *Orbis Tertius*, 23, e087.
- Griffiths, I. (1963). The phylogeny of the Salientia. *Biological Reviews*, 38(2), 241–292.
- Hatcher, J. (1903). *Narrative of the Expeditions: Geography of Southern Patagonia* (Vol. 1). The University of Princeton.
- Hecht, M.K. (1962). A reevaluation of the early history of the frogs. Part I. *Systematic Zoology*, 11(1), 39–44.
- Hecht, M.K. (1963). A reevaluation of the early history of the frogs. Part II. *Systematic Zoology*, 12(1), 20–35.
- Hegel, G.W.F. (2020). “Geographical Basis of History”, excerpt from *The Philosophy of History* (1899). *Journal of Transnational American Studies*, 11(2), 1–450.
- Hershkovitz, P. (1969). The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *The Quarterly Review of Biology*, 44(1), 1–70.
- Hoffmeister, M.F.C. (2020). From Gondwana to the Great American Biotic Interchange: The Birth of South American Fauna. En P. Mario & G. A. Astorga, *Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo–paleontological Site* (pp. 13–32). Springer, Cham.
- Laurent, R.F. (1979). Herpetofauna relationships between Africa and South America. *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History University of Kansas, Monograph, 7, 55–71.
- Lillegraven, J.A., Kielan–Jaworowska, Z., & Clemens, W.A. (1979). *Mesozoic mammals: the first two–thirds of mammalian history*. University of California Press.

- Limeses, C.E. (1969). Las especies argentinas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). Algunos aspectos anatómicos de posible significación taxonómica. Parte I. *Physis*, 28, 457–470.
- Limeses, C.E. (1963). La musculatura del muslo en las especies del género *Lepidobatrachus* (Anura–Ceratophrynidae). *Physis*, 24(67), 205–218.
- Limeses, C.E. (1964). La musculatura del muslo en los ceratofrínidos y formas afines: Con un análisis crítico sobre la significación de los caracteres miológicos en la sistemática de los anuros superiores. *Contribuciones Científicas, Universidad de Buenos Aires Facultad de Ciencias Exactas y Naturales*, 1(4), 190–245.
- Limeses, C.E. (1965a). Musculatura del muslo de los ceratofrínidos, *Anais do Segundo Congresso Latino-Americano de Zoologia, São Paulo, 1962*, 2, 249–260.
- Limeses, C.E. (1965b). La musculatura mandibular en los ceratofrínidos y formas afines (Anura, Ceratophrynidae). *Physis*, 25, 41–58.
- Limeses, C.E., Vignes, I., & Tio, M. (1972). Las especies argentinas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). Algunos aspectos anatómicos de posible significación taxonómica. Parte II. *Physis*, 31, 631.
- Llorente, J., Papavero, N., & Bueno, A. (2000). Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 24(91): 255–278.
- López Beltrán, C. (1997). Ciencia en los márgenes: una reconsideración. En: Rutsch, M., Serrano Sánchez, C. (Eds.) *Ciencia en los márgenes: ensayos de Historia de las ciencias en México* (pp. 19–32). UNAM, Mexico DF.
- Lynch, J.D. (1971). Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 53, 1–238.
- Marjanović, D., & Laurin, M. (2007). Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology*, 56(3), 369–388.
- Matthew, W.D. (1915). Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24, 171–318.
- Mellender de Araújo, A. (2010). Las reflexiones de Osvaldo Reig y el estado actual de la biología evolutiva. En E. Hasson, N. Lavagnino, P. Lipko, A. Massarini, J. Mensch, V. Scheinsohn, & A. Tropea (Eds.), *Darwin en el Sur. Ayer y Hoy. Contribuciones de la Primera Reunión de Biología Evolutiva del Cono Sur*. Buenos Aires, Argentina: Libros del Rojas.
- Morrone, J.J. (2003). Las ideas biogeográficas de Osvaldo Reig y el desarrollo del “dispersalismo” en América Latina. *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*, 69–74.
- Nelson, G., & Ladiges, P.Y. (2001). Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*, 49(3), 389–409.
- Noble, G.K. (1924). A new Spadefoot Toad from the Oligocene of Mongolia, with a summary of the evolution of the Pelobatidae. *American Museum Novitates*, 132, 1–16.

- Noble, G.K. (1925). The evolution and dispersal of the frogs. *The American Naturalist*, 59(662), 265–271.
- Noble, G.K. (1926). An Analysis of the Remarkable Cases of Distribution Among the Amphibia: With Descriptions of New Genera. *American Museum Novitates*, 212, 1–24.
- Noble, G.K. (1928). Two new fossil amphibia of zoogeographic importance from the Miocene of Europe. *American Museum Novitates*, 303, 1–13.
- Noble, G.K. (1930). The fossil frogs of the intertrappean beds of Bombay, India. *American Museum Novitates*, 401, 1–13.
- Noble, G.K. (1954). *The biology of the Amphibia*. Dover Publ. New York.
- Ortiz Jaureguizar, E., & Pascual, R. (2011). The tectonic setting of the Caribbean region and the K/T turnover of the South American land-mammal fauna. *Boletín Geológico y Minero*, 122, 333–344.
- Papavero, N., Teixeira, D.M., & Llorente-Bousquets, J. (1997). *História da biogeografia no período pré-evolutivo*. Plêiade.
- Pascual, R., & Ortiz-Jaureguizar, E. (2007). The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(2), 75–137.
- Penchaszadeh, P.E. (Ed.). (2016). *Exactas exiliada*. Buenos Aires: Eudeba.
- Pérez Ben, C.M., Gómez, R.O., Baez, A.M. (2014). Intraspecific morphological variation and its implications in the taxonomic status of '*Bufo pisanoi*' a Pliocene anuran from eastern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(4), 767–773.
- Pérez Ben, C.M., Gómez, R.O., Baez, A.M. (2019). A new Pliocene true toad (Anura: Bufonidae): first record of an extinct species from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39, e1576183.
- Piveteau, J. (1937). Un amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des amphibiens anoures. *Annales de Paléontologie*, 26, 135–177.
- Ponsá F.M. (2012). *Oswaldo Reig: la vida itinerante de un biólogo evolucionista*. Buenos Aires, Argentina: Eudeba.
- Pyron, R.A., & Wiens, J.J. (2013). Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1770), 20131622.
- Quintana, C. (2012). *Conociendo a nuestros científicos: Oswaldo Alfredo Reig*. San Luis, Argentina: Universidad de La Punta.
- Quintero Toro, C. (2006). ¿En qué anda la historia de la ciencia y el imperialismo? Saberes locales, dinámicas coloniales y el papel de los Estados Unidos en la ciencia en el siglo XX. *Historia Crítica*, 31, 151–172.
- Quintero Toro, C. (2008). La ciencia norteamericana se vuelve global: el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York en Colombia. *Revista de Estudios Sociales*, 31, 48–59.

- Quintero Toro, C. (2009). Astrapoterios y dientes de sable: relaciones de poder en el estudio paleontológico de los mamíferos suramericanos. *Historia Crítica*, 31, 151–171.
- Rage, J. C., & Rocek, Z. (1989). Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the early Triassic. *Palaeontographica A*, 206(1–3), 1–16.
- Rainger, R. (1991). *An Agenda for Antiquity: Henry Fairfield Osborn*. University of Alabama Press.
- Reig, O.A. (1957). Los anuros del Matildense, en P. N. Stipanovic & O. A. Reig, El “Complejo Porfirico” de la Patagonia extraandina y su fauna de anuros. *Acta Geologica Lilloana*, 1, 185–297.
- Reig, O.A. (1958). Proposiciones para una nueva macrosistemática de los anuros. *Physis*, 21, 109–118.
- Reig, O.A. (1959). Acerca de la ubicación de los estudios paleontológicos. *Holmbergia*, 6, 19–45.
- Reig, O.A. (1960a). Las relaciones genéricas del anuro chileno *Calyptocephalella gayi* (Dum. & Bibr.). *Actas y trabajos del Primer Congreso Latinoamericano de Zoología (La Plata, 1959)*, 4, 113–130.
- Reig, O.A. (1960b). La anatomía esquelética del género *Lepidobatrachus* (Anura, Leptodactylidae) comparada con la de otros ceratofrinos. *Actas y trabajos del Primer Congreso Latinoamericano de Zoología (La Plata, 1959)*, 4, 133–147.
- Reig, O.A. (1960c). Lineamientos generales de la historia zoogeográfica de los anuros. *Actas y trabajos del Primer Congreso Latinoamericano de Zoología (La Plata, 1959)*, 1, 271–278.
- Reig, O.A. (1961). Noticia sobre un nuevo anuro fósil del Jurásico de Santa Cruz (Patagonia). *Ameghiniana*, 2, 73–78.
- Reig, O.A. (1962a). La paleontología de vertebrados en la Argentina. Retrospección y prospectiva. *Holmbergia*, 6, 67–122.
- Reig, O. A. (1962b). Las integraciones cenogénicas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del sur. *Ameghiniana*, 2(8), 131–140.
- Reig, O.A. (1962c). Nuevos datos y nuevas hipótesis sobre la cenogénesis de los tetrápodos sudamericanos. *Physis*, 23, 157–162.
- Reig, O.A. (1964). El problema del origen monofilético o polifilético de los anfibios, con consideraciones sobre las relaciones entre anuros, urodelos y ápodos. *Ameghiniana* 3, 191–211.
- Reig, O.A. (1968). Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. *Biologie de l'Amérique Australe* 4, 215–260.
- Reig, O.A. (1972). *Macrogenioglottus* and the South American bufonid toads. En W.F. Blair (Ed.), *Evolution in the genus Bufo* (pp. 14–36). Austin, Texas: University of Texas Press.



- Reig, O.A. (1980). Propositiones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. *Revista Venezolana de Filosofía*, 11, 79–106.
- Reig, O.A. (1981a). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae* (Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata), 11, 1–162.
- Reig, O.A. (1981b). A refreshed orthodox view of the paleobiogeography of South American Mammals. *Evolution*, 35, 1032–1035.
- Reig, O.A. (1989). De fósiles a genes y cromosomas. Itinerario de una indagación en la biología evolutiva. *Discurs llegit a la cerimònia d'investidura celebrada a la sala d'actes de la Facultat de Ciències el dia 12 de desembre de l'any 1989*. Publicacions Universitat Barcelona, 14–80.
- Reig, O.A., & Cej, J.M. (1963). Elucidación morfológico–estadística de las entidades del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophrynidae), con consideraciones sobre la extensión del distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical. *Physis*, 24: 181–204.
- Reig, O.A., & Limeses, C.E. (1963). Un nuevo género de anuros ceratofrínidos del distrito chaqueño. *Physis*, 24(67), 113–128.
- Ricklefs, R.E. (2002). Splendid isolation: historical ecology of the South American passerine fauna. *Journal of Avian Biology*, 33(3), 207–211.
- Roelants, K., & Bossuyt, F. (2005). Archaeobatrachian paraphyly and Pangaeian diversification of crown–group frogs. *Systematic Biology*, 54(1), 111–126.
- Roelants, K., Gower, D. J., Wilkinson, M., Loader, S. P., Biju, S. D., Guillaume, K., Moriau, L., & Bossuyt, F. (2007). Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3), 887–892.
- San Mauro, D., Vences, M., Alcobendas, M., Zardoya, R., & Meyer, A. (2005). Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist*, 165(5), 590–599.
- Santos, J.C., Coloma, L.A., Summers, K., Caldwell, J.P., Ree, R., & Cannatella, D.C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biol*, 7(3), e1000056.
- Schaeffer, B. (1949). Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 93, 44–68.
- Schmidt, K.P. (1946). On the zoogeography of the Holarctic region. *Copeia*, 1946(3), 144–152.
- Sebastiani, S. (2020). Cuando América entró en la “disputa del Nuevo Mundo”: La escritura de la historia y la formación de las disciplinas a través del Atlántico (1770-1810) (G. Goldin Marcovic, Trad.). *Nuevo Mundo, Mundos Nuevos*. <https://doi.org/10.4000/nuevomundo.79176>
- Simpson, G.G. (1940). Antarctica as a faunal migration route. *Proceedings of the Sixth Pacific Science Congress of the Pacific Science Association*, 2, 755–768.
- Simpson, G.G. (1943a). Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241(1), 1–31.

- Simpson, G.G. (1943b). Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, 241(7), 413–429.
- Simpson, G. G. (1948). The beginning of the Age of Mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91, 1–232.
- Simpson, G.G. (1980). *Splendid Isolation: The curious history of South American mammals*. New Haven; London: Yale University Press.
- Špinar, Z.V., & Hodrová, M. (1985). New knowledge of the genus *Indobatrachus* (Anura) from the Lower Eocene of India. *Amphibia–Reptilia*, 6(4), 363–376.
- Stipanovic, P.N. & Reig, O.A. (1956). Breve noticia sobre el hallazgo de anuros en el denominado “Complejo Porfírico de la Patagonia extraandina” con consideraciones acerca de la composición geológica del mismo. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 10, 215–25.
- Zhang, P., Zhou, H., Liang, D., Liu, Y.F., Chen, Y.Q., & Qu, L.H. (2005). The complete mitochondrial genome of a tree frog, *Polypedates megacephalus* (Amphibia: Anura: Rhacophoridae), and a novel gene organization in living amphibians. *Gene*, 346, 133–143.