

DISTRIBUTION ET SPÉCIALISATION DES BATRACIENS SUDAMÉRICAINS

par J. M. CEI (1)

L'Amérique du Sud a été certainement un des berceaux les plus importants des souches batraciennes les plus anciennes. Il y a des raisons fort séduisantes, surtout dans les dernières années, grâce aux données récentes sur les fossiles mésozoïques de ce groupe (REIG, 1957 ; CEI, 1962 ; CASAMIQUELA, 1965), pour souligner l'intérêt du continent néotropical au point de vue de la genèse et de l'évolution australe des « stocks » les plus primitifs et des embranchements actuels. On ne s'occupera pas ici des Urodèles, dont peu de genres, tous méso-américains, tels *Oedipina* ou *Bolitoglossa*, s'infiltrèrent jusqu'aux « Yungas » de Bolivie, et représentent un problème biogéographique réduit et tout à fait particulier dans le peuplement continental. Nous n'étudierons pas non plus ici la distribution des Ceciliidés ou Apodes, circum-tropicaux.

L'épanouissement des Anoures sud-américains est remarquable, se présentant quelquefois avec une densité de population extraordinaire dans maintes régions à différenciation saisonnière bien tranchée (saison sèche et saison des pluies), se caractérisant par un nombre très élevé d'espèces dans les régions sylvestres tropicales humides, et aboutissant, à travers des lignées phylétiques indépendantes, à plusieurs étages de spécialisation morphologique et physiologique, dont il est possible de suivre, même à présent, beaucoup de phases adaptatives. C'est ainsi que la faune batrachologique néotropicale représente un matériel excellent pour les études sur la dynamique de l'espèce, tout en permettant, en raison de sa physionomie relativement « conservatrice » et en quelques cas de sa « stabilité » biogéographique régionale particulière, de considérer avec beaucoup de détails l'évolution et les relations interspécifiques au niveau de « taxa » d'un degré supérieur, comme les genres ou les familles.

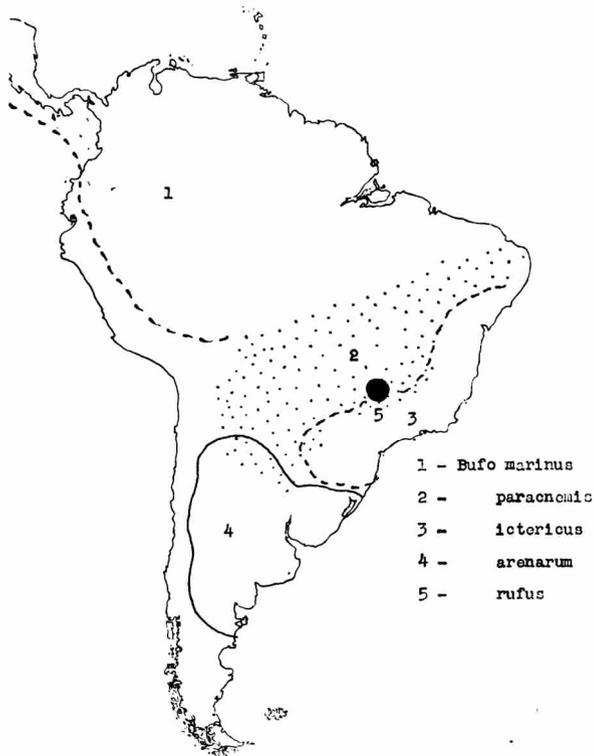
Il y a une famille, les Leptodactylidés, qui paraît avoir existé depuis longtemps dans le continent, car plusieurs de ses genres actuels (*Calyptocephalella*, *Eupsophus*) ont été reconnus dans les couches anciennes du Tertiaire (Eo-Oligocène) de Patagonie (SCHAEFFER, 1949). Les Leptodactylidés ont des relations aujourd'hui seulement avec les Crinidés d'Australie ; ils ont des représentants localisés surtout dans les îles

(1) Instituto de Biología, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

BIOLOGIE DE L'AMÉRIQUE AUSTRAL CRNS,
PARIS, (1968) : 182 PP.

du Carybe et dans les régions forestières du Mexique, et envahissent avec peu de formes (*Leptodactylus*, *Eleutherodactylus*) quelques provinces méridionales des Etats-Unis.

NOBLE a analysé d'une façon générale (1931) la position relative ou phylétique des branches nombreuses dans lesquelles se répartissent actuellement les Leptodactylidés, mais beaucoup d'études plus soignées sont nécessaires, au point de vue de l'ostéologie, de l'anatomie et de la sérologie comparées, avant de pouvoir formuler des théories satisfaisantes sur la filiation probable de quelques-uns de ses groupes les plus discutés, comme *Telmatobius*, *Cycloramphus*, *Thoropa* et *Eupsophus*, les Elosinés, *Syrhopus*, *Eleutherodactylus*, etc. Seule une donnée paraît à présent suffisamment certaine : c'est la séparation des Leptodactylidés et des Ceratofridés comme familles, ou « stocks » d'histoire phylétique indépendante, probablement depuis le Tertiaire inférieur, où on les découvre déjà à l'état fossile.



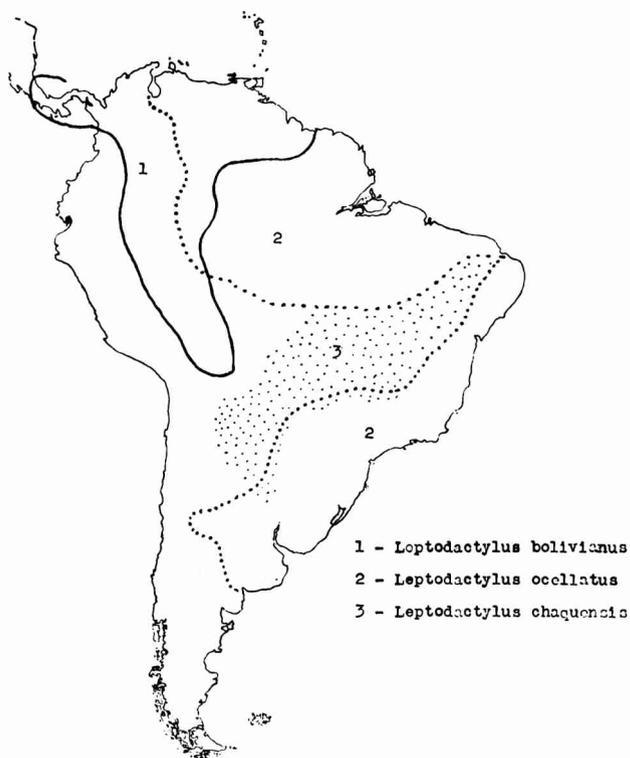
Les Ceratofridés sont peut-être les Amphibiens sudaméricains les plus caractéristiques ; le développement de leurs curieuses ossifications dermiques, leur éthologie (voix, agressivité, avidité, cannibalisme, etc.), leur morphologie, indiquent leur degré de spécialisation. Ils ont aussi les nombres chromosomiques les plus élevés signalés jusqu'ici chez les Anoures (SAEZ et BRUM, 1959, 1960, 1963) et l'analyse cytologique montre l'existence d'espèces polyploïdes chez le genre plus indifférencié *Odontophrynus* (BEČAK, BEČAK et RABELLO, 1966).

et brésilienne. Une forme plus petite du sud du Brésil est *Proceratophrys bigibbosa*, qu'on a aussi capturé dans la forêt subtropicale de Misiones, au Paraná (GALLARDO, 1961). Très voisins du genre typique, les Ceratofridés du genre *Stombus* (*boiei*, *appendiculata*, *renalis*, etc.) révèlent sans doute un génocentre oriental, dans les hautes terres d'ancienne émergence connues comme système « Serra Geral-Serra do Mar ». *Chacophrys pierotti* est toutefois propre aux régions plus arides du Chaco, où apparaît le curieux endémique *Lepidobatrachus*. On a récemment reconnu (CEI, 1955, 1959 ; REIG et CEI, 1963 ; BARRIO, 1967) des formes régionales de ce dernier : *laevis* et *asper* dans le Chaco boréal et central, *llanensis* surtout dans les plaines xérophiles de La Rioja, Argentine, *asper* et *salinicola*, de petite taille, vivant dans les salines désertiques de Santiago del Estero, en Argentine, mais d'une sympatrie certaine avec *laevis* dans les marais côtiers de Santa Fé, puis du Paraná. On voit donc que les Ceratofridés, avec beaucoup d'espèces adaptatives, sont répandus dans tous les biotopes tropicaux et subtropicaux du continent, à l'est du massif andin, qu'ils paraissent n'avoir pu franchir en direction du Pacifique ou de l'isthme, à l'exception de *Ceratophrys stolzmanni*, de Tumbez et Guayaguil (PETERS, 1967).

Dans la famille hétérogène des Leptodactylidés on peut reconnaître des lignées évolutives précocement séparées, correspondant probablement dans leur distribution actuelle à l'histoire paléogéographique de leurs centres d'origine. VELLARD, dont les études récentes ont été de la plus grande importance à ce sujet (1951), proposa une sous-famille (*Telmatobiinae*), pour les *Telmatobius* si particuliers des hautes Cordillères, où ils dépassent les 4 000 m colonisant toutes les niches écologiques possibles de ce milieu : les ruisseaux au lit rocheux, les marais herbeux, les grands lacs homéothermiques d'altitude... *Telmatobius* semble se localiser entre 2° et 39° de latitude sud (*peruvianus*, *halli*, *montanus* et *laevis* au Chili ; *hautali*, *oxycephalus*, *montanus*, *patagonicus* et *praebasalticus* dans les Andes et précordillères d'Argentine). Au nord on a signalé quelques espèces équatoriennes (*niger*, *vellardi*, *cinereus*, près de *ignavus* du nord du Pérou) mais c'est surtout dans le plateau bolivien, au lac Titicaca (au-dessus de 4 500 m), et dans les biotopes andins du Pérou, qu'on observe la différenciation spécifique la plus variée et le degré le plus frappant d'adaptation, toujours empruntés aux difficultés climatiques du milieu (oxygénation, température, pression, radiation, etc.). Il y a deux formes centrales, *marmoratus* au Titicaca, *jelskji* dans le centre du Pérou, et en rapports plus ou moins directs avec celles-ci beaucoup d'autres espèces : les grands *Telmatobius* aquatiques *culeus*, *albiventris*, *escomeli* du Titicaca, *rimac*, *arequipensis*, *brevirostris* de la région andine centrale péruvienne. On ne connaît pas dans cette dernière de formes lacustres de *Telmatobius*. Dans le lac de Junin et dans les eaux de la vallée supérieure du Mantaro les deux espèces affines de *Batrachophrynus* (*macrostomus*, *brachydactylus*), qui représentent l'extrême étage évolutif du groupe, remplacent les *Telmatobius*. Toutefois les représentants les plus significatifs des Telmatobiinés restent les petites espèces patagoniennes des lagunes de filtration des eaux basaltiques des plateaux volcaniques tertiaires des régions extra-andines du Neuquén, en Argentine (*patagonicus* et *praebasalticus*) (CEI et ROIG, 1967).

A quelle souche primitive Leptodactylidé se rattachent les *Telmatobius* ? VELLARD suppose une dérivation possible de formes peu différenciées vivants dans les anciennes régions extra-andines, ce point de vue étant bien d'accord à présent avec nos dernières découvertes des éléments relictés peu différenciés de haute Patagonie. *Cycloramphus* du Brésil, avec quelques espèces orientales dans les ruisseaux des « serras » côtières

(*asper*, *fuliginosus*, *pinderi*, *granulosus*, *eleutherodactylus*, *diringhofeni*, *distinctus*) a été considéré comme un proche parent des *Telmatobiinés* mais on a signalé successivement plusieurs différences importantes dans leurs morphologie et biologie. Une espèce fort intéressante à cet égard a été aussi décrite du Brésil (*Paratelmatobius* des montagnes du Itatiaia : LUTZ et CARVALHO, 1958). Une donnée importante est l'existence d'un grand batracien synthétique intermédiaire entre *Telmatobius* et les vrais Bufonidés, *Telmatobufo bullocki*, endémique des lagunes de la Cordillère de Nahuelbuta (1 200 m) au Chili central (SCHMIDT, 1952). Faute jusqu'ici d'une étude anatomique de cette très rare espèce on ne peut pas établir d'ailleurs sa position phylétique exacte.



Une autre relation discutée est celle qui rattacherait les *Thoropa* du Brésil oriental et les *Eupsophus* du sud du Chili (*nodosus*, *grayi*, *coppingeri*, *taeniatus*), grêles habitants des forêts froides saturées de pluie, où les accompagnent un genre monotypique de Leptodactylidé exclusif, l'arboricole *Hylorina sylvatica*, qui ressemble à une grande rainette verte-dorée, et *Batrachyla leptopus* le remplaçant austral des *Eleutherodactylus*, si répandus dans les forêts tropicales humides. Une liaison entre *Eupsophus* et *Thoropa* (*miliaris*, *petropolitanus*, *lutzi*) est suggestive au regard du parallélisme de quelques caractères biogéographiques brésilo-chiliens, comme la distribution des *Araucaria* et d'autres plantes, à présent séparées. De toute façon

une démonstration morphologique définitive n'a pas encore été accomplie et peut-être il n'est pas tout à fait justifié de placer dans le même genre *Eupsophus* (COCHRAN, 1955) ces Leptodactylidés fort spécialisés (voir la curieuse vie amphibie des larves de *Thoropa*, grim pant à l'air sur les rochers humides des forêts côtières).

Suivant une analyse détaillée des Anoures néotropicales, l'on peut s'apercevoir aisément de la présence de plusieurs centres primaires d'irradiation, dont les lignées de dispersion sont reconnaissables dans la composition faunistique actuelle. On peut envisager un grand centre haut-amazonien, évidemment connexe avec des centres marginaux, plus ou moins archaïques (Orinoco-Guyane au nord, Chaco au sud) ; un centre est-brésilien, séparé du premier par le grand bandeau aride des « catingas » ; un centre relicté sud-chilien ou proto-patagonien, et un centre secondaire haut-andin, dont nous achevons de rappeler quelques représentants typiques. La physionomie archaïque du centre sud-chilien est par exemple accentuée par la persistance de la curieuse *Calyptocephalella gayi*, aquatique, presque identique à *canqueli* de Scarritt Pockett, de l'Oligocène inférieur de Patagonie (SCHAEFFER, 1949 ; CHAFFEE, 1952) qui est accompagnée à ce niveau par *Eophractus*, du même groupe, par des *Eupsophus* et des formes problématiques qu'à présent on soupçonne être des Bufonidés. Au Miocène en outre cette lignée phylétique paraît avoir abouti à un degré exceptionnel de gigantisme, *Gigantobatrachus parodi* de Patagonie dépassant une longueur de 35 cm. On peut avouer aussi que les *Eupsophus* sont aujourd'hui pratiquement confinés dans la région chilienne, car *Eupsophus wettsteini* et *peruanus* du plateau péruvien ont été provisoirement assignés à ce groupe par PARKER (1932) en constituant un terme de transition non parfaitement établi aux *Eleutherodactylus* et *Syrrhopus*. Autre élément important des bois à *Nothofagus* du Chili, s'étendant à la côte humide occidentale des grands lacs du sud d'Argentine, c'est le bien connu *Rhinoderma darwini* monotypique, considéré par LAURENT (1942) comme une branche isolée de la superfamille des Dendrobatidés tropicales, mais plus vraisemblablement élément relicté austral d'une souche leptodactylidée répandue actuellement à Cuba (*Sminthillus*), au Brésil (*Noblella*) et dans l'intérieur du Pérou (*Euparkerella*).

Les géocentres du relief atlantique brésilien présentent une série notable de formes leptodactylées localisées, les unes adaptées à une vie dans les rochers crevassés des ruisseaux de la forêt pluviale, ou vivant dans les eaux fermées comme *Crossodactylus*, les autres colonisant des niches écologiques plus spécialisées, tels les sommets de l'Itatiaia, étudiés par LUTZ (1951-1958). On rappellera les Elosidés, avec les agiles *Elosia* (*lateristrigata*, *aspera*, *mertensi* dans la Serra do Mar, *nasus* jusqu'à Bahia, *pulchra* de l'Itatiaia), la vigoureuse *Megaelosia goeldii* de Guanabara, *Basanitia* (*lactea*, *geherti*), *Holoaden* (*luederwaldti*, *bradei*, aussi rencontrés à l'Itatiaia et dans la Serra de Bocaina), *Crossodactylus* avec plusieurs espèces (*gaudicaudii*, *dispar*, *aeneus*, etc.), *Crossodactylodes pintoii* de Rio de Janeiro, *Craspedoglossa* (*bolitoglossa*, *steinegeri* de Rio, *sanctae-catharinae* du Sud), *Zachaenus parvulus* de Guanabara, *Phrynanodus nanus* dans l'Itatiaia. La physionomie du peuplement du domaine pluvial atlantique est donc tout à fait propre, et il n'est pas difficile de souligner son originalité, due à des conditions de grande stabilité géotectonique (ancienneté des « planaltos » et du « bouclier brésilien »), à un relatif isolement topographique et à des conditions climatiques locales. On verra que même des groupes comme les Hylidés ou les Bufonidés, manifestent ces caractères. Un autre genre représenté dans les états du sud brésilien, dans la province argentine de Misiones, mais surtout dans le nord

de l'Uruguay, est le *Limnomedusa macroglossa*, qui vit sous les pierres humides le long des rivages boisés des torrents : on vient de décrire une autre espèce (*schmidti* ; COCHRAN et GOIN, 1959) dans l'Amazonie colombienne (Leticia). Un batracien très curieux, *Amblyphrynus ingeri*, intermédiaire entre *Zachaeus* et *Craspedoglossa*, appartient encore à la faune amazonienne colombienne (Cundinamarca) (COCHRAN et GOIN, 1961).

Leptodactylus comprend les fausses « grenouilles » de l'Amérique australe, qui ont peuplé au cénozoïque les régions côtières méso-américaines (cf. SAVAGE, 1965). Ces amphibiens présentent un haut degré de différenciation écologique, car on connaît des espèces complètement aquatiques pondant leurs œufs en masses d'écume flottantes, des espèces terrestres creusant leurs nids dans le terrain argileux et des formes sylvi-cales (*Leptodactylus marmoratus* des forêts atlantiques brésiliennes) dont les œufs



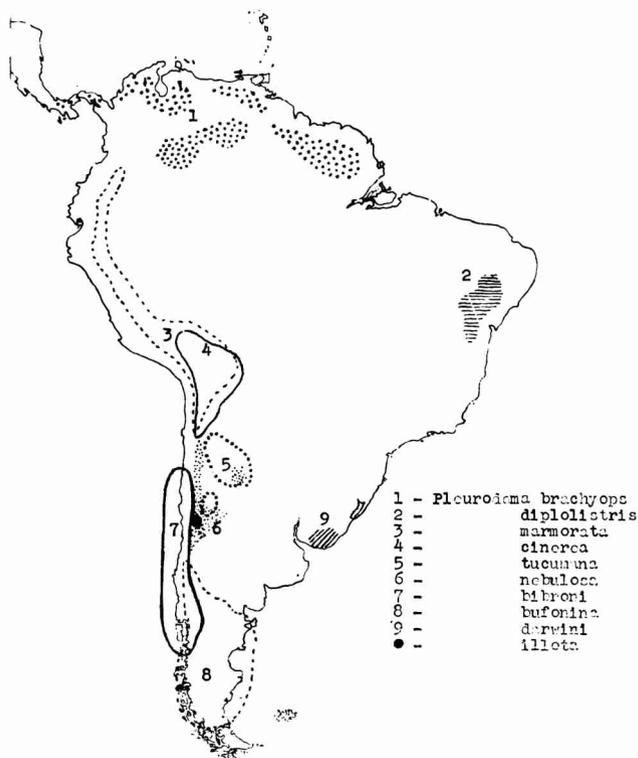
pondus dans le sol humide se développent directement, sans aucun stade libre larvaire. Aux grands *Leptodactylus* aquatiques appartient d'abord la super-espèce géante *pentadactylus* qui arrive de Costa Rica jusqu'au fleuve Aguapey en Corrientes (Argentine), tout en se divisant en quelques formes locales (*denigleri* au nord, *pentadactylus* au Venezuela et en Amazonie, *matogrossensis* et *labyrinthicus* dans Misiones et Brésil du Sud), *Leptodactylus flavopictus* en est peut-être une espèce dérivée, exclusive de la Serra Geral. Dans le Venezuela, la Colombie et dans la plupart de la haute Amazonie,

Leptodactylus bolivianus, toujours de taille massive est commun et se rapproche du complexe d'*ocellatus* qui s'étend de la vallée de l'Orinoco jusqu'à l'Atlantique. On rencontre *ocellatus* au sud de Bahia Blanca et de Mendoza en Argentine, mais il ne remonte pas, à l'ouest, à une hauteur supérieure à 1 000 m, tout près de la Cordillère. Une espèce cryptique voisine d'*ocellatus*, quoique fort différenciée physiologiquement (*L. chaquensis*), occupe les territoires internes du Chaco, à grande variation climatique annuelle. Le Chaco, en effet, avec ses pluies fortement concentrées pendant peu de mois, aux étés très chauds, avec son paysage aride et ses associations xérophiles, peut être considéré comme un vrai centre secondaire d'origine et de diffusion des Leptodactylinés. C'est le domaine exclusif de l'extraordinaire et venimeux *Leptodactylus laticeps*, capturé plus au sud jusqu'à 50° de latitude ; y prédominent les fouis-seurs *bufonius*, *prognathus* et *sibilatrix*, auxquels s'ajoutent des Hyliidés, des Ceratofridés et des Microhyliidés spécialisés, et des crapauds comme *Bufo granulatus major* ou *Bufo paracnemis*, *Leptodactylus mystacinus*, *gracilis*, *troglydotes*, appartiennent aussi au milieu « chaquéen », mais les deux premiers sont beaucoup plus fréquents au sud du Brésil et dans l'Uruguay, et *troglydotes* au nord du Brésil (Bahia, Pernambuco), *Leptodactylus prognathus* atteint au sud Cordoba et Buenos Aires en Argentine. Toutefois la distribution de beaucoup d'autres formes paraît montrer une origine probable amazonienne de tout ce groupe : *rugosus*, *dyptychus* et *mystaceus* d'Amazonie et du Venezuela, *poechilochilus* en Colombie et au Surinam. *Leptodactylus marmoratus* propre aux biotopes de la côte brésilienne a d'ailleurs ses remplaçants amazoniens (*martinezi*, *andreae*, *hylaedactylus*), et l'on a vu que quelques espèces ont pu franchir Panama et aboutir à l'Amérique centrale et au Mexique (*Leptodactylus melanonotus*, *albilabris*, *maculilabris*, *labialis*, etc.). Un groupe aquatique de physionomie amazonienne évidente, *caliginosus-podicipinus*, s'étend de Colombie et de l'isthme jusqu'aux fleuves du Chaco et au Paraná ; *Leptodactylus rubido*, *vilarsi* et *L. curtus* sont aussi amazoniens, ce dernier est le seul connu qui arrive à traverser la Cordillère en direction du Pacifique, sur la côte septentrionale du Pérou.

Au grand génocentre amazonien — l'ancienne *Hylaea* de Humboldt — se rapportent encore beaucoup de Leptodactylidés caractéristiques : *Lithodites lineatus* de Colombie (Llanos), Venezuela et Guyane, *Eupemphix (pustulosus)*, avec de nombreuses sous-espèces de l'Amérique centrale à la Colombie et à la Guyane ; *nattereri* du Brésil, Paraguay, Argentine nord-orientale ; *nana* du Brésil ; *schერი* du Pérou, etc.) et l'aberrant *Edalorhina (perezii, nasuta)* d'Ecuador et d'Amazonie. A la lignée phylétique d'*Eupemphix* appartiennent les *Physalaemus*, très abondants au Matto Grosso et au Chaco (*fuscumaculatus*, *biligonigerus*), peu représentés dans les bords des Cordillères d'Ecuador et de Colombie, mais fractionnés en plusieurs espèces bien caractéristiques et souvent cryptiques (BARRIO, 1965) dans la Mésopotamie argentine, dans l'Uruguay et le centre et le sud du Brésil (*gracilis*, *cuvieri*, *albonotatus*, *santafesinus*, *henseli*, *olfersi*, *maculiventris*, *riograndensis*, *barbouri*, *bresslaui*). *Pseudopaludicola* s'apparente aussi à *Physalaemus* : ce sont de petits et grêles batraciens, très communs au Chaco (*boliviana*, *falcipes*), dans l'Argentine, l'Uruguay et le Brésil méridional (*falcipes*). Toutefois la dispersion la plus rare marque le genre *Pleurodema* proche de *Physalaemus* et extrêmement spécialisé, dont des formes appartiennent aux biotopes haut-andins (*marmorata*, *cinerea*), une espèce très polymorphe (*bibroni*) existe dans les milieux les plus variés du Chili (CER, 1958) et une espèce (*bufonina*), caractérise les domaines steppiques de Patagonie jusqu'au détroit de Magellan, en

remontant de plus jusqu'à 35° de latitude sud, à 2 500 m sur la cordillère neigeuse de Mendoza, Argentine (CEI et ROIG, 1962). Il y a en outre trois espèces (*tucumana*, *guayapae*, *nebulosa*) adaptés au milieu aride des salines xérophyles de l'Argentine centrale (RUIBAL, 1962 ; BARRIO, 1964) ; une autre vivant sur la côte atlantique de l'Uruguay (*darwini*) ; une autre exclusive dans les régions désertiques du nord brésilien (*diplolistris*) ; une autre enfin (*brachyops*) répandue dans la Colombie et Venezuela, jusqu'à Panama.

Parmi tous les Leptodactylidés néotropicaux, c'est *Eleutherodactylus* qui révèle l'expansion évolutive la plus étonnante. On a enregistré jusqu'à présent presque 300 espèces, dispersées du Texas et de la Floride jusqu'à la dernière forêt subtropicale pluviale de Tucumán en Argentine. Il y a beaucoup de formes dans l'Amérique



centrale, surtout au Mexique, accompagnées par les espèces affines des genres *Tomodactylus* et *Microbatrachylus* (très fréquents au Costa Rica) en plus de *Syrrhopus*, dont on a rappelé les affinités avec certains *Eupsophus* austraux. *Eleutherodactylus* se caractérise par sa reproduction directe, sans métamorphoses, les œufs étant pondus dans le terrain humide. La variété morphologique et la quantité de niches écologiques occupés par ces anoures sont extraordinaires, avec des formes leptodactyloïdes, hylôïdes, bufonoïdes, ceratofrides, etc., arboricoles, bromelicoles, limnicoles ou terri-
 coles. Beaucoup d'espèces d'*Eleutherodactylus* vivent dans les Antilles, plus de 30 dans

la Colombie, plusieurs bien spécialisées au Venezuela, mais ils diminuent de nombre en Ecuador, Pérou et Bolivie et se raréfient au Brésil oriental (*guentheri*, *binotatus*, *parvus*, *nasutus*, *unistrigatus*, *venancioi*, *hoehnei*) et surtout dans le nord d'Argentine (*discoidalis*), où le genre s'éteint.

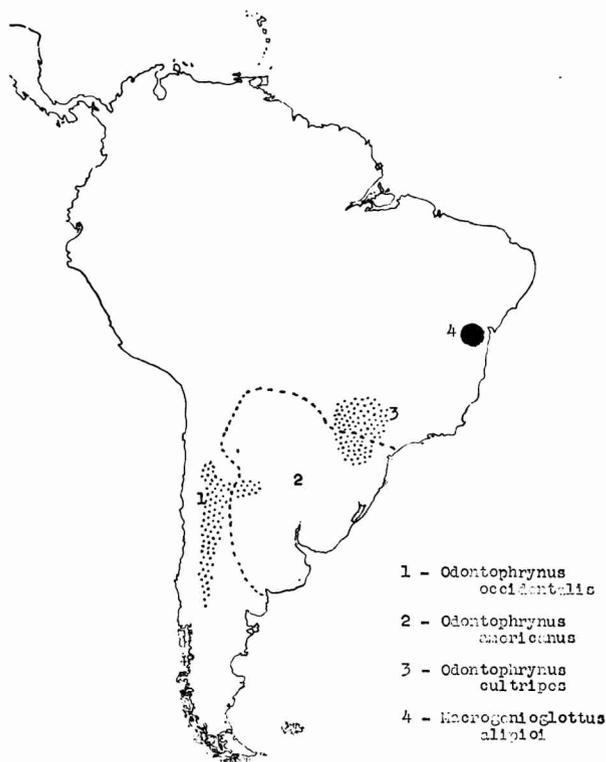
Les géocentres fondamentaux qu'on a envisagé à propos de la distribution des Leptodactylidés gardent leur signification pour d'autres familles d'Anoures de la faune américaine. Le grand domaine amazonien héberge aujourd'hui les anciens Pipidés (*Pipa pipa*, *Pipa parva*), fossiles au Crétacé et au Tertiaire de Patagonie (*Saltenia ibanezi*, *Shelania pascuali*), et les Dendrobatidés (*Hyloxalus*, *Phyllobates*, *Dendrobates*, *Prostheraspis*) dont a cru voir une possible dérivation d'un stock ancestral du Leptodactylidé *Crossodactylus* (DUNN, 1944), mais qui sont considérés comme une sous-famille de Ranidés par GOIN et GOIN (1962). On ajoutera d'ailleurs que *Hemipipa carvahloi* vit dans le nord-est du Brésil (Pernambuco, Espiritu Santo), et que *Phyllobates* et *Dendrobates* existent même au Darien, en Costa Rica et Nicaragua (*Dendrobates auratus*, *typographus*; *Phyllobates lugubris*, *nubicola*, etc.), étant représentés dans la côte atlantique par peu de formes (*Phyllobates brunneus* de Guanabara et Rio de Janeiro; *Dendrobates flavopictus* en Minas Gerais). GRIFFITHS (1959) a défendu une origine leptodactylidé indépendante des trois formes de l'ancien groupe « rhinodermatidé » *Sminthillus* (*S. limbatus* à Cuba; *Nobella peruviana* au Pérou, *Euparkerella brasiliensis* dans la Serra do Orgão au Brésil). De la même façon on a souligné l'indépendance phylétique leptodactylidé du rare *Geobatrachus walkeri* des montagnes de Santa Marta en Colombie, en limitant les vrais Atelopodidés aux *Atelopus*, avec maintes espèces à distribution très étendue (de Costa Rica à l'Argentine, où *Atelopus rubriventris* est connu dans la forêt d'Oran; au Brésil méridional) et à *Brachycephalus ephippium* des plateaux orientaux brésiliens. *Dendrophryniscus* et *Melanophryniscus* sont des genres alliés aux Bufonidés, avec quelques espèces argentines (*M. stelzneri*), uruguayennes (*M. atroluteus*) et brésiliennes (*M. moreirae*; *Dendrophryniscus brevipollicatus*, de Guanabara, Rio de Janeiro et Sao Paulo). *Oreophrynella*, endémique aux Guyanes, doit être classé à son tour par ses affinités frappantes avec les Bufonidés.

Passant au « stock » des Hylidiformes, les Pseudidés, intermédiaires entre les Leptodactylidés et les Hylidés, sont communes dans les eaux continentales au Venezuela (*Pseudis paradoxa*), dans les Guyanes, dans une grande partie du bassin amazonien, au Chaco, dans le bassin du Paraná (*Lysapsus limellum*, *Pseudis*), en Uruguay, dans le Brésil méridional, jusqu'à Minas Gerais au nord (*P. bolbodactyla*, *P. fusca*). On a établi aussi une famille néotropicale à part pour quelques autres genres voisins des rainettes, les Centrolenidés, petites et diaphanes, qui pondent sur les feuilles des arbres tropicaux près des ruisseaux. *Centrolene*, *Centrolenella*, *Cochranella* sont abondantes à partir du Mexique jusqu'au sud du Brésil, à l'ouest jusqu'aux côtes du Pacifique, entre Colombie et Ecuador.

Les vraies Rainettes, ou Hylidés, s'étendant sur la plupart des continents et des terres habitées du globe, on pourrait penser que leur présence dans l'Amérique australe ne devrait pas atteindre une signification importante. En réalité leur différenciation extrême et la grande variété de lignées phylétiques spécialisées qu'on y observe parlent en faveur d'un procès évolutif local complexe et prolongé, ayant accompagné probablement les phases géo-morphologiques des grandes transformations tertiaires du continent. Il est surprenant que sur les 33 genres d'Hylidés enregistrés

dans la dernière liste de GOIN (1961), 29 appartiennent exclusivement à la faune sud-américaine et méso-américaine.

Un premier groupe comprend des formes occidentales, souvent monotypiques, qui se rencontrent à partir des zones plus chaudes de l'isthme, dans plusieurs milieux tropicaux des Cordillères, en Amazonie et jusqu'aux « Yungas » de Bolivie. Il s'agit du rare *Amphignathodon guntheri* et du *Nyctimantis rugiceps* d'Ecuador, des curieuses *Cerathyla*, avec six espèces entre Panama et l'Amazonie brésilo-péruvienne, des *Cryptobatrachus* (*evansi* de la Guyane, *boulengeri*, *incertus*, *fuhrmanni* des Andes colombiennes), des *Agalychnis* (entre Mexique et Ecuador), des rainettes marsupiales



Gastrotheca suivant la Cordillère entre la Colombie et le plateau bolivien, de l'*Hemiphractus scutatus* amazonien, de *Hyloscirtus bogotensis* colombien, des *Corythomantis* du Venezuela, et de diverses espèces amazoniennes d'*Osteocephalus*. *Anotheca coronata*, *Plectrohyla* (avec six ou plus espèces centro-américaines), *Pterohyla fodiens* (entre Mexique et l'Arizona), *Smilisca*, *Tripurion petasatus* du Yucatan et *Diaglena* (*spatulata*, *reticulata*, au Mexique) sont évidemment des éléments spécialisés, qui paraissent prouver l'existence d'un génocentre original centro-américain (SAVAGE, 1965), probablement en relation au Paléocène avec des terres archaïques des régions « andines » plus septentrionales (voir le proche *Tetrapurion jordani* d'Ecuador). Ces relations de disjonction biogéographique sont soulignées même par des genres d'Hylidés à

grande dispersion : *Phrynohyas*, dont on connaît des formes mexicaines (*inflata*, *spilomma*, etc.), d'Amazonie et du Venezuela (*zonata*, *ingens*), brésiliennes et plus au sud argentines (*hebes* du Chaco et Paraná) ; *Phyllomedusa* de l'Amérique centrale à l'Argentine (*sauvagii*, *hipochondrialis*, *pailona*) et au Brésil, où l'on rencontre plusieurs espèces caractéristiques (*rohdei*, *burmeisteri*, *bicolor*, *iheringi*, etc.).

Les Hylidés ont en outre des genres exclusifs dans les régions côtières du Brésil, contribuant à la physionomie définie de cet ancien centre d'origine continentale. Doivent être ici considérés *Amphodus* (*auratus*, *piperatus*, *wuchereri*), *Aparasphenodon brunoi* dans les broméliacées des bords xérophiles des « restingas » (Rio de Janeiro), allié aux *Corythomantis* amazoniens, *Aplastodiscus perviridis* des plateaux boisés de Serra Geral et de Misiones (Argentine), *Drymelictes* avec plusieurs espèces brésiliennes, *Flectonotus ulei* du Guanabara, *Fritziana goeldi* du Brésil, *Nototheca fissilis* de Rio de Janeiro, *Trachycephalus nigromaculatus* et quelques espèces alliées, entre Bahia et Sao Paulo.

Le genre presque cosmopolite *Hyla* rassemble beaucoup de formes néotropicales. Plusieurs sont d'une souche amazonienne évidente, comme les rainettes du groupe *rubra*, les espèces du groupe *boans* (*Hyla lanciformis*), *marmorata*, *maxima*, etc. ; d'autres appartiennent aux niches écologiques orientales, comme le groupe des « rainettes vertes » brésiliennes (*albofrenata*, *albosignata*, *musica*, etc.). Tous ces Hylidés contribuent efficacement à la formation d'associations écologiques bien caractérisées : broméliacées, formations à *Eryngium*, « pantanales », etc. Dans quelques cas leur aire de distribution est énorme (*Hyla pulchella*, *Hyla faber*, *Hyla albopunctata*, *Hyla nana*, *Hyla minuta*, etc.), d'où leur tendance à un grand fractionnement en formes adaptatives locales, avec des exemples intéressants de variation géographique.

On considère les Bufonidés comme des immigrants récents dans les domaines néotropicaux (troisième étage faunistique de SIMPSON). Toutefois un crapaud du groupe *marinus* est bien connu au Miocène de Colombie (ESTES et WASSERSUG, 1963) et les couches pliocènes inférieures du sud d'Argentine ont donné des fossiles très proches des grandes formes actuelles. TIHEN (1962) a discuté au moyen d'observations ostéologiques comparées la position des *Bufo* du Nouveau Monde et BLAIR (1963) en a envisagé l'histoire phylétique en s'appuyant sur le principe de la compatibilité génétique. Il y aurait un groupe primitif (*Bufo haematiticus*), allié à quelques Bufonidés africains et limité à l'Amérique centrale et au coin septentrional du continent néotropical. Un groupe de formes très robustes, quelquefois géantes, alliées aux crapauds centro-américains du « stock » *valliceps* (*canaliferus*, *cavifrons*, *coccifer*, *mazatlanensis*, *marmoreus*, *valliceps*, etc.) s'étend de l'isthme jusqu'au sud de l'Argentine, avec une différenciation spécifique régionale fort accentuée. Il s'agit du *Bufo marinus* amazonien, remplacé dans les hautes vallées par *B. m. poeppigi*, dans les plateaux atlantiques par *ictericus* et dans le milieu aride du Chaco et des « catingas » par *paracnemis*. *Bufo rufus* vit en Minas Gerais et *arenarum* dans le sud du Brésil, Uruguay, et Argentine, où il est le crapaud prédominant ; *Bufo crucifer* est commun au Brésil où il se rattache aux représentants du groupe *typhonius* aux crêtes céphaliques hypertéliques. *Bufo glaberrimus* et *blombergi* qui appartiennent à la faune de Colombie et d'Écuador, sont sans doute des éléments de la forêt primitive du bouclier des Guyanes et gardent des relations avec *guttatus* du même environnement néotropical, peut-être en connexion très ancienne avec *haematiticus* centro-américains. Une section assez hétérogène pourrait ramasser plusieurs complexes spécifiques se dispersant entre le coin méridional

dional du continent et les îles du Carybe. On peut rappeler le complexe de *granulosos* (GALLARDO, 1965) dont des formes sont typiquement amazoniennes et des Guyanes, et d'autres appartiennent au milieu aride central (*granulosus major* : Chaco, Matto Grosso), d'autres enfin sont sud-orientales (*granulosus fernandezae*, *granulosus d'orbigny*). Parmi les espèces qui se rapportent à cette section on ajoutera *Bufo peltoccephalus* et alliés appartenant aux écotypes tropicaux caribéens.

Bufo spinulosus, que TIHEN a considéré comme un groupe à part, s'identifie écologiquement avec les biocénoses andines, où il atteint plus de 4 000 m d'altitude, en se divisant en un grand nombre de formes géographiques entre l'Écuador et le sud du Chili (VELLARD, 1959 ; CEI, 1960, 1961, 1967 ; GALLARDO, 1962, 1965). Il est accompagné par des espèces alliées, au Pérou (*trifolium*, *cophotis*) et dans le sud du continent, (*rubropunctatus* du bois à *Nothofagus*) et jusqu'au détroit de Magellan (*variegatus*). La position phylétique de ces crapauds est peut-être d'un intérêt considérable, au point de vue des dernières recherches de BLAIR, quand on considère qu'ils semblent se rattacher plutôt, génétiquement, à quelques souches ancestrales communes aux crapauds nord-américains du groupe *boreas*, à leur tour en relation avec *calamita* d'Europe. Or, tout récemment, on a considéré les restes douteux du *Neoprocoela* des couches miocènes de Scarritt Pockett au Chubut, comme appartenant à des crapauds du groupe *calamita*. Il s'agit évidemment d'un problème biogéographique très complexe et fort séduisant, car une souche de bufonidé tertiaire, antérieure aux grands mouvements orogénétiques andins, pourrait bien être à la base du peuplement primitif des aires anciennes de la Cordillère, où le fractionnement extrême et le processus de spéciation actuel du groupe *spinulosus* représenterait une phase dynamique d'isolement génétique en cours, en accord avec les grandes barrières naturelles, morpho-climatiques.

Il reste enfin à rappeler le peu de représentants des *Diplasiocoela* firmisternes, Ranidés et Microhylidés, si répandus dans les continents euro-asiatique et africain, et dans l'Amérique du Nord. Ils ont envahi probablement les territoires du nord-ouest et du centre, à travers le Mexique et l'Amérique centrale, où ils ont pu atteindre, comme les Bufonidés, un certain degré d'évolution locale avec beaucoup de formes endémiques ou spécialisées. *Rana palmipes* est le seul Ranidé qui a franchi l'isthme et on peut le rencontrer en Colombie, au Venezuela et même dans les régions amazoniennes du Brésil et du Pérou, où il atteint la côte désertique du Pacifique (Tumbez). Quant aux Microhylidés, qui comprennent surtout des petits Anoures terrioles nocturnes et fouisseurs, ils ont quelques espèces à distribution fort étendue, par exemple *Elachistocleis ovalis* (du sud des États-Unis à l'Argentine, avec beaucoup de formes géographiques), *Microhyla* (= *Glossostoma*) *aterrima* (de Costa Rica à l'Écuador), *Chiasmocleis* (= *Hamptophryne*) *boliviana* (d'autres formes de *Chiasmocleis* sont plus localisées, aux Guyanes, à Panamá, au Brésil, en Santa Catarina), *Ctenophryne geayi* du Brésil, du Pérou, des Guyanes. *Dermatonotus mulleri* enfin, dispersé entre Minas Gerais et le Chaco argentin remplace les *Hypopachus* centro-américains. D'autres genres de Microhylidés sudaméricains sont au contraire fort limités, et souvent monotypiques. Il faut rappeler *Otophryne robusta* du mont Roraima en Guyane et au Venezuela, *Synapturanus microps* amazonien, *Myersiella subnigra* et *Arcovomer passerelli* de Rio de Janeiro, *Dasypops schirchi* d'Espiritu Santo au Brésil, *Relictivomer pearsei* du nord de la Colombie, *Hyophryne hystrio* de Bahia, *Stereocyclops incrassatus* du nord du Brésil. On peut s'apercevoir que l'histoire évolutive de cette

branche d'Anoures dans l'Amérique du Sud a dû passer par des phases compliquées et il n'est pas encore facile d'envisager le processus phylétique qui peut avoir conduit à la différenciation des Microhylidés néotropicaux à partir de leurs ancêtres qu'on suppose alliés à des souches primitives asiatiques, sud-orientales.

Littérature citée

- BARRIO (A.), 1964. — Especies crípticas del género *Pleurodema* que conviven en una misma área, identificadas por el canto nupcial (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 24, 68, 471-489.
- BARRIO (A.), 1965. — El género *Physalaemus* en la Argentina. *Physis*, 25, 70, 421-448.
- BARRIO (A.), 1967. — Revision del género *Lepidobatrachus* Budgett. *Physis*, 75 (sous presse).
- BEÇAK (M. L.), BEÇAK (W.) and RABELLO (M. N.), 1966. — Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odonophrynus americanus* *Chromosoma*, 19, 188-193.
- BLAIR (W. F.), 1963. — Evolutionary relationships of North American Toads of the genus *Bufo* : a progress report. *Evolution*, 17, 1-16.
- CARVALHO (A. Leitao, DE), 1946. — Um novo genero de Ceratofridideo de Sudeste bahiano. *Bol. Museu. Nac.*, 73, 1-6.
- CARVALHO (A. Leitao, DE), 1954. — A preliminary synopsis of the genera of american Microhylid Frogs. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ.*, Michigan, 555 : 1-19.
- CASAMIQUELA (R.), 1959. — Un anuro gigante del Mioceno de Patagonia. *Rev. Ass. Geol. Arg.*, 13, 3-4, 171-184.
- CASAMIQUELA (R.), 1961. — Un pipoideo fosil de Patagonia. *Rev. Mus. La Plata. Sec. Antrop.*, 4º, 71-123.
- CASAMIQUELA (R.), 1961. — Nuevos materiales de *Notobatrachus degiustoi* Reig. La significación del Anuro Jurásico patagónico. *Rev. Mus. La Plata. Sec. Paleont.*, 4º, 35-69.
- CASAMIQUELA (R.), 1963. — Sobre un par de Anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia) *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophrydae) y *Gigantobatrachus parodi* (Leptodactylidae). *Ameghiniana (Rev. Ass. Paleont. Arg.)*, 3, 5, 141-160.
- CASAMIQUELA (R.), 1965. — Nuevo material de *Vieraella herbstii* Reig. Reinterpretación de la Ranita liásica de la Patagonia y consideraciones sobre filogenia y sistemática de los Anuros. *Rev. Mus. La Plata. Sec. Paleont.*, 4º, 27, 265-317.
- CEI (J.M.), 1955. — Chacoan Batrachians in Central Argentina. *Copeia.*, 4, 291-293.
- CEI (J.M.), 1958. — Polimorfismo y distribución geográfica en poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* Tschudi. *Inv. Zool. Chil.*, 4, 300-327.
- CEI (J.M.), 1960. — Geographic variation of *Bufo spinalosus* in Chile. *Herpetologica*, 16, 243-250.
- CEI (J.M.), 1961. — *Bufo arunco* (Molina) y las formas chilenas de *Bufo spinulosus* Wiegman. *Inv. Zool. Chil.*, 7, 59-81.
- CEI (J.M.), 1962. — Relations biogéographiques et phylogénétiques chez les Amphibiens. *Scientia*, 56, 1-8.
- CEI (J.M.), 1967). — Remarks on the geographical distribution and phyletic trends of South-American Toads. (*Univ. of Texas Publ.*, sous presse).
- CEI (J.M.) y ROIG (V.G.), 1962. — Sobre la presencia de un batracio característico de la fauna patagónica en territorio mendocino. *Bol. Est. Geogr. U.N.C.*, 32, 129-134.
- CEI (J.M.) y ROIG (V.G.), 1966. — Los caracteres biocénóticos de las lagunas basálticas del oeste del Neuquén. *Bol. Est. Geogr. U.N.C.*, Mendoza, 13, 51, 182-201.

- CEI (J.M.) y ROIG (V.G.), 1967. — Telmatobiinos de las lagunas basálticas de Neuquén., *Physis*, 75.
- CHAFFEE (R.G.), 1952. — The deseadan Vertebrate fauna of the Scaritt Pocket, Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 98, 6, 503-562.
- COCHRAN (D.M.), 1955. — Frogs of Southeastern Brasil. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, 206, 1-422.
- COCHRAN (D.M.) and GOIN (C.J.), 1959. — A new Frog of the genus *Limnomedusa* from Colombia. *Copeia.*, 3, 208-210.
- COCHRAN (D.M.) and GOIN (C.J.), 1961). — A new Genus and Species of Frog (Leptodactylidae) from Colombia. *Fieldiana. Zoology.*, 39, 48, 543-546.
- DUNN (E.H.), 1944. — Los géneros de Anfibios y Reptiles de Colombia., *Caldasia.*, 2, 10, 497-529.
- ESTERS (R.) and WASSERSUG (R.), 1963. — A Miocene Toad from Colombia. *South America. Breviora.*, 193, 1-13.
- GALLARDO (J.M.), 1961. — Anfibios anuros de Misiones. Argentina. *Neotropica*, 7, 23, 33-38.
- GALLARDO (J.M.), 1962. — A propósito de *Bufo variegatus* (Gunther) sapo del bosque húmedo Antartándico, y las otras especies de Bufo neotropicales. *Physis.*, 23, 64, 93-102.
- GALLARDO (J.M.), 1965. — Especiación en tres Bufo neotropicales (Amphibia. Anura). *Papéis Avulsos. Dep. Zool.*, 17, 57-75.
- GALLARDO (J.M.), 1965. — The species *Bufo granulatus* Spix (Salientia : Bufonidae) and its Geografic Variation. *Bull. Mus. Comparative Zoology.*, 134, 4, 107-138.
- GOIN (C.J.), 1961. — Synopsis of the Genera of Hylids Frogs. *Annals of Carnegie Museum*, 36, 1-18.
- GOIN (C.J.) and GOIN (O.B.), 1962. — Introduction to Herpetology. Freeman and Co., i-vii, 1-341.
- GRIFFITHS (I.), 1959. — The phylogeny of *Sminthillus limbatus* and the status of the Brachycephalidae (Amphibia Salientia). *Proc. Zool. Soc.*, London, 132, 3, 457-487.
- LAURENT (R.), 1942. — Note sur les procoeliens firmisternes (Batrachia Anura). *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat.*, Belgique, 18, 43, 1-20.
- LUTZ (B.), 1951. — Nota previa sobre alguns anfibios anuros de Alta Itatiaia. *O Hospital, Maio*, 1951, 705-707.
- LUTZ (B.), 1958. — Anfibios novos e raros das Serras Costeiras do Brasil. *Mem. Inst., Oswaldo Cruz*, 56, 373-399.
- LUTZ (B.) y CARVALHO (A.L.), 1958. — Novos Anfibios anuros das Serras Costeiras do Brasil. *Mem. Inst., O. Cruz*, 56, 239-259.
- PARKER (H.W.), 1932. — The systematic status of some Frogs in the Vienna Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 10, 10, 341-344.
- PETERS (J.A.), 1967. — The generic allocation of the frog *Ceratophrys stolzmanni* Steindachner, with the description of a new subspecies from Ecuador. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 80, 105-112.
- REIG (O.A.), 1957. — Los Anuros del Matildense. *Acta Geol. Lilloana*, 1, 485-297.
- REIG (O.A.) y CEI (J.M.), 1963. — Elucidación morfológico-estadística de las entidades del género *Lepidobatrachus* Budgett con consideraciones sobre la extensión de distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical. *Physis*, 24, 67, 181-204.
- RUIBAL (R.), 1962. — Osmoregulation in Amphibians from heterosaline habitats. *Physiological Zoology.*, 35, 2, 133-147.
- SAEZ (F.A.) et BRUM (N.), 1959. — Citogenética de Anfibios anuros de América del Sur. *Ann. Fac. Medic., Montevideo*, 44, 3-4, 414-423.
- SAEZ (F.A.) et BRUM (N.), 1960. — Chromosomes of Southamerican Amphibians. *Nature*, 185, 4717, 945.
- SAEZ (F.A.) et BRUM (N.), 1963. — Cytogenetics of South American Amphibians. *Genetics Today*. Geerts Ed. Pergamon press, 1, 141.
- SAVAGE (J.M.), 1966. — The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia*, 4, 719-766.
- SAVAGE (J.M.) and CEI (J.M.), 1965. — A Review of the Leptodactylid Frog genus *Odonotophrynus*. *Herpetologica*, 21, 3, 178-195.

- SCHAEFFER (B.), 1949. — Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 93, 2, 45-68.
- SCHMIDT (K.P.), 1952. — A new Leptodactylid Frog from Chile. *Fieldiana, Zoology*, 34, 2, 11-15.
- TIHEN (J.A.), 1962. — Osteological observations on New World *Bufo*. *The Amer. Midland Natur.*, 67, 1, 157-183.
- VELLARD (J.), 1951. — Estudios sobre batracios andinos. I-El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado*, 1, 1-89.
- VELLARD (J.), 1953. — Estudios sobre batracios andinos. II-El grupo *marmoratus* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado*, 2, 1-53.
- VELLARD (J.), 1954. — Etudes sur le lac Titicaca. V-Les *Telmatobius* du haut plateau interandin. *Trav. Inst. Franc. Et. And.*, 4, 1-57.
- VELLARD (J.), 1955. — Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. *Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado*, 4, 1-28.
- VELLARD (J.), 1955. — Répartition des Batraciens dans les Andes au sud de l'Equateur. *Trav. Inst. Franc. Et. And.*, 5, 141-161.
- VELLARD (J.), 1959. — V-El género *Bufo*. *Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado*, 8, 1-48.