

**CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO ANATÓMICO DEL GÉNERO
RANA L., 1758 EN EL ALTO ARAGÓN**

Antonio PALANCA SOLER¹
David RODRÍGUEZ VIEITES¹
Marcos SUÁREZ MARTÍNEZ¹

RESUMEN.—Este trabajo trata sobre la comparación anatómica de los distintos tipos de ranas que habitan el Alto Aragón, incluyendo otras especies de la Península. Se han empleado técnicas radiográficas y tratamiento de imágenes por ordenador. Se describe una nueva forma (*aragonensis*) que habitualmente ha sido identificada como rana bermeja.

ABSTRACT.—This work is about the anatomical comparison of the different frogs types that they inhabit the High Aragon Mountains. We also included other species of the Iberian Peninsula. We have employed x-ray technologies and picture processing by computer. We described a new form (*aragonensis*) that usually have been identified Common Frog.

KEY WORDS.—Rana, Anatomy, Taxonomy, Aragon (Pyrenees, Spain).

¹ Laboratorio de Anatomía Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Vigo. E-36200 VIGO (Pontevedra). E-Mail apalanca@uvigo.es.

INTRODUCCIÓN

Durante los meses de julio y agosto de 1995, aprovechando el desplazamiento del personal y equipo del Laboratorio de Anatomía Animal de la Universidad de Vigo al Alto Aragón, gracias a la amable hospitalidad del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), donde tuvo lugar un Curso de Iniciación a la Investigación organizado por este Laboratorio, se abordó, entre otros, el tema de los anfibios de alta montaña pirenaica y, con motivo de la publicación de un artículo de Jordi SERRA (1993) sobre la descripción de una nueva especie europea de rana parda, se hicieron muestreos en diferentes localidades. Pudimos comprobar que además de la nueva forma morfológica descrita aparecían nuevas formas que no concordaban con la descripción de la rana bermeja habitual en alta montaña pirenaica. También encontramos rana ágil, que en principio confundimos con *pyrenaica* pero luego la identificamos correctamente.

En vista de todo ello decidimos seguir un estudio anatómico de las ranas del Alto Aragón. Posteriormente, para comparar nuestros resultados, recolectamos ejemplares de rana patilarga en Galicia.

El presente trabajo contribuye al conocimiento de los distintos tipos de morfos del género *Rana* y es el primero de una serie.

ANTECEDENTES

Cuatro especies de ranas han sido citadas en el Pirineo: *Rana temporaria*, *Rana dalmatina*, *Rana perezi* y recientemente ha sido descrita la *Rana pyrenaica* (SERRA-COBO, 1993). Esta última y las dos primeras corresponden al grupo de las ranas pardas.

El Pirineo alberga, pues, tres de las cuatro especies de rana parda presentes en la Península Ibérica. *Rana iberica*, la única ausente (ARNOLD & BURTON, 1978; DUBOIS, 1982; SALVADOR, 1985; NÖLLERT, 1995), está confinada en Portugal y en el noroeste y centro de España. No obstante, según BALCELLS (1975) existe una cita antigua no confirmada que podría ser una confusión con *R. dalmatina*, con la que presenta una gran similitud.

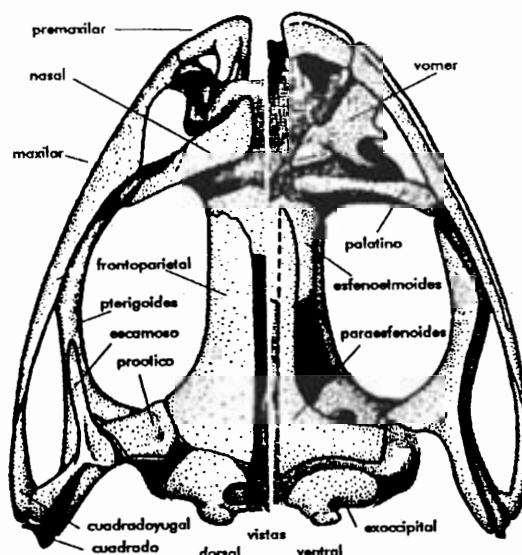


Fig. 1. Anatomía del cráneo de *R. sculentata* (basado en GAUPP, 1896).

En el Pirineo, *R. temporaria* está federada a pastos más o menos húmedos con charcas permanentes o temporales y de poco fondo o con remansos de corrientes lentas (BALCELLS, 1975). *R. dalmatina* frecuenta preferentemente los bosques caducifolios (GÁLLEGO, 1970) y ha sido confundida generalmente con la rana anterior (DUBOIS, 1984). *R. pyrenaica*, especie simpátrica con *Euproctus asper*, suele vivir en aguas claras, frías y oxigenadas, en pequeños cursos hídricos con poca renovación (en los que es simpátrica con *R. temporaria*) o en torrentes caudalosos; no hayándose nunca en aguas estancadas (SERRA-COBO, 1993), esta rana ha sido siempre confundida con las dos anteriores y con *R. iberica* (comunicación personal de BALCELLS) y de hecho ha pasado desapercibida hasta nuestros días. *Rana perezi* (rana verde) frecuenta aguas encharcadas y orillas de ríos y arroyos. Cerca del Pirineo se ha descrito la rana híbrida de Graf, surgida seguramente de un cruce entre rana de Pérez y *R. esculenta* (NÖLLERT, 1995) y que no se considera especie verdadera. Tampoco se consideran verdaderas especies las ranas de Gasser, que representan importantes poblaciones de rana parda temporaria, localizadas en la vecindad de los contrafuertes pirenaicos y caracterizadas por su gran tamaño y sus patas largas (DUBOIS, 1982). Igualmente se admite la presencia en el

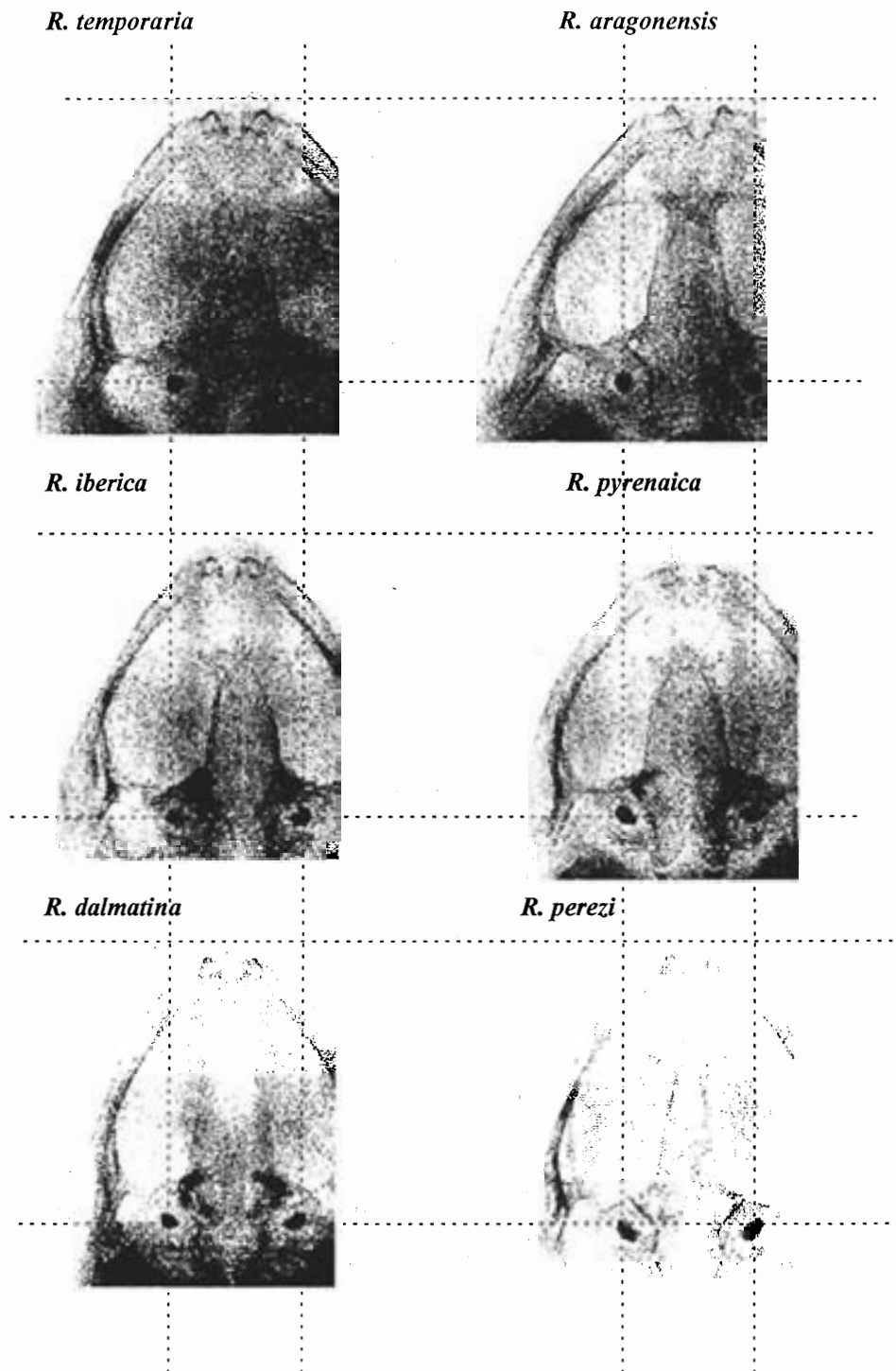
Pirineo oriental de la subespecie *R. temporaria canigonensis* Boubée, 1833 (DUBOIS, 1983; NÖLLERT, 1995).

El género *Rana* se divide en Europa en ranas acuáticas (ranas verdes) y ranas pardas. El principio de división, que no se basa en elementos taxonómicos, se ha adoptado con el fin de facilitar la identificación (NÖLLERT, 1995).

Las especies de ranas pardas son muy similares entre sí y bastante variables, lo que hace difícil preparar una clave que las identifique todas con seguridad (ARNOLD & BURTON, 1978); tales confusiones, según DUBOIS (1984), son improbables en un experto que tiene la costumbre de identificar sobre el terreno y que ha observado centenares de ranas vivas en la naturaleza, quien reconocerá la especie por un conjunto de caracteres difíciles de resumir en pocas palabras, en una clave o en una descripción.

R. temporaria y *R. dalmatina* constituyen un ejemplo de lo anteriormente mencionado; la diferencia más frecuentemente invocada para separar las dos especies es la longitud de las patas posteriores, si bien no es éste un carácter diagnosticador absoluto. Tal y como han indicado algunos autores (ARNOLD & BURTON, 1978; ANDRADA, 1980), en muchos ejemplares de *R. temporaria* el talón puede sobrepasar la extremidad del hocico, tal y como pasa en las ranas de Gasser o en la rana de Honnorat (DUBOIS, 1982).

Numerosos caracteres morfológicos han sido utilizados por distintos autores para separar unas ranas de otras: distancia entre los pliegues dorsolaterales, forma de los tubérculos metatarsianos, forma del hocico, forma del tímpano y su proximidad al ojo, pigmentación de la garganta, pigmentación general, distancia entre orificios nasales, distancia entre orificio nasal y ojo, diámetro del ojo, forma del cuerpo, presencia o ausencia de sacos bucales en el macho, coloración de las callosidades nupciales de los machos, etc. Más recientemente (GEISSELMANN, FLINDT y HEMMER, 1971; SERRA-COBO, 1993) se han utilizado también caracteres morfométricos: se trata generalmente de caracteres inconstantes y cuya interpretación es muy subjetiva, otras veces estos caracteres sólo están presentes en un solo sexo y en la mayor parte de los casos se trata de caracteres comparativos



Lám. I. Patrones de las radiografías de los cráneos de las especies del género *Rana* de la Península Ibérica.

para los que hace falta tener presentes individuos de otras especies (haciéndonos eco de lo que opina DUBOIS, 1984, para la diferenciación de *R. temporaria* y *R. dalmatina*).

Como en todos los vertebrados, las diferencias en el esqueleto pueden ser muy útiles para confirmar las identificaciones.

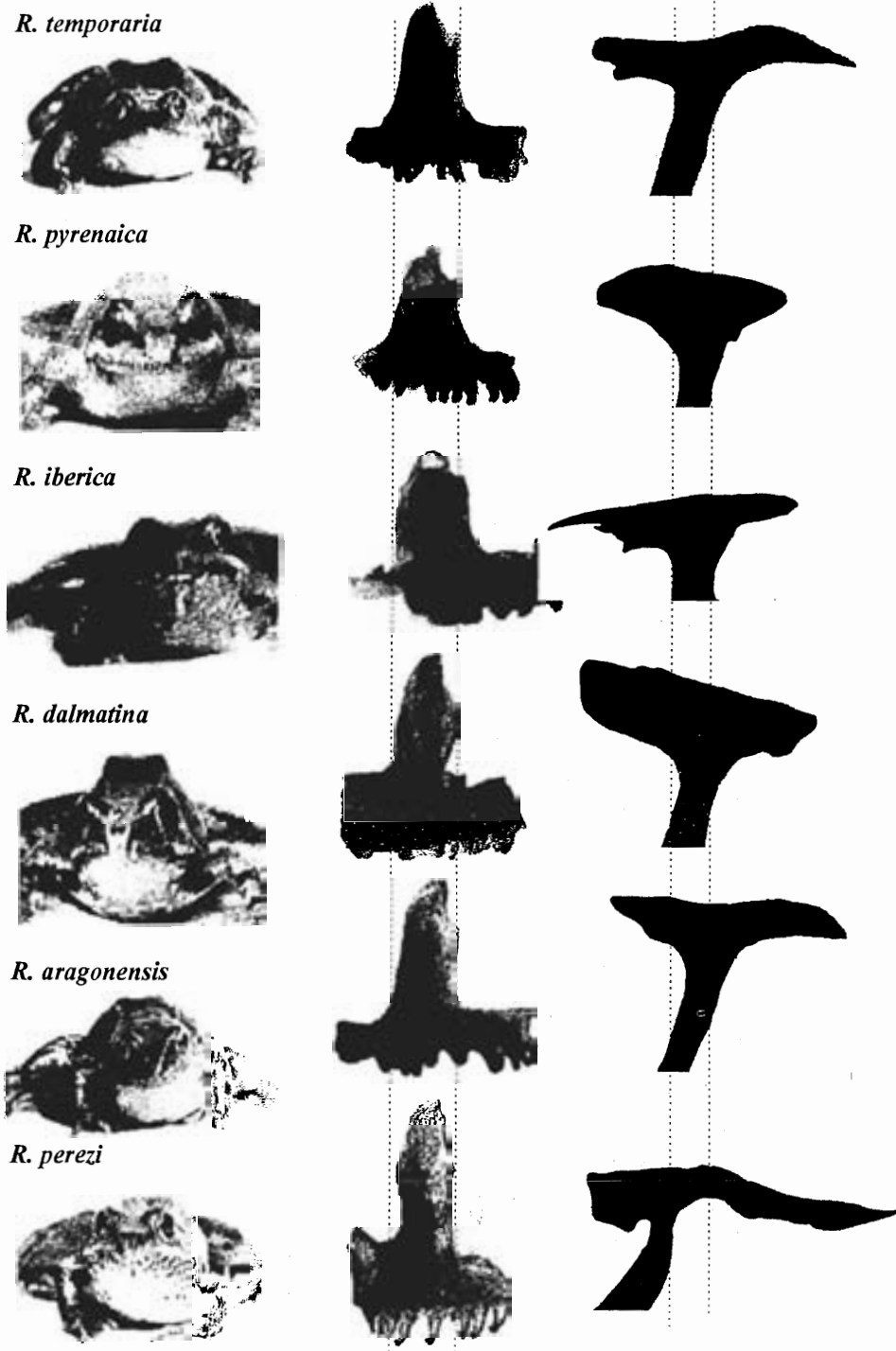
Existe una considerable bibliografía referente a osteología. No obstante, ésta es muy insuficiente teniendo en cuenta las aproximadamente 3.700 especies vivas del orden *Anura*, asignadas a 302 géneros y 24 familias, y el que dichos trabajos no son síntesis relativas a las variaciones dentro del orden (HANKEN & HALL, 1993). Las dos revisiones más completas son las de TRUEB (1973) y DUELLMAN y TRUEB (1986). También deben ser mencionados los trabajos de COPE (1889), BOULENGER (1898), GAUPP (1896) y PARKER (1881).

Descripciones osteológicas las podemos encontrar en trabajos de sistémica referentes a distintas familias: *Microhylidae* (PARKER, 1934; BURTON, 1983), *Leptodactylidae* (LYNCH, 1971, 1978; DAVIES, 1987; DUELLMAN, 1991), *Bufonidae* (MCDIARMID, 1969; TRUEB, 1971), *Hylidae* (DUELLMAN, 1970; TRUEB, 1970, 1974; TRUEB & TYLER, 1974), *Pipidae* (TRUEB & CANNATELLA, 1986, 1988) y *Myobatrachinae* (GOLLMANN, 1991).

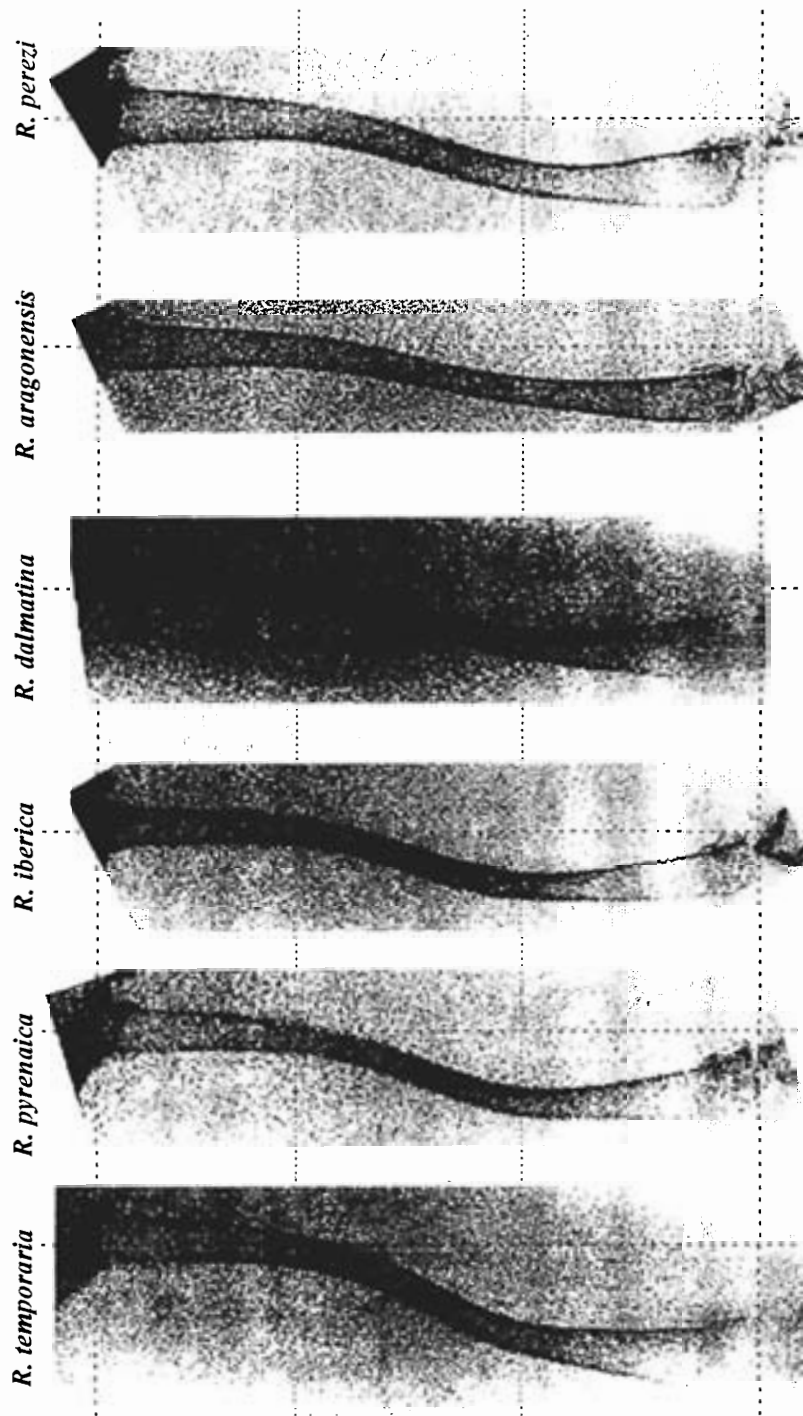
MATERIAL Y MÉTODOS

Se han capturado dos centenares de ranas en distintas localidades del Alto Aragón; parte de ellas se han observado detenidamente sobre el terreno tomando las notas necesarias y se han vuelto a soltar; unos cuarenta ejemplares se trasladaron vivos al laboratorio, donde han sido debidamente instalados en un acuario-terrario y alimentados con abundantes insectos.

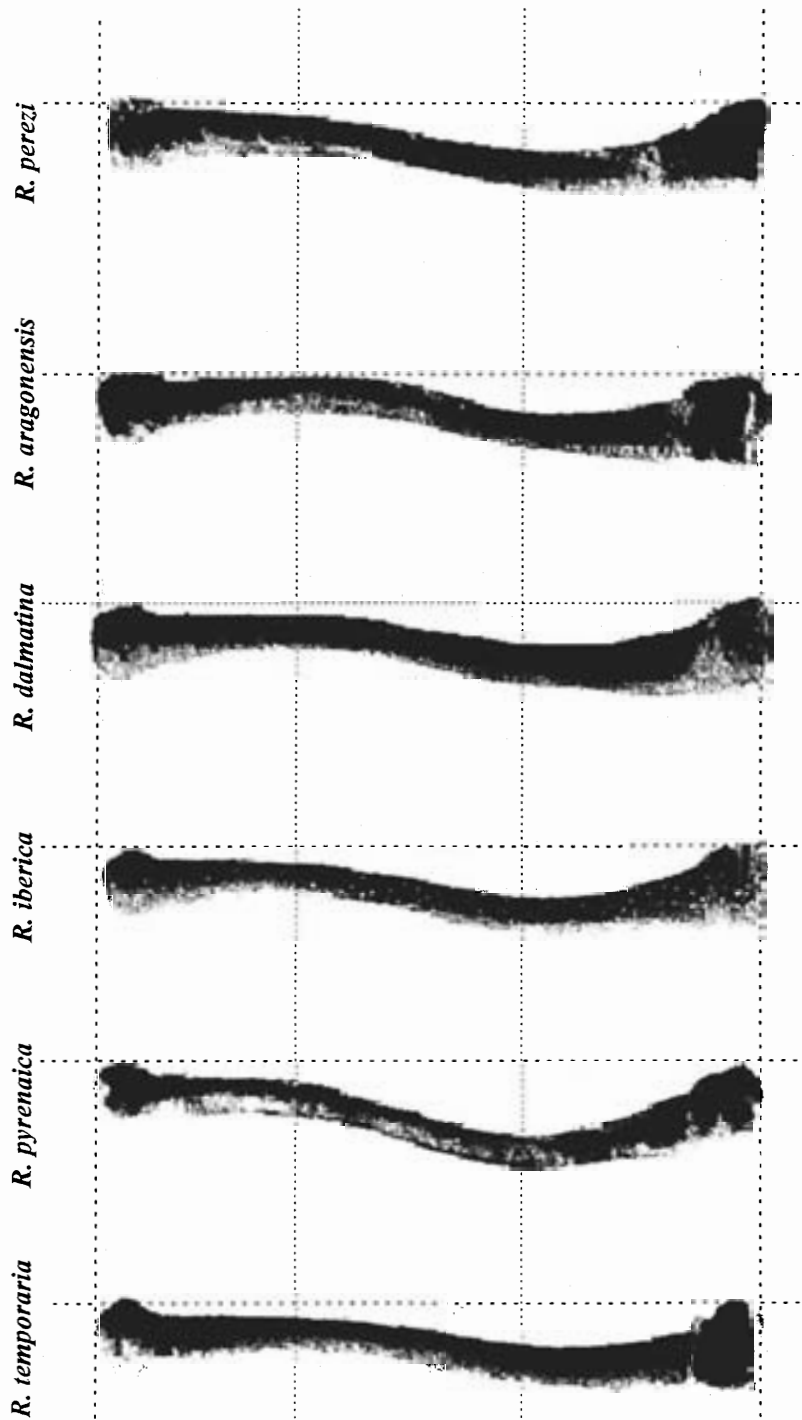
Las ranas que se llevaron al laboratorio se estudiaron mediante la realización de más de medio millar de imágenes digitalizadas obtenidas con luz normal y unas doscientas con rayos x. Posteriormente se compararon dichas imágenes con la ayuda de sistemas informáticos.



Lám. II. Vista craneal de ejemplares representativos de las especies del género *Rana* de la Península Ibérica, perfiles del premaxilar (vista frontal) y escamoso (vista lateral).



Lám. III. Patrones de radiografías de fémures, en la posición natural ventral del individuo, de las especies del género *Rana* de la Península Ibérica.



Lám. iv. Fémures derechos, en vista craneal, de individuos pertenecientes a las distintas especies del género *Rana* de la Península Ibérica.

Una pequeña proporción de ranas murió por diversas causas en el laboratorio, lo que se aprovechó para limpiar el esqueleto y estudiar directamente la anatomía interna. Las restantes ranas, aún vivas, nos siguen proporcionando valiosa información biológica que analizaremos en posteriores estudios.

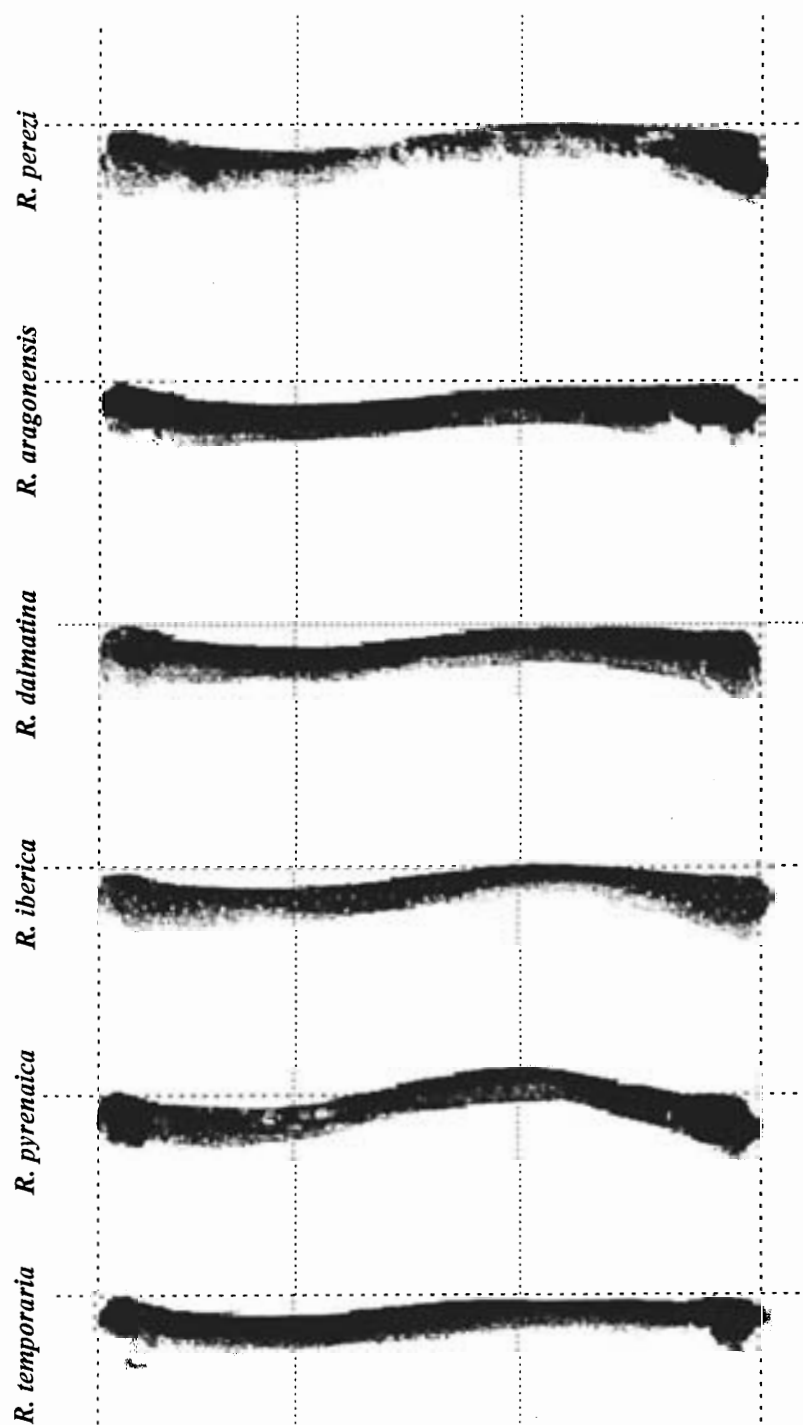
Las localidades estudiadas durante los meses de julio y agosto de 1995 fueron: valle de Zuriza, Selva de Oza, valle de Aragüés del Puerto, Paúl de Bernera, puertos de Aísa, valle de Aísa, valle de Astún, Candanchú, Canal Roya, canal de Izas, ibones de Anayet, embalse de La Sarra, Respomuso, Lagos del Infierno, embalse de Lanuza, Bramatuero, puerto de Marcadou, lagos de Aratilles, cabecera del Ara, alrededores del refugio de Oulettes junto al glaciar del Viñamala, alrededores del refugio de Baysseance, vallée d'Ossoue, vallée de la Canau, ibón de Bernatuero, barranco de Lapazosa, alto valle del Ara, Ordiso, San Nicolás de Bujaruelo, puerto de Bujaruelo, cirque de Gavarnie, circo de Góriz, Parque Nacional de Ordesa, sierra de las Cutas, Torla, alrededores de Jaca.

En Galicia se muestrearon las Gándaras de Porriño, Chandebrito y Gondomar con el fin de capturar ejemplares de rana y compararlos con los del Alto Aragón.

RESULTADOS

Se han estudiado dos centenares de ranas del Alto Aragón occidental, en las que se identifican claramente seis formas diferentes, de las que cinco corresponden típicamente a especies conocidas: *R. temporaria*, *R. temporaria* de Gasser, *R. dalmatina*, *R. pyrenaica* y *R. perezii*; un gran grupo de ranas presenta una serie de características bien definidas y muy diferentes a las del resto y, para facilitar nuestro trabajo, las hemos denominado *R. aragonensis*.

El material referente al efecto Gasser en la *R. temporaria* no aportaba datos significativos a este estudio y por lo tanto, debido a su gran interés desde el punto de vista anatómico, será objeto de trabajos posteriores. Por



Lám. v. Fémures derechos, en vista lateral, de individuos pertenecientes a las distintas especies del género *Rana* de la Península Ibérica.

el contrario, incluimos en nuestras comparaciones numerosos ejemplares de *R. iberica* procedentes del noroeste de la Península Ibérica.

En la lámina I se exponen los patrones de las radiografías del cráneo para cada una de las formas estudiadas. En ellas quedan marcadas claramente las cápsulas auditivas en el entorno del exoccipital, que aparecen como puntos negros bien definidos y que hemos utilizado para mantener las proporciones del conjunto de las imágenes. La distancia entre estos puntos es la misma que la que hay entre las marcas de las suturas del frontoparietal con el prootico por la parte dorsal y del pterigoides con el parasfenoides por la parte ventral.

La lámina II muestra, en su margen izquierdo, una imagen frontal de las distintas formas de ranas consideradas, a la que se adjunta el perfil del premaxilar izquierdo, vista frontal, y el del hueso escamoso derecho, vista lateral.

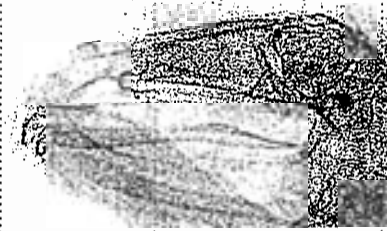
En la lámina III se exponen patrones de radiografías de fémures tomadas en la posición natural ventral del individuo, en las que se aprecia en la parte superior el área de articulación con la cintura pelviana. Se matienen las proporciones unificando longitudes y colocando las imágenes de tal forma que los ejes del tercio proximal sean paralelos para facilitar la comparación.

En la lámina IV se representan los fémures derechos de las distintas formas en vista craneal (parte proximal arriba) y situados sobre rectas paralelas, de tal forma que quedan alineados la cabeza del fémur con el cóndilo distal.

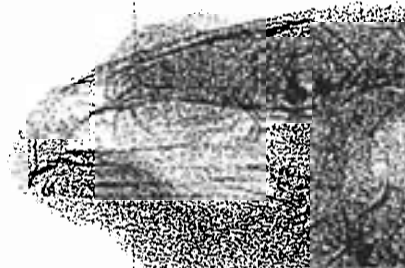
La lámina V es similar a la anterior pero muestra una vista lateral de los fémures.

La lámina VI muestra unas vistas laterales de cuatro formas de rana comparando la *R. temporaria* con la *aragonensis* y la *R. iberica* con la *pyrenaica*; en la parte izquierda se muestran iluminadas con luz normal y en la izquierda con rayos X. Las imágenes radiográficas mantienen las proporciones alineando la sutura del palatino, nasal, frontoparietal y esfenoides por delante y el borde posterior del exoccipital por detrás.

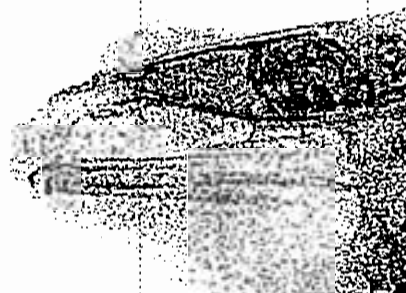
R. temporaria



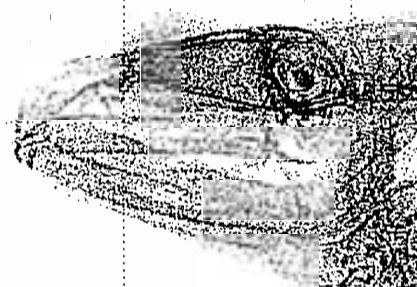
R. aragonensis



R. pyrenaica



R. iberica



Lám. VI. Vistas laterales de cuatro formas de rana y patrones radiográficos de las mismas.

En la lámina VII se representa una vista caudal de las patas traseras de *R. temporaria* y *aragonensis*, en las que se aprecian las membranas interdigitales y el grosor de los dedos, así como el esqueleto de las mismas, donde se ponen de manifiesto las diferencias en la longitud de las falanges entre ambas formas.

La lámina VIII representa unas vistas de *R. temporaria* y *aragonensis*: caudales de las ranas enteras y dorsales de las cabezas. En ellas se pueden apreciar las diferentes morfologías del hocico, de los pliegues dorsolaterales y de los puntos de unión de la IX vértebra con el ilion.

DISCUSIÓN

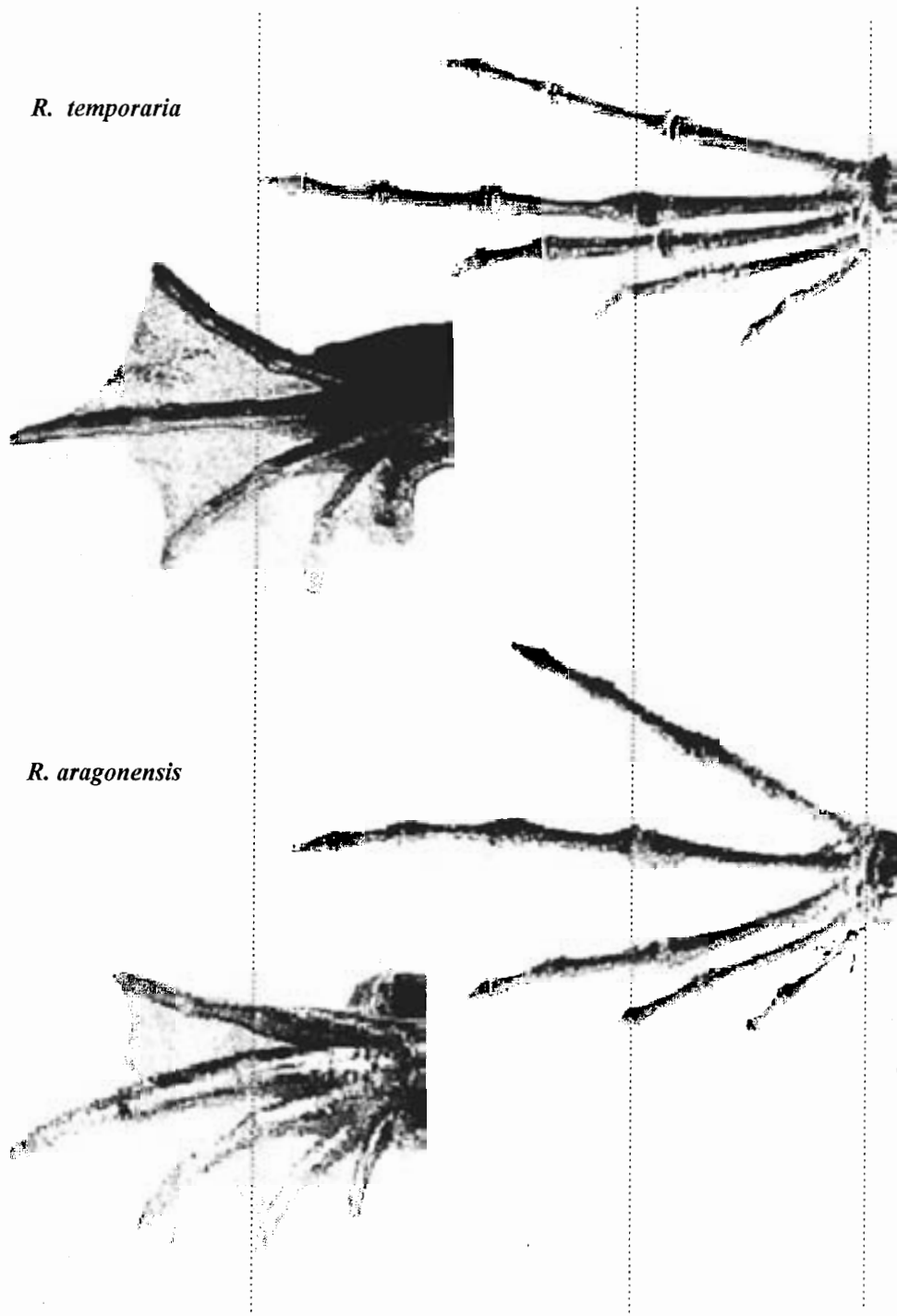
Si nos fijamos en los patrones de las radiografías del cráneo de las diferentes especies (Lám. I), podemos apreciar que existen tres pautas morfológicas en la arquitectura general del cráneo, que oscilan entre el perfil de un arco ojival equilátero (*aragonensis*) y el de un arco semielíptico (*perezi*). Las formas *dalmatina* y *pyrenaica* están más próximas a *perezi*, mientras que *temporaria* e *iberica* lo son a *aragonensis*.

Estas arquitecturas se reflejan en la morfología externa de la cabeza, especialmente en la forma del hocico (Lám. II), en la distancia entre los ojos y en la mayor o menor anchura de la cabeza.

Vistas de frente, se aprecia en el hocico, entre las narinas, una arista muy angulosa en caso de *perezi* y nula en caso de *aragonensis*; en esta última los pliegues dorsolaterales dan la sensación de continuarse hasta la punta del hocico.

Otros huesos del cráneo como el premaxilar o el escamoso (Lám. II) presentan variaciones complejas y grandes asimetrías que serán objeto de próximos trabajos.

En el laborioso trabajo anatómico realizado con algunos de los ejemplares capturados, otra estructura que destaca por su constancia específica y clara naturaleza diferenciadora son las ancas, donde el fémur da la pauta morfológica del conjunto.



Lám. VII. Vista caudal de las patas traseras de *R. temporaria* y *aragonensis* y su esqueleto.

Considerando los patrones radiográficos de las ancas en posición natural ventral de los individuos (Lám. III), podemos observar un gradiente de curvaturas del fémur que va desde la que presenta más sinuosidad, en la forma *pyrenaica*, hasta la que no presenta, como es el caso de la *aragonensis*.

En esta posición natural la diferencia es máxima entre las formas estudiadas, ya que integra de alguna manera las distintas perspectivas. De ello dan fe las láminas IV y V, en las que los fémures aislados se representan orientados de forma distinta y sobre planos perpendiculares entre sí.

Lateralmente podemos apreciar diferentes morfologías del hocico: existe un marcado paralelismo entre *temporaria* y *aragonensis*, con hocico sin arista, y entre *pyrenaica* e *iberica*, con arista marcada (Lám. VI). Así, dentro del primer modelo, *aragonensis* lo tiene más corto, al igual que le pasa a *iberica* en el segundo modelo. Lo mismo ocurre con el perfil del premaxilar: en ambos modelos alternan el perfil totalmente perpendicular al plano superior del frontoparietal con otro más obtuso.

La forma *aragonensis*, definida por nosotros en este trabajo, presenta además otras significativas diferencias morfológicas, de indudable importancia taxonómica, con respecto a *R. temporaria*, entre la que hasta ahora había pasado desapercibida. Así, podemos apreciar claramente los dos conceptos de pata posterior (véase Lám. VII): destaca por una parte el grosor de los dedos en caso de *aragonensis* y, por otro, la forma y extensión de las membranas interdigitales. Igualmente las falanges de los dedos de *aragonensis* son relativamente más cortas en comparación con la longitud de los metatarsianos que en el caso de *temporaria*.

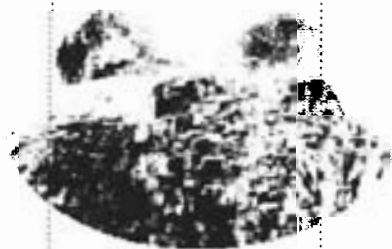
Otro carácter externo que diferencia claramente estas dos formas es, como comentábamos al principio de esta discusión, la diferente amplitud del hocico y de la cabeza, así como la lógica separación entre los ojos derivada de ésta. Esto se observa muy bien comparando, desde una vista caudal, los puntos de unión de la IX vértebra con el ilion, es decir, la marca dorsal externa de la pelvis, con la distancia entre los ojos (Lám. VIII, figuras inferiores).

R. temporaria

R. aragonensis



temporaria



aragonensis

Lám. VIII. Detalles de la morfología de *R. temporaria* y *aragonensis*.

La forma *aragonensis* la hemos encontrado abundantemente en la parte más occidental del Alto Aragón, en una proporción del 70% respecto a *temporaria*, mientras que en la parte más oriental se invierten las proporciones. *Aragonensis* vive en aguas más cálidas, procedentes del desagüe superficial de los ibones, mientras que *temporaria* abunda en aguas más frías, provenientes de surgencias y fusión de la nieve.

Podemos considerar como localidad representativa del ambiente óptimo para *aragonensis* los desagües del ibón de las Ranas, en Respomuso, al pie del Balaitous.

En nuestro estudio hemos encontrado a *R. dalmatina* en la localidad de Zuriza, en los mismos ambientes que *R. pyrenaica*, debajo de las piedras y en arroyos temporales de aguas muy limpias.

CONCLUSIONES

Las diferencias anatómicas más importantes entre las distintas especies del género *Rana* de la Península se encuentran en la arquitectura general del cráneo —que se refleja en el hocico, la distancia entre ojos y la mayor o menor amplitud de la cabeza— y en la sinuosidad del fémur.

El estudio radiográfico del cráneo y del fémur de las ranas es un método rápido y eficaz para la identificación de las ranas y no requiere el sacrificio de éstas, que pueden posteriormente ser devueltas a su ambiente.

La nueva forma descrita como *aragonensis* presenta grandes diferencias anatómicas con la rana más similar a ella, *R. temporaria*. Estas diferencias pueden plasmarse en: mayor amplitud de la base del cráneo, el cual presenta una silueta ojival equilátera, que se refleja en una cabeza más ancha, una distancia mayor entre los ojos y en un hocico corto y ancho; un fémur sin sinuosidad apreciable; gruesos dedos en la pata posterior; membranas interdigitales de menor extensión, dejando parte del cuarto dedo sin ellas; falanges más cortas en proporción a la longitud de los metatarsianos; ambientes diferentes.

La forma *aragonensis* se parece a la *parvipalmata* de Galicia (comunicación personal de SERRA-COBOS).

Igualmente destacamos la gran proximidad anatómica entre *R. iberica* y *R. pyrenaica*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la inestimable colaboración científica de los Dres. D. Enrique Balcells Rocamora y D. César Pedrocchi Renault, del Instituto Pirenaico de Ecología de Jaca (CSIC); la colaboración en la recolección de material de Javier Pujol Álvarez, Julio Palanca Castán, Calia Miramontes Sequeiros, Marta Puente Molins y Santiago Marchán Pérez, y la colaboración de Luis Fernando Alves Martínez en la preparación de los programas para tratamiento de imágenes por ordenador.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDRADA, J. , 1980. *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica*. Omega.
- ARNOLD, E. N. & BURTON, J. A., 1978. *Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y de Europa*. Omega. ISBN: 94-282-0488-8.
- BALCELLS R., E., 1975. Observaciones en el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa. *P. Centr. pir. Biol. exp.*, 7 (2): 55-153.
- BOULENGER, G. A., 1898. *The Tailless Batrachians of Europe*. Part II. London, Ray Society: 211-376.
- BURTON, T. C., 1973. *The Phylogeny of the Papon Subfamily Asterophryinae (Anura: Microhylidae)*. Ph. D. diss. University of Adelaide.
- CANNATELLA, D. C. & TRUEB, L., 1988. Evolution of Pipoid frogs: Intergeneric relationships of the Aquatic frog family *Pipidae* (Anura). *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 94: 1-38.
- CANNATELLA, D. C. & TRUEB, L., 1988. Evolution of Pipoid frogs: Morphology and Phylogenetic relationships of *Pseudhymenochirus*. *Journal of Herpetology*, 22 (4): 439-456.
- COPE, E. D., 1889. The Batrachia of North America. *Bulletin of The United States National Museum*, 34: 1-525.
- DAVIES, M., 1987. *Taxonomy and Systematics of the Genus Uperoleia Gray (Anura: Leptodactylidae)*. Ph. D. diss. University of Adelaide.

- DUBOIS, A., 1982. Notes sur les grenouilles brunes (groupe de *Rana temporaria* Linné, 1758). I, Introduction. *Alytes*, 1 (4): 56-70.
- DUBOIS, A., 1983. Notes sur les grenouilles brunes (groupe de *Rana temporaria* Linné, 1758). II, Les grenouilles du mont Canigou (Pyrénées orientales). *Alytes*, 2 (1): 19-26.
- DUBOIS, A., 1984. Notes sur les grenouilles brunes (groupe de *Rana temporaria* Linné, 1758). III, Un critère meconnu pour distinguer *R. dalmatina* de *R. temporaria*. *Alytes*, 3 (4): 117-124.
- DUELLMAN, W. E., 1970. The Hylid frogs of Middle America. *Monographs of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 1: 1-753.
- DUELLMAN, W. E., 1991. A new species of Leptodactylid frog, genus *Phyllonastes*, from Peru. *Herpetologica*, 47 (1): 9-13.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L., 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Book Co.
- GÁLLEGO, L., 1970. Datos herpetológicos navarros. *Pirineos*, 97: 25-27.
- GEISELMANN, B.; FLINDT, R. & HEMMER, H., 1971. Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *R. temporaria* L. und *R. dalmatina* Bonaparte. *Zool. Jb. Syst.*, 98: 521-568.
- GOLLMANN, G., 1991. Osteological variation in *Geocrinia laevis*, *G. victoriana*, and their hybrid populations (*Amphibia*, *Anura*, *Myobatrachinae*). *Zeitschrift Fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 29 (4): 289-303.
- GRAUPP, E., 1896. *A. Ecker's und R. Wiedersheim's Anatomie des Frosches*. 2 vols. Friedrich Vieweg und Sohn.
- HANKEN, J. & HALL, B. K. (ed.), 1993. *The Skull*. University of Chicago Press. ISBN: 0-226-31570-3. 3 vols.
- LYNCH, J. D., 1971. Evolutionary Relationships, Osteology, and Zoogeography of Leptodactyloid Frogs. *Miscellaneous Publication of the University of Kansas Museum of Natural History*, 53: 1-238.
- MCDIARMID, R. W., 1969. *Comparative morphology and evolution of the neotropical frog genera Atelopus, Dendrophryniscus, Melanophryniscus, Oreophrynella, and Brachicephalus*. Ph. D. diss. University of Southern California.
- NÖLLERT, C. & NÖLLERT, A., 1995. *Los Anfibios de Europa*. Omega. ISBN: 84-282-0972-3.
- PARKER, W. K., 1881. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part III. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 1: 1-266.
- PARKER, H. W., 1934. *A Monograph of the Frogs of the Family Microhylidae*. British Museum (Natural History).

- SALVADOR, A., 1985. *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Santiago García, ed. ISBN: 84-86238-07-2.
- SERRA-COBO, J., 1993. Descripción de una nueva especie europea de rana parda (*Amphibia, Anura, Ranidae*). *Alytes*, 11 (1): 1-15.
- TRUEB, L., 1970. Evolutionary relationships of casque-headed tree frogs with coossified skulls (family *Hylidae*). *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History*, 18 (7): 547-716.
- TRUEB, L., 1971. Phylogenetic relationships of certain neotropical toads with description of a new genus (*Anura, Bufonidae*). *Los Angeles Country Museum Contributions in Science*, 216: 1-40.
- TRUEB, L., 1973. Bones, frogs, and evolution. *In: Evolutionary Biology of Anurans: Contemporary Research on Major Problems*, J. L. Vial, ed. University of Missouri Press, 65-132.
- TRUEB, L., 1974. Systematic relationships of neotropical horned frogs, genus *Hemiphractus* (*Anura: Hylidae*). *Occasional Paper of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 29: 1-60.
- TRUEB, L. & TYLER, M. J., 1974. Systematics and evolution of the Greater Antillean Hylid frogs. *Occasional Paper of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 24: 1-60.