

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

Gustavo J. Scrocchi, Claudia Szumik

— Editores —

67

Phyllomedusa sauvagii

Rana mono

María Laura Ponssa, Regina G. Medina, Florencia Vera Candiotti



Los estudios de la naturaleza tucumana, desde las características geológicas del territorio, los atributos de los diferentes ambientes hasta las historias de vida de las criaturas que la habitan, son parte cotidiana del trabajo de los investigadores de nuestras Instituciones. Los datos sobre estos temas están disponibles en textos técnicos, específicos, pero las personas no especializadas no pueden acceder fácilmente a los mismos, ya que se encuentran dispersos en muchas publicaciones y allí se utiliza un lenguaje muy técnico.

Por ello, esta serie pretende hacer disponible la información sobre diferentes aspectos de la naturaleza de la provincia de Tucumán, en forma científicamente correcta y al mismo tiempo amena y adecuada para el público en general y particularmente para los maestros, profesores y alumnos de todo nivel educativo.

La información se presenta en forma de fichas dedicadas a especies particulares o a grupos de ellas y también a temas teóricos generales o áreas y ambientes de la Provincia. Los usuarios pueden obtener la ficha del tema que les interese o formar con todas ellas una carpeta para consulta.

**Fundación Miguel Lillo
CONICET – Unidad Ejecutora Lillo**

Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina
www.lillo.org.ar

Dirección editorial:

Gustavo J. Scrocchi – Fundación Miguel Lillo y Unidad Ejecutora Lillo
Claudia Szumik – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Editoras Asociadas:

Patricia N. Asesor – Fundación Miguel Lillo
María Laura Juárez – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Diseño y edición gráfica:

Gustavo Sanchez – Fundación Miguel Lillo

Editor web:

Andrés Ortiz – Fundación Miguel Lillo

Imagen de tapa:

Ejemplar de *Phyllomedusa sauvagii* de Villa Atamisqui, Santiago del Estero
Fotografía: G. Scrocchi

Derechos protegidos por Ley 11.723

Tucumán, República Argentina

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

G. J. Scrocchi, C. Szumik, P. N. Asesor, M. L. Juárez

— Cuerpo editorial —

67

Rana mono *Phyllomedusa sauvagii*

María Laura Ponssa¹
Regina G. Medina²
Florencia Vera Candiotti¹

¹ Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo).

² Instituto de Biodiversidad Neotropical (UNT – CONICET); Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.

Clase **Amphibia**
Orden **Anura**
Familia **Phyllomedusidae**

Phyllomedusa sauvagii Boulenger, 1882

El género *Phyllomedusa* incluye actualmente 16 especies (Frost, 2020), organizadas en cuatro “grupos”, que son conjuntos de especies con características en común (Barrio-Amorós, 2006; Cannatella, 1982; Caramaschi, 2007; de la Riva, 1999); aunque muchas de ellas no tienen un grupo asignado, como por ejemplo *Phyllomedusa sauvagii* (Faivovich *et al.*, 2005; 2010).

El género fue descrito por Johann Georg Wagler (1800-1832) herpetólogo alemán de la Universidad de Munich, que describió muchísimas especies sudamericanas, no sólo de anfibios y reptiles. El nombre del género proviene del griego *phyllo*, que significa “hoja”, y *medousa* que significa “guardián”, es decir significa “guardián de la hoja”.

El autor del nombre de la especie, George Albert Boulenger (1858-1937) fue un biólogo nacido en Bruselas que trabajó la mayor parte de su vida profesional en el Museo Británico de Londres. Describió 1096 especies



Figura 1. Ejemplar de *Phyllomedusa sauvagii*.
La flecha indica la prominente glándula parotoide. Fotografía: M. L. Ponssa.

de peces, 556 especies de anfibios y 872 especies de reptiles, y publicó más de 800 artículos científicos. La descripción de *Phyllomedusa sauvagii* es parte de su publicación *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. Second Edition. London: Taylor and Francis*. Después de jubilarse se dedicó al estudio de las rosas y retornó a Bruselas, escribió dos volúmenes sobre las rosas de Europa y fue el encargado del jardín de rosas de la reina de Bélgica. La especie fue nombrada en honor al paleontólogo, ictiólogo y herpetólogo francés, Dr. Henri-Emile Sauvage (1844-1917).

Nombre común

Rana mono, en alusión a sus hábitos arborícolas, su habilidad prensil, y su locomoción lenta y caminadora. En inglés se la conoce como *Painted-belly Leaf Frog* (rana de hoja de vientre pintado) y *Waxy Monkey Tree Frog* (rana arbórea cerosa).

Descripción

Son anfibios de tamaño mediano, 5,1 a 7,6 cm de longitud en los machos, siendo las hembras un 25% más grandes que los machos, diferencia de tamaño que es común en los anfibios anuros.

Se distinguen por presentar ojos grandes y sobresalientes, glándulas parotoides muy prominentes, las cuales comienzan en los párpados superiores, una gran parte de los cuales están cubiertos por ellas (Figura 1).

Las patas son muy delgadas, las manos y pies no presentan membrana interdigital, y tienen un dedo oponible (Fabrezi *et al.*, 2013) (Figura 2).



Figura 2. Ejemplar de *Phyllomedusa sauvagii* del El Cadillal sostenido en una rama. La flecha señala el dedo oponible. Fotografía: G. J. Scrocchi.

La piel es lisa y brillante, de color verde intenso dorsal y ventralmente, excepto en las regiones granuladas que son blancas. Tiene abundantes glándulas que secretan lípidos (sustancias grasas), que producen una apariencia encerada y la impermeabilizan evitando la evaporación; por ello resiste la desecación de una manera similar a la de lagartijas de ambientes desérticos (Withers *et al.*, 1984).

Presentan una raya blanca alrededor del labio inferior, desde la región nasal y extendida a lo largo de cada lado del cuerpo; unas pocas manchas blancas grandes en la región torácica y en los lados del borde exterior del tarso y el dedo del pie externo (Boulenger, 1882). Las líneas blancas ventrales pueden ser usadas para identificar individuos, ya que su patrón es variable en cada ejemplar.

Historia Natural

Como es muy común entre las ranas, durante la estación lluviosa -de octubre a marzo- los machos de *Phyllomedusa sauvagii* “cantan” o “vocalizan” (Figura 3) durante las noches, generalmente dos horas después del atar-



Figura 3. Macho de *Phyllomedusa sauvagii* “vocalizando” o “cantando”. La flecha señala el saco vocal que es el órgano que utilizan para emitir los cantos o llamados que atraen a la hembra en la época de reproducción. Fotografía: G. J. Scrocchi.

decer (Rodrigues *et al.*, 2007). La actividad reproductiva ocurre luego de fuertes lluvias que durante varios días llenan los estanques cercanos (Schalk y Saenz, 2016). Los machos pelean entre sí, pero no se conoce si por defender territorio de canto o de oviposición, o de ambos (Halloy y Espinoza, 2000; Wells, 2007).

A diferencia de otras ranas arborícolas, *Phyllomedusa sauvagii* no necesita regresar al suelo o charco durante la temporada de apareamiento. El amplexo (es el modo de apareamiento de ranas y sapos, consiste en un abrazo durante el cual el macho agarra a la hembra desde arriba) y la puesta de huevos se realizan en los árboles.

Los huevos son colocados en las hojas de los árboles, las cuales luego son dobladas por los adultos, formando un nido que queda suspendido sobre cuerpos de agua (Agar, 1910; Figura 4).



Figura 4. Nido de *Phyllomedusa sauvagii*, mostrando los huevos embrionados (un ejemplo señalado con la flecha roja) y las cápsulas de hidratación (flecha blanca). Fotografía: M. J. Salica.

Junto a los huevos son colocadas cápsulas de hidratación (Figura 4) que sirven para pegar las hojas del nido después del amplexo y para proteger los huevos y embriones de la desecación (Pucci Alcaide *et al.*, 2011). Estas vesículas contienen agua metabólica, proteoglicanos, compuestos lipídicos y proteínas hidrofílicas que modifican su estructura dependiendo del grado de hidratación (Pucci Alcaide *et al.*, 2011). Las vesículas se conectan a través de canales con los ovocitos, huevos y embriones, lo que sugiere la existencia de interacciones más complejas de las que se pensaban (Pucci Alcaide *et al.*, 2011). Los huevos son bastante grandes (2,54 mm es el tamaño promedio) y ponen de 201 a 829 huevos por nidada (Rodrigues *et al.*, 2007; Salica *et al.*, 2011). Al momento de la eclosión una gran cantidad de líquido se acumula dentro de las membranas vitelinas, haciendo que se hinchen al doble de su tamaño. Los embriones se mueven violentamente dentro de las membranas hasta que eclosionan y caen al agua (Agar, 1910).

Una vez en el agua, los embriones aumentan de tamaño y continúan su desarrollo. Cuando emergen las patas posteriores comienza la etapa larval o de renacuajo. En esta etapa, exclusivamente acuática en este grupo, los renacuajos comienzan a alimentarse activamente y se inicia una serie de cambios muy profundos en la anatomía y fisiología que se conoce como metamorfosis. Este es un proceso muy complejo que tiene como resultado la transformación de un organismo que vive en el agua (es decir, respira por branquias, come organismos acuáticos, nada, etc.), el renacuajo, en un organismo que vive en un ambiente terrestre y es capaz de reproducirse, la rana adulta.

El desarrollo embrionario dura aproximadamente siete días (Salica *et al.*, 2011). La morfología de los embriones (Figura 5) es similar a la de otros phyllomedusidos, por ejemplo, en el gran desarrollo de las branquias externas (estructuras respiratorias) y la estructura y arreglo de las glándulas adhesivas y de eclosión (estructuras que intervienen en la adhesión de los embriones a superficies dentro y fuera del huevo, y en la salida de los embriones del huevo) (Salica *et al.*, 2011; Vera Candiotti *et al.*, 2017). El disco oral (aparato bucal) comienza a desarrollarse temprano en este período, y los embriones adquieren progresivamente la keratinización (de-



Figura 5. Embriones vivos, antes y luego de la eclosión. En estos embriones las branquias externas están muy desarrolladas, ramificadas y vascularizadas. Fotografías: M. J. Salica.

pósito de una sustancia córnea que endurece el tejido) de las vainas que envuelven las mandíbulas, y de los dientes labiales que rodean la apertura bucal (Figura 6).

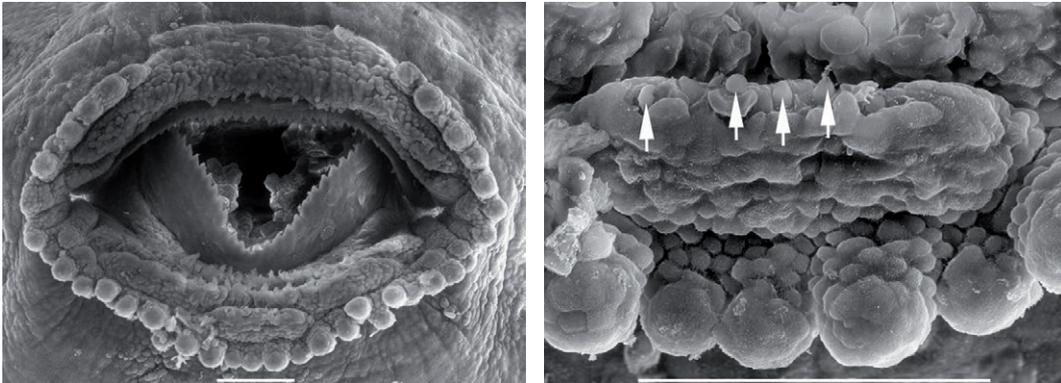


Figura 6. Microfotografías en microscopio electrónico de barrido, mostrando el disco oral (aparato bucal) en desarrollo y un detalle de los dientes labiales emergentes (flechas). Escalas: 0,1 mm. Fotografías: F. Vera Candiotti, obtenidas con Microscopio Electrónico de Barrido en el Centro de Integral de Microscopía Electrónica (CONICET-UNT).

Los renacuajos de *Phyllomedusa sauvagii* fueron descritos inicialmente por Ceï (1980). Presentan un cuerpo comprimido, con ojos dispuestos lateralmente, y aletas caudales altas y con el extremo aguzado formando un flagelo (Figura 7). Esta forma es típica de renacuajos nectónicos, es decir, que pasan la mayor parte del tiempo nadando o suspendidos en la columna de agua sin asociarse al fondo. Como todos los renacuajos conocidos de la misma familia, y a diferencia de otras larvas de anuros, el espiráculo (estructura por donde el agua que irriga las branquias vuelve al exterior) es de posición ventral (Figura 7).

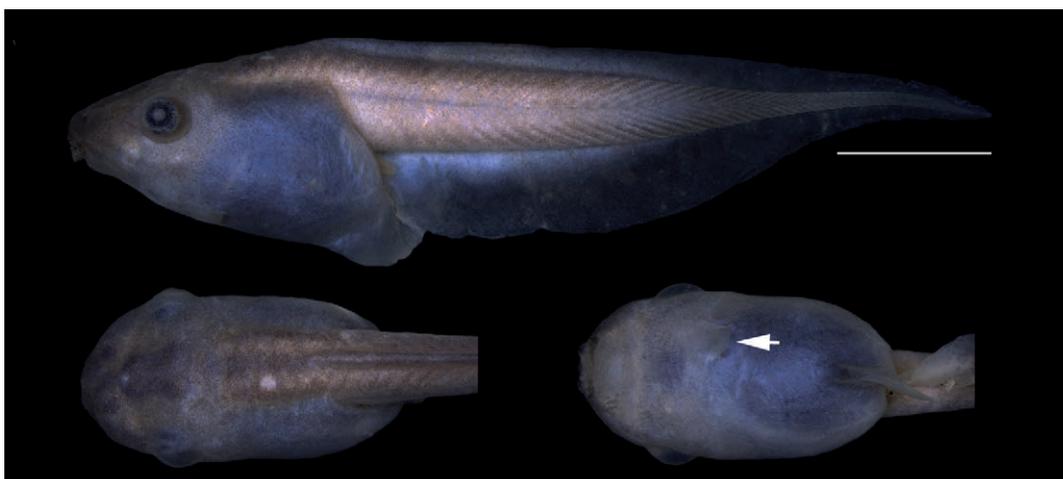


Figura 7. Renacuajo de *Phyllomedusa sauvagii*, en vista lateral, dorsal y ventral del cuerpo. En la vista ventral se observa el espiráculo (flecha), de posición medial-izquierda. Escala: 0,5 cm. Fotografías: F. Vera Candiotti.

El disco oral (nombre específico que se da al aparato bucal de los renacuajos), tiene 5 hileras de dientes labiales, 2 anteriores y 3 posteriores, y la tercera posterior es típicamente corta. Una línea de papilas marginales bordea el disco exceptuando la región dorsal (Figura 8). Los dientes labiales difieren de los de renacuajos de otros grupos, por ser poco curvos y con cúspides muy pequeñas (Figura 9).

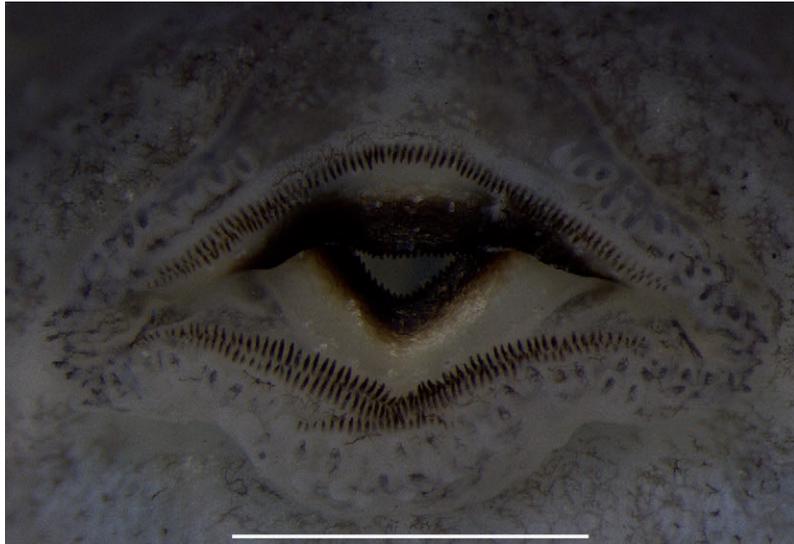


Figura 8. Disco oral, mostrando la configuración más común en los renacuajos del género *Phyllomedusa*: dos hileras de dientes labiales superiores y tres inferiores, y papilas marginales interrumpidas en la región dorsal. Escala: 1 mm. Fotografía: F. Vera Candiotti.

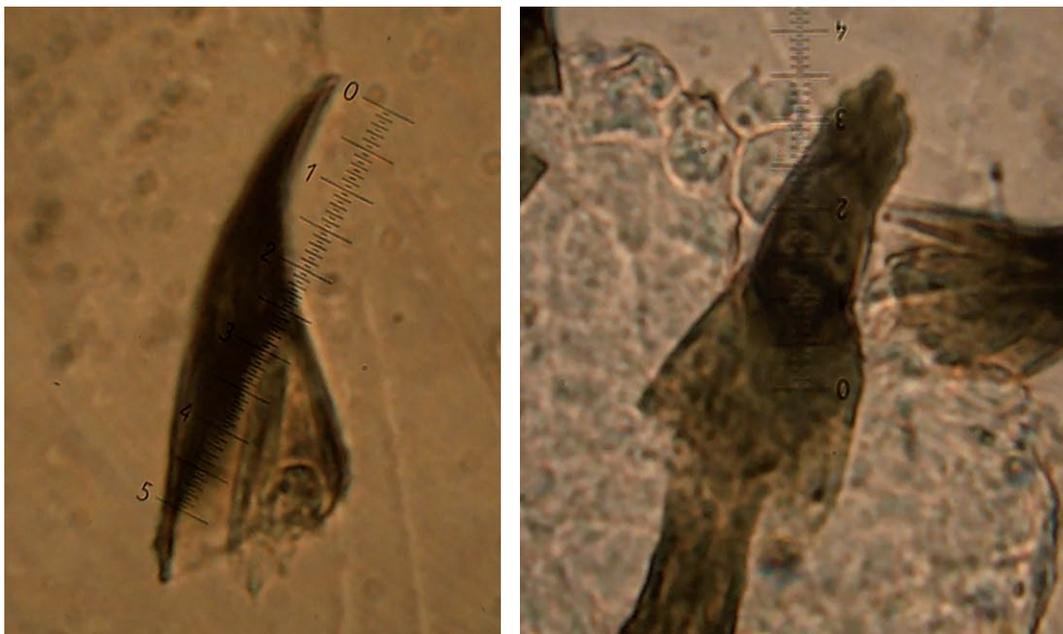


Figura 9. Microfotografías de dientes labiales, en vista lateral y frontal, mostrando la cabeza con cúspides muy pequeñas. Escala: 0,05 mm. Fotografías: F. Vera Candiotti.

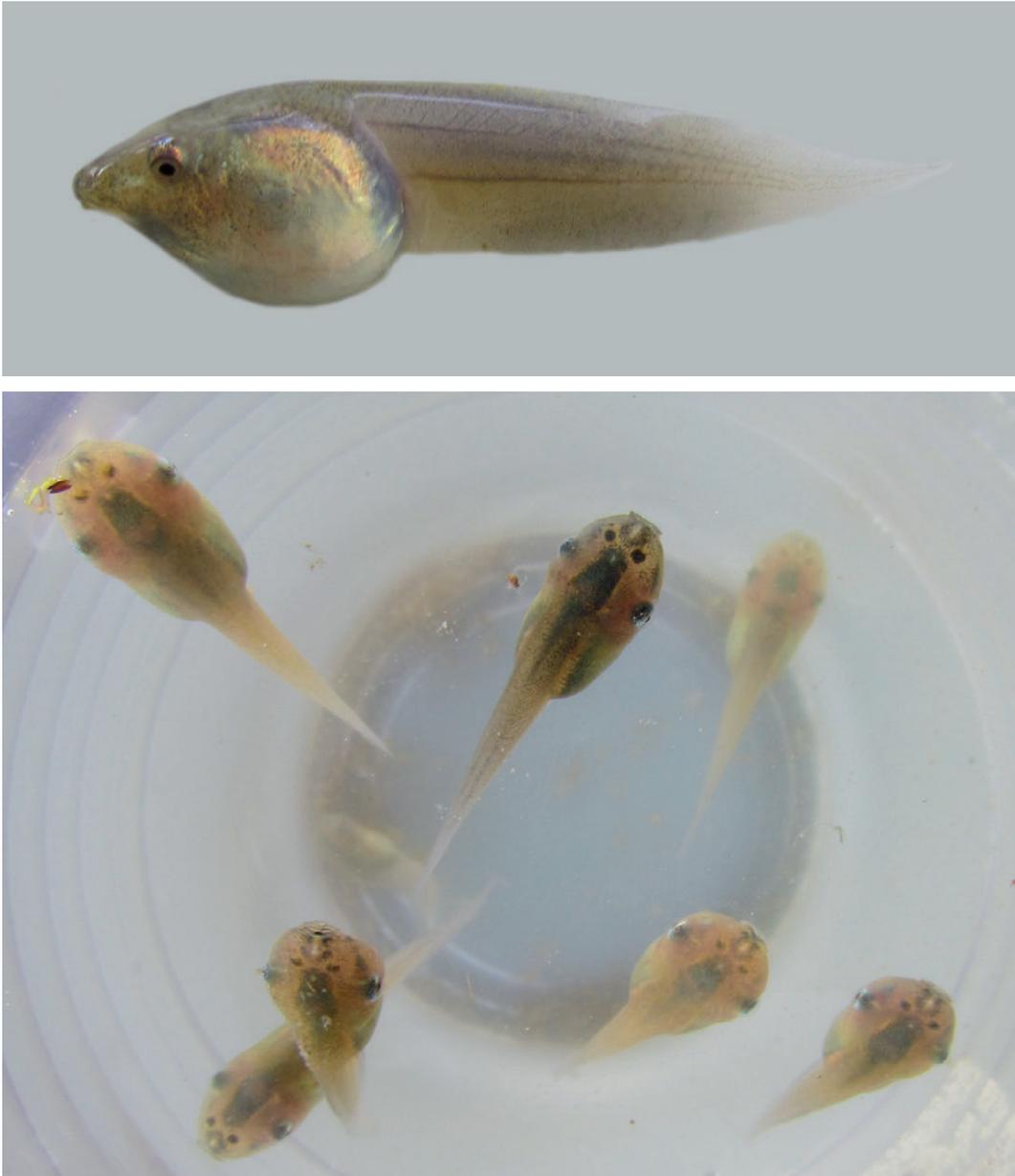


Figura 10. *Phyllomedusa sauvagii*. Renacuajos vivos, mostrando la coloración natural y la posición común en el cuerpo de agua, casi vertical con el disco oral rozando la superficie.
Fotografías: M. J. Salica.

La coloración de los renacuajos cambia durante el desarrollo (Figura 10), y los renacuajos más cerca de la metamorfosis presentan colores muy vivos, verde-azulado o turquesa en el cuerpo, y las aletas transparentes con manchas negras formando un reticulado.

Al igual que otras especies de la misma familia, estas ranas tienen adaptaciones fisiológicas y de comportamiento para limitar la pérdida de agua. El letargo diurno (son criaturas muy tranquilas, toman sol durante el día con las piernas recogidas y cazan insectos por la noche), la reducción

de la pérdida de agua a través de la piel por secreciones lipídicas, y la excreción de ácido úrico (“uricotelismo”) (Blaylock *et al.*, 1976) favorecen la impermeabilización de la piel (Castanho *et al.*, 2001). La excreción de ácido úrico consume menos agua que la excreción de amoníaco o urea, y es considerada una adaptación a los ambientes áridos (Shoemaker *et al.*, 1972; Duellman y Trueb, 1986; Campbell *et al.*, 1987). Las secreciones lipídicas se producen en un tipo especial de glándula cutánea.

Después de que ocurre la secreción glandular, las ranas exhiben un comportamiento de acicalamiento estereotipado en el que las extremidades están involucradas en una metódica limpieza de todo el cuerpo. Ambas extremidades posteriores inician simultáneamente la limpieza de la superficie dorsal de la rana, desde atrás hacia adelante pasando sobre las glándulas parotoides, y hacia abajo lateralmente y en superficies ventrolaterales (Blaylock *et al.*, 1976; <https://www.youtube.com/watch?v=Ce8a5bFQexA>.)

Las secreciones de la piel de esta especie contienen compuestos con capacidad antimicrobiana (Raja *et al.*, 2013; Tan *et al.*, 2018), con capacidad de ayuda en funciones de diuresis, para sistema cardiovascular y sistema endocrino (Montecucchi y Henschen, 1981), y antiparasitarios contra *Leishmania infantum*, *Leishmania braziliensis* y *Leishmania major* (aunque tóxico para mamíferos) (Raja *et al.*, 2013).

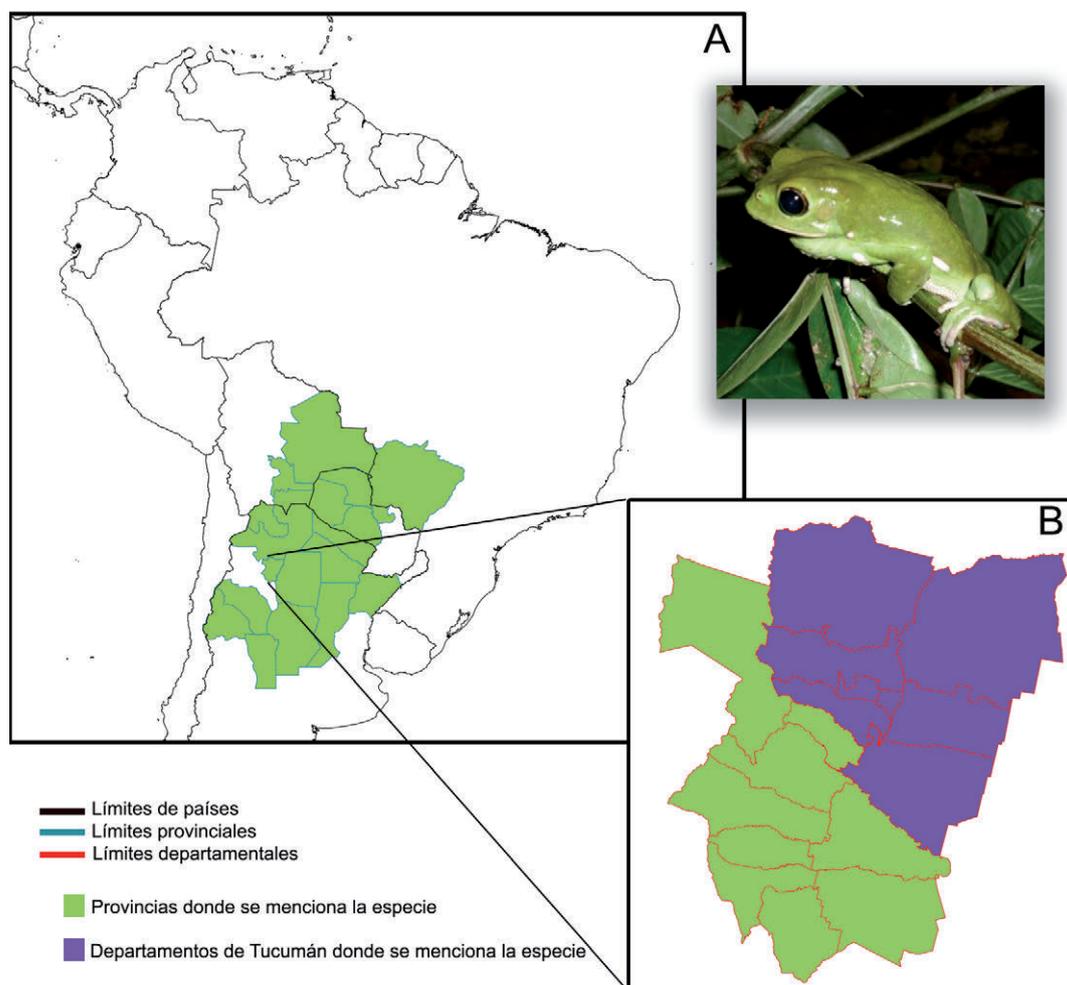
Phyllomedusa sauvagii se desplaza caminando en lugar de saltar (Wells, 2007; Soliz y Ponssa, 2016), mueve de manera alternada los miembros derechos e izquierdos. A diferencia de otras ranas de hábitos arborícolas, no se adhieren a superficies verticales lisas, sino que trepan enganchando los extremos de los dedos sobre rugosidades o aferrándose a pequeñas ramas de los árboles y arbustos (Fabrezi *et al.*, 2013).

Una particularidad es su gran capacidad prensil, dada por sus dedos oponibles, un alargamiento y aumento en el tamaño de los músculos, la presencia de tendones fuertes y largos, y la presencia de áreas óseas alargadas y desnudas en la extremidad anterior (Manzano *et al.*, 2008), e incluso fibras de colágeno en los tendones de diámetro comparable con las de los caballos (Abdala *et al.*, 2018). Los músculos tienen ramas accesorias, y hay una mayor abducción del quinto dígito (es decir que este dedo tiene una gran capacidad para alejarse o separarse del eje medio del cuerpo). Todo esto permite un mejor agarre a las ramas. El agarre de precisión, comparable con el de los monos, no sólo es útil para su modo de vida arbóreo sino también en su comportamiento de limpieza (Manzano *et al.*, 2008), para atrapar presas con sus manos y empujarla hacia adentro o fuera de la boca, y para construir nidos (Gray *et al.*, 1997).

Como otras ranas, se alimenta de insectos, incluso langostas y grillos de considerable tamaño. *Phyllomedusa sauvagii* practica la dermatofagia, lo que significa que comen su piel (el estrato córneo) después de la muda. Esto les proporciona una fuente adicional de vitamina D y proteínas (Castanho *et al.*, 2001).

Distribución

Según los registros de ocurrencias de la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML), de la bibliografía y datos acceso libre de “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF) *Phyllomedusa sauvagii* se distribuye en Argentina: Chaco, Córdoba, Corrientes, Formosa, Jujuy, La Rioja, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Salta y Tucumán (Ceí, 1980; Cabrera; 1990; Céspedes, 1996; Ávila y Carrizo, 2003; Sanabria *et al.*, 2005; Kacoliris *et al.*, 2006; Vaira *et al.*, 2012; Lescano *et al.*, 2015); en Bolivia: Chuquisaca, Santa Cruz, Tarija (de la Riva *et al.*, 2000; Reichle, 2006); en Paraguay: Alto Paraguay, Boquerón, Concepción, Presidente Hayes (Brusquetti y Lavilla, 2006; Weiler *et al.*, 2013), y en Brasil: Mato Grosso do Sul (Souza *et al.*, 2010; 2014). Viven desde los 60 a los 1500 msnm, encontrándose principalmente por debajo de los 550 msnm. Siguiendo las ecorregiones de Olson *et al.* (2001) se distribuye principalmente en el Chaco



Distribución de *Phyllomedusa sauvagii* en Sudamérica (A), y detalle de los departamentos de Tucumán donde se conoce que existe la especie (B). Diseño: R. G. Medina.

Seco, seguido por las Yungas Andinas del Sur (aproximadamente un 60% y 30% de su distribución, respectivamente). En los bordes de su distribución se introduce marginalmente en las ecorregiones aledañas como en los Bosques Húmedos del Sudeste Amazónico, el Bosque Seco de la Chiquitanía, el Cerrado, el Chaco Húmedo, el Monte y el Pantanal. Teniendo en cuenta la cobertura vegetal (Globcover, 2009, UCLouvain & ESA Team, 2017), su distribución se expande por bosques, arbustos y pastizales naturales. Además se encuentra en zonas de mosaicos de vegetación natural (bosques, arbustos y pastizales) con cultivos y en zonas de cultivos exclusivamente.

Categoría de conservación

Phyllomedusa sauvagii está categorizada globalmente en “preocupación menor” según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Aquino *et al.*, 2004). En Argentina fue categorizada en “peligro comercial” (Lavilla y Ceí, 2001) y “no amenazada” (Vaira *et al.*, 2012) y en Bolivia y Paraguay en “preocupación menor” (de la Riva *et al.*, 2014; Motte *et al.*, 2009). Las potenciales amenazas listadas para la especie son la destrucción del hábitat en el Chaco por las actividades agrícolas, ganaderas y de explotación forestal, por la contaminación causada por el uso de agroquímicos y la ocurrencia de fuego en la región (Aquino *et al.*, 2004). Además, por ser una especie llamativa es cazada para el tráfico internacional de mascotas (Lavilla y Ceí, 2001; Aquino *et al.*, 2004).

Phyllomedusa sauvagii a lo largo de su distribución ocurre en los parques nacionales (PNs) Kaa-iyá del Gran Chaco (Bolivia), Defensores del Chaco (Paraguay) y El Rey, Calilegua, Copo, Sierra de las Quijadas y Pizarro (Argentina) (datos de FML; GBIF; SIB, 2020). Es probable que se encuentre en otros PNs por encontrarse dentro de su rango de distribución y cercanos a los registros de ocurrencia, e.g., Otuquis (Bolivia), Teniente Agripino Enciso (Paraguay), Chaco y El Impenetrable (Argentina). Además ocurre en otros tipos de áreas protegidas como por ejemplo en el Parque Provincial Loro Hablador, Reserva Natural (RN) Cerro Colorado y RN Formosa en Argentina. En Tucumán se encuentra en la RN Aguas Chiquitas, en el Parque Universitario Sierra de San Javier y en la Reserva de Horco Molle.

Agradecimientos

A Sonia Kretzchmar por facilitarnos los datos de registros de *Phyllomedusa sauvagii* de la colección de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo.

Bibliografía

- Abdala V., M. L. Ponssa, M. J. Tulli, A. C. Fabre y A. Herrel. 2008. Frog tendon structure and its relationship with locomotor modes. *J. Morphol.*, 279: 895–903.
- Agar, W. E. 1910. The nesting habits of the tree-frog *Phyllomedusa sauvagii*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1910: 893–897.
- Aquino L., G. Colli, S. Reichle, D. Silvano, di I. Tada y E. O. Lavilla. 2004. *Phyllomedusa sauvagii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55863A11382074. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T55863A11382074.en>. Downloaded on 16 September 2020.
- Ávila L. J. y G. R. Carrizo. 2003. Lista comentada y distribución geográfica de la herpetofauna de la provincia de San Luis, Argentina. *Acta Zool. Lilloana* 47: 93–115.
- Barrio-Amorós, C. L. 2006. A new species of *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) from northwestern Venezuela. *Zootaxa* 1309: 55–68.
- Blaylock L. A., R. Ruibal y K. Platt-Aloia. 1976. Skin structure and wiping behavior of Phyllomedusine frogs. *Copeia* 1976: 283–295.
- Boulenger, G. A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. *Second Edition*. London: Taylor and Francis.
- Brusquetti F. y E. O. Lavilla. 2006. Lista comentada de los anfibios de Paraguay. *Cuad. Herpetol.* 20: 3–79.
- Cabrera, M. R. 1990. Geographic distribution: *Phyllomedusa sauvagii*. *Herpetol. Rev.*, 21: 38.
- Campbell J. W., J. E. Vorhaben y D. D. Jr Smith. 1987. Uricotely: nature and origin during the evolution of tetrapod vertebrates. *J. Exp. Zool.*, 243: 349–363.
- Cannatella, D. C. 1982. Leaf frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura: Hylidae). *Copeia* 1982: 501–513.
- Caramaschi, U. 2007. Redefinição do grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescricao de *P. megacephala* (Miranda Ribeiro, 1926), revalidação de *P. azurea* Cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro* 64: 159–179.
- Castanho L. M. y I. M. S De Luca. 2001. Moulting behavior in leaffrogs of the genus *Phyllomedusa* (Anura, Hylidae). *Zool. Anz.* 240: 3–6.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)*, *Monografia* 2: xii + 1–609.
- Céspedes, J. A. 1996. Geographic distribution: *Phyllomedusa sauvagii*. First province record from Corrientes: Argentina. *Geographical Distribution. Herpetol. Rev.*, 27: 29.
- de la Riva, I. 1999. A new *Phyllomedusa* from southwestern Amazonia (Amphibia: Anura: Hylidae). *Rev. Esp. Herpetol.* 13: 123–131.

- de la Riva I., J. Köhler, S. Lötters y S. Reichle. 2000. Ten years of research on Bolivian amphibians: updated checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. *Rev. Esp. Herp.* 14: 19–164.
- de la Riva I. y S. Reichle, 2014. Diversity and conservation of the amphibians of Bolivia. *Herpetol. Monogr.* 28: 46–65.
- Duellman W. E. y L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw Hill, New York.
- Fabrezi M., S. Quinzio, A. Manzano y V. Abdala. 2013. Las ranas mono en Argentina. *Temas BGNoa* 3: 4–48.
- Faivovich J., C. F. B. Haddad, P. C. de A. Garcia, D. R. Frost, J. A. Campbell y W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hyalinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 294:1–240
- Faivovich J., C. F. B. Haddad, D. Baêta, K. H. Jungfer, G. F. R. Álvares, R. A. Brandão, C. A. Sheil, L. S. Barrientos, C. L. Barrio-Amorós, C. A. G. Cruz, y W. C. Wheeler. 2010. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics* 26: 227–261.
- Frost, D. R. 2020. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (15/09/2020). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- Globcover, 2009. <https://www.argentina.gob.ar/produccion/energia/informacion-geografica-energia/cobertura-del-suelo>
- Gray L. A., J. C. O'Reilly y K. C. Nishikawa. 1997. Evolution of forelimb movement patterns for prey manipulation in anurans. *J. Exp. Zool.* 277: 417–424.
- Halloy M. y R. E. Espinosa. 2000. Territorial encounters and threat displays in the neotropical frog *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae). *Herpetol. Nat. Hist.* 7: 175–182.
- Kacolis F. P., I. Berkunsky y J. Williams. 2006. Herpetofauna of the argentinean impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5: 149–157.
- Lavilla E. y J. M. Cei. 2001. Amphibians of Argentina: A second update, 1987-2000, (Vol. 28). *Museo Reg. Scienze Nat. Torino*.
- Lescano J. N., J. Nori, E. Verga, F. Robino y A. Bonino. 2015. Anfíbios de las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina: diversidad y distribución altitudinal. *Cuad. Herpetol.* 29: 103–115.
- Montecucchi P. C. y A. Henschen. 1981. Amino acid composition and sequence analysis of sauvagine, a new active peptide from the skin of *Phyllomedusa sawagei*. *Inter. J. Peptide and Protein Res.* 18: 113–120.
- Manzano A., V. Abdala y A. Herrel. 2008. Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability. *J. Anat.* 213: 296–307.

- Motte M., K. Núñez, P. Cacciali, F. Brusquetti, N. Scott y A. L. Aquino. 2009. Categorización del estado de conservación de los anfibios y reptiles de Paraguay. *Cuad. Herpetol.* 23: 5–18.
- Olson D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. Powell, E. C Underwood y C. J. Loucks. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51: 933–938.
- Pucci Alcaide A., M. F. Alcaide, F. J. Pucci Alcaide y E. O. Lavilla. 2011. The Vesicles of *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae) Nest. *South Am. J. Herpetol.* 6: 20–26.
- Raja Z., S. Andre, C. Piesse, D. Serona, P. Nicolas, T. Foulon, B. Oury y A. Ladram. 2013. Structure, antimicrobial activities and mode of interaction with membranes of novel phylloseptins from the painted-belly leaf frog, *Phyllomedusa sauvagii*. *PLoS One* 8.
- Reichle, S. 2006. Distribution, diversity and conservation status of Bolivian amphibians. Unpublished Doktorgrades (Dr. rer. nat.) dissertation, Rheinischen Friedrichs-Wilhelms-Universität, Bonn.
- Rodrigues D., M. Uetanabaro, y F. Lopes. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) fom the Cerrado, Central Brazil. *J. Nat. Hist.* 41: 1841–1851.
- Salica M. J., M. B. Haad, F. Vera Candiotti y J. Faivovich. 2011. Early development of two species of *Phyllomedusa* (Anura: Phyllomedusinae). *Salamandra* 47: 144–154.
- Sanabria E. A., L. B. Quiroga y J. C. Acosta. 2005. Geographic Distribution: *Phyllomedusa sauvagii*. *Herpetol. Rev.* 36: 333.
- Schalk, C. M. y D. Saenz. 2016. Environmental drivers of anuran calling phenology in a seasonal Neotropical ecosystem. *Austral Ecology* 41: 16–27.
- Shoemaker V. H., D. Balding, R. Ruibal y L. L. Jr McClanahan. 1972. Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018–1020.
- SIB. 2020. Administración de Parques Nacionales. Sistema de Información de Biodiversidad. sib.gob.ar. Actualizado en Agosto de 2020.
- Soliz M. y M. L. Ponssa. 2016. Development and morphological variation of the axial and appendicular skeleton in hylidae (Lissamphibia, Anura). *J. Morphol* 277: 786–813.
- Souza F. L., M. Uetanabaro, P. Landgref-Filho, L. Piatti y C. P. Prado. 2010. Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *CheckList* 6: 470–475.
- Souza F. L., F. I. Martins y J. Raizer. 2014. Habitat heterogeneity and anuran community of an agroecosystem in the Pantanal of Brazil. *Phyllomedusa* 13: 41–50.

- Tan Y., X. Chen, C. Ma, X. Xi, L. Wang, M. Zhou, J. Burrows, F. K. Hang y T. Chen. 2018. Biological activities of cationicity-enhanced and hydrophobicity-optimized analogues of an antimicrobial peptide, dermaseptin-PS3, from the skin secretion of *Phyllomedusa sauvagii*. *Toxins*, 10(8) <https://doi.org/10.3390/toxins10080320>
- UCLouvain & ESA Team, 2017. ESA. Land Cover CCI Product User Guide Version 2. Tech. Rep. (2017). Available at: maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/download/ESACCI-LC-Ph2-PUGv2_2.0.pdf
- Vaira M., M. Akmentins, M. Attademo, D. Baldo, D. A. Barrasso, S. Barriounevo y J. A. Céspedes. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuad. Herpetol.* 26: 131–159.
- Vera Candiotti F., C. Taboada, M. J. Salica, D. Baldo, J. Faivovich y D. Baêta. 2017. The adhesive glands during embryogenesis in some species of Phyllomedusinae (Anura: Hylidae). *J. Herpetol.* 51: 119–129.
- Weiler A., K. Núñez, K. Airaldi, E. Lavilla, S. Peris y D. Baldo. 2013. Anfibios del Paraguay. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Asunción – Universidad de Salamanca. San Lorenzo, Paraguay.
- Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago, The University of Chicago Press.
- Withers P. C., S. S. Hillman y R. C. Drewes. 1984. Evaporative water loss and skin lipids of anuran amphibians. *J. Exp. Zool.* 232:11–17.

