



UPPSALA
UNIVERSITET

Monogami och gemensam yngelvårdnad hos
pilgiftsgrodor av släktet *Ranitomeya* (Amphibia:
Dendrobatidae)



Fredrik Tegnér

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Få pilgiftsgrodor har fått samma uppmärksamhet som släktet *Ranitomeya*. Detta beror till stor del på deras exceptionella exempel på mimikry, yngelvård och parbildning. Arterna inom släktet är bland de minsta i familjen pilgiftsgrodor (Dendrobatidae), de är mindre än 21 mm. *Ranitomeya* förekommer i tropiska regioner av Sydamerika, Centralamerika och Karibien (neotropiskt utbredning) med högst diversitet av arter i Peru.

Arten *Ranitomeya imitator* är ett bra exempel på varför *Ranitomeya* är så pass fascinerande. Namnet imitator ger en ledtråd om artens förmåga att imitera. *Ranitomeya imitator* förekommer nämligen i otaliga morfpopulationer. Många av dessa populationer är inbladade i mimikry i områden där *R. imitator* lever i sympatri med andra släktfränder. *Ranitomeya imitator* har även en gemensam vårdnad av sin avkomma, där hanen bär de nykläckta ynglen på ryggen, och placerar avkomman en och en, i små vattenansamlingar mellan bladax på en bromelia (familjen Bromeliaceae). Honan föder sedan upp ynglen med genom att mata dem med obefruktade ägg. Genetiska studier har även visat att *R. imitator* har en monogam parbildning.

En viktig faktor som lett till evolution av parbildning och yngelvård hos amfibier är relaterad till den vattenmängd som avkomman nyttjar under sin tillväxt. Det har visat sig inom amfibievärlden att tillgången till vatten i fortplantningsområdet avgör yngelvården. Arter som utnyttjar större vattenvolymer saknar vanligtvis yngelvård medan arter som använder sig av en liten vattenvolym är yngelvård en vanlig företeelse. Valet av ett litet fortplantningsområde har i sin tur lett fram till att föräldrarna måste lägga ned mycket energi på yngelvård och konsekvensen av en liten vattenansamling har drivit evolutionen mot en gemensam ungvårdnad som i sin tur lett fram till utfodringen av obefruktade ägg samt monogamin hos *R. imitator*.

I dagsläget är släktet *Ranitomeya* hotat av både exploatering och smuggling. Dessbättre har forskare inte sett någon negativ påverkan av den sjukdomsalstrande svampen *Batrachochytrium dendrobatidis* hos vilt levande pilgiftsgrodor. *Batrachochytrium dendrobatidis* har bland annat orsakat stor mortalitet hos många grodor världen över samt hos pilgiftsgrodor i fångenskap

Inledning

Den första pilgiftsgrodan upptäcktes av Cuvier år 1797 och den första arten namngavs *Rana tinctoria* (idag *Dendrobates tinctorius*) (Grant *et al.* 2006). Från år 1797 till 1960 steg kännedomen om antal arter till 70 arter, ett antal som har mer än tredubblats till idag. Man tror att upptäckten av nya arter kommer att fortsätta i samma takt i och med att nya områden utforskas och nya moderna metoder används för bestämning av taxonomin (Grant *et al.* 2006, Brown *et al.* 2011). Idag är Dendrobatidae uppdelat i två familjer Dendrobatidae och Aromobatidae (sensu Brown *et al.* 2011).

Namnet pilgiftsgroda anses härstamma från Emberafolket i västra Colombia, vilka använde giftet från tre arter av pilgiftsgrodor inom släktet *Phyllobates* på sina blåsrörspilar (Myers *et al.* 1978). Giftet hos pilgiftsgrodor är neurotoxiska alkaloider. Ett exempel på ett gift som återfinns hos *Phyllobates* är den steroida alkaloiden batrachotoxin, vilket är det mest potenta toxinet man känner till. Man tror att alkaloiden tas upp genom födan och ett potentiellt bytesdjur är Melyrid-skalbaggar som innehåller stora mängder batrachotoxin. Fågelsläktet *Pitohui* som är giftiga, får i sig alkaloider genom att äta skalbaggar besläktade med de

columbianska Melyrid-skalbaggarna, (släktet *Choresine*). Detta stärker teorin om att även *Phyllobates* erhåller sin giftighet på samma sätt, och att samtliga pilgiftsgrödor får sitt alkaloidintag via kosten (Dumbacher *et al.* 2004). Att pilgiftsgrödor av arten *Dendrobates auratus* får sitt alkaloida gift via födodjuret visade sig när avkomman från vildfångade individer saknade alkaloider i huden efter att i fångenskap blivit uppfödda på vinglösa bananflugor. Det visade sig dock att när det introducerades flugor pudrade med alkaloider, ansamlades dessa i huden hos de undersökta pilgiftsgrödorna (Daly *et al.* 1994a, b). Alkaloiderna utvunna ur pilgiftsgrödor har inte enbart bidragit till en lyckad jakt hos Embera-folket utan även varit ett hjälpmedel inom modern forskning. Preparatet epibatidin som fått sitt namn av arten *Epipedobates tricolor* har exempelvis använts inom forskning på nicotinreceptorer. Det har även visats att epibatidin är en 200 gånger mer potent smärtlindrande än morfin (Daly *et al.* 2000). Alkaloiden batrachotoxin används i dagens forskning på jonkanaler, genom att man kan använda alkaloiden för att selektivt öppna natriumkanaler (Daly 1998).

Förutom den giftiga huden hos många pilgiftsgrödor delar de även kännetecknet att alla arter lägger sina ägg på land, antingen i en phytotelmata (vattenfyllda håligheter, exempelvis bladax på bromelior, Bromeliaceae), eller på ett löv eller på marken. Detta fortplantningsbeteende har även lett till omsorgsfull yngelvård hos många arter (Grant *et al.* 2006). De flesta pilgiftsgrödor har starka aposematiska färger som i sin tur har lett till mimikry och polymorfism hos många arter (Symula *et al.* 2001, Santos *et al.* 2003).

Jag har valt att med min uppsats undersöka släktet *Ranitomeya* och dess tillhörande arter. Vad har arterna för livshistoriestrategier och hur sker skötseln av avkomman? Vilka arter utövar en monogam parbildning? Hur har dessa egenskaper utvecklats i ett evolutionärt perspektiv? Jag har även haft som mål att kartlägga om det finns någon speciell form utav mimikry som är framträdande hos släktet *Ranitomeya*. Slutligen har jag velat undersöka vilka hot *Ranitomeya* utsätts för idag. Till vilken utsträckning har sjukdomen chytridiomycosis drabbat pilgiftsgrödorna?

Ranitomeya

Släktet *Ranitomeya* förekommer i tropiska regioner av Sydamerika, Centralamerika och Karibien, i ett vidsträckt område inom Amazonas regnskogar från havsnivå till altituder på 1600 m över havet. Arterna är landlevande och förekommer med störst diversitet i regioner i anslutning till Amazonas regnskog i Peru och i Colombianska Anderna (Lötters *et al.* 2007, Brown *et al.* 2011). Släktet är ett av de artrikaste och innefattar fyra grupper, Vanzolinii (6st arter), Reticulata (6st arter), Defleri (2st arter) och Variabilis (2st arter) (Tabell 1) (Brown *et al.* 2011).

Tabell 1. Grupper inom släktet *Ranitomeya*, tillhörande arter och tidigare klassifikation.
Rådata från Brown *et al.* 2011.

Art	Grupp	Tidigare klassifikation
Defleri	<i>R. defleri</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> .
Defleri	<i>R. toraro</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Ranitomeya ventrimaculata</i> .
Reticulata	<i>R. benedicta</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i>
Reticulata	<i>R. fantastica</i>	<i>Dendrobates fantasticus</i> .
Reticulata	<i>R. reticulata</i>	<i>Dendrobates reticulatus</i> , <i>Dendrobates tinctorius igneus</i> , <i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Ranitomeya ignea</i> .
Reticulata	<i>R. summersi</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates fantasticus</i> , <i>Ranitomeya fantasticus</i> .
Reticulata	<i>R. uakarii</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates duellmani</i> , <i>Dendrobates uakarii</i> .
Reticulata	<i>R. ventrimaculata</i>	<i>Dendrobates minutus ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates duellmani</i> , <i>Ranitomeya duellmani</i> .
Vanzolinii	<i>R. cyanovittata</i>	-
Vanzolinii	<i>R. flavovittata</i>	<i>Dendrobates flavovittatus</i> .
Vanzolinii	<i>R. imitator</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates imitator</i> .
Vanzolinii	<i>R. sirensis</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates sirensis</i> , <i>Dendrobates biolat</i> , <i>Dendrobates lamasi</i> , <i>Ranitomeya biolat</i> , <i>Ranitomeya lamasi</i> .
Vanzolinii	<i>R. vanzolinii</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates vanzolinii</i> .
Vanzolinii	<i>R. yavaricola</i>	-
Variabilis	<i>R. amazonica</i>	<i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates amazonicus</i> , <i>Ranitomeya ventrimaculata</i> .
Variabilis	<i>R. variabilis</i>	<i>Dendrobates minutus ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates quinquevittatus</i> , <i>Dendrobates ventrimaculatus</i> , <i>Dendrobates variabilis</i> , <i>Ranitomeya ventrimaculata</i> .

Kännetecken

Den första arten att bli beskriven i släktet *Ranitomeya* var *Ranitomeya reticulata* (då *Dendrobates reticulata*) (Boulenger 1884), och arten används ofta som ett fenotypiskt exempel på en art i släktet (Grant *et al.* 2006). *Ranitomeya* kännetecknas bland annat av synapomorfin (en karaktär som definierar en monofyletisk grupp) att det första fingret är kortare än det andra, men även på grund av sin storlek där en fullvuxen individ har en kroppslängd på mindre än 21 mm mätt från nosspets till anusöppning. Ett utmärkande blekt nättaktigt mönster på benen är också vanligt förekommande, undantagsvis hos *R. summersi* och *R. yavaricola* samt hos vissa morfer av *R. imitator*, *R. sirensis* och *R. fantastica*. Fullvuxna individer är ofta starkt färgade, ofta med en dorsal utfärgning i grönt, rött eller gult med prickar eller randigt mönster (Figur 1) (Grant *et al.* 2006, Brown *et al.* 2011).



Figur 1. *Ranitomeya reticulata*, ett fenotypiskt exempel på en art i släktet *Ranitomeya*. Från Twomey (2012a), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

De olika grupperna skiljer sig också ljudmässigt där varje grupp definieras av liknande huvudsång. Gruppen Defleri har dock ingen vedertagen sång i och med att läten från *R. toraro* saknas. Alla arter inom släktet använder sig av någon form av yngelvård där hanen bär avkomman på ryggen till varsin phytotelmata. Vissa arter har även utvecklat en monogam parbildning och gemensam ungvårdnad (Brown *et al.* 2011).

Taxanomi

Philip A. Silverstone hade på 70-talet målet att försöka kategorisera taxonomin hos Dendrobatidae enbart genom att skilja dem åt morfologiskt. De väldigt små grodorna han hittade valde han att kategorisera i släktet *Dendrobates*, och alla grodor med bleka ben med ett nätmönster ansåg han tillhöra arten *Dendrobates quinquevittatus* (se Tabell 1) en art som han trodde hade en stor fenotypisk plasticitet (Philip Silverstone 1975). I dagsläget försöker man att kombinera både morfologi, beteende och sång med hur nära arterna är besläktade rent genetiskt (Brown *et al.* 2011), och det måste ha varit ytterst svårt att klassificera arterna utan denna kunskap. Idag klassificeras Silverstone's *D. quinquevittatus* som 13 egna arter varav 11 tillhör släktet *Ranitomeya* (Twomey & Brown 2009, Brown *et al.* 2006, Brown *et al.* 2008c, Brown *et al.* 2011). Detta problem tillhör vardagen för taxonomer som riktat in sig på *Ranitomeya*.

Många arter visar upp en extremt stor fenotypisk variation mellan populationer, med otaliga morfer. Det är vanligt att 2-3 arter med liknande färg och mönster lever tillsammans utan att hybridisera. Skillnaden mellan populationer kan vara så liten (exempelvis mellan populationer av *R. imitator* och *R. summersi*) att det är näst intill omöjligt att skilja dem åt utan att använda sig av genetiska markörer eller sång (Brown *et al.* 2011). En anledning till denna diversitet av morfer anses vara fördelen att likna släktfränder i samma habitat genom Müllersk mimicry (Symula *et al.* 2001).

Müllersk mimikry

Fördelen av att morfologiskt likna eller härma en geografiskt närliggande art som är framgångsrik på grund av sin giftighet eller förmågan att undvika predation genom starka varningsfärger (aposematism), har visat sig vara fördelaktigt hos många olika familjer i djurvärlden (Fisher 1999). Ett vanligt exempel på aposematism finner man hos pilgiftsgrodorna som med starka varningsfärger visar att de är giftiga (Santos *et al.* 2003). Aposematism utgör ofta anpassningar för att undkomma predation, en sådan anpassning är mimikry. Ett exempel på mimikry (Batesisk mimikry, Bates 1862), är studierna på den ogiftiga kungssnoken *Lampropeltis elapsoides*. *Lampropeltis elapsoides* som genom naturlig selektion har tagit fördel av att likna den mycket giftiga korallormen *Micrurus filivius* (Pfennig *et al.* 2001).

Müllersk mimikry skiljer sig från ovanstående modell genom att både den imiterande arten samt den art som blir imiterad gynnas genom att båda arterna visar liknande aposematiska färger eller mönster samtidigt som bägge är osmakliga eller giftiga. (Müller 1879, Symula *et al.* 2001). Hos familjen Dendrobatidae anses Müllersk mimikry vara en vanlig företeelse, specifikt hos genuset *Ranitomeya*, där man misstänker att cirka hälften av alla arter använder denna typ av mimikry (Brown *et al.* 2011). Uppkomsten av Müllersk mimikry förmodas ha utvecklats genom naturlig selektion och ett predationstryck där predatorer lärt sig att känna igen och undvika vissa aposematiska mönster och färger, exempelvis genom att bytesdjuren är osmakliga. (Mallet & Joron 1999, Chouteau *et al.* 2011). Enligt teorin om Müllersk mimikry bör även mindre vanligt förekommande arter utveckla liknande aposematisk färg och teckning som hos en mer abundant förekommande art, en art med exempelvis bättre överlevnadsstrategi inom det geografiska området. Detta fenomen kallas med andra ord för advergens, skiljt från konvergens vilket är när två skilda arter istället utvecklas mot ett gemensamt fenotypiskt eller genotypiskt mönster (Merill & Jiggins 2009). Påträffandet av advergens påstås vara mer sannolikt när den art vars aposematism imiteras finns närvarande i det geografiska området innan andra så kallade imiterande arter gör entré (Mallet & Joron 1999, Symula *et al.* 2001).

Forskning inriktad på advergens och Müllersk mimikry har till största delen utförts på insekter (ex. Kapan 2000) och förekomsten hos vertebrater är i allmänhet mycket liten (Symula *et al.* 2001).

Ranitomeya imitator

R. imitator passar bra in som modellorganism för att bevisa teorin om advergens i och med att den är en av de mest polymorfa arterna inom familjen Dendrobatidae, och förekommer i många morfer med avvikande färger och mönster i olika geografiska områden (Brown *et al.* 2011). De olika morferna av *R. imitator* lever ofta i sympatri med andra arter i samma släkte (Symula *et al.* 2003). Beroende på forskaren är vi i allmänhet överens om att det finns tre till fyra huvudsakliga morfgrupperingar, och inom varje grupp finns det en extrem variation. (Jason Brown, personlig kommentar). I en revidering av taxonomin hos släktet *Ranitomeya* har Brown *et al.* (2011) valt att dela upp morferna i tre grupper, randig, prickig och tvärrandig, men det finns även fler morfer med karaktärsdrag som inte stämmer in på dessa. Ingen morf av *Ranitomeya imitator* representerar en unik genetisk linje, och det är vanligt förekommande att polymorfism finns i en och samma population (Jason Brown, personlig kommentar).

I december 2011 publicerades en artikel som studerade predatorns roll i att skapa och behålla liknande aposematiska mönster inom ett geografiskt område, en så kallad mimikryring

(Toledo & Haddad 2008, Chouteau & Angers 2011). Kopior i lera tillverkades avbildande två morfer av *R. imitator* med skild aposematisk teckning och olika härkomst (Cainarachi och Yurimaguas), där avståndet mellan de två populationerna var 15 km. Bägge modellarterna sattes ut slumpvis i områden där respektive morf förekommer naturligt, och observerades under 24-timmars intervall under tre dygn. Resultatet från studien visade att flygande predatorer från olika platser kunde urskilja mellan abundanta och den främmande morfen. Den främmande morfen attackerades upp emot fyra gånger mer än den lokalt förekommande, vilket styrker teorin om att lokalt förekommande predatorer utgör selektion grundat på aposematism (Chouteau & Angers 2011).

Ytterligare forskning genomfördes av Rebecca Symula, Rainer Schulte och Kyle Summers år 2001 där de undersökte huruvida Müllersk mimikry förekommer hos *R. imitator* (Symula *et al.* 2001). För att bevisa att de imiterande morferna av *R. imitator* verkligen bildade en monofyletisk grupp användes mitokondriellt DNA från fyra olika genregioner. Man samlade in hudvävnad från olika morfpopulationer med ursprung i tre olika lokaler. I Huallaga canyon imiterade *R. imitator* *R. fantastica*, i Tarapoto imiterades *R. variabilis* och i Yurimaguas var det *R. ventrimaculata* som efterliknades. Resultaten visade med stor signifikans att samtliga undersökta morfer av *R. imitator* tillhörde en starkt monofyletisk klad (gren i släkträdets). Samma resultat visade sig för *R. fantastica*, *R. variabilis* och *R. ventrimaculata*. Detta tolkades som att populationerna av *R. imitator* på senaste tiden brett ut sig i nya områden och tagit till sig aposematiska mönster från sympatriska pilgiftsgrodor (Symula *et al.* 2001).

Denna teori om advergens hos *R. imitator* motbevisades dock av Chouteau *et al.* (2011) där två fenotypiskt skilda morfer av *R. imitator*, dels från Tarapoto och dels från Yurimaguas, jämfördes med *R. variabilis* samt *R. ventrimaculata* som i tidigare nämnda studie av Symula *et al.* 2001, men nu med ett större antal individer ($n = 15$ per art). Denna studie visade dock inte samma genetiska skillnad mellan de två morferna av *R. imitator* och dess modellarter och det visade sig att trots en distinkt fenotypisk olikhet hos *R. variabilis* och *R. ventrimaculata* hade de två arterna en liten genetisk skillnad. Möjligtvis har de två arterna skiljt sig åt väldigt nyligen med en gemensam förfader, detta motsäger då teorin om att *R. imitator* imiterar redan förekommande arter. De två morferna av *R. imitator* visade till och med en högre genetisk variation mellan populationerna än den mellan *R. ventrimaculata* och *R. variabilis*, även detta motsäger teorin om advergens. Studierna motbevisar dock inte förekomsten av Müllersk mimikry hos *R. imitator* utan förekomsten av advergens i detta fall och öppnar upp frågan om i vilken riktning evolutionen verkar i detta system (Chouteau *et al.* 2011).

Yngelvård och parbildning

Många arter inom familjen pilgiftsgrodor Dendrobatidae utövar någon form av yngelvård och *Ranitomeya*-släktet är ett väldigt bra exempel på detta (Tabell 2) (Brown *et al.* 2011). Ett exempel på yngelvårdnad har man fått genom att studera den prickiga pilgiftsgrodan, *Ranitomeya vanzolinii* (Caldwell & de Oliveira 1999). Yngelvården hos *R. vanzolinii* är fascinerande i och med att bägge föräldrarna tar hand om avkomman, det vill säga släktet har gemensam ungvårdnad. Hanen guidar honan fram till en utvald plats inom deras revir genom att spela för henne från en förhöjd plats i vegetationen. Honan lägger äggen strax ovanför vattenytan i en phytotelmata och när äggen sedan har utvecklats till yngel bär hanen avkomman på ryggen till en annan phytotelmata där ynglet förvaras. Vattenvolymen i den phytotelmata som *R. vanzolinii* vanligtvis väljer är mycket liten (under 18 ml), på grund av detta är tillgången på föda minimal. För att lösa problemet med födotillgång utfodrar honan avkomman med obefruktade ägg (så kallad trofisk uppfödning eller trofism). Hanen

övervakar avkomman och ropar efter honan när det är dags för utfodring. Honan guidas till födoplatsen där han med en uppvaktningsritual, som troligtvis främjar ägglossning, får honan att dyka ned till ynglet. Hanen försvarar även reviret aggressivt mot inkräktande hanar (Caldwell & de Oliveira 1999, Brown *et al.* 2011).

Hos den tidigare exemplifierade systerarten *R. imitator* (Brown *et al.* 2011) sker en trofisk utfodring ungefär var sjunde dag. Hanen vaktar sina yngel varje dag och om ynglet är hungrigt går det upp och vibrerar mot vattenytan, hanen spelar då till dess att honan anländer, hanen fortsätter att spela tills honan dykt ner och lagt ett ägg. Honan lämnar sedan utfodringsplatsen, men lämnar sällan deras revir. Denna skötsel pågår sedan under flera månader, och genetiska studier har visat att i de flesta fallen tillhör avkomman samma föräldrar vilket visar på en monogam parbildning (Brown *et al.* 2008b, Brown *et al.* 2009).

Jämförande studier av vattenvolym i fortplantningsområdet kontra yngelvård hos 404 arter av stjärtlösa groddjur (Anura) visade trenden att arter som utnyttjar större vattenvolymer vanligtvis saknar yngelvård. Bland arter som använder sig av en liten vattenvolym (phytotelmata), där är yngelvård en vanlig företeelse (Brown *et al.* 2010). En av fördelarna med phytotelmata kan till exempel vara en minskad predationsrisk och konkurrens från andra groddjur (Magnusson & Hero 1991). Det är dock inte bara fördelar med små fortplantningsområden, en liten vattenvolym kan även medföra minskad tillgång på föda och ökad uttorkningsrisk (Touchon & Warkentin 2008). Valet av en exempelvis liten phytotelmata har bidragit till att föräldrarna måste satsa mycket energi på att ta hand om sin avkomma vilket har drivit evolutionen mot gemensam yngelvård som i sin tur har gynnat trofisk utfodring samt monogami hos *R. imitator* (Brown *et al.* 2010, 2008b).

Potentiell trade-off

En undersökning visade ett starkt signifikant samband mellan äggstorlek och graden av gemensam ungvårdnad i en jämförande studie på över 640 amfibiearter (Summers *et al.* 2006). Det finns ingen bekräftad generell trade-off mellan äggstorlek och kullstorlek hos släktet *Ranitomeya*, men min hypotes är att arter inom gruppen Vanzolinii (*R. imitator*, *vanzolinii*, *flavovittata*, *cyanovittata*) (Brown *et al.* 2011), har större ägg och mindre kullar än exempelvis *R. variabilis* i och med att *R. imitator* lägger ned mer tid och energi på sin yngelvård (Tabell 2) (Brown 2008b).

Livsstrategi och evolution

Studier jämförande livshistoriestrategier hos *R. imitator* och *R. variabilis*, två morfologiskt liknande arter, har visat att arterna har nischat sig olika när det gäller val av phytotelmata. (Brown *et al.* 2008a, 2008b). För att undvika konkurrens placerar vanligtvis *Ranitomeya imitator* sina yngel i bladax på små bromeliaarter innehållande i genomsnitt 24 ml vatten, till skillnad från *R. variabilis* med en volym på cirka 112 ml (Brown *et al.* 2008b). Som tidigare nämnt har *R. imitator* en gemensam yngelvård där yngel (1-4 st.) placeras ut av hanen, ett yngel per phytotelmata. *Ranitomeya imitator* har även regelbunden trofisk matningsstrategi och en monogam parbildning samt att både hanar och honor försvarar reviret mot inkräktare.

Ranitomeya variabilis har däremot nischat sig annorlunda och försvarar inte sitt revir, ett revir som uppskattningsvis är 34 m² större än reviret hos *R. imitator* (Brown *et al.* 2009b).

Ranitomeya variabilis har även ett promiskuöst parbildningssystem utan trofisk utfodring där bara hanen tar hand om avkomman genom att frakta dem på ryggen (1-6 st.) (Figur 2). Avkomman placeras sedan i varsin phytotelmata där ynglen överlever genom att äta detritus, alger och små akvatiska djur. Studier har även visat sig att grodyngel av *R. variabilis* är

kannibalistiska och att hanen i vissa fall utövar taktisk parasitism, där hanen placerar ynglet i en phytotelmata med redan existerande ägg eller yngel i vattenansamlingen (Brown *et al.* 2009c). I vissa fall överger hanen sina egna ägg omedelbart efter befruktning vilket resulterar i att grodynglen ramlar ned i vattenansamlingen efter kläckning vilket har det ödesdiga resultatet att endast ett grodyngel överlever efter att ha ätit upp sina syskon (Brown *et al.* 2008b).

Ranitomeya amazonica som är en nära släkting till *R. variabilis* (Brown *et al.* 2011) har även denna en utmärkande reproduktionsstrategi. De två släktingarnas reproduktionssystem skiljer sig vanligtvis inte avsevärt, men när ett yngel kläcks försent in på regnperioden sker någonting speciellt. När uttorkningsrisken i avkommans phytotelmata blir större, placerar honan ut sina befruktade ägg till det kannibalistiska ynglet som på sätt ökar sin tillväxthastighet och minskar tiden till metamorfos (Poelman & Dicke 2007).

Tabell 2. Sammanfattade livshistoriemönster hos sju arter i släktet *Ranitomeya*, modifierad efter Brown *et al.* (2011).

Art	Yngelvård	Parrelation	Trofism	Kullstorlek	Referens
<i>R. benedicta</i>	Hanlig	Polygami	Nej	4-9	Brown <i>et al.</i> 2008c
<i>R. fantastica</i>	Hanlig	Polygami	Nej	2-6	Brown <i>et al.</i> 2008c
<i>R. imitator</i>	Gemensam	Monogami	Ja	1-4	Brown <i>et al.</i> 2008b
<i>R. summersi</i>	Hanlig	Polygami	Nej	4-9	Brown <i>et al.</i> 2008c
<i>R. uakarii</i>	Hanlig	Polygami	Nej	2-5	Brown <i>et al.</i> 2011
<i>R. vanzolinii</i>	Gemensam	Monogami	Ja	1-2	Caldwell & de Oliveira 1999
<i>R. variabilis</i>	Hanlig	Polygami	Nej	2-6	Brown <i>et al.</i> 2008b



Figur 2. *Ranitomeya variabilis* bärandes på tre yngel. Från Brown JL (2012), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Parasitism

Möjligheter för en mer avancerad parasitism finns teoretiskt sätt upplagd för populationer av *R. variabilis* som lever i sympatri med *R. imitator*. Som tidigare nämnts, utövar *R. variabilis* en taktisk parasitism i och med utplaceringen av sin kannibalistiska avkomma. När yngel av

R. variabilis experimentellt placerats i samma vattenbehållare som yngel av *R. imitator* så blev ynglen av *R. imitator* uppätta (Brown *et al.* 2008a). I det vilda borde det då vara möjligt för *R. variabilis* att utnyttja detta faktum i form av boparasitism. Ett utnyttjande där *R. variabilis* taktiskt placerar sina yngel i en phytotelmata redan huserad av *R. imitator* och låter dessa föda upp ynglen med trofiska ägg. Detta fenomen har ännu inte skådats i fält och en anledning till att denna evolutionära utveckling inte har skett kan möjligen vara faktumet att ynglen till *R. variabilis* inte konsumerar ägg (Brown *et al.* 2009c).

Hotbild, klimatförändringar och chytridiomycosis

I dagsläget ser man en nedgång för minst 2468 (43.2 %) och en uppgång hos 28 utav alla amfibierarter världen över varav 427 arter är kritiskt hotade. Under de senaste 30 åren har det även inträffat nio stycken utdöenden samt att ytterligare 113 arter antas vara helt utrotade i och med att de inte har påträffats sedan 1980-talet (Stuart *et al.* 2004). Orsakerna till dessa utdöenden och snabba nedgångar beror i många fall på exploatering, smuggling och epidemier av den smittsamma sjukdomen chytridiomycosis (Berger *et al.* 1998, Stuart *et al.* 2004, La Marca *et al.* 2005, Pounds *et al.* 2006).

Batrachochytrium dendrobatidis

Effekten av chytridiomycosis på grodor har inneburit den största sjukdomsalstrade förlusten av biologisk mångfald i ryggradsdjurens historia (Longcore *et al.* 1999). Sjukdomen chytridiomycosis frambringas av svampen *Batrachochytrium dendrobatidis* och har hittills påträffats i Nord-, Syd- och Centralamerika samt Australien, Europa, Afrika och Asien (Berger *et al.* 1998, Bosch *et al.* 2000, Bradley *et al.* 2002, Alemu *et al.* 2008, Savage *et al.* 2012). Upp emot 200 grodarter är drabbade i de omnämnda världsdelarna (Speare & Berger 2005, Skerratt *et al.* 2007). Spridningen av *B. dendrobatidis* förmodas komma från Afrika och från den Afrikanska klogrodan, *Xenopus laevis* som exporterats runt i världen inom akvariehobbyn (Weldon *et al.* 2004). Epidemierna har övervägande inträffat i berg och flodområden i neotropiska regioner (Stuart *et al.* 2004), exempel på sådana regioner finns inom Queenslands regnskogar i Australien och Sydamerikanska Costa Rica (Berger *et al.* 1998, Pounds *et al.* 2006). I Costa Rica har uppskattningsvis 67 % av de 110 arterna i släktet *Atelopus* utrotats, bland annat den Panamanska gyllene grodan, *Atelopus zeteki* (Pounds *et al.* 2006).

Batrachochytrium dendrobatidis tillhör fylumet gisselsvampar (Chytridiomycota), där många släkten vanligtvis förekommer i vatten och jord. Svamparna lever som nedbrytare av bland annat växtdetritus, kitin och keratin men även som parasiter på exempelvis insekter, nematoder, alger och i fallet med *B. dendrobatidis* även hos ryggradsdjur (Barr 1990, Berger *et al.* 1998). *Batrachochytrium dendrobatidis* parasiterar amfibiernas hudceller och mundelarna hos grodyngel via vattenburna zoosporer. Zoosporerna utvecklas sedan till en växande svampkroppar (thallus) som i sin tur producerar ett zoosporangium, innehållande zoosporer (Berger *et al.* 2005). Zoosporerna hos *B. dendrobatidis* sätter sig längst ut i huden där thallus utvecklas och livnär sig på keratin (Pessier *et al.* 1999, Bradley *et al.* 2002). Svampen orsakar sedan bland annat sårskorpor, erosion, abnorma tillväxter, förhårdnader i huden (hyperkeratos), onormal kroppshållning, oförmåga att känna stimuli, anorexi, kramper och till slut dödsfall hos de allra flesta drabbade individer (Berger *et al.* 1998, 1999, Pessier *et al.* 1999, Nichols *et al.* 2001). Vad som frambringar dödsorsaken är ännu inte helt klarlagt men troligtvis har det att göra med att groddjurets osmoregulatoriska egenskaper rubbas (Berger *et al.* 1998).

En optimal tillväxt och överlevnad för *B. dendrobatidis* är 17-25°C, men den har visat sig vara extremt känslig för temperaturer över 37°C (Piotrowski *et al.* 2004). En intressant aspekt är huruvida man kan bota infekterade grodor genom att sätta dem i en karantän med temperaturer skadliga för *B. dendrobatidis*. Ett sådant intressant experiment utfördes av Woodhams *et al.* 2003 vilket visade att den rödögda trädgrodan *Litoria chloris* blev fri från *B. dendrobatidis* genom att exponera grodan för 37°C vid två perioder på åtta timmar vardera. Men det är oklart om huruvida kureringen är applicerbar på andra arter. Forskning har visat att dödligheten och infektionsrisken av *B. dendrobatidis* ökar under kallare perioder (Berger *et al.* 2004, McDonald *et al.* 2004). Däremot har det visats att högre dagstemperaturer korrelerat med klimatförändringar i höglandsområden i Costa Rica var orsaken till den hastiga utrotningen av Monteverde harlequin grodan (*Atelopus* sp.). Minimitemperaturen på natten steg snabbare än maximitemperaturen, vilket gynnade de optimala tillväxtperioderna hos *B. dendrobatidis* (Pounds *et al.* 2006). Det finns ännu inte dokumenterat att någon art av släktet *Ranitomeya* dött av chytridiomycosis i naturen.

Smuggling

Det största hotet mot pilgiftsgrodornas existens är den illegala smuglingen. Anledningen till smuglingen är att begäret efter ovanligare arter ökar och samlare nöjer sig inte med vad som finns på marknaden utan vill ha exklusivare grodarter (Pepper *et al.* 2007). Ett typiskt exempel på ett sådant begär visade sig en kort tid efter beskrivningen av arten *R. benedicta* (Figur 3) (Brown *et al.* 2008c). När publikationen nått allmänhetens förfogande dröjde det inte länge innan illegala exemplar av arten förekom på marknaden i Europa och Nordamerika (Brown *et al.* 2011).

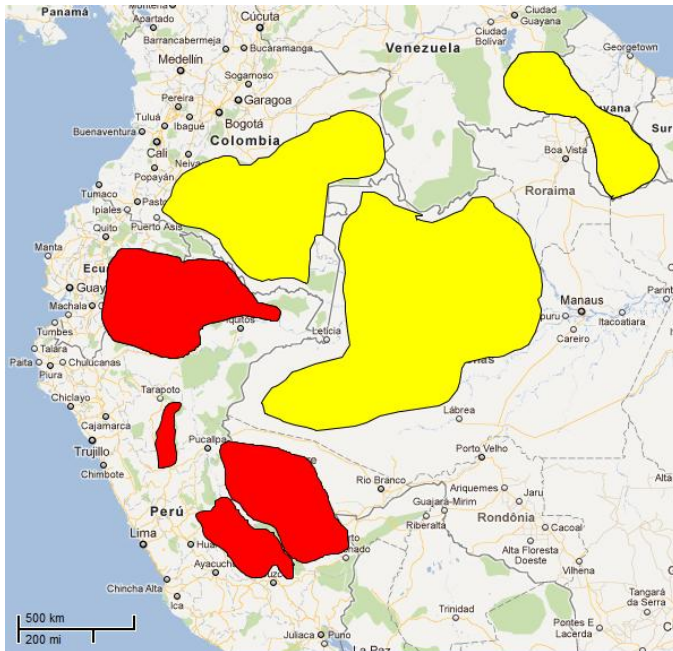
Grodorna transporteras ut till stora delar av världen under förfärliga förhållanden inuti exempelvis petflaskor och filmburkar där grodorna packas så tätt som det bara går (Brown *et al.* 2011). Man tror att bara 10 % av de smugglade grodorna överlever fram till sitt mål och resterande dör av svält och stressrelaterade sjukdomar och parasiter. Mellan åren 2004 och 2008 rapporterades det till CITES (på engelska: Convention of International Trade in Endangered Species) att 63165 pilgiftsgrodor av familjen Dendrobatidae hade köpts och sålts i handeln (Pepper *et al.* 2007, Nijman & Shepherd 2010). När grodorna säljs på svarta marknaden görs en vinst på omkring femhundra gånger insatspengarna, vilket gör verksamheten väldigt lönsam för smugglarna (Brown *et al.* 2011).



Figur 3. *Ranitomeya benedicta* bärandes yngel på ryggen. Från Twomey (2012b), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Diskussion

Jag tror att vi ännu bara har sett början av forskningen på *Ranitomeya*. Nya arter kommer att upptäckas och forskare kommer att fortsätta att förbryllas och förvånas av nya evolutionära och taxonomiska gåtor. Genom forskning och en ökad kunskap om *Ranitomeya* så kan man även bevara grodorna och deras habitat, genom att upplysa myndigheter om betydelsen av hög biodiversitet och att det finns ett ekonomiskt värde att behålla pilgiftsgrodorna. Forskning på sjukdomar som chytridiomycosis tror jag också är av stort värde med tanke på oförutsägbara framtida klimatförändringar.



Figur 4. Kartan visar upp nyckelplatser som behöver mer framtida forskning på pilgiftsgrodor (Brown et al 2011). I rödamarkerade områden behövs det fler genetiska forskningsstudier medan gulmarkerade områden behöver en grundlig utforskning. Modifierad efter Brown *et al.* (2011).

Batrachochytrium dendrobatidis

Sjukdomen chytridiomycosis har bland annat drabbat djurparker i Nordamerika där arter hos familjen Dendrobatidae har dött som följd. *Batrachochytrium dendrobatidis* har även introducerats till pilgiftsgrodor in vitro och även där dog grodorna som följd av experimentet (Longcore *et al.* 1999, Pessier *et al.* 1999). ”Däremot så är *B. dendrobatidis* vanligt förekommande hos vilda pilgiftsgrodor men då utan någon negativ effekt” (Jason Brown, personlig kommentar). Denna paradox är förbryllande, hur klarar grodorna av att leva med svampen utan sjukdomsalstring? Har de utvecklat immunitet? Missgynnas sjukdomen av klimatet? En hypotes skulle kunna vara att de vilt levande pilgiftsgrodorna skyddas på grund av deras gift i huden vilket saknas hos grodorna i fångenskap.

Hållbar utveckling

För att motverka den illegala smugglingen av pilgiftsgrodor gäller det först och främst att all olaga handel med pilgiftsgrodor bojkottas. Exempel på hållbar groduppfödning sker för tillfället i bland annat Peru där företag har tillåtelse av den peruanska regeringen att samla in ett begränsat antal pilgiftsgrodor. De infångade grodorna ingår sedan i ett uppfödningsprogram i ett privat reservat nära staden Chazuta, Peru. Inkomsterna av handeln

med pilgiftsgrodorna har bland annat bidragit till ett köp av ett 32,5 ha skogsområde i Huallaga, ett område som huserar bland annat *R. benedicta* och *R. imitator*. För att bevara pilgiftsgrodorna och skydda hotade områden behövs en grundlig kunskap om biodiversitet. Utifrån dessa baskunskaper är det lättare att ta fram slagkraftiga bevarandestrategier vilket är extra viktigt i dagsläget i och med den hastiga populationsnedgången vi ser hos amfibier världen över. ”Vi är den första generationen av vetenskapsmen som står framför utmaningen att beskriva nya arter samtidigt som de försvinner” (McClain 2011).

Hos släktet *Ranitomeya* saknas det fortfarande grundläggande information av många arter, exempelvis reproduktionssystem och yngelutveckling. Det behövs generellt mer taxonomiska studier, utforskning av nya områden (Figur 4) och ekologisk forskning (Brown *et al.* 2011).

Tack

Jag vill tacka Jason Lee Brown & Ewan Twomey som bidragit med personliga erfarenheter och kunskaper. Fotot på framsidan är taget av Ewan Twomey. Stort tack till Katariina Kiviniemi, Ylva Carlsson, Daniel Shrire, Per Tegnér & Lars Österdahl för deras feedback på min uppsats.

Referenser

- Alemu JB, Michelle N, Cazabon E, Dempewolf L, Hailey A, Lehtinen RM, Mannette RP, Naranjit KT, Roach ACJ. 2008. Presence of the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in populations of the critically endangered frog *Mannophryneolmonae* in Tobago, West Indies. *EcoHealth* **5**: 34–39.
- Barr DJS. 1990. Phylum chytridiomycota. I: Margulis L (red.). *Handbook of protozoa*, ss. 454–466. Jones and Bartlett, Boston.
- Berger L, Speare R, Hines H, Marantelli G, Hyatt AD, McDonald KR, Skeratt LF, Olsen V, Clarke JM, Gillespie G, Mahony M, Sheppard N, Williams C, Tyler MJ. 2004. Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis. *Australian Veterinary Journal* **82**: 31–36.
- Berger L, Speare R, Daszak P, Green DE, Cunningham AA, Goggin CL, Slocumbe R, Ragan MA, Hyatt AD, McDonald KR, Hines HB, Lips KR, Marantelli G, Parkes H. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America* **95**: 9031–9036.
- Berger L, Speare R, Hyatt A. 1999. Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. Campbell A (red.). *Declines and disappearances of Australian frogs*. ss. 23–33. Environment Australia, Canberra.
- Berger L, Hyatt AD, Speare R, Longcore JE. 2005. Life cycle stages of the amphibian chytrid. *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Diseases of aquatic organisms* **68**: 51–63.
- Bradley GA, Rosen PC, Sredl MJ, Jones TR, Longcore JE. Chytridiomycosis in Native Arizona Frogs. 2002. *Journal of Wildlife Diseases* **38**: 206–212.
- Brown JL, Twomey E, Amézquita A, Barbosa de Souza M, Caldwell JP, Lötters S, Von May R, Melo-Sampaio PR, Mejía-Vargas D, Perez-Peña P, Pepper M, Poelman EH, Sanchez-Rodriguez M, Summers K. 2011. A taxonomic revision of the neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia:Dendrobatidae). *Zootaxa* **3083**: 1–120.
- Brown JL, Morales V, Summers K. 2010. A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *The American Naturalist* **175**: 436–446.

- Brown JL, Choteau M, Glenn T, Summers K. 2009a. The development and analysis of twenty-one microsatellite loci for three species of Amazonian poison frogs. *Conservation Genetics Resources* **1**:149–151.
- Brown JL, Morales V & Summers K. 2009b. Home range size and location in relation to reproductive resources in poison frogs: a Monte Carlo approach using GIS data. *Animal Behaviour* **77**: 547–554.
- Brown JL, Morales V, Summers K. 2009c. Tactical reproductive parasitism via larval cannibalism in Peruvian poison frogs. *Biology Letters* **5**: 148–151
- Brown JL, Morales V, Summers K. 2008a. Divergence in parental care, habitat selection and larval life history between two species of Peruvian poison frogs: an experimental analysis. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1534–1543.
- Brown JL, Twomey E, Morales V, Summers K. 2008b. Phytotelm size in relation to parental care and mating strategies in two species of Peruvian poison frogs. *Behaviour* **145**: 1139–1165.
- Brown JL, Twomey E, Pepper M, Rodriguez MS. 2008c. Revision of the *Ranitomeya fantastica* species complex with description of two new species from Central Peru (Anura : Dendrobatidae). *Zootaxa*: **1823**: 1–24.
- Brown JL, Schulte R, Summers K. 2006. A new species of *Dendrobates* (Anura : Dendrobatidae) from the Amazonian lowlands in Peru. *Zootaxa* **1152**: 45–58.
- Brown JL, 2012. WWW-dokument: http://dendrobates.org/images/variabilis_nominal11.jpg
Hämtad 12 Mars 2012.
- Bosch J, Martinez-Solano I, Garcia-Paris M. 2000. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biological Conservation* **97**: 331–337.
- Caldwell JP, de Oliveira VRL. 1999. Determinants of biparental care in the spotted poison frog, *Dendrobates vanzolinii* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 1999: 565–575.
- Daly JW, Garraffo HM, Spande TF, Jaramillo C, Rand AS. 1994a. Dietary source for skin alkaloids of poison frogs (Dendrobatidae) *Journal of Chemical Ecology*. **20**: 943–955
- Daly JW, Secunda SI, Garraffo HM, Spande TF, Wisneiski A, Cover Jr JF. 1994b. An uptake system for dietary alkaloids in poison frogs (Dendrobatidae). *Toxicon* **32**: 657–663
- Daly, J.W. 1998. Thirty years of discovering arthropod alkaloids in amphibian skin. *Journal of Natural Products*. **61**: 162–172.
- Daly JW, Garraffo HM, Spande TF, Decker MW, Sullivan JP, Williams M. 2000. Alkaloids from frog skins: the discovery of epibatidine and the potential for developing novel non-opioid analgesics. *Natural Products Report*. **17**: 131–135.
- Dumbacher JP, Wako A, Derrickson SR, Samuelson A, Spande TF, Daly JW. 2004. Melyrid beetles (*Choresine*): A putative source for the batrachotoxin alkaloids found in poison-dart frogs and toxic passerine birds. *Toxicon* **101**: 15857–15860.
- Fisher RA. 1999. *The Genetical Theory of Natural Selection - A Complete Variorum Edition*. Oxford University Press, Oxford.
- Grant T, Frost DR, Caldwell JP, Gagliardo R, Haddad CFB, Kok PJR, Means DB, Noonan BP, Schargel WE, Wheeler W. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia, Athesphatanura, Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **299**: 1–262.
- Kapan DD. 2001. Three-butterfly system provides a field test of müllerian mimicry. *Nature* **409**: 338–340
- La Marca E, Lips KR, Lötters S, Puschendorf R, Ibañez R, Rueda-Almonacid JV, Schulte R, Marty C, Castrolo F, Manzanilla-Puppel J, Garcia-Perez JE, Bolafios F, Chaves G, Pounds JA, Torall E, Young BE. 2005. Catastrophic population declines and

- extinctions in neotropical harlequin frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica* **2**: 190-201.
- Longcore E , Pessier AP, Nichols DK. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* **91**: 219-227.
- Lötters S, Jungfer KH, Schmidt W, Henkel FW. 2007. Poison frogs: Biology, species and captive husbandry. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, Germany, 667 pp.
- Magnusson WE, Hero JM. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behavior in Amazon rainforest frogs. *Oecologia* (Berlin) **86**: 310–318.
- Mallet, J. & Joron, M. 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **30**: 201–233.
- McDonald KR., Méndez D, Müller R., Freeman AB, Speare R. 2005. Decline in the prevalence of chytridiomycosis in frog populations in North Queensland, Australia. *Pacific Conservation Biology*. **11**: 114-120.
- McClain C. 2011. The mass extinction of scientists who study species. *IRCF Reptiles & Amphibians*, **18**: 39–41.
- Merrill RM, Jiggins CD. 2009. Müllerian Mimicry: Sharing the load reduces the legwork. *Current biology*. **19**: 687-689
- Müller F. *Ituna* and *Thyridia*; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Proclamations of the Entomological Society of London*. **1879**: 20–29.
- Myers CW, Daly JW. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **161**: 311-312.
- Nichols, DK, Lamirande EW, Pessier AP, Longcore JE. 2001. Experimental transmission of cutaneous chytridiomycosis in dendrobatid frogs. *Journal of Wildlife Diseases*. **37**: 1–11.
- Nijman V, Shepherd CR. 2011. The role of Thailand in the international trade in CITES-listed live reptiles and amphibians. *PLoS ONE* **3**: e17825.doi:10.1371/journal.pone.0017825
- Pepper MP, Twomey E, Brown JL. 2007. The smuggling crisis. *Leaf Litter Magazine*. *Tree Walkers International*. **1**: 5–7
- Pessier AP, Nichols DK, Longcore JE, Fuller MS. 1999. Cutaneous chytridiomycosis in poison dart frogs (*Dendrobates* spp.) and White's tree frogs (*Litoria caerulea*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*. **11**:194-199.
- Pfennig DW, Harcombe WR, Pfennig KS. 2001. Frequency-dependent batesian mimicry. *Nature* **410**: 323
- Piotrowski JS, Annis SL, Longcore JE. 2004. Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* **96**: 9–15.
- Poelman EH, Dicke M. 2007. Offering offspring as food to cannibals: oviposition strategies of Amazonian poison frogs (*Dendrobates ventrimaculatus*). *Evolutionary Ecology*, **21**: 215–227.
- Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Santiago RR, Sanchez-Azofeifa GA, Still CJ, Young BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* **439**: 161-167.
- Savage AE, Grismer LL, Anuar Shahrul, Onn CK, Grismer JL, Quah E, Abdul M, Ahmad N, Lenker M, Zamudio KR. 2012. First record of *Batrachochytrium dendrobatidis* infecting four frog families from Peninsular Malaysia *EcoHealth* **8**: **121-128**
- Smith JM. 1977. Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour* **25**: 1-9.

- Speare R, Berger L. 2000. Global distribution of chytridiomycosis in amphibians. WWW-dokument 2000-11-11: <http://www.jcu.edu.au/school/phtm/PHTM/frogs/chyglob.htm>. Hämtad 12 Mars 2012.
- Stuart SN, Chanson JS, Cos NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL, Waller RW. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* **306**: 1783.
- Summers K, McKeon CS. 2006. The Evolution of Parental Care and Egg Size: A comparative analysis in frogs. *Proceedings: Biological Sciences*. **273**: 687-692.
- Symula R, Schulte R, Summers K. 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a müllerian mimicry hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Science*. **268**: 2415–2421.
- Touchon JC, Warkentin KM. 2008. Reproductive mode plasticity: Aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*. **21**: 7495-7499.
- Toledo LF, Haddad, CFB. 2008. Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology* 2009.
- Twomey, E. & Brown, J.L. 2009 Another species of *Ranitomeya* (Anura: Dendrobatidae) from Amazonian Colombia. *Zootaxa*, **1302**: 48–60.
- Twomey E. 2012a. WWW-dokument: <http://www.dendrobates.org/images/reticulata6.jpg>. Hämtad 12 Mars 2012.
- Twomey E. 2012b. WWW-dokument: <http://dendrobates.org/images/benedicta2.jpg> Hämtad 12 Mars 2012.
- Weldon C, du Preez LH, Hyatt AD, Muller R, Speare R. 2004. Origin of the amphibian chytrid fungus. *Emerging Infectious Diseases*. **10**: 2100–2105.
- Woodhams DC, Alford RA, Marantelli G. 2003. Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of Aquatic Organisms*. **55**: 65–67.
- Young S, Berger L, Speare R. 2007. Amphibian chytridiomycosis: strategies for captive management and conservation. *International Zoo Yearbook* **41**: 85–95.