UPPSALA
UNIVERSITET

Varför försvinner amfibierna?

Är vi inne i ett sjätte massutdöende?

Johan Andersson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2011
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Varför försvinner amfibierna?

Johan Andersson

Självständigt arbete i biologi 2011

Sammandrag

Amfibierna försvinner idag i en snabb takt som närmast kan jämföras med de stora massutdöenden som tidigare orsakat stora förluster av jordens biota. Den nedåtgående trenden hos amfibierna kan bäst beskrivas utifrån flera faktorers påverkan, såsom sjukdomar, klimatförändringar, strålning, utsläpp och habitatförlust. I den här uppsatsen sammanställer och belyser jag några utav de störst bidragande faktorerna till amfibiernas nedgång. Gemensamt är att de allra flesta orsakerna är antropogena i sitt ursprung. När arter försvinner så försvinner även viktiga interaktioner i ekosystemet vilket medför att andra arter påverkas. Vill vi att ekosystemen ska vara friska är det upp till oss att se till att bromsa amfibiernas utdöende i den mån det är möjligt, för om amfibierna försvinner kan även vi bli påverkade. Trots att flera arter i högre grad än andra har visat sig vara resistenta mot sjukdomar, strålning och habitatstörningar, så kan klassen komma att decimeras till bara en bråkdel av dagens arter om inga insatser görs i tid.

Inledning

Idag vet vi att åtminstone fem massutdöenden har skett där en stor andel av jordens dåvarande biodiversitet försvann. Dagens biodiversitet består av två till fyra procent av det totala antalet arter som har existerat (Jablonski 1995). Utdöenden liksom artbildning är naturliga evolutionära processer, och det finns en bakgrundsnivå för med vilken hastighet utdöenden sker och denna pågår kontinuerligt mellan större massutdöenden. Via fossildata har man kunnat bevisa att massutdöenden går mycket snabbare än, och därför skiljer sig signifikant från, den naturliga utdöendehastigheten (Raup & Sepkoski 1982). Den nuvarande nedåtgående trenden hos amfibierna är 200 gånger större än den normala utdöendehastigheten och McCallum (2007) hävdar att det handlar mer om ett globalt massutdöende av amfibier än en nedgång. Just den snabba minskande trenden för amfibierna har fått forskare att ställa sig frågan om vi håller på att erfara ett sjätte massutdöende och om nedgångens komplexitet inte kan beskrivas utifrån enbart en aspekt utan istället flera faktorer som samverkar (Wake & Vredenburg 2008, Blaustein *et al.* 2011). Idag är 30 % av de över 6000 kända groddjursarterna upptagna på Internationella Naturvårdsunionens (IUCN) rödlista över hotade arter och situationen ser inte ut att förbättras på sikt utan fler arter har tillkommit med varje revision (IUCN 2008).

I det här arbetet tänker jag ta upp exempel på effekter som har en global inverkan på amfibierna samt effekter som kan beskriva lokala populationers utdöenden och som kanske är lättare att förhindra. Vissa effekter kan vara svåra att bromsa eftersom att de spänner över så stora geografiska områden medan andra effekter kan vara ett större problem i områden med stora tätheter av amfibier. Jag gör en djupdykning i problemet med chytridiomycos, en svampsjukdom som de senaste två-tre decennierna orsakat massdöd hos ett stort antal groddjursarter och försöker återge hur den sprids, hur den verkar och hur man har försökt tackla problemet.

Slutligen har jag tänkt att utifrån de problem som tas upp i detta arbete komma fram till en egen bedömning om hur hotet mot klassen Amphibia ser ut.

De effekter jag tar upp är;

- Svampsjukdomen chytridiomycos
- Klimathot
- UV-B-strålning
- Försurning
- Kemikalieutsläpp
- Habitatförstörelse och fragmentering

Övriga lokala biotiska faktorer som påverkar amfibiernas nedgång kommer inte tas upp i det här arbetet. Dessa är bland annat konkurrens (Griffiths 1991), predation (Hecnar & M'Closkey 1997), invasiva arter (förutom det som diskuteras under svampsjukdomen chytridiomycos) (Arim *et al.* 2006), samt övriga patogener (Greer *et al*. 2005).

Amfibiernas utveckling och anpassning

För att förstå vilka faktorer som spelar in på amfibiernas nedgång behövs det kännedom om hur klassen evolverats tillsammans med och präglats av ekologiska förhållanden samt vilka begränsningar detta kan ha medfört.

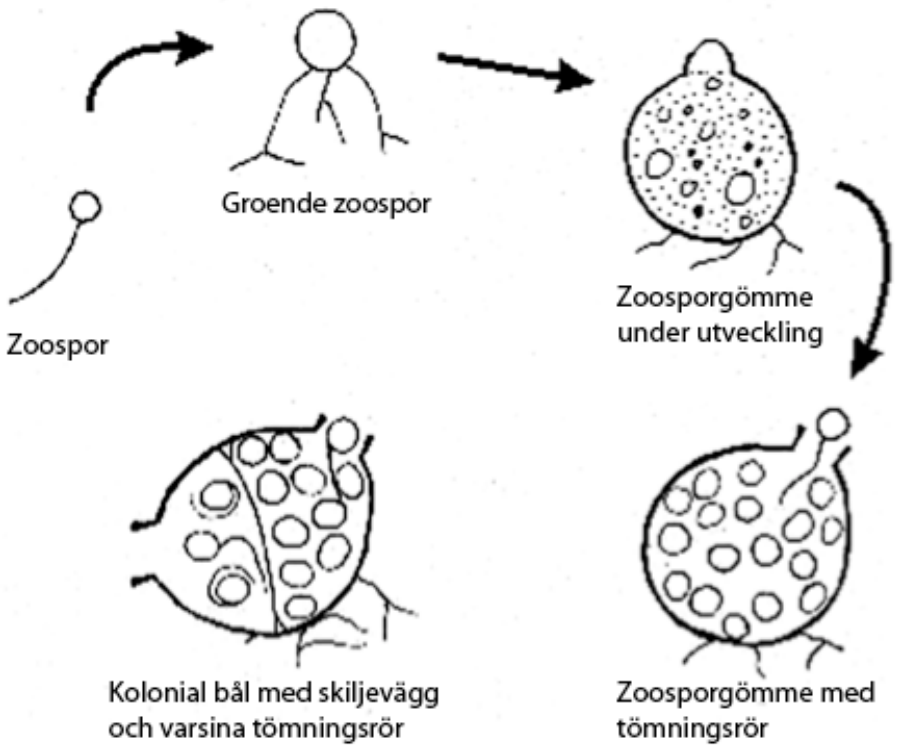
Amfibierna tillhör de närmsta släktingarna till de fiskar som först tog sig upp på land för ca 350 miljoner år sedan i devonperioden (Carroll 2001). Amfibierna är växelvarma djur och har samma temperatur som sin omgivning. Detta får till följd att temperaturförändringar påverkar bland annat immunsystemet då antikroppsbildandet är starkt temperaturberoende (Wright & Cooper 1981). Liksom sina äldre förfäder så är dagens amfibier strikt bundna till både akvatiska och terrestra miljöer till skillnad från de flesta andra tetrapoder (fyrfotade ryggradsdjur). Groddjurens hud är relativt oskyddad och för att vatten- och gasutbytet med huden ska fungera så krävs det att den hålls fuktig. Groddjuren kan både ta upp och avge vatten via huden och är därför känsliga för avdunstning. Äggen är relativt oskyddade och torkar lätt ut vilket tillsammans med ett oftast strikt akvatiskt bundet larvstadium gör att amfibiernas utbredning i olika habitat är starkt beroende på vattentillgängligheten (Hillman *et al.* 2008).

Bidragande effekter till amfibiernas nedgång

Svampsjukdomen chytridiomycos

Ett av de största erkända hoten mot grodorna är en parasitsvamp *Batrachochytrium dendrobatidis* som är på frammarsch och orsakar en sjukdom hos amfibier kallad chytridiomycos. Sjukdomen har visats leda till massdöd och populationsminskningar hos en stor rad arter av amfibier (Berger *et al*. 1998). Svampen rapporterades för första gången 1998 hos amfibier från höglänta områden i Panama och Australien (Berger *et al*. 1998, Lips 1999). Sedan dess har sjukdomen rapporterats från Nordamerika (Muths *et al.* 2003b), Sydamerika (Ron & Merino 2000, Hanselmann *et al*. 2004), Europa (Bosch *et al.* 2001, Garner *et al.* 2005), Asien (Une *et al.* 2008) och Afrika (Weldon *et al.* 2004) som orsaken bakom massdöd och populationsnedgångar hos amfibier. Skeratt *et al.* (2007) har lagt fram starka bevis för att chytridiomycos ligger bakom nedgång och i viss mån utdöende av fler än 200 amfibiearter som inte varit hotade på annat sätt. Svampsjukdomen är idag ett av de största hoten mot groddjuren jämte överexploatering och habitatförlust (Stuart *et al.* 2004).

Livscykeln hos *B. dendrobatidis* är relativt enkel (Figur 1). Smitta sker genom kontakt med vatten som innehåller zoosporer. Dessa fäster sig sedan vid huden på amfibier och växer sedan till zoosporgömmen som ger ifrån sig nya zoosporer. Zoosporerna kan sedan infektera nya värdar men även återinfektera ursprungsvärden och försvåra en pågående infektion (Berger *et al.* 2005). Zoosporerna har bevisats kunna överleva i vatten utan någon värd i minst 7 veckor (Johnson & Speare 2003). Svampen angriper områden på det yttre hudlagret (epidermis) som på vissa delar av kroppen hos amfibier är byggt av keratin, vilket hos vuxna amfibier i synnerhet utgör delar av huden som utsätts för slitage som ben, armar, tår, skrev och strupsäck och hos larver är det främst mundelar (Berger *et al.* 1998, Longcore *et al.* 1999). Symptom på smitta är bl.a. skinnömsning, sårbildning, tröghet, förlust av upprätningsreflex, onormal hållning, blödningar och hyperemi (blodansamling) i hud på tår eller buk samt blodstockning i inälvor (Daszak *et al.* 1999, Berger *et al*. 2000).



Figur 1. Livscykel för *Batrachochytrium dendrobatidis* som visar utvecklingen från zoospor till zoosporgömme. Större zoosporgömmen kan utvecklas till att bli koloniala med skiljeväggar och flera tömningsrör. Omritad efter Berger *et al.* (2005).

Berger *et al*. (1998) visade även att först när infekterade larver genomgick metamorfos och fick keratiniserad hud syntes tecken på ökad dödlighet, vilket tillsammans med avsaknaden av svampen i andra kroppsdelar visar på parasitsvampens stränga bundenhet till keratin. Infektioner av *B. dendrobatidis* är inte enbart funna hos arter inom ordningen Anura (stjärtlösa groddjur), dit grodor och paddor hör, utan även arter inom ordningen Caudata (stjärtgroddjur), dit vattensalamandrar och axoloter hör, har visats insjukna. Olika stammar av svampen har inte visats vara värdspecifika utan kan överföras mellan olika familjer och ordningar hos amfibierna (Davidson *et al.* 2003). Inom ordningen Gymnophiona (maskgroddjur) har man ännu inte funnit några smittade exemplar i naturen utan

parasitsvampen har hittills endast påträffats hos maskgroddjur i akvarier dit smittade grodor oavsiktligt introducerats (Forzán *et al.* 2008)

Anledningarna till de största dödstalen hos groddjur till följd av chytridiomycos beror troligtvis på att den förhindrar andning via huden eller osmoreglering (vattenbalans). Det är ännu inte klarlagt om svampen även avger en toxisk substans som tas upp av huden (Berger *et al.* 1998). Varför *B. dendrobatidis* har dykt upp som en patogen är ännu oklart. En existerande teori förespråkar att det rör sig om en utspridd organism och att andra faktorer som ökad virulens eller ökad känslighet hos groddjuren gjort dem mer mottagliga för infektion. En annan teori är att parasitsvampen har blivit introducerad i inhemska populationer genom inplanterade eller invasiva arter av grodor eller andra djur (Laurance *et al.* 1997, Berger *et al.* 1998). Vid studier av 17 loci på 59 olika stammar av *B. dendrobatidis* från områden runt om i världen har man hittat väldigt liten genetisk variation vilket ytterligare stödjer den mer vedertagna hypotesen om att det rör sig om en introducerad svampparasit som inte haft någon större spridning innan amfibiernas starka nedgång började dokumenteras (James *et al.* 2009).

Studier av arkiverade museiexemplar av grodor från Savannah River Site i South Carolina i USA från så tidigt som 1978 har visat att populationer infekterade av *B. dendrobatidis* inte nödvändigtvis genomgår en populationsnedgång (Daszak *et al*. 2005). I samma studie föreslås att de lokalt förekommande arterna kan vara relativt motståndskraftiga mot *B. dendrobatidis* och att hudskadorna är märkbart annorlunda än de som återfunnits hos amfibier vid fall av chytridiomycos-relaterad massdöd (Berger *et al*. 1998). Vid försök att injicera *Rana catesbeiana* (amerikansk oxgroda) med zoosporer av *B. dendrobatidis* syntes inga kliniska tecken på chytridiomycos trots svampinfektion vilket bekräftar den föreslagna idén om att vissa arter eller populationer skulle kunna vara mer resistenta mot chytridiomycos och att dessa i sin tur skulle kunna vara effektiva smittspridare (Daszak *et al.* 2004). Just *R. catesbeiana* kan ha fungerat som en viktig vektor för smittspridning på grund av den internationella handeln med arten som livsmedel och risken för att odlade populationer kan ha rymt och spridit sig (Weldon *et al.* 2004). Utbrott av chytridiomycos har hittats i odlingar av *R. catesbeiana* i Uruguay som exporterar levande grodor till andra sydamerikanska länder samt till USA (Mazzoni *et al.* 2003). När *B. dendrobatidis* påträffades i Hawaii så kopplade man spridningen av svampen till en invasiv art, *Eleutherodactylus coqui* (puertoricansk coqui, fri översättning), hemmahörande i Puerto Rico.

Weldon *et al.* (2004) har hittat zoosporgömmen av *B. dendrobatidis* som tyder på chytridiomycos hos exemplar av *Xenopus laevis* (afrikansk klogroda, Figur 2) från Sydafrikas museum i Kapstaden infångade så tidigt som 1938. Vilda exemplar av *X. laevis* visar inga kliniska tecken på insjuknande av *B. dendrobatidis* och skulle därmed kunna fungera som en lämplig vektor för att sprida sjukdomen vidare (Weldon *et al.* 2004). En hypotes om att chytridiomycos skulle härstamma från Afrika är framlagd eftersom *X. laevis* började exporteras storskaligt runt om i världen efter 1934 års upptäckt om att arten kan användas som graviditetstest (Weldon *et al.* 2004). I kontakt med urin från gravida kvinnor så induceras ägglossning hos *X. laevis* på grund av ett hormon (chorion-gonadotropin, hCG) som bildas under graviditeten (Elkan 1938, Kelley 1982).

Det pågår forskning på hur man ska lösa problemet med *B. dendrobatidis* eftersom den inte svarar på kemisk behandling med till exempel benzalkoniumklorid som vanligen används mot svampangrepp av andra typer (Mazzoni *et al.* 2003). Nichols & Lamirande (2001) har experimenterat med itraconazole som är ett kraftigt läkemedel som har en fungicid (svampdödande) effekt på en rad olika typer av svamp, och lyckats bota experimentellt infekterade individer av *Dendrobates tinctorius* (art av färggroda) och naturligt infekterade individer av *Litoria caerulea* (korallfingergroda). Itraconazole har senare även använts framgångsrikt för att bota groddjurspopulationer i fångenskap i England efter att de smittats vid introduktion av grodor som fört med sig svampen (Forzán *et al.* 2008).

Batrachochytrium dendrobatidis är starkt temperaturberoende och massdöd av groddjur har ofta skett i höglänta regnskogsområden eller under svalare årstider (Berger *et al.* 1998). Temperaturintervallet för när svampen överlever är inte helt klarlagt men den kan åtminstone överleva och växa i en temperatur mellan 6°C och 28°C (Bradley *et al.* 2002). I en studie utförd av Woodhams *et al.* (2003) på *Litoria chloris* (australiensisk rödögd trädgroda) så kunde grodorna botas från chytridiomycos genom en höjning av omgivningens temperatur och således även grodans kroppstemperatur till 37 °C. Efter en period på mindre än 16 timmar kunde grodorna vara fria från infektion och alla grodor som överlevde testades efter 9 månader när experimentet avslutades och *B. dendrobatidis* kunde inte återfinnas i någon av grodorna (Woodhams *et al.* 2003). Svampens värmekänslighet har även påvisats av Johnson *et al.* (2003) där kontrollerade laboratorietester som utfördes vid 37°C och 45°C inom 4 timmar respektive 30 minuter helt utplånade svampen. Vid samma studie påvisades att svampen inte klarar uttorkning.

Figur 2. Ett par av modellorganismen *Xenopus laevis* (afrikansk klogroda). Honan (till vänster) blir mycket större än hannen. Arten har använts som världens första graviditetstest och tros numera ha fört med sig parasitsvampen *B. dendrobatidis* från Afrika till andra kontinenter på grund av storskalig export. Foto: Tim Vickers.

Insjuknande i chytridiomycos innebär inte nödvändigtvis att värdorganismen dör. Det kan finnas en specifik känslighet mot *B. dendrobatidis* på familj-, släktes- eller artnivå och i vissa fall har sjuka groddjur tillfrisknat utan synlig behandling

(Davidson *et al.* 2003). En orsak till tillfrisknande som Becker & Harris (2010) funnit hos *Plethodon cinereus* (östlig rödryggad skogssalamander) och *Rana muscosa* (sydlig gulbent groda) är en hudbakterie, *Janthinobacterium lividum*, som skyddar mot *B. dendrobatidis* genom att den utsöndrar en metabolit som dödar svampen. I ett annat experiment infekterade man *R. muscosa* med *B. dendrobatidis* och de som först hade placerats i lösning med *J. lividum* och fått sin hud kolonialiserad av bakterien insjuknade inte i chytridiomycos, vilket däremot kontrollgruppen gjorde med följden att merparten av dessa dog. Behandling med bakterien skulle kunna vara ett möjligt skydd vid odlingar för att förhindra eventuell smittspridning på grund av rymningsrisk (Harris *et al.* 2009).

En annan studie har visat att vissa grodpopulationer inte dör av sina infektioner innan ett visst tröskelvärde i infektionsintensitet har uppnåtts (Vredenburg *et al.* 2010). När *B. dendrobatidis* först upptäcktes var både förekomsten och infektionsintensiteten liten men smittan spred sig snabbt och kom i nästan alla populationer upp till 100 % (97 % i ett fall) inom loppet av 50 dagar. Infektionsintensiteten mättes genom att man svabbade grodor och mätte antalet zoosporer. Intensiteten steg exponentiellt och först när den översteg 10000 zoosporer per svabb började hela populationer att dö ut. Genom att det finns en väntetid innan populationen börjar dö ut så kan *B. dendrobatidis* sprida sig mellan populationer utan att försvinna på grund av att värdarna hinner dö innan de tagit sig till ett annat område (Vredenburg *et al.* 2010).

Klimathot

Det finns bevis för att temperaturhöjningar av havsytvatten har orsakat klimatförändringar i tropikerna (Graham 1995). När ytvattnet avdunstar och bildar vattenånga tar den sig sedan upp i atmosfären och avger sedan värme när den kondenserar (Pounds *et al.* 1999). Denna uppvärmning har fört med sig att frekvensen av dimbildning har minskat eftersom fuktig luft måste pressas upp till högre höjd för att kylas av. Pounds *et al.* (1999) tror att en minskad förekomst av dimma under torrperioderna skulle kunna vara en orsak till att 20 av 50 tidigare förekommande grodarter i ett 30 km^2 stort undersökningsområde i Costa Rica försvann under samtida populationskollapser 1987.

Under en långtidsstudie mellan 1978 och 2004 vid Savannah River Site av Daszak *et al.* (2005) fann man att flera av de lokala grodarterna minskade i antal. Ingen massdöd kunde påvisas till följd av chytridiomycos utan det man kom fram till var att frekvensen av torrperioder hade ökat under 90-talet, troligast till följd av klimatförändringar. Detta innebar att vattennivåerna var otillräckliga för att tillåta en normal larvutveckling med följden att reproduktionen delvis eller helt uteblev. Torka verkar således vara en av de största bidragande orsakerna till nedgångar knutna till misslyckad reproduktion. Carey *et al.* (2005) har också visat på äggens känslighet för uttorkning och att långa torrperioder kan leda till att vattendrag helt torkar ut och alla äggen dör.

Att klimatförändringar skulle vara en bidragande faktor till ökad dödlighet av chytridiomycos är också en vedertagen idé. En studie utförd av Pounds *et al.* (2006) visar att massutdöenden i höglänta områden på grund av chytridiomycos ökar till följd av klimateffekter. I de låglänta områdena är det för varmt om dagen för tillväxt av *B. dendrobatidis* och i de höglänta områdena är det istället för kallt om nätterna, men som en följd av klimateffekterna så kyls luften av om dagen och värms om natten och

håller temperaturen närmare tillväxtoptimum för parasitsvampen och påskyndar sjukdomsutvecklingen (Pounds *et al.* 2006). Temperaturförändringar kan även öka grodors känslighet för sjukdomar genom att immunsystemet är temperaturreglerat (Wright & Cooper 1981).

Rohr & Madison (2003) beskriver hur groddjur vid torka samlas i stora antal för att minska vattenförlust och att detta skulle utsätta groddjuren för en högre predationsrisk. Pounds & Crump (1987) beskriver också hur predation av de grodätande flugorna *Notochaeta bufonivora* på *Atelopus varius* (harlequingroda) tenderar att öka när de under torrperioder ansamlas i större mängder vid vattenfall. Detta skulle kunna tyda på att ansamlingar av grodor eller behovet av att söka sig till vattenfall under torrperioder ökar (i enlighet med den föreslagna idén om minskad dimbildning i tropikerna) till följd av klimatförändringar (Pounds *et al*. 1999).

Studier föreslår att tidigare perioder med global uppvärmning kan ha haft en positiv inverkan på arters spridning och diversifiering. När områden värmts upp kan amfibier ha tagit sig till nya områden där de kan ha tagit nya ekologiska nischer i besittning. De få fynd av salamandrar i familjen Plethodontidae (lunglösa salamandrar) som man funnit utanför Amerika tros ha invandrat till Eurasien under en varm period i slutet av krita för mer än 100 miljoner år sedan (Vieites *et al.* 2007).

UV-B-strålning

Lizana & Pedraza (1998) utförde en studie på paddor i ett höglänt område i centrala Spanien för att se hur UV-B-strålning påverkade överlevnaden hos ägg. De paddor man undersökte var *Bufo bufo* (vanlig padda) och *Bufo calamita* (strandpadda). Ägg samlades in strax efter äggläggningen på ett djup av 20-30 cm i en bäck för *B. bufo* respektive 5-15 cm i tillfälliga dammar (vid sidan av bäcken) för *B. calamita*. De insamlade äggen förvarades 15 cm under vattnet i kar under olika typer av skydd som släppte igenom olika mängd UV-B-strålning. Man använde filter som inte släppte igenom någon UV-B-strålning, filter som blockerade 80-85 % av strålningen samt kar som stod helt öppet utan något UV-B-filter. Studien visade att överlevnaden hos *B. bufo* var starkt beroende på hur mycket UV-B-strålning äggen utsattes för. Överlevnaden hos äggen i karen utan skyddande filter var bara 16 % medan överlevnaden hos äggen med UV-B-blockerande filter var 78 %. Någon skillnad i överlevnad syntes inte hos *B. calamita* för de olika behandlingarna. Resultatet tros bero på anpassningar till arternas skilda fortplantningsmiljöer där *B. calamita* lägger äggen i mycket grundare dammar varpå äggen blir utsatta för starkare UV-B-strålning och behöver vara anpassade för att kunna tåla högre stråldoser än hos *B. bufo* där äggen vanligen skyddas av att vattenpelaren har en dämpande effekt på UV-B-strålningens genomträngningsförmåga (Lizana & Pedraza 1998).

Blaustein *et al*. (1998) har diskuterat kring varför vissa groddjursarters ägg är mer känsliga mot UV-B-strålning än andra. När UV-B-strålning genomtränger ägget bildas fotoprodukter som kan få cellen att mutera eller orsaka celldöd. Starkare selektion hos somliga arter kan ha drivit utvecklingen till mer UV-resistenta ägg som kan reparera UV-inducerade skador främst genom enzymatisk fotoreaktivering där ett enzym (fotolyas) använder ljus i det synbara spektrumet för att laga skador på DNA:t (Friedberg *et al.* 1995, Blaustein *et al.* 1998). Studier där fotolyas-aktiviteten har testats hos olika groddjur har utförts av Blaustein *et al*. (1994) och resultatet visade att den DNA-reparerande funktionen var viktig för överlevnaden av äggen hos olika

groddjur och DNA-reparationen skiljde sig mycket mellan arter och släkten. Salamandrar brukar gömma sina ägg eller lägga dem på djupt vatten, troligen för att skydda dem mot predation eller på grund av temperaturberoende effekter och får därmed även ett ökat skydd mot UV-B-strålning (Blaustein *et al.* 1994)

En svensk undersökning visade inga tecken på att UV-B-strålning skulle störa utvecklingen av ägg och larver hos *R. arvalis* (Pahkala *et al.* 2001) Larver som inte utsattes för strålning växte sig inte heller större än de UV-B-bestrålade larverna, vilket skulle kunna tyda på att det inte är energetiskt kostsamt att reparera DNA-skador orsakade av strålning.

En annan aspekt som testats är om UV-B-strålning har någon påverkan på parasitsvampen *B. dendrobatidis* men hittills har man inte sett någon större effekt av strålningen på svampens överlevnad (Johnson *et al.* 2003).

Försurning

Utsläpp av svaveldioxid (SO_2), kväveoxider (NO_x) och ammonium (NH_3) orsakar försurat regn och sänker pH-halten i stora arealer av mark och vattendrag i både Nordamerika och Europa till följd att ekosystemen rubbas (Ulrich *et al.* 1980, Farr *et al.* 2009). Antalet arter av amfibier och antalet vattendrag som hyser amfibier sjunker drastiskt i försurade områden (pH < 4). Vid lågt pH blir äggen drabbade av svampangrepp och reproduktionsframgången reduceras drastiskt. Även förhöjda halter av aluminium, ammonium och kadmium (som sammanfaller med försurning) har visats öka dödligheten hos *Rana temporaria* (vanliga groda) (Leuven *et al.* 1986). Förhöjda värden av aluminium i marken leder till att trädens rotsystem skadas och när ett nytt jämviktsläge nås så kan vegetationstypen helt ändrats till att istället bestå av exempelvis gräs och ljung (Ulrich *et al.* 1980). Om inte försurning har direkta negativa effekter på groddjuren rent fysiskt så kan de hotas indirekt av att hela ekosystem förändras och att kvaliteten hos tidigare lämpliga habitat drastiskt försämras.

Flera studier har rapporterat att inga synliga effekter på mortalitet hos groddjursägg och larver i försurade miljöer står att finna (Olsson *et al.* 1987, Muths *et al.* 2003a) Hos *R. temporaria* och *Rana arvalis* (åkergroda) hittade Olsson *et al.* (1987) inga effekter av försurning på överlevnaden hos larver. Andra studier har visat på helt motstående resultat där försurning visat sig ha en negativ effekt på överlevnaden (Harte & Hoffman 1989, Pahkala *et al.* 2001). Pahkala *et al.* (2001) fann att lågt pH (pH < 5) försämrade kläckbarheten, ökade frekvensen av avvikelser i utvecklingen och minskade tidig embryotillväxt hos *R. arvalis*.

Kemikalieutsläpp

Studier i Nordamerika har visat att kemikalier som används för att hålla vägar fria från is som vägsalt (NaCl) och andra alternativ som urea ($CO(NH_2)_2$), acetater (AcO^-) och kalciumklorid ($CaCl_2$) ger ökad dödlighet hos larver av *Rana sylvatica* (skogsgroda). Vägsalt höjer salthalten i grundvatten och vägnära ytvatten, varav det sistnämnda är ett viktigt habitat för fortplantning hos flertalet groddjur (Harless *et al.* 2011). Den högsta salthalten i vägnära våtmarker uppmäts tidigt på våren på grund av att snösmältningen tar med sig saltet ned i vattendragen. Arter som fortplantar sig tidigt på våren såsom *R. sylvatica* och *Ambystoma maculatum* (gulfläckig mullvadssalamander) blir således mest lidande och återfanns inte i de testade vägnära

våtmarkerna (Collins & Russell 2009). Vägsaltet påverkar därmed samhällsstrukturen genom att exkludera saltintoleranta arter.

Generellt sett har få studier utförts på kemikaliers påverkan på amfibier. McMahon *et al.* (2011) utförde en studie på en av de mest använda fungiciderna (svampdödande medel) i USA, chlorothalonil, och dess påverkan på amfibier i utomhusmiljö. Två arter, *Rana sphenocephala* (sydlig leopardgroda) och *Osteopilus septentrionalis* (kubansk lövgroda) utsattes för delvis den förväntade halten av ämnet i miljön där den används samt den dubbla förväntade halten av ämnet. Försöket resulterade i över 87% respektive 100% dödlighet för de två halterna. I höglänta neotropiska områden där utdöenden har skett så påträffade Daly *et al*. (2007) chlorothalonil i sådana halter som även har påvisat orsaka mortalitet i andra studier (e.g. McMahon *et al*. 2011). Dessa resultat pekar på att fungiciden därmed skulle kunna vara en bidragande faktor till nedgången hos amfibier.

En studie utförd i Taiwan föreslår att som en följd av ökande utsläpp av organiska föroreningar och jordbrukskemikalier uppströms i Kaoping- och Tungkangfloden minskar grodpopulationerna i antal (Huang *et al.* 2010). Föroreningar i form av bekämpningsmedel tros även vara den bakomliggande orsaken till de 244 grodor med missbildningar (till största delen avsaknad av händer, armar och ben) som infångades under studien.

Habitatförstörelse och fragmentering

Ett av de mest uppenbara hoten mot amfibierna är habitatförstörelse. Amfibierna blir starkt påverkade av de kalhuggna skogsområdena eller landomvandlingen från skog-, gräs- eller våtmark till produktionsskog eller odlingsmark. Stora areor i Amazonas och i synnerhet i södra Asien, Ryssland, Indonesien och Nordamerika som används för timmerproduktion hotar tillsammans med dammbyggen och schaktning en stor del av biodiversiteten när mer och mer mark blir omvandlad till monokulturer bestående av nästintill enbart en och samma art (Duellman 1999). Fragmentering av landskapet till följd av kalhuggningar isolerar arter och resulterar i små refugier av lämpligt habitat. Detta skildras i en studie utförd av Zimmerman & Bierregaard (1986) i ett reservat i Amazonas där 90 % av områdets grodarter återfanns på en area av 350 ha, eller som 500 fotbollsplaner.

De olika livshistorieegenskaperna som finns hos grodarterna gör dem mer eller mindre toleranta mot habitatförändringar. Artrikedomen hos skogslevande arter i släktet *Eleutherodactylus* visade sig i en undersökning öka med avstånd från betesmark (Pearman 1997). Kanteffekter (mestadels omgivningspåverkan som ljusgenomträngning, vindexponering, med mera) visade sig påverka artrikedomen hos *Eleutherodactylus* så långt som 1 km från kanten på betesmarken trots att kanternas påverkan på miljön brukar avta redan efter ca 5-20 m (Malcolm 1994, Ranney 1977). En del undervegetationsarter i familjen Hylidae verkade istället dra fördel av mänskliga störningar (Pearman 1997). Studier från USA visar också att patchstorleken av orörd skogsmark är av stor betydelse för *P. cinereus* och att utdöenden kan påverka förekomsten i små patcher (Kolozsvary & Swihart 1999). I samma studie föreslogs även att återkoloniseringförmågan hos arter i släktet *Rana* spelar en viktig roll. Förekomsten av grodorna sjönk logistiskt med avståndet till våtmarker vilket föreslår idén om att återkoloniseringsförmågan skulle spela en viktig roll för artens överlevnad.

Flera studier har visat att många grodor har en stor utbredning, att spridningsförmågan är viktig för populationsdynamiken och att isolering genom habitatfragmentering skulle kunna höja utdöendegraden avsevärt (Alford & Richards 1999, Funk *et al.* 2005). I ett försök där man fångade och märkte grodor av arten *Rana luteiventris* (fläckig groda) och sedan återfångade dem fann man att unga individer i flera fall spridit sig över 5 km från första fyndplatsen. Unga individer (som markerades) stannade kvar på de platser till vilka de flyttat mellan åren. Det tyder på att det är permanenta tillhåll vilket ställer krav både på patchkvalitet och habitatkonnektivitet (Funk *et al.* 2005). Isolering av metapopulationer (populationer med genetiskt utbyte) till följd av habitatfragmentering kan leda till att vissa populationer dör ut eftersom att spridningen mellan populationerna är en viktig bidragande faktor till den lokala populationsdynamiken. Genom att utbredande individer bidrar med ny genetisk variation kan de på så vis rädda delpopulationer som håller på att dö ut (Hanski 1991).

Ekologiska effekter av groddjurens försvinnande

Ekosystemen är uppbyggda genom interaktioner mellan arter. Amfibiernas livscykel gör att de är viktiga konsumenter och bytesdjur i både akvatiska och terrestra miljöer (Wells 2007). Groddjur är bra födokällor eftersom de är effektiva på att assimilera föda till ny proteinrik vävnad i jämförelse med fåglar och små däggdjur (Burton & Likens 1975). I larvstadiet kan groddjuren ändra sammansättningen av alger och detritus (dött organiskt material) i vattnet och därmed ha en viktig inverkan på primärproduktionen. Exempelvis så minskar algblomning och ansamlandet av inorganiskt sediment i vatten där det finns grodlarver (Connelly *et al.* 2008).

Studier har visat att groddjur kan fungera som nyckelarter och ha stor påverkan på artsammansättningen i småsamhällen (Wissinger *et al.* 1999). Försvinner grodorna kan det sätta igång kaskadeffekter i näringskedjan som kan innebära att sammansättningen av bland annat insektslarver och zooplankton ändras, men även primärproduktionen kan ändras indirekt genom förändringar i predation och herbivori. Många arter är beroende av groddjuren så försvinner dem så blir andra arter också påverkade, både i den mån att somliga blir vanligare men även att andra försvinner (Beard *et al.* 2003).

När samspel mellan arter försvinner så kan det få stora effekter för ekosystemen och slutligen för oss människor. Grodlarver och mygglarver tävlar om födotillgången och när amfibierna försvinner så ökar överlevnaden hos mygglarverna. Eftersom att myggor fungerar som vektorer för en rad sjukdomar inklusive malaria kan amfibiernas försvinnande sätta igång ett skede med ökad sjukdomsspridning, inte minst hos människor (Mokany & Shine 2003).

Diskussion

Att amfibierna genomgår en katastrofal nedgång står klart. Synergistiska effekter har dock bara utretts i några fall och säkerligen spelar många faktorer en roll för amfibiernas nedgång. Habitatförstörelse och svampsjukdomen chytridiomycos är de viktigaste bidragande orsakerna till amfibiernas nedgång. I synnerhet habitatförstörelse eftersom att de områden som skövlas eller görs om till åkermark i stor mån ligger i de områden som hyser absolut flest amfibiearter i världen.

Chytridiomycos är ett stort problem för amfibierna världen över och att många populationer och arter redan dött ut är ett tecken på hur allvarligt detta hot mot amfibierna är. Man kan tänka sig att de populationer som inte helt dör ut genomgår en flaskhals där resistenta individer och deras avkomma fortsätter att leva vidare. Återkolonisering av äldre habitat skulle säkerligen gå lättare om inte några av de andra faktorerna såsom habitatfragmentering, utsläpp och klimatförändringar förhindrar spridningen av grodor. På samma sätt skulle de faktorerna även kunna skydda vissa populationer från *B. dendrobatidis* genom att de redan är isolerade. Vi borde därför satsa mer på att återställa viktiga livsmiljöer för groddjuren.

En sida av klimateffekterna kan innebära att sjukdomsspridningen underlättas. När amfibierna vid torka samlas vid de få kvarvarande vattendragen så kan *B. dendrobatidis* på så vis behållas i populationen eftersom att den är i behov av låga temperaturer och vått klimat liksom sina värdar. Däremot ställer jag mig tveksam till klimatförändringarnas direkta medverkan till ett massutdöende. Att amfibiernas historia präglats av globala värmeperioder är det ingen tvekan om. Hur en värmeperiod inducerad av mänskliga utsläpp av växthusgaser skulle skilja sig från en naturligt förekommande värmeperiod på amfibiernas överlevnad verkar det råda kunskapsbrist om.

UV-B-strålningens påverkan på groddjuren verkar tvetydig. Jag hoppas att den inte kommer att vara någon större fara i framtiden med tanke på de nya forskningsresultaten som visar att den negativa trenden med minskande ozonlager håller på att vända (Angell & Free 2009). Det verkar som om vissa groddjur har en viss resistens mot UV-B-strålning och jag tror inte att strålningen kommer vara den främsta orsaken till groddjurens försvinnande. Skulle våra utsläpp av koldioxid öka så kan det däremot hända att ozonlagret börjar tunnas ut på nytt.

Försurning och kemikalieutsläpp är effekter som jag tror vi själva kan påverka mest. Genom att försöka begränsa användningen av skadliga kemikalier, eller byta ut dem mot mindre skadliga, på samma sätt som Reach-förordningen fungerar inom EU, så kanske situationen kan förbättras. Till problemet hör att det största antalet grodor finns i tropiska områden som oftast är utvecklingsländer där kemikalieanvändning i till exempel jordbruk inte är lika strikt kontrollerat som i industriländerna.

Det allra största problemet mot amfibierna är mänskliga aktiviteter. Genom att ta mer och mer land i besittning och minska habitaten för amfibierna så skriver vi under många arters dödsdomar. Även fast många amfibiearter fortfarande upptäcks idag så sker utdöenden i en mycket snabbare takt. Dit vi människor tar oss finns även risken för att vi tar med oss patogener eller främmande arter som kan ha en negativ inverkan på de endemiska arterna.

Även om många amfibier dör ut så verkar det även finnas vissa som har fördelar gentemot andra, generalister som har viss resistens mot chytridiomycos, större stresstålighet och ett brett toleransspann för olika levnadsmiljöer kan komma att bli vanligare när andra arter försvinner. Kanske kommer dessa få överlevare i en avlägsen framtid att diversifieras och ge upphov till nya arter av groddjur.

Tack
Jag vill tacka mina medstudenter Dennis Larsson, Annika Müllern-Aspegren och Charlotta Öhnfeldt som under arbetets gång gett mig återkoppling och ovärderlig vägledning i färdigställandet av denna rapport. Jag vill även tacka min handledare Katariina Kiviniemi Birgersson för all hjälp och många goda idéer under arbetets gång. Till sist vill jag tacka Virginia Gewyn och fotografen Forrest Brem som genom Public Library of Science upplåtit användandet av omslagsbilden föreställande en groda som dött utav chytridiomycos (Gewyn 2008).

Referenser
Alford RA, Richards JR. 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. Annual Review of Ecology and Systematics **30**: 133-165.

Angell JK, Free M. 2009. Ground-based observations of the slowdown in ozone decline and onset of ozone increase. Journal of Geophysical Research **114**: 1-9. D07303, doi 10.1029/2008JD010860

Arim M, Abades SR, Neill PE, Lima M, Marquet PA. 2006. Spread dynamics of invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **103**: 374-378.

Beard KH, Eschtruth AK, Vogt KA, Vogt DJ, Scatena FN. 2003. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology **19**: 607-617.

Becker MH, Harris RN. 2010. Cutaneous bacteria of the redback salamander prevent morbidity associated with a lethal disease. The Public Library of Science One **5**: e10957.

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.

Berger L, Speare R, Daszak P, Green DE, Cunningham AA, Goggin CL, Slocombe 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 of Sciences of the United States of America **95**: 9031-9036.

Berger L, Speare R, Hyatt AD. 2000. Chytrid fungi and amphibian declines: Overview, implications and future directions. I: Campbell A (red.). Declines and disappearances of Australian Frogs, ss. 23-33. Environmental Australia, Canberra.

Blaustein AR, Han BA, Relyea RA, Johnson PTJ, Buck JC, Gervasi SS, Kats LB. 2011. The complexity of amphibian population declines: Understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. Annals of the New York Academy of Science **1223**: 108-119.

Blaustein AR, Hoffman PD, Grant Hokit D, Kiesecker JM, Walls SC, Hays JB. 1994. UV-repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: A link to population declines? Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **91**: 1791-1795.

Blaustein AR, Kiesecker JM, Chivers DP, Grant Hokit D, Marco A, Belden LK, Hatch A. 1998. Effects of ultraviolet radiation on amphibians: Field experiments. American Zoologist **38**: 799-812.

Bosch J, Martínez-Solano I, García-París M. 2001. 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.
Bradley GA, Rosen PC, Sredl MJ, Jones TR, Longcore JE. 2002. Chytridiomycosis in native Arizona frogs. Journal of Wildlife Diseases **38**: 206-212.
Burton TM, Likens GE. 1975. Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. Ecology **56**: 1068-1080.
Carey C, Corn PS, Jones MS, Livo LJ, Muths E, Loeffler CW. 2005. Factors limiting the recovery in Boreal Toads (*Bufo b. boreas*). I: Michael L (red.). Amphibian declines: the conservation status of United States species, ss. 222-236. University of California Press, Berkeley.
Carroll RL. 2001. The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. Journal of Paleontology **75**: 1202-1213.
Collins SJ, Russell RW. 2009. Toxicity of road salt to Nova Scotia amphibians. Environmental Pollution **157**: 320-324.
Connelly S, Pringle CM, Bixby RJ, Brenes R, Whiles MR, Lips KR, Kilham S, Huryn AD. 2008. Changes in stream primary producer communities resulting from large-scale catastrophic amphibian declines: Can small-scale experiments predict effects of tadpole loss?. Ecosystems **11**: 1262-1276.
Daly GL, Lei YD, Teixeira C, Muir DCG, Castillo LE, Wania F. 2007. Accumulation of current-use pesticides in neotropical montane forests. Environmental Science and Technology **41**: 1118-1123.
Daszak P, Berger L, Cunningham AA, Hyatt AD, Green DE, Speare R. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. Emerging Infectious Diseases **5**: 735-748.
Daszak P, Scott DE, Kilpatrick AM, Faggioni C, Gibbons JW, Porter D. 2005. Amphibian population declines at Savannah River Site are linked to climate not chytridiomycosis. Ecology **86**: 3232-3237.
Daszak P, Strieby A, Cunningham AA, Longcore JE, Brown C, Porter D. 2004. Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. Herpetological Journal **14**: 201-207.
Davidson EW, Parris M, Collins JP, Longcore JE, Pessier AP, Brunner J. 2003. Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum*). Copeia 2003: 601-607.
Duellman WF (red.). 1999. Patterns of distribution of amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
Elkan ER. 1938. The Xenopus pregnancy test. The British Medical Journal **4067**: 1253-1257.
Farr C, Skousen J, Edwards P, Connolly S, Sencindiver J. 2009. Acid soil indicators in forest soils of the Cherry River Watershed, West Virginia. Environ Monit Assess **158**: 343-353.
Forzán MJ, Gunn H, Scott P. 2008. Chytridiomycosis in an aquarium collection of frogs: Diagnosis, treatment, and control. Journal of Zoo and Wildlife Medicine **39**: 406-411.
Friedberg EC, Walker GC, Siede W. 1995. DNA repair and mutagenesis. ASM Press, Washington.

Funk WC, Greene AE, Corn PS, Allendorf FW. 2005. High dispersal in a frog species suggests that it is vulnerable to habitat fragmentation. Biology Letters **1**: 13-16.
Garner TWJ, Walker S, Bosch J, Hyatt AD, Cunningham AA, Fisher MC. 2005. Chytrid fungus in Europe. Emerging Infectious Diseases **11**: 1639-1641.
Gewyn V. 2008. Riders of a modern-day ark. Public Library of Science Biology, doi 10.1371/journal.pbio.0060024.
Graham NE. 1995. Simulation of recent global temperature trends. Science **267**: 666-671.
Greer AL, Berrill M, Wilson PJ. 2005. Five amphibian mortality events associated with ranavirus infection in south central Ontario, Canada. Diseases of Aquatic Organisms **67**: 9-14.
Griffiths RA. 1991. Competition bewteen common frog, *Rana temporaria*, natterjack toad, *Bufo calamita*, tadpoles: The effect of competitor density and interaction level on tadpole development. Oikos **61**: 187-196.
Hanselmann R, Rodríguez A, Lampo M, Fajardo-Ramos L, Aguirre AA, Kilpatrick AM, Rodrígues JP, Daszak P. 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. Biological Conservation **120**: 115-119.
Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. Biological Journal of the Linnean Society **42**: 17-38.
Harless ML, Huckins CJ, Grant JB, Pypker TG. 2011. Effects of six chemical deicers on larval Wood Frogs (*Rana sylvatica*). Environmental Toxicology and Chemistry, doi 10.1002/etc.544.
Harris RN, Brucker RM, Walke JB, Becker MH, Schwantes CR, Flaherty DC, Lam BA, Woodhams DC, Briggs CJ, Vredenburg VT, Minbiole KPC. 2009. Skin microbes on frogs prevent morbidity and mortality caused by a lethal skin fungus. Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology **3**: 818-824.
Harte J, Hoffman E. 1989. Possible effects of acidic deposition on a Rocky Mountain population of the Tiger Salamander *Ambystoma tigrinum*. Conservation Biology **3**: 149-158.
Hecnar SJ, M'Closkey RT. 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. Biological Conservation **79**: 123-131.
Hillman SS, Withers PC, Drewes RC, Hillyard SD. 2008. Ecological and environmental physiology of amphibians. Oxford University Press, Oxford.
Huang D-J, Chiu Y-W, Chen C-M, Huang K-H, Wang S-Y. 2010. Prevalence of malformed frogs in Kaoping and Tungkang river basins of southern Taiwan. Journal of Environmental Biology **31**: 335-341.
IUCN. 2008. 2008 IUCN Red List summary statistics. WWW-dokument 2009-01-16: http://cmsdata.iucn.org/downloads/2008rl_stats_tables_all.xls Hämtad: 2011-04-22
Jablonski D. 1995. In extinction rates. Oxford University Press, Oxford.
James TY, Litvintseva AP, Vilgalys R, Morgan JAT, Taylor JW, Fisher MC, Berger L, Weldon C, du Preez L, Longcore JE. 2009. Rapid global expansion of the fungal disease chytridiomycosis into declining and healthy amphibian populations. Public Library of Science Pathogens **5**: e1000458.
Johnson ML, Berger L, Philips L, Speare R. 2003. Fungicidal effects of chemical disinfectants, UV-light, dessication and heat on the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis.* Diseases of Aquatic Organisms **57**: 255-260.

Johnson ML, Speare R. 2003. Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: Quarantine and disease control implications. Emerging Infectious Diseases **9**: 922-925.
Kelley DB. 1982. Female sex behaviours in the South African Clawed Frog, *Xenopus laevis*: Gonadotropin-releasing, gonadotropic and steroid hormones. Hormones and Behavior **16**: 158-174.
Kolozsvary MB, Swihart RK. 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. Canadian Journal of Zoology **77**: 1288-1299.
Laurance WF, McDonald KR, Speare R. 1997. In defence of the epidemic disease hypothesis. Conservation Biology **11**: 1030-1034.
Leuven RSEW, den Hartog C, Christiaans MMC, Heijligers WHC. 1986. Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. Experientia **42**: 495-503.
Lips KR. 1999. Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in Western Panama. Conservation Biology **13**: 117-125.
Longcore JE, Pessier AP, Nichols DK. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. Mycologia **91**: 219-227.
Malcolm JR. 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. Ecology **75**: 2438-2445.
Mazzoni R, Cunningham AC, Daszak P, Apolo A, Perdomo E, Speranza G. 2003. Emerging pathogen of wild amphibians in frogs (*Rana catesbeiana*) farmed for international trade. Emerging Infectious Diseases **9**: 995-998.
McCallum ML. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. Journal of Herpetology **41**: 483-491.
McMahon T, Halstead N, Johnson S, Raffel TR, Romansic JM, Crumrine PW, Boughton RK, Martin LB, Rohr JR. 2011. The fungicide chlorothalonil is nonlinearly associated with corticosterone levels, immunity, and mortality in amphibians. Environmental Health Perspectives, doi 10.1289/ehp.1002956
Mokany A, Shine R. 2003. Competition between tadpoles and mosquito larvae. Oecologia **135**: 615-620.
Muths E, Campbell DH, Corn PS. 2003a. Hatching success in salamanders and chorus frogs at two sites in Colorado, USA: Effects of acidic deposition and climate. Amphibia-Reptilia **24**: 27-36.
Muths E, Corn PS, Pessier AP, Green DE. 2003b. Evidence for disease-related amphibian decline in Colorado. Biological Conservation **110**: 357-365.
Nichols DK, Lamirande EW. 2001. Succesful treatment of chytridiomycosis. Froglog **46**: 1.
Olsson M, Hogstrand C, Dahlberg A, Berglind S-Å. 1987. Acid-shock, aluminium, and presence of *Sphagnum aurantiacum*: Effects on embryological development in the Common Frog, *Rana temporaria* and the Moor Frog, *Rana arvalis*. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology **39**: 37-44.
Pahkala M, Laurila A, Björn LO, Merilä J. 2001. Effects of ultraviolet-B radiation and pH on early development of the moor frog *Rana arvalis*. Journal of Applied Ecology **38**: 628-636.
Pearman PB. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. Conservation Biology **11**: 1211-1225.
Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron SR, Sánchez-

Azofeifa GA, Still CJ, Young BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. Nature **439**: 161-167.
Pounds JA, Crump ML. 1987. Harlequin Frogs along a tropical mountane stream: Aggregation and the risk of predation by frog-eating flies. Biotropica **19**: 306-309.
Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature **398**: 611-615.
Ranney JA. 1977. Forest-island edges – their structure, development and importance to regional forest ecosystem dynamics. EDFB/IBP-77/1. Oak Ridge National Laboratory, Tennesse.
Raup DM, Sepkoski JJ. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science **215**: 1501-1502.
Rohr JR, Madison DM. 2003. Dryness increases predation risk in efts: Support for an amphibian decline hypothesis. Oecologia **135**: 657-664.
Ron SR, Merino A. 2000. Amphibian declines in Ecuador: Overview and first report of chytridiomycosis from South America. Froglog **42**: 2-3.
Skeratt LF, Berger L, Speare R, Cashins S, McDonald KR, Phillott AD, Hines HB, Kenyon N. 2007. Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. EcoHealth **4**: 125-134.
Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL, Waller RW. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science **306**: 1783-1786.
Ulrich B, Mayer R, Khanna PK. 1980. Chemical changes due to acid precipitation in a loess-derived soil in Central Europe. Soil Science **130**: 193-199.
Une Y, Kadekaru S, Tamukai K, Goka K, Kuroki T. 2008. First report of spontaneous chytridiomycosis in frogs in Asia. Diseases of Aquatic Organisms **82**: 157-160.
Vieites DR, Min M-S, Wake DB. 2007. Rapid diversification and dispersal during periods of global warming by plethodontid salamanders. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **104**: 19903-19907.
Vredenburg VT, Knapp RA, Tunstall TS, Briggs CJ. 2010. Dynamics of an emerging disease drive large-scale amphibian population extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **107**: 9689-9694.
Wake DB, Vredenburg VT. 2008. Are we in the midst of a sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **105**: 11466-11473.
Wells KD (red.). 2007. The ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press, Chicago.
Weldon C, du Preez LH, Hyatt AD, Muller R, Speare R. 2004. Origin of the amphibian chytrid fungus. Emerging Infectious Diseases **10**: 2100-2105.
Wissinger SA, Whiteman HH, Sparks GB, Rouse GL, Brown WS. 1999. Foraging trade-offs along a predator-permanence gradient in subalpine wetlands. Ecology **80**: 2102-2116.
Woodhams DC, Alford RA, Marantelli G. 2003. Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. Diseases of Aquatic Organisms **55**: 65-67.
Wright RK, Cooper EL. 1981. Temperature effects on ectotherm immune response. Developmental and Comparative Immunology **5**: 117-122.
Zimmerman BL, Bierregaard RO. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. Journal of Biogeography **13**: 133-143.