

Zie discussies, statistieken en auteursprofielen voor deze publicatie op: <https://www.researchgate.net/publication/264194259>

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus* (Anura: Dendrobatidae), een gifkikker die endemisch is in Brazilië

Artikel in *Phyllomedusa Journal of Herpetology* - December 2012

DOI: 10.11606/issn.2316-9079.v11i2p95-115

CITATIES

23

LEEST

4.604

2 auteurs, waaronder:



[Marinus Steven Hoogmoed](#)

Emilio Goeldi Museum van Pará - MPEG Belém Pará Brazil

203 PUBLICATIES 4.486 CITATIES

ZIE PROFIEL

Sommige auteurs van deze publicatie werken ook aan deze gerelateerde projecten:



Systematiek van Rhabdiasidae, parasitaire nematoden van amfibieën en reptielen in het Eastern Amazon [View-project](#)



Opmerkingen over de gewervelde dieren in het noorden van Para, Brazilië: een vergeten onderdeel van het Guiana Region [View-project](#)

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus* (Anura: Dendrobatidae), een gifkikker endemisch in Brazilië

Marinus S. Hoogmoed and Teresa C. S. Avila-Pires

Museu Paraense Emílio Goeldi, Caixa Postal 399, 66017-970, Belém, PA, Brazilië. E-mails: marinus@museu-goeldi.br, avilapires@museu-goeldi.br.

Abstract

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus* (Anura: Dendrobatidae), een gifkikker die endemisch is in Brazilië. We bestudeerden de verschillende kleurvormen van *Dendrobates galactonotus* die voorkomen in het verspreidingsgebied tussen de Amazone en de Tapajós rivieren, in de Braziliaanse staten Pará, Maranhão, het noorden van Mato Grosso en het noorden van Tocantins. Dorsale kleuring varieert van zwart tot lichtblauw en van rood via oranje tot geel, crème en wit, met of zonder zwarte vlekken of vermiculaties. De meeste exemplaren zijn aan de onderkant uniform zwart, maar in sommige populaties is de kleur van de rug het ventrale oppervlak binnengedrongen en is het zwart teruggebracht tot kleine gebieden op het zitvlak en onder de dijen. We konden geen volledig witte populaties vinden, een kleurvariant die in gevangenschap aanwezig is en bekend staat als "Moonshine". Er kon geen regelmaat in de verdeling van het kleurpatroon worden onderscheiden; de meeste plaatsen hebben oranje gekleurde populaties, maar er zijn andere kleurvarianten tussen gestrooid. Populaties zijn uniform en vertonen slechts één kleur, hoewel het aantal zwarte elementen op de achterkant kan variëren. Bedreigingen voor deze soort zijn ontbossing, versnippering van leefgebieden, hydro-elektrische projecten (reeds functionerend, in aanbouw of gepland), goudwinning en mogelijk illegale internationale handel.

Hoewel deze soort wijdverbreid is in terraria in Europa, de Verenigde Staten en Japan, zijn al deze exemplaren afkomstig van illegale export. Genetisch onderzoek om te proberen een verband te leggen tussen kleurpatroon en genetische samenstelling van populaties is aan de gang.

Trefwoorden: Amazonewoud, kleuring, leefgebied, handel in huisdieren, bedreigingen, zoögeografie.

Overzicht

Inventarisatie van chromatisch polymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus* (Anura: Dendrobatidae), een giftige kikker endemisch in Brazilië. We bestudeerden de verschillende kleurpatronen in *Dendrobates galactonotus* gevonden in het verspreidingsgebied tussen de Amazone en de Tapajós rivieren, in de Braziliaanse staten Pará, Maranhão, het noorden van Mato Grosso en het noorden van Mato Grosso.

Ontvangen 5 oktober 2012.

Aanvaard 3 december 2012.

Gedistribueerd december 2012.

Tocantins. De kleur van de rug varieert van zwart tot lichtblauw en van rood, via oranje, tot geel, crème en wit, met of zonder zwarte vlekken of vermiculaties. De meeste exemplaren hebben een uniforme zwarte buik, maar in sommige populaties strekt de kleur van de rug zich ventraal uit en is het zwart beperkt tot kleine gebieden in het achterste gebied en onder de dijen. We hebben geen populatie gevonden met volledig blanke individuen, een variant die in gevangenschap aanwezig is en bekend staat als "Moonshine". Er werd geen regelmaat in de verdeling van kleurpatronen opgemerkt; oranje populaties overheersen, maar vormen een mozaïek met populaties van andere kleuren. Populaties zijn uniform van kleur, hoewel de hoeveelheid zwart op de achterkant kan variëren. Tot de bedreigingen voor deze soort behoren ontbossing, versnippering van leefgebieden, waterkrachtcentrales (reeds gebouwd, in aanbouw of gepland), goudwinning en mogelijk internationale illegale handel. Hoewel de soort wijdverbreid is in terraria in Europa, de Verenigde Staten en Japan, zijn al deze exemplaren afkomstig van illegale export. Er zijn moleculaire studies aan de gang om kleurpatronen te correleren met de genetische variatie van populaties.

Trefwoorden: bedreigingen, kleuren, Amazonewoud, leefgebied, dierenhandel, zoögeografie.

Invoering

Het geslacht *Dendrobates* en verschillende andere dendrobatidenkikkers, die voorkomen in Noord-Zuid-Amerika en lager Midden-Amerika, staan bekend om hun grote variatie in kleur en kleurpatroon, vooral in *D. tinctorius* (Cuvier 1797) uit het Guyana-gebied (Hoogmoed 1971a, b), Silverstone 1975, Noonan en Gaucher 2006, Wollenberg *et al.* 2006, 2008, Wagner 2008, Born *et al.* 2010), *Oophaga pumilio* (Schmidt 1857) (Myers en Daly 1983, Rudh *et al.* 2011), en in mindere mate in *Ameerega trivittata* (Spix 1824);

(Hoogmoed 1971a, b). Van *D. galactonotus* Van Steindachner, 1864 uit het oostelijke Amazone-Brazilië is bekend dat het kleurpolymorfisme vertoont, maar er is niets bekend over de verspreiding van de morphs in de natuur.

Steindachner (1864) beschreef *Dendrobates galactonotus* in de synoniemen van *Dendrobates tinctorius*, gebaseerd op een exemplaar uit "Rio do Muria bei Sitio do S. Pedro Gurçãõ, nördlich von Vigia zur Freguezia" (= Rio [do] Muria bij het kleine landgoed van Mister Pedro Gurçãõ, ten noorden van Vigia richting Freguezia), waar het op 17 februari 1835 was verzameld.

Natterer geweest (zie hieronder). In de lijst met synoniemen noemt Steindachner (1864) "*Den drobates galactonotus* Fitz. Tschudi, Mus. Vind.", de eerste keer dat deze naam in een publicatie werd gebruikt. Silverstone (1975) interpreteerde dit als Steindachner (1864) die de naam aan Fitzinger toeschreef. Frost (2011) volgde Silverstone (1975) in deze interpretatie. Naar onze mening heeft Steindachner (1864) echter alleen die personen vermeld die eerder de naam *Dendrobates galactonotus* hadden gebruikt. In dit geval gebruikten zowel Fitzinger als Tschudi deze naam blijkbaar (Fitzinger [1843] en Tschudi [1838] noemden de naam niet, maar misschien vermeldden ze die alleen op het bij het exemplaar gevoegde etiket) maar omdat ze blijkbaar geen gepubliceerde omschrijving, de naam die ze gebruiken is niet geldig en is een *nomen nudum*.

Naar onze mening impliceerde Steindachner (1864) dat de naam was bedacht door Johann Natterer, door te stellen dat het grootste Braziliaanse exemplaar in het Weense museum werd bestempeld als *Dendrobates galactonotus* en dat Joh. Natterer liet er korte kleurnotities op. Daarom is Steindachner, niet Natterer, verantwoordelijk voor het publiceren van de naam en de beschrijving en volgens de regels van ICZN Steindachner, 1864 is de auteur van deze naam.

Boulenger (1913) beschreef *Dendrobates paraensis* aan de hand van acht exemplaren uit 'Para', wat kan betekenen dat ze uit Belém kwamen, verscheept vanuit Belém of uit de provincie Pará. Bokermann (1962) was van mening dat de typeplaats waarschijnlijk Belém (de stad) was.

Het karakter dat *D. paraensis* onderscheidt van *D. tinctorius* volgens Boulenger, afgezien van de tarsale tuberkel, zou de veel grotere schijven van de vingers zijn, een seksueel dimorf karakter waarvan we nu weten dat het een eigenschap is van mannen in zowel *D.*

tinctorius als *D. galactonotus*. Sommige exemplaren werden beschreven als zwart met de bovenste delen (behalve voorpoten en voeten) uniform grijsachtig of geelachtig wit (geel in het leven?), in andere overheerste het zwart, met het wit beperkt tot de bovenoppervlakken van het hoofd en tot min of meer minder samenvloeiende vlekken op de rug, terwijl de overige exemplaren tussen de twee uitersten in zouden liggen (Boulenger 1913). Drie van deze exemplaren werden door Boulenger (1882) vermeld als Var. B van *Dendrobates tinctorius*. De naam werd door Silverstone (1975) synoniem gemaakt met *D. galactonotus*.

Omdat deze soort variabel is en het holotype (NMW 19189) in deplorabele staat verkeert, lijkt het nuttig om de oorspronkelijke beschrijving te herhalen en er een Engelse vertaling van te geven: "31" long,.....; het was zwart in het leven met een gedeeltelijk gegomde gele kroon, nek en rug. Deze grote gele dorsale vlek is door een smalle zwarte langslin, plaatselijk onderbroken en gekarteld aan de rand, verdeeld in 2 redelijk gelijke zijhelften, die ook hier en daar dwarse zijtakken uitstraalt (namelijk op het voorhoofd en op de rug, tussen de wortels van de voorpoten), en is bedekt met zeer fijne zwarte stippen, althans op het geestexemplaar. Dit exemplaar vertoont enige gelijkenis met dat van *D. Bibr.* getoond Var.

Cocteani, maar zonder de witte vlekken aan de zijanten van het lichaam en op de kuit; de snuit wordt vooraan dwars ondersteund, het achterste uiteinde is 1 1/3 keer zo lang als het lichaam"

[= "31" lang.....; in het leven was het zwart met een gedeeltelijk rubbergele bovenkant van hoofd, nek en rug. Deze grote gele dorsale vlek is aan elke kant in 2 bijna gelijke delen verdeeld door een smalle zwarte lengtelijn, op sommige plaatsen onderbroken en met zijlijnen (op het hoofd en op de rug tussen de voorpoten), en, althans in de alcohol-bewaarde exemplaar, met veel kleine zwarte puntjes. Dit exemplaar lijkt min of meer op de Var. *Cocteani* die werd getoond door *D. Bibr.*, maar de witte vlekken op de flanken en op de kuit van het been ontbreken; de snuit is vooraan in dwarsrichting afgeknot, het achterbeen is 1/3 langer dan het lichaam"].

Silverstone (1975) reproduceerde alleen het eerste deel van deze gedetailleerde beschrijving, maar hij leverde een gedetailleerde tekening van het patroon op de achterkant van het holotype die goed overeenkomt met de beschrijving van Natterer (hierboven) in Steindachner (1864). Toen de senior auteur het holotype in 2006 in Wenen onderzocht, was dit dorsale patroon helaas niet meer herkenbaar. Natterer in Steindachner (1864) gaf geen gegevens over de kleur van de onderkant van het holotype, maar in 2006 was de buik zwart met enkele lichtere gebieden, hoewel het niet duidelijk was of het kleurvlakken of geschaafde gebieden waren, veroorzaakt door de lengte. tijd in conserveermiddel.

Lutz & Kloss (1952) gebruikten ten onrechte de naam *Dendrobates galactonotus* voor exemplaren van *D. tinctorius* uit Suriname en Guyana.

Ze baseerden het gebruik van deze naam op identificatie van het materiaal door ER Dunn; deze records moeten dus niet verder worden beschouwd.

Vences *et al.* (2003) vonden moleculaire verschillen tussen *D. galactonotus* en andere grote soorten *Dendrobates*, en vonden dat het genetisch dichter bij enkele kleine Amazone-gifkikkers zoals *D. castaneoticus* stond.

Caldwell en Myers, 1990 (Lötters 2003), maar deze auteurs namen een voorzichtig standpunt in over deze verrassende vondst ("het moet voorzichtig worden geïnterpreteerd totdat er meer sequentiegegevens voor deze soort beschikbaar komen"), en brachten geen nomenclatuurwijzigingen aan. Grant *et al.* (2006), alleen gebaseerd op moleculaire gegevens, heeft het geslacht opgericht

Adelphobates voor *D. galactonotus*, de sympatrische, veel kleinere *D. castaneoticus*, en twee andere kleine soorten, hoewel uit verschillende commentaren duidelijk is dat ze de discrepantie beseften tussen de resultaten van moleculaire en morfologische karaktergegevens ("... het voorkomen van *galacto notus* in deze clade is onverwacht, omdat zijn morfologie weinig deelt met de kleine *castaneoticus* en *quinquevittatus*") binnen dit nieuwe geslacht. Poelman (2006) leverde een gefundeerde kritiek op de splitsing van *Dendrobates*

in vier geslachten die alleen kunnen worden gescheiden op basis van moleculaire gegevens. Santos *et al.* (2009) accepteerden de splitsing van *Dendrobates*, zoals voorgesteld door Grant *et al.*, *niet.* (2006) en beschouwden *Adelphobates* opnieuw (en andere geslachten voorgesteld door Grant *et al.* [2006]) als onderdeel van *Dendrobates*. Rodrigues *et al.* (2011) beschreef de chromosomen van vijf soorten Braziliaanse giffikkers, waaronder *D. galactonotus*

uit een onbekende plaats. Karyotypen van *Adelphobates* en *Dendrobates* lijken sterk op elkaar ($2n = 18$), en de chromosoommorfologie lijkt ook erg op elkaar. Het chromosoomnummer scheidt dus *Adelphobates* niet

en *Dendrobates* ook niet. Geen aanvaardbare morfologische diagnose maakt herkenning van leden van het voorgestelde geslacht *Adelphobates* mogelijk. Omdat we er niet van overtuigd zijn dat *Adelphobates* een natuurlijke entiteit is, geven we er op basis van externe morfologie de voorkeur aan om *D. galactonotus* verder te behandelen als een lid van het geslacht *Dendrobates* (Santos *et al.* 2009). *D. galacto notus* komt in veel karakters overeen met soorten van de *D. tinctorius*-groep (groot formaat, habitus, geslachtsdimorfisme [mannetjes met grotere schijven op de vingers van de hand dan vrouwtjes], voortplanting [mannetjes met maximaal twee kikkervisjes op de rug, geen ouderlijke voeding van kikkervisjes], gladde huid).

In dit artikel geven we een gedetailleerde beschrijving van het verspreidingsgebied van *Dendrobates galactonotus* en zijn bekende kleurvarianten, beschrijven we de kleurvarianten die in de natuur bekend zijn, geven we informatie over zijn leefgebied en gaan we in op de mogelijke bedreigingen voor de soort.

Materiaal en methoden

Materiaal werd verzameld in het veld tijdens verschillende expedities naar gebieden in Pará, Brazilië, wandelpaden in terra firme bos, verstoorde gebieden, cerrado en landbouwvelden. Veldwerk door ons dat gegevens opleverde over *Dendrobates galactonotus*, is uitgevoerd in Caxiuana in vijf perioden (22-X/19-XI-1992, 14/19-I-1993, 8/29-VII-1993, 10-4-1995 en 23-09-2012, in Paragominas (30-VI/15-VII-1994), in São Felix do Xingu (21-I/7-III-1999).), in Barcarena (8-XII 2002 en 28/29-2012), in Serra das Andorinhas (21-X/4-XI-2011), en in de regio van Vigia (10/11-III-2012) . . .

We gebruikten verder gegevens van materiaal dat door anderen is verzameld, voornamelijk aanwezig in de collectie van het Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazilië (MPEG), maar ook in de herpetologiecollectie van de Federale Universiteit van Maranhão, Brazilië (HUFMA), in Museum van de zoölogie "Prof. Adão José Cardoso" van de Staatsuniversiteit van Campinas, São Paulo, Brazilië (ZUEC), en in de collectie van Célio FB

Haddad, UNESP [Paulist State University], Rio Claro, São Paulo, Brazilië (CFBH).

Tenslotte hebben we uit de literatuur gegevens verkregen over de verspreiding en bekende kleurvarianten.

De kleur van door ons verzamelde specimens is vóór euthanasie beschreven met behulp van de door Smithe (1975) verstrekte kleurcodes (namen en nummers). Specimens werden op een standaardmanier gefotografeerd vóór weefselverzameling en -conservering, om het patroon van het dorsum en de benen en meer recentelijk ook de ventrale delen te tonen. Door ons verzamelde exemplaren zijn gedeponneerd in de herpetologische collectie van MPEG. De kleur van het dorsum in leven van geconserveerde exemplaren kan niet betrouwbaar worden bepaald en het is alleen mogelijk om voor geconserveerd materiaal aan te geven of de rug licht of donker is, en met of zonder zwarte vlekken in het lichtere deel van de rug.

Ook werden foto's van al dan niet verzamelde exemplaren gebruikt door collega's en werden kleurbeschrijvingen gemaakt aan de hand van foto's die op de computer werden waargenomen. In sommige gevallen gebruikt

gepubliceerde foto's indien vergezeld van locatiegegevens. Het beschrijven van kleur met behulp van dia's en kleurenfoto's moet echter met zorg gebeuren, omdat de kleur kan verschillen op basis van de lichtomstandigheden, het type flits dat wordt gebruikt, het type camera dat wordt gebruikt en het afdrukproces. In één geval leek een oranje exemplaar (MPEG 34620) dat tegelijkertijd door verschillende camera's was gefotografeerd, oranje op foto's die met de ene camera waren gemaakt en meestal geel op die van de andere camera.

Een ander exemplaar (MPEG 23771) in een serie foto's bleek een crèmekleurige achterkant te hebben, terwijl het op sommige foto's die 10 minuten later met dezelfde camera werden genomen, lichtblauw leek.

De kaarten met de verdeling van kleurpatronen zijn gemaakt met het programma ArcMap.

Alle plaatsen die worden gebruikt voor het maken van de verspreidingskaart zijn gegeoreferent. Om voor de hand liggende redenen (gevaar voor illegaal verzamelen van specimens) publiceren we de coördinaten van plaatsen niet. Slechts vier locaties voor materiaal in de MPEG-collectie (zonder aanduiding van kleur in het leven) konden niet worden gegeoreferent en werden niet gebruikt.

Ze bevinden zich echter in gebieden waar ander materiaal kan worden gegeoreferent, dus het ontbreken van deze informatie verandert het algemene distributiepatroon niet. We gebruikten één plaats die niet was gegeoreferent, gebaseerd op dia's van levende dieren en noteerden dit als 'bij benadering'. De bijlage I met het bestudeerde materiaal is opgedeeld in drie delen: een deel met bestudeerde exemplaren, een deel met plaatsen uit de literatuur en internet, en een laatste deel met plaatsen op basis van kleurenfoto's en persoonlijke communicatie. Sterretjes in bestudeerd materiaal geven populaties aan waarvoor kleurenfoto's of beschrijvingen beschikbaar waren.

Sterretjes bij referenties geven aan dat de referenties kleurenfoto's tonen.

Resultaten

Verdeling

Dendrobates galactonotus is een endemische soort in het Amazonegebied van Brazilië, waarvan alleen bekend is dat

komen ten zuiden van de Amazone-rivier voor, voornamelijk in Pará tussen de Tapajós-rivier (Santarém en Itaituba) en de Teles Pires-rivier in het westen en de Atlantische kust in het oosten, ten zuiden tot het uiterste noorden van Mato Grosso en het noorden van Tocantins, en oostelijk tot São Luis in Maranhão (Barreto *et al.* 2011), op hoogten tussen zeeniveau (Belém, Vigia, São Luis) en 355 m (Serra das Andorinhas) en tot ongeveer 600 m in Serra de Carajás (Figuur 1). De verspreiding ervan valt volledig in de gebieden van Belém, Xingu en Tapajós met endemisme (Silva *et al.* 2005). De kaarten van Silverstone (1975), Noonan en Wray (2006) en Rodrigues *et al.* (2010) zijn onvolledig en missen westelijke, zuidelijke en oostelijke delen van het momenteel bekende bereik.

De kaart van Roberts *et al.* (2006) is vollediger in het zuidelijke deel, maar mist ook het oostelijke deel van het bereik. De korte omschrijving van het assortiment door Frost (2011) geeft niet het juiste assortiment weer. Onze kaart met bekende punten van voorkomen laat duidelijk zien dat de verspreiding relatief continu is in het aangegeven gebied en dat gebieden die geen plaatsen lijken te hebben, te weinig zijn verzameld vanwege de moeilijke toegang. In het zuiden grenst de verspreiding aan de Cerrado en in het uiterste oosten (São Luis, Maranhão) de Caatinga.

Verwarring over de verspreiding van *D. galactonotus* werd veroorzaakt doordat een vroege versie van de IUCN-verspreidingskaart een gebied ten noorden van de Amazone omvatte. Deze fout was mogelijk het gevolg van een grote zending *D. tinctorius* en *D. galactonotus* in beslag genomen op Guarulhos Airport in São Paulo, in 1999, die vermoedelijk afkomstig was uit de "Alto Rio Trombetas, PA" (Pistoni en Toledo 2010). Hoewel *D. tinctorius* in dat gebied voorkomt (Avila-Pires *et al.* 2010), is *D. galactonotus* nooit gevonden ten noorden van de Amazone-rivier. Lotters *et al.* (2007) en Overkamp (2009) kopieerden deze foutieve IUCN-kaart, wat suggereert dat *D. galactonotus* beperkt zou zijn tot vijf geïsoleerde gebieden en ook ten noorden van de Amazone zou voorkomen. Deze foutieve IUCN-kaart is inmiddels vervangen door een kaart die gebieden ten noorden van de Amazone correct uitsluit en een beter, maar toch

onvolledig, beeld van de verdeling (Rodrigues *et al.* 2010).

Hermann (2006) stelde dat *D. galactonotus* komt alleen voor langs de Tapajós-rivier tot de kruising met de Amazone-rivier. Deze verdeling wordt sterk onderschat en is waarschijnlijk het gevolg van een onjuiste vertaling van het door Silverstone (1975) aangegeven gebied.

Silverstone (1975) noemde de plaats Araguaina (ten onrechte als "Araguainago") in het noorden van Goiás, maar in 1989 werd het noordelijke deel van Goiás de nieuwe staat Tocantins en als gevolg van deze politieke verandering komt de soort niet meer voor in het huidige -dag staat Goiás. Baas en Peper (2010) noemden Goiás ten onrechte als onderdeel van de verspreiding van *D. galactonotus*, maar deze fout was hoogstwaarschijnlijk gebaseerd op de oude literatuurgegevens.

Duellman (1999) beschouwde deze soort als een van de vijf kikkers die endemisch zijn in het oostelijke deel van zijn Amazone-Guiana-regio.

Caldwell en Araujo (2005) leverden een ruwe inventaris op van de anurofauna van twee plaatsen (Curuá-Una en (lagere) Xingu-rivieren, beide in Pará) ten zuiden van de Amazone-rivier binnen het bereik van *Dendrobates galactonotus*. Ze hebben deze soort niet gevonden, hoewel ze wel een populatie van *Adelphobates castaneoticus* tegenkwamen (Caldwell en Myers 1990). De soort kan in die plaatsen afwezig zijn, hoewel bekend is dat ze dicht bij hun (lagere) Rio Xingu-plaats (in Brasil Novo, en in het Belo Monte-gebied, gemeente Anapu) voorkomt (Lima 2009; MPEG 25194-8). Als alternatief zijn de kikkers mogelijk niet actief geweest tijdens hun expedities.

Kleur polymorfisme

Dendrobates galactonotus is een levendig gekleurde grote gifkikker tot 42 mm snuit-romplengte. De kleur van het dorsum van verschillende populaties varieert van geel via oranje tot rood, van wit tot lichtblauw, met variërende hoeveelheden zwart op het dorsum tot zelfs helemaal zwart, en tot zwart met blauwe tot groenachtige stippen.

De eerste kleurenfoto van deze soort werd gepubliceerd door Martins en Sazima (1989), die een oranje exemplaar uit Tucuuruí, Pará afbeeldde, en vermeldde dat exemplaren uit Serra de Carajás, Pará, zwart waren. Avila-Pires en Hoogmoed (1997) leverden foto's en wezen erop dat Pará-exemplaren in het gebied van de Estação Científica Ferreira Penna (EFCFP) een oranje rug hadden met een wisselend aantal zwarte stippen en vlekken, terwijl exemplaren van Posto IBAMA (= Sede da FLONA Caxiuanã) had uniform oranje ruggen zonder zwarte vlekken. Deze plaatsen liggen slechts 7 km van elkaar, maar worden gescheiden door de relatief kleine Caxiuanã-rivier.

Lisboa en Ferraz (1999) publiceerden een van de foto's uit Avila-Pires en Hoogmoed (1997) opnieuw en herhaalden de opmerkingen over lokale variatie. Bartlett en Bartlett (2003), Henkel en Schmidt (2011), Herrmann (2006), Keller en Schneider (2005), Lötters (2003), Poelman (2006), Overkamp (2009), Schmidt en Henkel (2004), en Starosta en Moncuit (2006) leverden allemaal uitstekende foto's van een of meer witte (= Moonshine), gele, oranje of rode exemplaren, zonder vermelding van de plaats waar ze vandaan kwamen. Galatti *et al.* (2007) publiceerde een foto van de soort in een artikel over de amfibieënfauuna van Belém, maar het afgebeelde exemplaar was afkomstig uit Tucuuruí, Pará (pers. comm. U. Galatti).

Lotters *et al.* (2007) leverden foto's van rode (Pará), lichtoranje (Pará), geel (Pará), geel met zwarte vlekken (Mato Grosso), witte (Pará) en zwarte (Pará) kleurveranderingen uit twee Braziliaanse staten zonder verdere locatie details. Zij zijn de enigen die een "plaats" (Pará) bieden voor de witte Moonshine-kleur morf. Brasileiro *et al.* (2008) publiceerde een foto van een oranje exemplaar uit Açailândia, Maranhão. Neckel Oliveira en Galatti (2008) rapporteerden de soort uit São Felix do Xingu, Pará, maar het oranje exemplaar dat ze afbeeldde komt uit het Tucuuruí-gebied in Pará (pers. comm. U. Galatti). Vitt en Caldwell (2009) reproduceerden een foto van de geel met zwarte vermiculatie kleurverandering van de lagere Cristalino-rivier, Alta Floresta, in het noorden van Mato Grosso, die eerder

gepubliceerd op hun websites en in Lötters *et al.* (2007).

Sinds 1992 verzamelen we gegevens over kleur in het leven van deze soort uit zoveel mogelijk plaatsen en bronnen (veldwerk, publicaties, dia's van collega's) en hebben we een kaart gemaakt die de verspreiding van kleurmorfen laat zien (Figuur 1). Voor veel plaatsen hebben we nog steeds geen kleurinformatie en het is onmogelijk om de kleur van bewaarde exemplaren te bepalen. Geconserveerde exemplaren zonder kleurnotities kunnen alleen dienen om de mate van kleur op het lichaam en ledematen aan te geven. In de meeste publicaties over deze soort staat dat exemplaren een zwarte buik hebben, maar dit is over het algemeen niet waar, zoals hieronder zal worden getoond. Silverstone (1975) vermeldde dat één door hem onderzocht exemplaar (geen museum- of veldnummer opgegeven) kleine lichte vlekken had op de keel en het ventrale oppervlak van de buik.

Momenteel zijn we ons bewust van de volgende kleurveranderingen in de natuur: oranje, rood (inclusief zwart met een paar kleine rode vlekken en zwart met enkele grote perzikkleurige vlakken), geel, geel met zwarte vermiculaties, lichtblauw, donkergrijsachtig blauw tot zwart, zwart met blauwe tot groene vlekken, zwart met witte vlekken en lijnen, en zwart met een gevarieerd crèmepatroon. De meeste populaties zijn uniform en vertonen hetzelfde algemene patroon met kleine individuele variaties, maar twee populaties (Curianópolis en Canãa de Carajás) vertonen een groter patroonbereik. De witte Moonshine kleurvariant, bekend in de terrariumhobby, hebben we niet in de natuur kunnen lokaliseren.

Over het algemeen is *Dendrobates galactonotus* een zwarte kikker die verschillend gekleurd is met een groot gebied van oranje, rood, geel, lichtblauw of wit op het dorsum, dat zich kan uitstrekken tot aan de flanken en zelfs tot op de buik, soms bijna bedekkend. Eén populatie heeft kleine blauwe tot groenachtige vlekken op de rug. Sommige populaties kunnen gekleurde (dezelfde kleur als rug) vlekken op de buik hebben, of de hele buik kan geel zijn zoals de rug, met het zwart gereduceerd tot het zitvlak en de onderkant van de dijen. De poten kunnen zwart zijn, gevlekt met kleur of zelfs helemaal zijn

gekleurd, waarbij alleen de handen (inclusief de vingers) en de tenen zwart blijven.

Oranje morphs. Oranje morphs vertonen aanzienlijke variatie, van bijna volledig oranje tot oranje op de rug met veel kleine zwarte vlekken of lijnen. De oranje kleur kan variëren van Oranje Geel (Kleur 18), via Spectrum Oranje (17) tot Chroom Oranje (16). De meeste populaties hebben zwarte onderkanten, maar één populatie in het Caxiuanã-gebied heeft oranje vlekken aan de onderkant. Exemplaren uit Barcarena, Pará, hebben een brede dorsolaterale band die zich uitstrekt over de flanken en die duidelijk lichter is (oranje geel [18]) dan het chroom oranje (16) in het midden van de rug (Figuur 2A). Het patroon van Tucuruí-exemplaren is vergelijkbaar, hoewel de dorsolaterale band minder duidelijk is. In de meeste andere gebieden is geen dorsolaterale band te herkennen.

Sinds 2008 zijn populaties bekend van vele plaatsen in de verspreiding van de soort: Tapajós, ten westen van de Jamaxim-rivier (uniform Spectrum Orange (17) dorsum tot Spectrum Orange dorsum met een strooi van kleine zwarte stippen) (Figuur 2B), Brasil Novo (veel kleine zwarte vlekken op de oranjegele (18) achterkant) (Figuur 2C); São Felix do Xingu, Aldeia Kikretum en Fazenda Cascatinha (zwarte vlekken op oranje rug) (Figuur 2D), Caxiuanã-gebied (zie hierboven en hieronder), Barcarena (zie hierboven), Tucuruí (zie hierboven), Palestina do Pará (dorsum uniform oranje) (Figuur 2E) en Paragominas (zwarte vlekken op de oranjegele achterkant), allemaal in Pará; São Luis (rug uniform oranje) (Figuur 2F) en Açailândia (vrij smal uniform oranje vlek op de rug, flanken zwart) (Brasileiro *et al.* 2008) (Figuur 2G) in Maranhão; Pal meirante in Tocantins (ruguniform oranje)

(Marchezini 2010).

Rode morph.—Het onderscheid tussen de rode (= Flame Scarlet [15]) morph en de oranje vertoont een glijdende schaal van rood naar oranje (Chrome Orange ([16])). Rode morphs zijn alleen bekend van Itaituba (het deel van alleen de gemeente op de rechteroever van de Tapajós-rivier, ten noorden van de Jamaxim-rivier) (zwarte vlekken op rode achterkant) (Figuur 2H), Rondon do Pará (MPEG

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus*

Figuur 2. *Dendrobates galactonotus* kleurveranderingen. **(A)** MPEG 33758 Barcarena, Pará. foto MSH; **(B)** ten westen van Rio Jamanxim, Pará. Foto LF Storti; **(C)** Brasil Novo, linkeroever Xingu River, Pará. Foto EA Oliveira; **(D)** São Felix do Xingu, Kikretum Village, Pará. Foto A. Jerozolimski; **(E)** Palestina van Pará, Pará. Foto PLV Peloso; **(F)** HUFMA 890, São Luis, Maranhão. Foto GV Andrade; **(G)** Açailandia, Maranhão. Foto AL Silveira; **(H)** MPEG 34471, Itaituba, ten noorden van Rio Jamanxim. Foto PLV Peloso; **(I)** MPEG 34627, Rondon do Pará, Pará. Foto ACM Goud; **(J)** MPEG 34500, Marabá, Pará. Foto AO Maciel; **(K)** MPEG 31706, Marabá, Pará. Foto AO Maciel; **(L)** MPEG 34499, Marabá, Pará. Foto A. O. Maciel.



Figuur 3. *Dendrobates galactonotus* verschillende kleurvarianten. **(A)** plaats onbekend, in beslag genomen. Foto LF Toledo; **(B)** MPEG 25197, Anapu, rechteroever Xingu River, Pará. Foto PLV Peloso; **(C)** junior, São Felix do Xingu, Rio Riozinho, Pará. Foto A. Jerozolimski. **(D)** Alta Floresta, Cristalino-rivier, Mato Grosso. Foto JP Caldwell; **(E)** ZUEC 9036, Parauapebas, Serra de Carajás, N1, Pará. Foto MRC Martins; **(F)** Parauapebas, Serra de Carajás, Pará. Foto M. Gordo; **(G)** MPEG 33790, Itaituba, Mina de Palito, Pará. Foto A. d'Angiolella; **(H)** MPEG 34502, Itaituba, Mina de Palito, Pará. Foto AO Maciel; **(I)** MPEG 16264, Canãa de Carajás, Pará. Foto VB Assis; **(J)** MPEG 23772, Curionópolis, Pará. Foto VB Assis; **(K)** MPEG 23771, Curionópolis, Pará. Foto VB Assis; **(L)** MPEG 34619, Melgaço, FLONA Caxiuanã, Santa Cruz, Pará. Foto MSH.

34627, met enkele grote zwarte vlekken in het rood) (Figuur 2I) en van Marabá, Pará, waar exemplaren een uniform rood dorsum kunnen hebben (MPEG 28118, 34500–1) (Figuur 2J) of enkele zwarte vermiculaties op het rode dorsum (MPEG 31796–7) vertonen (Figuur 2K). Een exemplaar uit Marabá (MPEG 34499) is zwart boven, onder en op de flanken, met minuscule rode stippen op het achterste bovenste deel van de flanken en het trommelvlies, een kleine rode vlek op de schouders en een boven de cloaca (Figuur 2L). Hermann (2007) leverde een foto van een exemplaar met een Pratt's Ruby (210) dorsum, en Staroska en Moncuit (2006) beeldden een exemplaar af met een Scarlet (14) rug. Het is echter niet bekend in hoeverre deze kleuren zijn beïnvloed door het drukproces. Overkamp (2009) vermeldt dat rode exemplaren in het terrarium bij metamorfose felrood zijn, maar naarmate ze ouder worden steeds donkerder worden tot "steenrood" of roodbruin. Een exemplaar van onbekende herkomst (in beslag genomen door IBAMA) heeft een paar grote perzikrode (94) vlekken op een zwarte rug (Figuur 3A). Alle rode exemplaren hebben een uniforme zwarte onderkant.

Gele morphs.-Gele morphs variëren van spectrumgeel (55) tot zwavelgeel (157), maar zijn uniform binnen populaties. De rug kan uniform Spectrum Geel zijn (Portel: Riacho Verde en Caxiuanã Plot PPBio; Anapu) (Figuur 3B, 5C, I), of kan een uitgebreid zwart patroon van vlekken en lijnen vertonen op een zwavelgele rug (São Felix do Xingu: Riacho Riozinho (Figuur 3C) en Vigia [zie Silverstone 1975, Figuur 11F]).

Geel met zwarte vermiculaties morph.—Hoewel de populatie van Alta Floresta, Crista linorivier, in Mato Grosso een overwegend felgele rug en ledematen heeft met zwarte lijnen en vlekken, met een zwarte buik, hebben we deze populatie als een aparte kleurverandering op de kaart aangegeven (Figuur 1) vanwege zijn opvallend andere uiterlijk (Figuur 3D) van elke andere populatie. Roberts *et al.* (2006) noemden deze kleurverandering (beschreven als "een geeloranje ruggengraat en poten gevlekt door onregelmatige,

halter- tot niervormige vlekkerige vlekken en een zwarte venter") als "*Dendrobates* sp. Mato Grosso" en beschouwde het als een (onbeschreven) soort die verschilt ("zusteraxon") van *D. galactonotus*. Deze zelfde kleur morph werd afgebeeld in Lötters *et al.* (2007), Vitt en Caldwell (2009), en Baas en Peper (2010). Ondertussen was het DNA van deze kleurvariant, waarvan vermoed wordt dat het een nieuwe soort is, voor 99–100% identiek aan dat van *D. galactonotus* (F. Toledo, pers. comm.). Deze morph is dus geen onbeschreven soort zoals nog steeds wordt vermeld door Baas en Peper (2010).

Black morphs.-Silverstone (1975) noemde een volledig zwart exemplaar uit Santarém, maar verklaarde dat deze kleur een artefact van bewaring zou kunnen zijn. Een ander bewaard exemplaar uit Santarém zou een gedeeltelijk lichte rug hebben met onregelmatige zwarte vlakken. Exemplaren van de top van Serra de Carajás in het leven zijn uniform zwart (Lötters *et al.* 2007) (Figuur 3E) tot grijsblauw (Neckel-Oliveira *et al.* 2012) (Figuur 3F). We hebben in deze zwarte morph het exemplaar uit Marabá (MPEG 34499) niet opgenomen dat zwart is met rode vlekken op de flanken (Figuur 2L), en dat we beschouwen als behorend tot de rode morph die aanwezig is in Marabá.

Morph met blauwachtige tot groenachtige vermiculaties. In het westen van Pará is de populatie van Mina de Palito zwart met talrijke Robin's Egg Blue (93) (MPEG 33790) (Figuur 3G) of Opalin Green (162D) (MPEG 34502) (Figuur 3H) onregelmatige kleine vlekjes en vermiculate brede lijnen op hoofd en rug, en met zwarte flanken, benen en venter, soms met enkele lichte vlekken op de knie. De buik is zwart.

White-spotted morph.-Sommige exemplaren uit Canaã de Carajás, Pará, zijn zwart met een net van witte vlekken en vermiculaties op de rug, en witte vlekken op de achterpoten (Figuur 3I). Andere exemplaren in het leven zijn 'donker' of blauwgrijs (VB Assis, pers. com. en foto's). Het is niet zeker dat ze tot dezelfde populatie behoren als de witgeklekte exemplaren, omdat er over een groot gebied verzameld is. De kleur van de venter is niet bekend, maar zou heel goed zwart kunnen zijn.

Morph met crème patroon. Uit Curionó polis hebben we twee exemplaren met gegevens over kleur in het leven (MPEG 23771-2). In tegenstelling tot alle andere door ons bestudeerde exemplaren, heeft MPEG 23772 een zwarte rug en is het lichtere patroon (crème tot melkachtig wit) beperkt tot de zijkanten van het hoofd (canthal-banden), de flanken en de ledematen (Figuur 3J). MPEG 23771 (Figuur 3K) heeft een crème tot blauwachtig wit dorsum. Op sommige foto's lijkt hetzelfde exemplaar lichtblauw, maar wij nemen aan (op basis van pers.comm. VB Assis) dat de lichtblauwe kleur mogelijk is veroorzaakt door bijzondere lichtomstandigheden en hebben wij exemplaren uit deze gemeente als crèmekleurig beschouwd.

Morphs uit het Caxiuanã-gebied, Pará. - We hebben onlangs (februari 2012) FLONA de Caxiuanã uitgebreider bemonsterd (Figuur 4) en kunnen de verschillen bevestigen die zijn genoemd door Avila Pires en Hoogmoed (1997) (hierboven), eraan toevoegend dat exemplaren van ECFP zwarte armen hebben, handen, zwarte benen met oranje vlekken van verschillende grootte, zwarte voeten en een zwarte buik, en die van de Sede da FLONA hebben ook zwarte armen en handen, een zwarte buik, maar grotendeels oranje benen met zwarte voeten. In februari 2012 verzamelden we aan beide zijden van de Baía de Caxiuanã langs een noordoost-zuidwest-as. De meest noordelijke plaats aan de westkant van de baai is ECFP, waarvan het kleurenpatroon van exemplaren hierboven is beschreven. Een exemplaar uit Santa Cruz (MSH 11623) iets zuidelijker, aan de noordwestelijke oever van de samenvloeiing van de Rio Caxiuanã en Igarapé Curuá, heeft hetzelfde kleurenpatroon als exemplaren van ECFP (Figuur 3L). Het kleurenpatroon van exemplaren uit de Sede da FLONA is hierboven beschreven. Ten zuiden van de Sede da FLONA komen exemplaren uit Muju over het algemeen overeen met die van de Sede da FLONA, hoewel één exemplaar (MPEG 34584) een paar kleine zwarte vlekken en smalle lijnen op de rug heeft. Hun buiken zijn zwart. Verder naar het zuiden was een exemplaar uit Sítio Manguinho fel oranje (tussen Chrome Orange [Kleur 16] en Spectrum Orange [Kleur 17]) met volledig oranje armen en benen en alleen zwarte handen en

voeten. De zwarte buik vertoonde verschillende grote oranje vlekken (Figuur 5A, B). Nog verder naar het zuiden, in de plot van PPBio (Programma de Pesquisa em Biodiversidade) zijn volwassen exemplaren bijna volledig geel dorsaal en ventraal, met alleen het zitvlak en de onderkant van de dijen met onderling verbonden zwarte gebieden, met een smalle zwarte ring rond de insertie van de voorpoten, een kleine zwarte vlek in de lies, een kleine zwarte vlek op het onderste deel van het timpaan, zwarte vlekken rond de neusgaten en vaak met een smalle zwarte lijn op de lippen (Figuur 5C). De ledematen zijn boven en onder volledig geel, met uitzondering van de onderkant van de dijen.

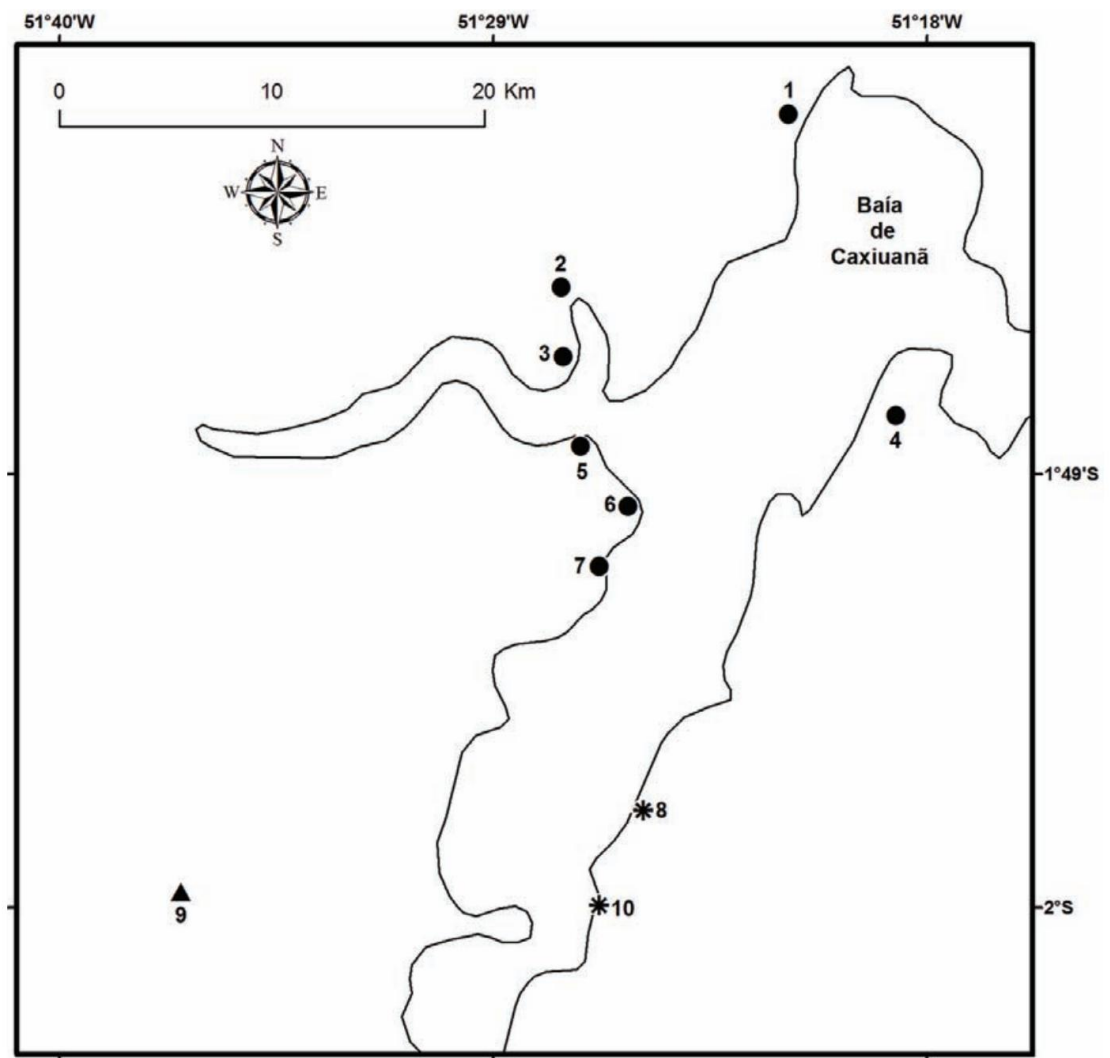
Vijf juvenielen (MPEG 24579, 24599, 24600, 26995, 26998) uit deze vindplaats laten mooi de ontogenetische kleurveranderingen zien die zijn gerapporteerd voor in gevangenschap gefokte exemplaren (Overkamp 2009): het kleinste exemplaar is bijna volledig donkergrijs, de grotere exemplaren hebben een lichte (gele in het leven) rug en lichtere plekken van verschillende grootte op het ventrale oppervlak die groter zijn in aantal en groter in omvang met toenemende snuit-rol. Zo zagen we aan de westkant van de baai van Caxiuanã een helling van noord naar zuid met exemplaren die steeds minder zwart en lichter (oranje of geel) gekleurd waren.

Aan de oostkant van de baai van Caxiuanã hebben we drie plaatsen bemonsterd. In de meest noordelijke plaats (São Benedito) hadden exemplaren uniforme Spectrum Orange (kleur 17) ruggen zonder zwarte vlekken, onderkanten, armen en handen zwart, zwarte voeten en zwarte benen met oranje vlekken van verschillende grootte (MPEG 34617-8) (Figuur 5D). In Brabo hadden de exemplaren licht hemelsblauw (kleur 168D) rug, benen en armen, maar met zwart dat vanaf de onderkant omhoog kroop in de oksel en lies, met zwarte neusgaten, handen en tenen (Figuur 5E, F) (MPEG 34582 -4, 34586-7). Exemplaren uit Rio Mujuá hadden dezelfde lichthemelsblauwe kleur als exemplaren uit Brabo, maar met armen en benen volledig blauw in dorsaal zicht en met uitgebreide blauwe gebieden aan de hele onderkant, inclusief tibiae en tarsi (Figuur 5G, H) (MPEG 34588-95, 34599). Dus, tot op zekere hoogte, de noord-zuid trend waargenomen ten westen van

De baai van Caxiuanã met steeds minder zwarte en lichtere kleurelementen loopt ook parallel ten oosten van de baai, maar met de "afwijking" van een noordelijk oranje populatie die plotseling plaatsmaakt voor lichtblauwe populaties die de neiging hebben zwarte kleurelementen te verliezen naarmate ze

zuiden liggen ze. Er zijn geen tussenpopulaties met een mengeling van kleuren bekend.

Een andere plaats in de gemeente Portel, ten zuidoosten van de groep plaatsen langs de Baía de Caxiuanã die in februari 2012 werd bemonsterd, is Rio do Monte Verde. In deze plaats exemplaren



Figuur 4. Kaart van het Caxiuanã-gebied, Pará, met de verspreiding en kleurvormen van bemonsterde populaties van *Dendrobates galactonotus*. Stippen: oranje populaties; sterretjes: lichtblauwe populaties; driehoek: gele bevolking. (1) Melgaço, Laranjal; (2) Melgaço, ECFP; (3) Melgaço, Santa Cruz; (4) Portel, gemeente São Benedito; (5) Portel-hoofdwijk; (6) Portel, bairro Santa Cruz; (7) Portel, bairro São João; (8) Portel, bairro Povoado; (9) Portel, bairro São João; (10) Portel, bairro São João



Figuur 5. *Dendrobates galactonotus* verschillende kleurvarianten. **(A, B)** MPEG 34608, Portel, FLONA Caxiuanã, Sítio Manguinho, Pará. Foto's MSH; **(C)** MPEG 24581, met Acari-infectie op de flank, Portel, FLONA Caxiuanã, Plot PPBio, Pará. foto MA Ribeiro Jr; **(D)** MPEG 34618, Portel, FLONA Caxiuanã, São Benedito, Pará. foto MSH; **(E, F)** MPEG 34587, Portel, FLONA Caxiuanã, Brabo, Pará. Foto's MSH; **(G)** MPEG 34894, Portel, FLONA Caxiuanã, Rio Mojuá, Pará. Foto GF Maschio; **(H)** MPEG 34591, Portel, FLONA Caxiuanã, Rio Mojuá, Pará, ventrale aspect. foto MSH; **(I)** mannetje met kikkervisje, Portel, Riacho Monte Verde, Pará. Foto JO Gomes; **(J)** mannelijke MPEG 34603 met twee kikkervisjes in met water gevulde paranotenpod, Pará, Portel, Sede da FLONA Caxiuanã, Pará. foto MSH; **(K)** Habitat van blauwe morph in Portel, FLONA Caxiuanã, Brabo, Pará, recent verbrande vegetatie in stand van *Bertholletia excelsa*. Foto MSH.

zijn ook heldergeel zoals in de PPBio-plot, maar de onderkant is ofwel uniform zwart of heeft een of meer gele vlekken, en dijen, liezen en oksels hebben grote zwarte gebieden (Figuur 5I).

Habitat

Van Dendrobates galactonotus is bekend dat het voorkomt in terra firme bos (Esupiñan en Galatti 1999), waar het op de bosbodem aanwezig is tussen bladafval. De kikkers lijken een voorkeur te hebben voor gebieden met opstanden van paranotenbomen (*Bertholletia excelsa*), waar de dieren samenkomen [maar niet in grote aantallen zoals vermeld door Overkamp (2009)] tussen stapels geopende paranotenpeulen, waarvan vele water en die vermoedelijk worden gebruikt voor het afzetten van kikkervisjes (Figuur 5J). *Adelphobates castaneoticus* (Caldwell en Myers 1990) en *Bufo casta neoticus* Caldwell, 1991 overlappen een deel van de verspreiding van *D. galactonotus* en delen dezelfde habitat, en het is ook bekend dat ze paranootpeulen gebruiken voor reproductie. We kwamen exemplaren tegen op verschillende plaatsen aan de rechterraand van de Caxiuanã-baai in recent ontgonnen en verbrande gebieden onder paranotenbomen in de buurt van bosranden (Figuur 5K), in de verbrande open rand tussen bos- en cassaveplantages, en zelfs in het midden van een cassave plantage. Verschillende plaatsen waar deze soort bekend is (Açailândia en Carolina, beide in Maranhão; Araguaina en Palmeirante, in Tocantins; Serra das Andorinhas, in het zuidoosten van Pará) bevinden zich in de overgangszone tussen Cerrado en het Amazonewoud, waar deze vegetatietypen een fragmentarisch mozaïek vormen. Een vergelijkbare situatie is te vinden in Paragominas en São Felix do Xingu, waar het bos ernstig is versnipperd en wordt omringd door weilanden. Over het algemeen zijn exemplaren beperkt tot het Amazonewoud, maar één exemplaar in Serra das Andorinhas werd overdag (tijdens regen, na een paar regenachtige dagen) in Cerrado gevonden, maar in de buurt van een bosrand. Silveira (pers. med.) en Brasileira *et al.* (2008) vonden de soort in Açailândia, Maranhão, in geïsoleerde opstanden van secundair terrafirme-bos omgeven door

door weiland en *eucalyptusbos* en beschouwde de soort als zeldzaam in het gebied.

Gezien onze waarnemingen in het veld (zie hierboven), zijn we het niet eens met Estupiñan en Galatti (1999) dat *Dendrobates galactonotus* kenmerkend is in gebieden met weinig menselijke verstoring en kan worden gebruikt als een indicator van dat habitatype. De soort lijkt tolerant te zijn voor verstoring, hoewel het niet bekend is of hij ongunstige omstandigheden voor langere tijd kan verdragen. Verschillende populaire referenties (Schmidt en Henkel [2004]; Overkamp [2009]) verklaarden dat deze soort talrijk is in de buurt van omgevallen bomen, maar hoewel we enkele exemplaren hebben gevonden in de buurt van omgevallen bomen, waren ze in die gebieden niet talrijker dan in de rest van het bos.

Lotters *et al.* (2007) verklaarden dat deze kikkers "samenkomen op open plekken die aan de zon worden blootgesteld", maar we hebben dat gedrag nooit waargenomen, hoewel exemplaren wel open plekken in het bos binnenkomen. In het algemeen kunnen we stellen dat de soort nergens zeer overvloedig voorkomt (zie ook Baas en Peper 2010; AL Silveira, pers. comm.), onafhankelijk van de tijd van het jaar, hoewel op sommige plaatsen meerdere exemplaren op één dag werden aangetroffen. In één plaats nabij de Tapajós-rivier heeft LF Storti (pers. comm.) ongeveer 12 exemplaren dicht bij elkaar waargenomen. MJ Sturaro verzamelde vijf exemplaren op één da

gemeenschappelijk.

Discussie

Onze gegevens geven een overzicht van de verspreiding van *Dendrobates galactonotus*, hoewel een aantal op de kaart aangegeven plaatsen (Figuur 1) mogelijk geen populaties meer ondersteunen, zoals zeer zeker het geval is met Belém (Estupiñan en Galatti 1999), het gebied rond Vigia en het gebied dat nu wordt overspoeld door het Tucuruí-meer. We hebben geen regelmaat kunnen ontdekken in het verspreidingspatroon van kleurveranderingen over het hele verspreidingsgebied van de soort, hoewel het duidelijk is dat de meeste bekende populaties in een of andere vorm oranje zijn (21), gevolgd door geel, uniform of gespot met zwart (vijf), rood (drie),

lichtblauw en zwart (elk twee), en tenslotte heldergeel met zwarte vermiculaties, zwart met blauwachtige tot groenachtige vlekken, zwart met grote witte vlekken, zwart met crème patroon op rug of flanken (elk één). De kleur in het leven is onbekend voor nog eens 26 plaatsen. In FLONA Caxiuanã en de omliggende gebieden, een gebied met voornamelijk oranje of gele populaties, zijn ten minste twee populaties lichtblauw. Aan de zuidwestelijke rand van de verdeling hebben twee populaties afwijkende, unieke patronen, *namelijk* heldergeel met zwarte vermiculaties in Alta Floresta (3D), en zwart met kleine blauwachtige tot groenachtige stippen in Mina de Palito (Figuur 3G, H). Alle populaties (behalve die van Mina de Palito) hebben hetzelfde kleurenpatroon, dat in omvang kan variëren, maar geen enkele populatie heeft meer dan één kleurenpatroon. De rode Marabá-populatie vertoont extreme variatie tussen exemplaren, van zwart met een rode rug tot helemaal zwart met slechts een paar kleine rode stippen (te vinden in slechts één volwassen exemplaar). In Canãa de Carajás variëren de exemplaren van zwart tot zwart met een net van witte vlekken en vermiculaties, hoewel deze exemplaren op ver van elkaar verwijderde plaatsen kunnen zijn verzameld (VB

Assis, pers. com.). Volgens Silverstone (1975) was één exemplaar uit Santarém zwart en had een ander een gedeeltelijk licht (levenskleur niet bekend) dorsum, wat ofwel kan wijzen op een artefact van bewaring (Silverstone 1975), of dat de populatie extreme variatie vertoont zoals de Marabá en Canãa de Carajás populaties.

De Curionópolis-bevolking heeft exemplaren met een crèmekleurige rug en exemplaren met de crèmekleur aan de zijkanen. Dit zijn de enige die ons bekend zijn waar de variatie zo extreem is. In de meeste andere populaties is de variatie binnen nauwe grenzen, hoewel in oranje, rode en gele populaties met zwarte vlekken de hoeveelheid vlekken variabel is. Uit onze gegevens blijkt duidelijk dat de beschrijving van het kleurpatroon door Silverstone (1975) gebaseerd was op slechts enkele bewaarde exemplaren en dus niet de omvang van de variabiliteit van de kleur in het leven kon documenteren.

We hebben de oorsprong van twee bekende morphs niet kunnen vinden: een met grote zwarte en rode

gebieden op de rug die alleen bekend zijn van een inbeslagname door IBAMA (Figuur 3A) mogelijk van Pará, en de volledig witte "Moonshine" morph die alleen bekend is uit de dierenhandel (Overkamp 2009), maar die werd gemeld uit "Pará" zonder verdere details door Lotters *et al.*

(2007).

De zuidelijke en oostelijke delen van het bereik van *Dendrobates galactonotus* vallen samen met de "Arco do Desmatamento" (= Boog van ontbossing), een gebied in het westen van Maranhão, het noorden van Tocantins, het zuiden en oosten van Pará en het noorden van Mato Grosso waar de ontbossing uitgebreid en een groot deel van het land is omgezet in grasland of landbouw (Figuur 1). Hoewel de ontbossing iets lijkt af te nemen, is het gebied zeker niet vrij van ontbossing, die in een lager tempo en minder zichtbaar doorgaat. Maar Pará en Mato Grosso worden nog steeds op grote schaal ontbost, en vier gemeenten (Altamira, Anapu, São Felix do Xingu en Itaituba) waar *D. galactonotus* voorkomt, behoren tot de 10 met de meeste ontbossing (INPE [Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais]

2012). Primair regenwoud, het leefgebied van *D. galactonotus* in de Arco do Desmatamento (en daarbuiten), is en wordt nog steeds gereduceerd tot kleine (deels aangetaste) plekken omringd door landbouwgrond, *eucalyptusbos* en weiland.

Hoewel we enige tolerantie van *D. galactonotus* hebben waargenomen voor het afsnijden en verbranden van de landbouw in het Caxiuanã-gebied, betwijfelen we of populaties dergelijke aanvallen op hun leefgebied gedurende langere perioden kunnen volhouden, vooral wanneer de resterende basisolaten ver van grotere beboste gebieden liggen.

Andere problemen waarmee *Dendrobates galactonotus* wordt geconfronteerd, zijn dat een deel van zijn voormalige leefgebied is overstromd door het Tucuruí-meer, ontstaan door de bouw van een hydro-elektrisch project in de Tocantins-rivier (2.875 km²: Petesse en Petreire 2012). De soort overleefde enige tijd op kleine eilandjes geïsoleerd door het stijgende water van het meer, maar waarschijnlijk zijn de meeste van die minipopulaties nu uitgestorven. Een nieuwe bedreiging voor deze soort is de bouw van het waterkrachtproject Belo Monte in de

Xingu-rivier, die de overstroming van ongeveer 500 km² zal veroorzaken, waarvan een groot deel primair bos en potentiële habitat van *D. galactonotus* is. Er zijn ook hydro-elektrische centrales gepland (en gedeeltelijk al in aanbouw) langs de rivieren Tapajós, Jamaxim en Teles Pires, wat een negatieve invloed kan hebben op de gebieden waar de soort voorkomt. Door de stijging van de goudprijs is de goudwinning (zowel door individuele "garimpeiros" als door bedrijven) de laatste tijd aanzienlijk toegenomen in de bovenloop van de Tapajós en Teles Pires rivieren, en een nieuw groot goudwinningsproject zou binnenkort in de Volta Grande-gebied van de Xingu-rivier (Borges 2012), op de rechteroever van de rivier, dicht bij het waterkrachtproject in dezelfde regio. Het is de bedoeling dat dit project vanaf 2015 4600 kg goud per jaar zal opleveren. Afgezien van de directe vernietiging van het leefgebied van *D. galactonotus* voor mijnbouw en voor de aanleg van opslagmeren voor giftig afval, veroorzaken deze mijnbouwactiviteiten dichtslibbing van beken en rivieren en aanzienlijke vergiftiging van oppervlaktewater met chemicaliën, waaronder kwik en cyanide, met schadelijke gevolgen voor alle amfibieën in de regio.

Het oosten van Pará (ten oosten van Belém tot aan de Atlantische kust en ten zuidoosten van de grens met Maranhão) is sinds het begin van de 19e eeuw onderhevig geweest aan intense verstedelijking, kolonisatie en de daarmee gepaard gaande omzetting van primair bos in landbouw- en pastoraal gebruik, en als tegenhanger sequentie primair bos is de facto afwezig in het gebied, hoewel er enig secundair bos is. Zo is geschikt leefgebied voor *Dendrobates galactonotus* schaars geworden in het oosten van Pará, hoewel de soort recentelijk is gemeld in Abaetetuba (Galatti *et al.* 2007), een sterk verstedelijkt gebied dicht bij Belém. Galatti *et al.*

(2007) meldden dat er in 1910 exemplaren werden verzameld uit het Parque Zoobotanico do Museu Paraense Emílio Goeldi in Belém, nu volledig omringd door stadswoningen. De soort wordt niet meer aangetroffen in het Parque Zoobotanico do Museu Paraense Emílio Goeldi. Op 11 en 12 maart 2012 hebben we getracht topotypisch materiaal te bemachtigen in het gebied ten noorden van

Vigia. De Rio (do) Murio (type plaats) was bij niemand in het gebied bekend en het is ons niet gelukt een potentieel goede habitat (oerbos) voor deze soort te vinden. We hebben enkele gebieden secundair bos gelokaliseerd, maar we zijn geen exemplaren tegengekomen. Waarschijnlijk is de soort door grootschalige ontbossing uit dit gebied verdwenen. Aan de andere kant komt de soort (nog?) wel voor in enkele verstoorde en versnipperde bossen in de buurt van dorpen, zoals in Barcarena, ca. 25 km (luchtvaartmaatschappij) ten zuidwesten van Belém.

Dendrobates galactonotus is een soort die veel wordt gehouden in terraria in Europa, de VS en Japan (Overkamp 2009). Al deze exemplaren zijn afkomstig van illegale export (Nijman en Shepherd 2010, Saurian Enterprises Inc. 2012). Er is één poging bekend om deze soort illegaal uit Brazilië te exporteren (Pistoni en Toledo 2010). Volgens de CITES Trade Database is er nooit melding gemaakt van legale export van levende *D. galactonotus* uit Brazilië.

Hoewel de soort gewoonlijk in gevangenschap wordt gefokt, blijft het voor de dierenhandel interessant om in het wild gevangen exemplaren te verkrijgen (zie voorbeelden in Brown *et al.* 2011 voor soorten van *Ranitomeya*) en de Braziliaanse autoriteiten moeten waakzaam blijven voor pogingen om deze soort uit het land te smokkelen. het land.

Een positief stukje informatie over *Den drobates galactonotus* is dat deze soort, in tegenstelling tot *D. tinctorius*, blijkbaar niet gevoelig is voor *Batrachochytrium dendrobatidis* in gevangenschap (Fioravanti 2012). De reden voor deze schijnbare immuniteit is onbekend.

Gifkickers hebben lipofiele alkaloiden in hun huid, en hoe helderder of gedurfter gekleurde dendrobatiden, hoe giftig ze zijn (Vitt en Caldwell 2009). Een probleem waarmee we hier worden geconfronteerd, is dat de variatie in kleur in een relatief groot, maar homogeen gebied (tropisch laaglandregenwoud in het oosten van de Amazone), in verschillende richtingen een vlucht heeft genomen, maar het is moeilijk om een mechanisme voor te stellen dat deze variabiliteit zou kunnen hebben veroorzaakt. Ook is niet bekend hoe en of de verschillende kleuren verband houden met verschillen in toxiciteit. In samenwerking met enkele collega's

er is een project gestart om de relatie tussen de kleuren van verschillende morphs en de genetische samenstelling van populaties te bestuderen.

Dankbetuigingen

We willen Dr. Gleomar Maschio, UFPA, Belém bedanken voor het vestigen van onze aandacht in november 2005 op de lichtblauwe exemplaren die voorkomen in het Rio Mujuá-gebied van Caxiuana, en Kleiton RA da Silva voor hetzelfde te doen met betrekking tot de blauwe populatie van Brabo. Verder willen we alle personen bedanken die foto's van levende exemplaren hebben aangeleverd, waarvan sommige gebaseerd waren op exemplaren die in een wetenschappelijke collectie waren gedeponereerd, soms op exemplaren die alleen in het wild zijn gefotografeerd: Dr. Gilda V. Andrade, Annelise d'Angiolella, Vini cius B. Assis, Dr. Janalee P. Caldwell, Leandra Cardoso, Angelo CM Dourado, Dr. Leandro Ferreira, Lucas Ferreira, Dr. Ulisses Galatti, Jerriane O. Gomes, Dr. Marcelo Gordo, Adriano Jerozolinski, Adriano O. Maciel, Dr. Márcio RC Martins, Dr. Gleomar F. Maschio, Elciomar A. Oliveira, Dr. Dante Pavan, Pedro LV

Peloso, Marco A. Ribeiro Jr., Adriano L. Silveira, Luis F. Storti, Marcelo J. Sturaro en Dr. L. Felipe Toledo. Hun foto's, samen met de foto's die we zelf hebben gemaakt, hebben de basis gelegd voor ons artikel. Met dank aan Isabela C.

Brcko voor het maken van de distributiekaarten met ArcMap.

Reginaldo AT Rocha, Reiginaldo JR Moraes, Raimundo R. Silva, Paulo André FB Costa en Lílian C. Macedo waren goede veldgenoten die ons enthousiast hielpen. Het veldwerk in Caxiuana in 1992, 1993 en 1995 werd ondersteund door MPEG, Nationaal Fonds voor het Milieu/FNMA (overeenkomst 101/93), Europese Economische Gemeenschap/EEG (contractnr. B7-8110-93-000254), in 2007 door Programa de Pesquisas da Amazônia (PPBIO) Eastern Amazon, in 2012 door SISBIOTA-project Diversity of amfibieën en reptielen, en bijbehorende parasitaire wormen, in het Amazonegebied (MCT Notice/CNPq/MEC/CAPES/FNDCT – Transversale actie/

FAP's nr. 47/2010, proces 563355/2010-7) en PPBIO Eastern Amazon – NRLP (MCT-kennisgeving/CNPq nr. 60/2009-PPBio, proces 558202/2009-8). Veldwerk in Riacho Monte Verde, 2007, kreeg logistieke steun van Precious Wood Pará. TCSAP bedankt Nationale Raad voor Wetenschappelijke en Technologische Ontwikkeling/CNPq voor een onderzoeksbeurs (Proces 304199/2010-9). Vergunningen voor expedities door ms Hoogmoed werden via CNPq verleend door de portaria's MCT n°s 583 (23.IX.1992), 178 (13.VII.93) en 017 (15.I.1999, geldig 18/I-31/ III/1999). Het ophalen van vergunningen door IBAMA waren n°s 077/92, 023/93 en 058/93; 171/98-DIFAS, Processo 4907/98-96 AC en IBAMA export no.036/94-DIFAS. ICMBio/SISBIO verleende autorisatie voor wetenschappelijke activiteiten nr. 32660-1 voor veldwerk in FLONA Caxiuana in 2012. Buiten FLONA werd Caxiuana-materiaal verzameld onder ICMBio/SISBIO permanente licenties n°. 10567-1 naar TCS Ávila-Pires en n° 13906-1 naar MS Hoogmoed.



Referenties

- Avila-Pires, TCS en MS Hoogmoed. 1997. De Herpetofauna. blz. 389-401 in PLB Lissabon (red.), *Caxiuana*. Bethlehem. Paraense Museum Emilio Goeldi.
- Avila-Pires, TCS, MS Hoogmoed en WA Rocha. 2010. Opmerkingen over de gewervelde dieren in het noorden van Pará, Brazilië: een vergeten deel van de Guyanese regio, I. Herpetofauna. *Bulletin van het Museu Paraense Emilio Goeldi. Wetenschappen Naturals* 5: 13-112.
- Baas, A. den and H. Peper. 2010. Brazilië, de dendrobaten van Cristalino. *DN Magazine* 22: 9-15
- Barreto, L., LES Ribeiro en C. Nascimento. 2011. Karakterisering van herpetofauna in gebieden van de Amazone van Maranhão. blz. 201-218 in MB Martins en TG Oliveira (red.), *Amazônia Maranhão: diversiteit en behoud*. Bethlehem. Paraense Museum Emilio Goeldi.
- Bartlett, RD en P. Bartlett. 2003. *Reptielen en amfibieën van de Amazone: een gids voor ecotoeristen*. Gainesville. University Press van Florida. 291 blz.
- Bokermann, WCA 1962. Geannoteerde lijst van typeplaatsen van Braziliaanse amfibieën. Privé publicatie. 183 pp.

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van *Dendrobates galactonotus*

- Borges, A. 2012. Miljardairproject voorziet in goudwinning in de Xingu. Amazon-nieuwsbrief (17 september 2012). Elektronische database toegankelijk op <http://amazonia.org.br/> / 2012/09 / projeto-bilion% C3%A1 rio-prev% C3%AA extra% C3%A7% C3%A3o-de-ouro-no-xingu /.
- Born, M., F. Bongers, E. H. Poelman, and F. J. Sterck. 2010. Retraite in het droge seizoen en dieetverandering van de pijlgifkikker *Dendrobates tinctorius* (Anura: Dendrobatidae). *Phyllomedusa* 9: 37-52.
- Boulenger, GA 1914. Op een collectie van Batrachians en Reptielen gemaakt door Dr. HGF Spurrell, FZS, in de Choco, Colombia. *Proceedings van de Zoological Society of London 1913*: 1019-1038.
- Brasileiro, C., EM Lucas, HM Oyamaguchi, MTC Thomé en M. Dixo. 2008. Anurans, Northern Tocantins River Basin, staten Tocantins en Maranhão, Brazilië. *Controlelijst 4*: 185-197.
- Brown, JL, E. Twomey, A. Amézquita, MB Souza, JP Caldwell, S. Lötters, PR Melo-Sampaio, D. Mejía Vargas, P. Perez-Peña, M. Pepper, EH Poelman, M. Sanchez-Rodriguez en K. Summers. 2011. Een taxonomische herziening van het geslacht van de neotropische gifkikker *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa* 3083: 1-120.
- Caldwell, JP 1991. Een nieuwe soort pad in het geslacht *Bufo* uit Para, Brazilië, met een ongewone broedplaats. *Single Papers van de zoölogie. So Paulo* 37: 389-400.
- Caldwell, JP en CW Myers. 1990. Een nieuwe gifkikker uit het Amazonegebied van Brazilië, met verdere herziening van de *quinquevittatus*-groep van *Dendrobates*. *Amerikaans Mu seum Novitates* 2988: 1-21.
- CITES handelsdatabase. Elektronische database toegankelijk op: <http://www.unep-wcmc-apps.org/citestrade/trade.cfm>. Gevangen op 11 juni 2012.
- Duellman, WE 1999. Verspreidingspatronen van amfibieën in Zuid-Amerika. blz. 255-328 in WE Duellmann, (red.), *Distributiepatronen van amfibieën. Een globaal perspectief*. Baltimore en Londen. De John Hopkins University Press.
- Domheid, RA en U. Galatti. 1999. De anura-fauna in gebieden met verschillende mate van antropogene interventie van het oostelijke Braziliaanse Amazonegebied. *Tijdschrift van de Colombiaanse Academie van Wetenschappen* 23: 275-286.
- Fioravanti, C. 2012. De verdelger van amfibieën. *Pesquisa FAPESP* 196: 44-46.
- Fitzinger, L. 1843. *Systeem van de reptielen. De eerste bundel Amblyglossae*. Wenen. Braumüller en Seidel. 106 blz.
- Frost, DR 2011. *Amphibian Species of the World: een online referentie. Versie 5.5* (31 januari 2011). Elektronische database toegankelijk op <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>American Museum of Natural History, New York, VS. Gevangen op 31 mei 2012.
- Galatti, U., Stupiñan RA, Dias ACL en AEM ondeugend 2007. Amfibieën uit het ecologische onderzoeksgebied Guamá-Apaeg en de regio Belém, Pará. pp.76-95 *inch* JI Gomes, MB Martins, RCV Martins-da-Silva en SS Almeida (red.), *Mocambo. Diversiteit en biologische dynamiek van het Guamá Ecological Research Area (Apeg)*. Bethlehem. Paraense Museum Emilio Goeldi/ EMBRAPA Oostelijke Amazone.
- Gorzula, SJ 1996. De handel in Dendrobatid-kikkers van 1987-1993. *Herpetologisch overzicht* 27: 116-123.
- Grant, T., DR Frost, JP Caldwell, R. Gagliardo, CFB Haddad, PJR Kok, DB Means, BP Noonan, WE Chargel en WC Wheeler. 2006. Fylogenetische systematiek van pijlgifkikkers en hun verwanten (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin van het American Museum of Natural History* 299: 1-262.
- Henkel, FW en W. Schmidt. 2011. *Zakatlak amfibieën*. Stuttgart. Eugene Ulmer KG. 191 blz.
- Hermann, H.-J. 2006. *Terrarium Atlas Volume 2. Kikkers*. Lieve schat Mergus. 1104 blz.
- Hoogmoed, M. S. 1971a. *Dendrobates*, een kleurrijk geslacht. *Het Aquarium* 41: 182-189.
- Hoogmoed, MS 1971b. *Dendrobates*, een kleurrijk geslacht. *Het aquarium- en terrariummagazine (DATZ)* 24: 1-7.
- INPE 2012. PRODES-project. Satellietmonitoring van het Braziliaanse Amazone-regenwoud. Elektronische database toegankelijk op <http://www.obt.inpe.br/prodes/> Gevangen op 19 juni 2012.
- Keller, G. en E.-G. Snijder. 2005. *Je hobby pijlgifkikkers*. Rümansfelden. bede uitgever. 96 blz.
- Lima, AA 2009. Samenstelling, rijkdom en overvloed aan soorten amfibieën in het midden van de Rio Xingu-regio. Niet-gepubliceerde M.Sc. Postdoctoraal programma in zoölogie Museu Paraense Emilio Goeldi en Universidade Federal do Pará, Belém, Brazilië.
- Lissabon, PLB en MG Ferraz. 1999. *Wetenschappelijk station Ferreira Penna. Wetenschap en duurzame ontwikkeling in de Amazone*. Bethlehem. Paraense Museum Emilio Goeldi. 151 blz.

- Lötters, S. 2003. Welke interessante genetica onthullen over pijlgifkikkers... *amfibie* 2: 27-30.
- Lötters, S., K.-H. Jungfer, FW Henkel en W. Schmidt. 2007. *Gifkikkers. Biologie, soorten en veeteelt in gevangenschap*. Frankfurt. Editie Chimaira. 668 blz.
- Lutz, B. en GR Kloss. 1952. Anuran-amfibieën uit de bovenloop van Solimões en Rio Negro. *Memoires van het Oswaldo Cruz Instituut* 50: 625-678.
- Marchezini, M. 2010. Elektronische database toegankelijk op <http://marinamarchezini.blogspot.com.br/search/label/Anuros>. Gevangen op 30 juli 2012.
- Martins, M. en I. Sazima. 1989. Dendrobatids kleuren en gif. *Wetenschap Vandaag* 9: 34-38.
- Myers, CW en JW Daly. 1983. Dart-gifkikkers. *Scientific American* 248: 120-133.
- Neckel-Oliveira, S. en U. Galatti. 2008. Beoordeling van de stand van kennis van amphibiafauna in de invloedssas van BR 163, Pará. Pp 49-57 in A. Venturieri (red.), *Ecologisch-economische zonerings van het invloedsgedebied van snelweg BR-163 (Cuiabá-Santarém)*. vol. 2. Betlehem. Embrapa Oostelijke Amazone.
- Neckel-Oliveira, S., U. Galatti, M. Gordo, LC Pinheiro en GF Maschio. 2012. Amfibieën. blz. 58-79 in FD Martins, A. Castilho, J. Campos, FM Hatano en S. G. Rolim (red.), *Carajás National Forest. Studies over terrestrische gewervelde dieren*. So Paulo. Nitro-redactie.
- Nijman, V. en CR Herder. 2010. De rol van Azië in de wereldhandel in pijlgifkikkers die op de CITES II-lijst staan: hopen van Kazachstan naar Libanon naar Thailand en verder. *Biodiversiteit en instandhouding* 19: 1963-1970.
- Noonan, BP en P. Gaucher. 2006. Refugia-isolatie en secundair contact bij de vervende gifkikker *Dendrobates tinctorius*. *Moleculaire ecologie* 15: 4425-4435.
- Noonen, BP en KP Wray. 2006. Neotropische diversificatie: de effecten van een complexe geschiedenis op diversificatie binnen het gifkikkergeslacht *Dendrobates*. *Journal of Biogeography* 33: 1007-1020.
- Oostveen, H. 1976. *Dendrobatidae: kleurrijke dagkikkers voor het paludarium*. Utrecht. Herpetologisch Station "De Natuurvriend". 111 pp.
- Overkamp, J. 2009. *Adelphobates galactonotus*. *DN Maga zine* 21: 36-41.
- Pettesse, ML en M. Petreire Jr. 2012. De dammen en de vis. *Wetenschap Vandaag* 49: 30-35.
- Pistoni, J. en F. Toledo. 2010. Illegale handel in amfibieën in Brazilië: wat weten we? *South American Journal of Herpetology* 5: 51-56.
- Poelman, E. H. 2006. Een revisie van de taxonomie van gifkikkers. *DN Magazine* 2006: 6-17.
- Roberts, JL, JL Brown, R. von May, W. Arizabal, A. Presar, R. Symula, R. Schulte en K. Summers. 2006. Fylogenetische relaties tussen gifkikkers van het geslacht *Dendrobates* (Dendrobatidae): een moleculair perspectief vanuit verhoogde taxonbemonstering. *Herpetologische Journal* 16: 377-385.
- Rodrigues, MT, C. Azevedo-Ramos en MS Hoogmoed. 2010. *Adelfobates galactonotus*. IUCN Rode Lijst van bedreigde diersoorten. Versie 2011.2. Elektronische database toegankelijk op <http://www.iucnredlist.org>. Gevangen op 31 mei 2012.
- Rodrigues, PC, O. Aguiar, F. Serpieri, AP Lima, M. Uetanearo en SM Recco-Pimentel. 2011. Chromosome-analyse van vijf Braziliaanse soorten gifkikkers (Anura: Dendrobatidae). *Tijdschrift voor Genetica* 90: 31-37.
- Rudh, SA, B. Rogel en J. Hoglund. 2007. Niet-geleidelijke variatie in kleurvarianten van de aardbeigifkikker *Dendrobates pumilio*: genetische en geografische isolatie suggereert een rol voor selectie bij het handhaven van polymorfisme. *Moleculaire ecologie* 16: 4284-4294.
- Santos, JC, LA Coloma, K. Summers, JP Caldwell, R. Ree en DC Cannatella. 2009. De diversiteit van amfibieën in het Amazonegebied is voornamelijk afgeleid van late Miocene Andes-lijnen. *PLOS Biologie* 7: 448-461.
- Saurian Enterprises Inc. Elektronische database toegankelijk op http://www.saurian.net/htm05/frog_menu_d_galactonotus.html. Gevangen op 20 juni 2012.
- Schmidt, W. en FW Henkel. 2004. *Oefengids Pijlgifkikkers*. Frankfurt. Editie Chimera. 166 blz.
- Silva, JMC, AB Rylands en GB Fonseca. 2005. Het lot van de Amazonegebieden met endemisme. *Behoud Biologie* 19: 689-694.
- Silverstone, P. 1975. Een herziening van de pijlgifkikkers van het geslacht *Dendrobates* Wagler. *Natuurhistorisch Museum van Los Angeles County Science Bulletin* 21: 1-55.
- Smithe, FB 1975. *Naturalist's Color Guide*. New York. Het American Museum of Natural History. 8 pp.
- Starosta, P. en T. Moncuit. 2006. *Kikkers en andere amfibieën*. Houten brug. Natural Wonders Press. 189 pp.
- Steindachner, F. 1864. Batrachologische rapporten. *onderhandelingen van de k. k. Zoologisch-Botanische Vereniging in Wenen* 14: 239-288.
- Tschudi, JJ 1838. *Classificatie van de Batrachiërs, met verwijzing naar de fossiele dieren van deze afdeling van de reptielen*. Neuchâtel. 102 blz.

Inventarisatie van kleurpolymorfisme in populaties van Dendrobates galactonotus

- Vences, M., J. Kosuch, R. Boistel, CFB Haddad, E. La Marca, S. Lötters en M. Veith. 2003. Convergente evolutie van aposematische kleuring in neotropische gifkikkers: een moleculair fylogenetisch perspectief. *Diversiteit en evolutie van organismen* 3: 215-226.
- Vitt, LJ en JP Caldwell. 2009. *Herpetologie. Een inleidende biologie van amfibieën en reptielen*. Amsterdam. Elsevier. 697 blz.
- Wagner, D. 2008. *De Dyer Frog*. Munster, uitgeverij natuur en dieren GmbH. 63 blz.
- Muren, JG 1994. *Juwelen van het regenwoud-gifkikkers van de familie Dendrobatidae*. Neptunus stad. TFH publicaties. 288 blz.
- Wollenberg, KC, S. Lötters, C. Mora-Ferrer en M. Veith. 2008. Ontwarren van samengestelde kleurpatronen in een gifkikkersoort. *Biologisch tijdschrift van de Linnean Society* 93: 433-444.
- Wollenberg, KC, M. Veith, BP Noonan en S. Lötters. 2006. Polymorfisme versus soortenrijkdom. Systematiek van grote *Dendrobates* uit het schild van Oost-Guyana (Amphibia: Dendrobatidae). *Copeia* 2006: 623-629.

Bijlage I. Onderzocht materiaal (*geeft aan dat de kleur van de preparaten bekend is) (alle preparaten komen uit Brazilië).

PARÁ: Itaituba: MPEG 33790*, 34502-3*, 34467-75*; Anapu: MPEG 25194-8*; Melgaço: MPEG 5772, 5807, 5656-7, 5772*, 5807*, 5856-7*, 5860*, 5864*, 5872-3*, 5902-4, 5912*, 5915, 5919, 6597*, 6645*, 6687-9, 6705-6, 6711-3, 6715, 6718, 6723, 8116, 8120, 8125-6, 8135-6, 8148, 8170-2, 8184-8, 8200-3, 8205, 8232, 8243-4, 8370, 9150, 11200, 14672, 15214-8, 15303-7, 15361, 15418, 15518, 15562-3, 15585, 15745, 15747, 15758, 15791, 15826, 15828, 17306, 17418, 34596-70*, 3460*, 3460* -21*; Portel: MPEG 5749*, 5878*, 5893*, 6604*, 6620*, 7621, 15518, 22702-41*, 24578-601*, 26992-27005*, 32034-36, 32037*, 32093-97, 32098-100*, 34582-7*, 34588-95*, 34598-99*, 34601-11*, 34617-8*; 34892-3, 34894-5*; Mocajuba: MPEG 530-31; Barcarena: MPEG 18373, 28984, 33757-8*; Uitkijkpost: NMW 19189* (holotype); Belém: MPEG 471-3; Accara: MPEG 1678; Weg Belém-Brasilia, km 75: MPEG 365; Paragomina's: MPEG 713-4, 7184*, 14672; Tucuruí: MPEG 2906-8, 2912, 2920-4, 2930-1, 2940-1, 2970, 3027-30, 3347-9, 3753, 3755-9, 17746-8, 19543-5, 19921-6, 21122 -3, 21164-5; Rondon uit Pará: MPEG 34627-8*; Maraba: MPEG 2858*, 28118*, 31796-7*, 34499-501*; Parauapebas: MPEG 27748; Curionópolis: MPEG 23771-2*; Cana dos Carajás: MPEG 16264*, 16269, 16271*, 21169-70, ZUEC 9036*; Sao Geraldo do Araguaia, Serra das Andorinhas: MPEG 34622-3*; Sao Felix do Xingu: MPEG 3190, 3191, 3195, 5993, 9379*.

MARANHÃO: Açailândia: MPEG 3861; Sao Luis: HUFMA 890*.
TOCANTINEN: Araguaína: MPEG 693-4.

Vindplaatsen genoemd in literatuur en internet (*geeft aan dat de kleur in het leven van de exemplaren bekend is):

Pará: Ananindeua (Galatti *et al.* 2007); Igarapé-Açu (Silverstone 1975); Mazagão en Breu Branco, Rio Tocantins (Silverstone 1975); Santarém (Silverstone 1975); Piratuba, 18 km ZO Abaeté (Silverstone 1975); Cahy-waterval (= Caí), Rio Jamaxim (Silverstone 1975); Tucuruí (*Martins en Sazima 1989); Carajás (*Neckel-Oliveira *et al.* 2012).
Maranhão: Açailândia (*Brasileiro *et al.* 2008 [CFBH 15625*]); Carolina (Silverstone 1975).
Tocantins: Palmeirante (*Marchezini, 2010).
Mato Grosso: Alta Floresta (* Baas en Peper 2010, * Lötters *et al.* 2007, * Vitt en Caldwell 2009).

Plaatsen op basis van kleurenfoto's of op pers. com.:

Pará: Nieuw Brazilië (E. Oliveira); Tucuruí (M. Martins); Canaã de Carajás (AB de Assis, L. Ferreira): São Felix do Xingu, TI Kayapo (A. Jerolimski); Palestina van Pará (PLV Peloso); LF Storti (ten westen van de Jamaxim-rivier, Rio Tapajos).
Maranhão: Açailândia (A. Silveira); UTE Itaquí, São Luis (D. Pavan).