

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM

Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPG/BTRN

BIBLIOTECA DO INPA

**Distribuição de espécies da herpetofauna de liteira na Amazônia central:
influência de fatores ambientais em uma meso-escala espacial**

FABIANO WALDEZ SILVA GUIMARÃES

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM

2004

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM

Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPG/BTRN

VEDADO EMPRÉSTIMO

**Distribuição de espécies da herpetofauna de liteira na Amazônia central:
influência de fatores ambientais em uma meso-escala espacial**

FABIANO WALDEZ SILVA GUIMARÃES

ORIENTADORA: Dra. ALBERTINA PIMENTEL LIMA

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Fontes Financiadoras: CNPq - Programa Norte de Pós-Graduação/PNOPG (Processo. 550651/01-02) e CAPES (bolsa de estudo).

Manaus – AM

2004

T
597.609811
69632

AGRADECIMENTOS

Esse estudo foi possível devido à colaboração de muitas pessoas que estiveram envolvidas diretamente e indiretamente com os objetivos da minha pesquisa. Aqui gostaria de mencionar algumas dessas pessoas e agradecer a todas as outras que apesar de não estarem citadas não foram por mim esquecidas.

A Dra. Albertina Pimentel Lima pela orientação durante o mestrado e pela oportunidade de trabalhar com pesquisa na Amazônia;

Ao INPA pela acolhida durante este período e em especial a Divisão de Ecologia na pessoa dos professores: Dra. Albertina P. Lima, Dr. Arnaldo Carneiro, Dr. Bruce Forsberg, Dr. Bruce Nelson, Dra. Claudia Keller, Dr. Eduardo Venticinque, Dra. Elisabeth Frankfin, Dra. Flávia Costa, Dr. Flávio Luizão, Dr. George Rebello, Dr. Heraldo Vasconcelos, Dra. Ilse Walker, Dra. Regina Luizão, Dr. Renato Cintra, Dr. Richard C. Vogt, Dra. Rita Mesquita, Dra. Tânia Sanaiotti, Dr. Thierry Gasnier, Dr. William E. Magnusson e Dr. Wilson Spironello;

As agências CAPES pela bolsa de pesquisa e CNPq pelo financiamento deste projeto;

Aos participantes do projeto Ducke, em especial a doutoranda Carolina Castilho e Dra. Eleusa Barros, pela gentileza de cederem dados dos seus trabalhos para esta pesquisa;

Aos pesquisadores Dr. Adolfo Amezquita, Dr. Geoge Rebello, Dr. Selvino Neckel, Dr. Ulisses Galatti pela revisão da versão final do trabalho e pelas valorosas críticas;

Aos amigos M.Sc Carmozina Trindade e o doutorando Marcelo Menin pelo auxílio na obtenção da disponibilidade de invertebrados do solo;

Aos companheiros de trabalho de campo: Marcelo Menin, Marcelo Lima, José Lopes, Goretti Pinto, Bill Quatman e Ayres Lopes;

A Bill Magnusson, Karl Mokross e Whalderner Endo pela ajuda com o abstract;

A Albertina Lima, Bill Magnusson, Domingos Rodrigues e Marcelo Menin pelas fotos;

Ao meu pai Antônio Guimarães, meus irmãos Neto e Sílvia, e a Daniela Pereira, pelo apoio e carinho em todos momentos;

Aos queridos amigos de trabalho e diversão: Adeilson Lopes, Amanda Mortati, Bruce Marshall, Cristina Banks-Leite, Fabrizio Rafael, Jesus Rodrigues, Juliana Stropp, Karl Mokross, Marcelo Derzi, Maria Cecília Vega, Maria Clara Arteaga, Paula Pedrosa e Victor Pazin;

A Sandra Tapia Coral pelos momentos felizes e por me acompanhar nas "juergas";

Aos amigos funcionários da divisão de ecologia: Geise Pacheco, Isamar dos Anjos, Andressa S. de Melo, Lourival A. dos Santos e Beverly Frankfin;

Aos gurus Bill Magnusson, Flávia Costa e Thiago Izzo por sempre estarem dispostos a uma conversa multivariada;

Aos amigos Eudes Costa e Jesus Rodrigues pelos tempos que dividimos casa;

A moçada alto astral da ecologia: Bejamim da Luz, Genimar Julião, Líliam Figueiredo, Luciana Erdtmann; Milton Bianchini, Romilda Pavam, Viviane Layme e a todos amigos das turmas anteriores e posteriores, e extra-inpa (Carlão CIA),

Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) que autorizou este estudo através da licença nº 026/02 concedida pelo Centro de Conservação e Manejo de Répteis e Anfíbios (RAM/IBAMA), processo: 02010.005188/02-14.

Guimarães, Fabiano Waldez Silva

Distribuição de espécies da herpetofauna de liteira na Amazônia central: influência de fatores ambientais em uma meso-escala espacial - 2004

...52p. : il.

Dissertação (mestrado) – INPA/UFAM, 2004

1. Herpetofauna de liteira 2. Anuros de liteira 3. Distribuição 4. Abundância de espécies
5. fatores ambientais I. Título

CDD ed.

Sinopse:

Foi avaliada a influência de fatores ambientais sobre a distribuição de espécies da herpetofauna de liteira em uma área de 64 km² de floresta de terra-firme próxima da cidade de Manaus/AM. O estudo considerou o efeito do volume de liteira, teor de argila do solo, disponibilidade de invertebrados no solo, inclinação da parcela, abundância de árvores e bacia de drenagem, sobre a abundância e a ocorrência dos anuros *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae), *Colostethus stepheni* e *Colostethus aff. marchesianus* (Dendrobatidae), *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus* e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae), do lacertílio *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidae), e sobre a composição das espécies de anuros diurnos, que além das espécies mencionadas incluiu *Allobates femoralis* (Dendrobatidae).

ÍNDICE GERAL

Lista de tabelas.....	iv
Lista de figuras.....	v
Lista de apêndices.....	viii
Resumo.....	ix
Abstract.....	x
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. ÁREA DE ESTUDO.....	4
3. ESPÉCIES ESTUDADAS.....	6
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	9
4.1. Coleta de dados.....	9
4.2. Parâmetros ambientais.....	10
4.2.1. Bacias de drenagem.....	10
4.2.2. Teor de argila do solo.....	10
4.2.3. Inclinação da parcela.....	10
4.2.4. Abundância de árvores.....	10
4.2.5. Volume de liteira.....	10
4.2.6. Disponibilidade de invertebrados no solo.....	11
5. CAPÍTULO I - Fatores Ambientais Influenciando a Distribuição de Espécies da Herpetofauna de Liteira em uma Floresta Tropical	
5.1. INTRODUÇÃO.....	12
5.2. ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	13
5.2.1. Efeitos das variáveis ambientais sobre a distribuição das espécies.....	13
5.2.2. Efeito da bacia de drenagem sobre a distribuição das espécies.....	14
5.3. RESULTADOS.....	14
5.3.1. Efeitos das variáveis ambientais sobre a abundância das espécies.....	16
5.3.2. Efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies.....	22
5.3.3. Efeito da Bacia de drenagem sobre a distribuição das espécies.....	23
5.4. DISCUSSÃO.....	26

6. CAPÍTULO II - Variação na Distribuição de Anuros de Liteira Diurnos na Amazônia Central em uma Escala Meso-Espacial

6.1. INTRODUÇÃO.....	30
6.2. ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	31
6.2.1. Composição de espécies.....	32
6.2.2. Efeitos das variáveis ambientais sobre a composição. a riqueza e a abundância das espécies.....	32
6.2.3. Efeito da bacia de drenagem sobre a composição de espécies.....	33
6.3. RESULTADOS.....	33
6.3.1. Composição de espécies.....	35
6.3.2. Efeito das variáveis ambientais sobre a composição, a riqueza e a abundância das espécies.....	35
6.3.3. Efeito da bacia de drenagem sobre a composição de espécies.....	39
6.4. DISCUSSÃO.....	40
7. LITERATURA CITADA.....	44
8. APÊNDICES.....	53

LISTA DE TABELAS

Tabelas do Capítulo I

Tabela 1 – Famílias e espécies de anuros diurnos de liteira e <i>Coleodactylus amazonicus</i> encontrados na RFAD, com o número total de indivíduos registrados (No./Ind) e a quantidade de parcelas em que ocorreram (No./Parc.).....	15
--	----

Tabelas do Capítulo II

Tabela 2 – Famílias e espécies anuros diurnos de liteira encontrados na RFAD, com o número total de indivíduos registrados (No./Ind) e a quantidade de parcelas em que ocorreram (No./Parc.).....	34
---	----

LISTA DE FIGURAS

Figuras da Área de estudo

FIG. 1 – Imagens de satélite LANDSAT de 2001, escala 1:50.000, do (A) estado brasileiro do Amazonas, destacando a região de interflúvio dos rios Negro, Solimões e Amazonas, com (B) a cidade de Manaus e a RFAD. Fonte: Embrapa – Monitoramento de Satélite, www.cnpm.embrapa.br (julho, 2003).....4

FIG. 2 – Mapa da RFAD com as cotas altitudinais, destacando a formação central de platôs que divide as bacias de drenagem e os principais igarapés da área da reserva.....5

Figura das Espécies estudadas

FIG. 3 – Espécies da herpetofauna de liteira que tiveram sua distribuição avaliada neste estudo (A - I).....8

Figura do Material e Métodos

FIG. 4 – Mapa da RFAD com a localização do sistema de trilhas (N-S e L-O) e das parcelas permanentes de amostragem (círculos e losangos).....9

Figuras do Capítulo I

FIG. 5 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Adenomera andreae*.....18

FIG. 6 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Coleodactylus amazonicus*.....19

FIG. 7 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Colostethus stepheni*.....20

FIG. 8 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Eleutherodactylus fenestratus*.....21

FIG. 9 - Número de indivíduos de (A) *Adenomera andreae*, (B) *Coleodactylus amazonicus*, (C) *Colostethus stepheni* e (D) *Eleutherodactylus fenestratus*, encontrados nas bacias de drenagem Leste (L) e oeste (O) da RFAD.....25

FIG. 10 - Número de indivíduos de (A) *Atelopus spumarius*, (B) *Bufo proboscideus*, (C) *Colostethus aff. marchesianus* e (D) *Dendrophryniscus minutus*, encontrados nas bacias de drenagem leste (L) e oeste (O) da RFAD.....26

Figuras do Capítulo II

FIG. 11 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando (A) o efeito do teor de argila do solo, (B) da inclinação da parcela, (C) da abundância de árvores, (D) do volume de liteira e (E) da disponibilidade de invertebrados no solo sobre a riqueza de espécies.....37

FIG. 12 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando (A) o efeito do teor de argila do solo, (B) da inclinação da parcela, (C) da abundância de árvores, (D) do volume de liteira e (E) da disponibilidade de invertebrados no solo sobre a abundância de todas as espécies de anuros.....38

FIG. 13 - Representação gráfica da ordenação em duas dimensões da composição das espécies de anuros diurnos de liteira, baseada em dados de presença/ausência, nas 72 localidades de coleta. Cada localidade encontra-se identificada pela rede de drenagem em que esteve localizada (L = bacia leste e O = bacia oeste).....40

LISTA DE APÊNDICES

- Apêndice 1** - Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de *Adenomera andreae* sem um caso considerado *outlier*.....54
- Apêndice 2** - Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de *Colostethus stepheni* sem um caso considerado *outlier*.....55
- Apêndice 3** - Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de todas as espécies de anuros diurnos de liteira, sem um caso considerado *outlier*.....56
- Apêndice 4** - Sumário estatístico da análise de regressão multivariada tendo como variáveis dependentes os eixos HMDS1 e HMDS2, baseados em dados qualitativos (presença/ausência das espécies).....57
- Apêndice 5** - Sumário estatístico da análise de regressão multivariada tendo como variáveis dependentes os eixos HMDS1 e HMDS2, baseados em dados quantitativos (abundância das espécies).....58

RESUMO

Este estudo investigou a distribuição de uma espécie de lagarto e de oito espécies de sapos de liteira na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02°55', 03°01'S e 59°53', 59°59'W), próxima da cidade de Manaus, Amazonas. Os animais foram amostrados em 72 parcelas num sistema de trilhas que abrangeu uma área com 64 km² de floresta de terra-firme. Os efeitos das variáveis ambientais: volume de liteira, teor de argila do solo, inclinação da parcela, disponibilidade de invertebrados no solo e abundância de árvores, sobre a abundância e a ocorrência dos anuros *Adenomera andreae*, *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae), *Colostethus stepheni*, *Colostethus aff. marchesianus* (Dendrobatidae), *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus*, *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae) e do lacertílio *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidae), foram avaliados através de modelos de regressão linear e logística múltiplos. O efeito da bacia de drenagem sobre a distribuição destas espécies foi avaliado através de análise de variância. O teor de argila do solo, inclinação da parcela foi a variável que mais influenciou a distribuição das espécies. *Atelopus spumarius* apresentou distribuição restrita à bacia de drenagem leste e *C. aff. marchesianus* e *D. minutus* tiveram ocorrência significativamente maior na bacia oeste. Também foram avaliados os efeitos das mesmas variáveis ambientais sobre a composição e a riqueza da comunidade de anuros diurnos de liteira, que além das espécies já citadas incluiu *Allobates femoralis* (Dendrobatidae). A composição de espécies foi descrita através de escalonamento multidimensional híbrido (HMDS) e os efeitos das variáveis ambientais foram avaliados por regressões múltiplas multivariadas. Os dados quantitativos, relativos à abundância das espécies, foram afetados significativamente pelo teor de argila do solo, pela inclinação da parcela e pela disponibilidade de invertebrados no solo. Os dados qualitativos, relativos à presença/ausência das espécies, foram afetados significativamente pelo teor de argila do solo. Através de análise de variância multivariada foi observado um efeito significativo da bacia de drenagem sobre a composição de espécies, baseada em dados qualitativos. Uma regressão linear múltipla indicou que a riqueza de espécies foi afetada significativamente pelo teor de argila do solo e pela disponibilidade de invertebrados no solo.

ABSTRACT

The species distribution of the herpetofauna of leaf-litter was investigated in a meso-scale spatial in central Amazonia. The animals were sampled in 72 plots inside a system of trails, in an 10.000 ha area of forest in the Reserva Forestal Adolpho Ducke (02°55', 03°01'S e 59°53', 59°59'W), near the city of Manaus, Amazonas, Brazil. In the first chapter, the effects of volume of leaf-litter, soil clay content, slope of the plot, availability of soil invertebrates and abundance of trees, on the abundance and the presence of the anurans *Adenomera andreae* and *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae); *Colostethus stepheni* and *Colostethus aff. Marchesianus* (Dendrobatidae); *Atelopus spumarius*, *Bufo gr. proboscideus* and *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae), and of the lizard *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidae), were studied through multiple linear and logistic regressions models. Also, the effect of the drainage basin on the distribution of these species, was evaluated through analysis of variance. Soil clay content and slope of the plot influenced the distribution of the majority of the species. Drainage basin influenced the distribution of *A. spumarius*, *C. aff. marchesianus* and *D. minutus*. *Atelopus spumarius* occurred in to only one of the drainage basins. In the second chapter, the effects of same environmental variables, were evaluated through multivariate multiple linear regressions models, on the distribution of the assemblage of diurnal anurans of leaf-litter, that included the species already cited and *Allobates femoralis* (Dendrobatidae). The composition of species was described through a hibrid multidimensional scaling (HMDS) ordenation. The composition based on quantitative data was significantly affected by soil clay content, by slope of the plot, and by availability of soil invertebrates. The composition based on qualitative data was significantly affected by soil clay content. A significant effect of drainage basin on the composition of species based on qualitative data, was idicated by multivariate analysis of variance. Species richness was significantly affected by soil clay content and by availability of soil invertebrates.

1. CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO GERAL

Conhecer os mecanismos que determinam os padrões observados na distribuição e na abundância das espécies é um dos principais objetivos de estudos ecológicos (Krebs, 1994). O padrão de distribuição espacial dos animais reflete a disponibilidade e a distribuição dos recursos relacionados com os requerimentos fisiológicos das espécies (Zug, 1993) sendo, tanto em uma escala local quanto regional influenciado por vários fatores como por exemplo: a distribuição histórica do grupo, as interações com competidores/predadores e a densidade de indivíduos co-específicos (Sexton *et al.*, 1964).

A estrutura espacial de uma população em uma determinada área compreende variações espaciais e temporais nas abundâncias dos indivíduos relacionadas com a existência de habitats potencialmente adequados (Pianka, 1978; Begon *et al.*, 1996). Identificar os fatores que determinam os padrões espaciais de diversidade em vários grupos é uma estratégia eficaz na construção de planos de manejo de uma região (Williams & Hero, 2001).

Esse tipo de informação pode fornecer subsídios para conservação de espécies, por exemplo, a distribuição das espécies é freqüentemente utilizada para estabelecer a localização e o tamanho de áreas destinadas à proteção (Ferreira, 2001; Primack & Rodrigues, 2001). Sendo de particular interesse para áreas de floresta na Amazônia onde uma alta biodiversidade tem como principal ameaça a perda de habitat (Fearnside, 1995; Laurence, 1998; Nepstad *et al.*, 1999).

Em florestas tropicais os detritos orgânicos que recobrem a superfície do solo são principalmente de origem vegetal sendo denominados de folheto, liteira ou serrapilheira (Marino *et al.*, 1980). Estes constituem um ambiente de grande diversidade em espécies (Höfer *et al.*, 2001). Os anfíbios e répteis são os vertebrados mais ricamente representados na liteira (Lloyd *et al.*, 1968; Scott 1976; Inger, 1980a; Duellman, 1990; Allmon, 1991; Vitt & Caldwell, 1994; Vonesh, 2001).

Neste ambiente algumas espécies de lagartos, salamandras e sapos podem atingir altas densidades (Rodda *et al.*, 2001) ocupando posições-chave na rede alimentar das comunidades onde atuam com predadores em ambientes aquáticos e terrestres e como presas para grupos de vertebrados e invertebrados (Greene, 1986; 1988; Duellman & Trueb, 1994; Pough *et al.*, 1998).

Entender como estas espécies usam o ambiente, além de fornecer informações sobre a autoecologia do grupo pode prover dados sobre o papel do ambiente na coexistência das espécies (Toft, 1985). Os estudos de uso do habitat pela herpetofauna de liteira em florestas

tropicais têm focado em quantificar as diferenças na diversidade e na abundância de espécies entre tipos diferentes de habitat (Sexton *et al.*, 1964; Crump, 1971; Scott, 1976; Duellman, 1978; 1990; Inger, 1980b; Heiner, 1992; Gascon, 1996) e/ou ao longo de gradientes ambientais (Lieberman, 1986; Fauth *et al.*, 1989; Allmon, 1991; Peaman, 1997; Giaretta *et al.*, 1999; Vonesh, 2001).

No entanto, para ambientes florestais na Amazônia brasileira poucos estudos tentaram avaliar a magnitude e a extensão da influência dos fatores ecológicos e geográficos sobre a distribuição de espécies da herpetofauna de liteira em uma escala de paisagem (*e.g.* Allmon, 1991). Isto possibilitaria associar os padrões de distribuição das espécies em uma macro-escala a atributos da paisagem que são de previsão confiável como, por exemplo, a geomorfologia do ambiente (Nichols, *et al.*, 1998).

Compreender como as mudanças locais afetam a distribuição das espécies em escalas espaciais maiores nos ecossistemas tropicais deve auxiliar na determinação do *status* de conservação das espécies (Hecnar & M'Closkey, 1997), na prevenção de impactos decorrentes de atividade humanas, que comumente modificam o ambiente numa escala espacial de paisagem (Lubchenko *et al.*, 1991; Terborg, 1992), além de representar uma informação relevante diante do atual contexto de declínio populacional a que se encontram submetidas várias espécies de anfíbios (Alford & Richards, 1999) e répteis (Gibbons *et al.*, 2000).

Estudos recentes têm demonstrado que a variação de fatores edáficos e topográficos ao longo de um ecossistema florestal influenciam sobre a distribuição de plantas de sub-bosque e da copa (Kahn, 1987; Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Clark *et al.*, 1995; Nichols, *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 1999; Kinupp, 2002 e Tuomisto *et al.*, 2003), de peixes de igarapés (Mendonça, 2002), de formigas (Vasconcelos *et al.*, 2003) e até de aves (Whitney & Alonso, 1998).

Muito possivelmente, a variação de tais fatores também influencia a distribuição da herpetofauna de liteira em uma escala de paisagem, porque muitas destas espécies são de tamanho bastante pequeno e de movimento lento, com pequenas áreas de vida e com capacidade limitada de dispersão (Duellman & Trueb, 1994; Zug, 1993; Pough *et al.*, 1998; Stebbins & Cohen, 1995; Guerry & Hunter Jr., 2002).

De fato, alguns trabalhos têm sugerido que várias espécies de anfíbios e répteis podem ser afetadas por alterações locais de forma mais sensível que pela redução do tamanho da área (Kitchener *et al.*, 1980; Recher *et al.*, 1980; Caughley e Gall, 1985; Hadden e Westbrooke, 1996), apesar de existirem evidências contrárias (Carvalho Jr., 2003). Na Amazônia central é

conhecido que para várias espécies de sapos a presença de determinados microhabitats é um fator promotor de diversidade mais importante que o tamanho da área (Zimmerman e Bierregaard, 1986).

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) é um dos sítios do programa brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração (PELD) na Amazônia central (Luizão e Vasconcelos, 2001), e desde 2000 conta com um sistema de trilhas associado a parcelas permanentes que possibilitam a realização de pesquisas em toda área da reserva (10.000 ha), dentro de um sistema de amostragem integrado (Magnusson, 2002). Tornando a área da RFAD adequada à realização de estudos que abordem a magnitude e a extensão da influência dos fatores ecológicos e geográficos sobre a distribuição de vários grupos biológicos em uma meso-escala espacial.

Os estudos realizados nesta escala espacial na área da reserva demonstraram que a topografia e diferenças química da água entre as duas principais redes de drenagem da reserva influenciam na composição e a riqueza de espécies de plantas de sub-bosque do gênero *Psychotria* (Kinupp, 2002) e de peixes de igarapés (Mendonça, 2002) respectivamente.

Considerando que Allmon (1991), foi o único estudo que avaliou a extensão e a magnitude do efeito de fatores ambientais sobre a distribuição da herpetofauna de liteira na Amazônia central. E que os estudos anteriores com as espécies da herpetofauna de liteira na região de Manaus, não foram conduzidos a uma escala de paisagem (ver Ramos, 1981; Moreira & Lima, 1991; Zimmerman, 1991; Galatti, 1992; Gasnier *et al.*, 1994; Junca, 1994; Lima, 1998; Lima & Magnusson, 1998; Tocher *et al.*, 1998). O objetivo desta pesquisa foi avaliar a distribuição de oito espécies da herpetofauna de liteira utilizando o sistema de parcelas da RFAD, buscando os animais ativamente em áreas de 250 m² e relacionado a distribuição destas espécies com fatores ambientais e micro-geográficos.

Para tanto, esta dissertação foi dividida em dois capítulos: no capítulo I foram investigados os efeitos das variáveis ambientais: volume de liteira, do teor de argila do solo, disponibilidade de invertebrados no solo, inclinação da parcela, abundância de árvores e bacia de drenagem, sobre a distribuição dos anuros *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae), *Colostethus stephensi* e *Colostethus aff. marchesianus* (Dendrobatidae), *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus*, e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae), e do lacertílio *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidae). No capítulo II foram investigados os efeitos das mesmas variáveis ambientais sobre a composição de espécies e a riqueza da assembléia de anuros diurnos de liteira, que além das espécies citadas incluiu *Allobates femoralis* (Dendrobatidae).

2. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A RFAD está localizada no estado brasileiro do Amazonas entre as coordenadas 02°55', 03°01'S e 59°53', 59°59'W, encontrando-se limitada ao sul e ao oeste pela cidade de cidade de Manaus, ao norte por áreas rurais e a leste por uma área de floresta contínua (Fig. 1).

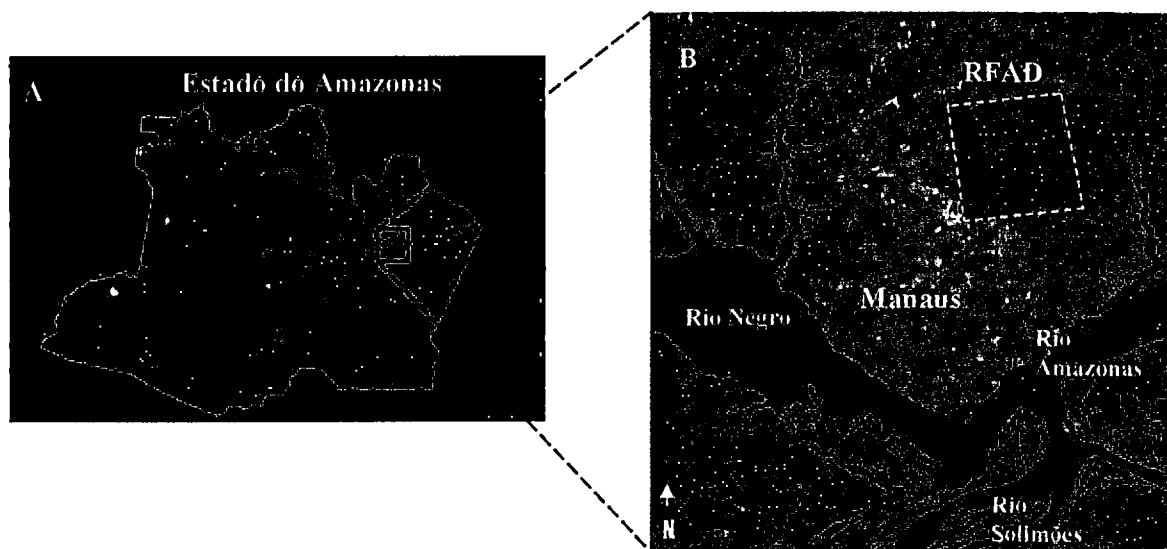


FIG. 1 – Imagens de satélite LANDSAT de 2001, escala 1:50.000, do (A) estado brasileiro do Amazonas, destacando a região de interflúvio dos rios Negro, Solimões e Amazonas, com (B) a cidade de Manaus e a RFAD. Fonte: Embrapa – Monitoramento de Satélite, www.cnpm.embrapa.br (julho, 2003).

A RFAD constitui uma área com 10.000 ha (10 km x 10 km) de floresta madura de terra firme. A topografia é caracterizada por uma variação relativamente baixa na altitude de 40 m a 140 m sobre o nível do mar (snm), o que é relativamente comum para áreas na Amazônia central (Chauvel *et al.* 1987). Uma formação de platôs com uma altitude média de 120 m snm, localizada na parte central da reserva, funciona como um divisor de águas separando as bacias de drenagem da RFAD. A bacia leste drena para tributários do Rio Amazonas e a bacia oeste drena para tributários do Rio Negro (Ribeiro *et al.* 1999) (Fig. 2). O clima da região é equatorial úmido com uma temperatura média anual de 26,7° C e uma

precipitação média mensal de $362 \text{ mm} \pm 400 \text{ mm}$. O período de estiagem ocorre entre os meses de junho e setembro (Marques Filho *et al.*, 1981).

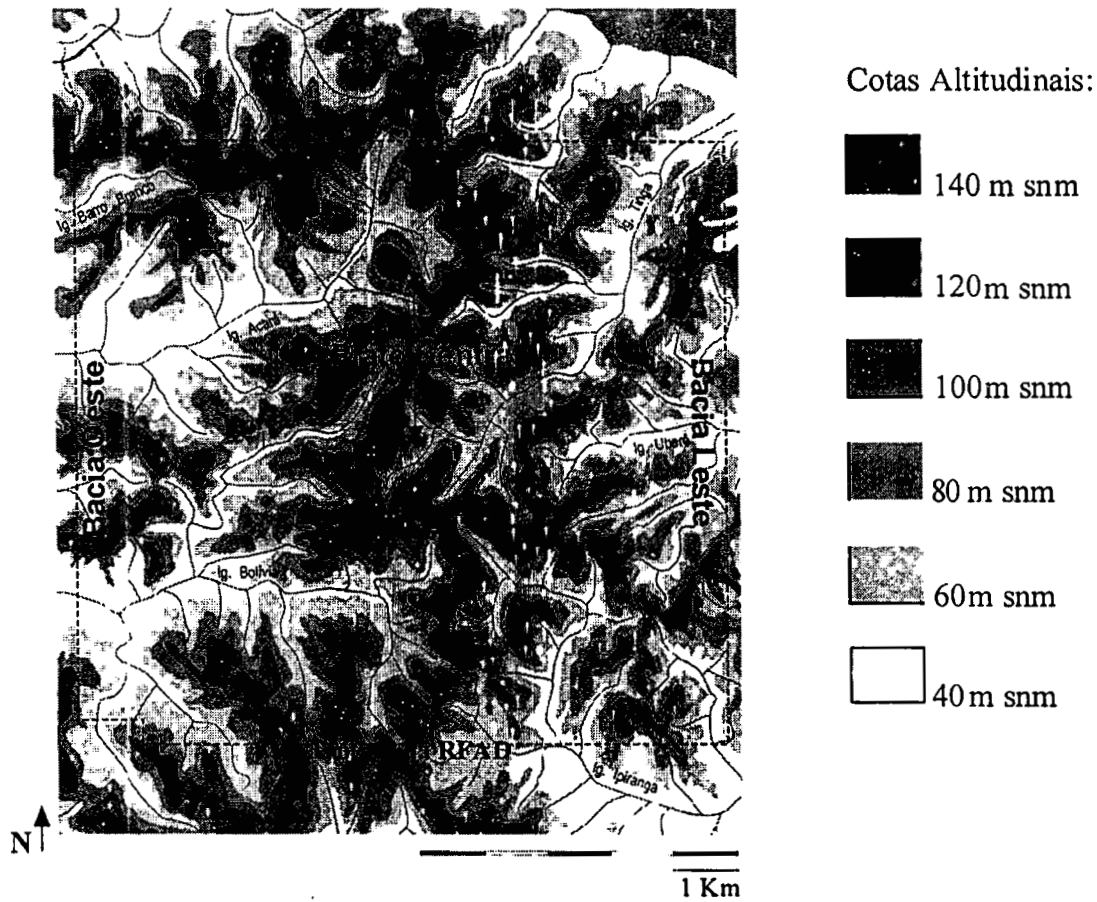


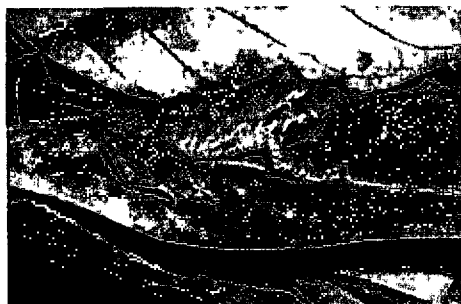
FIG. 2 – Mapa da RFAD destacando as cotas altitudinais e a formação central de platôs que separa as bacias de drenagem da área da reserva.

3. ESPÉCIES ESTUDADAS

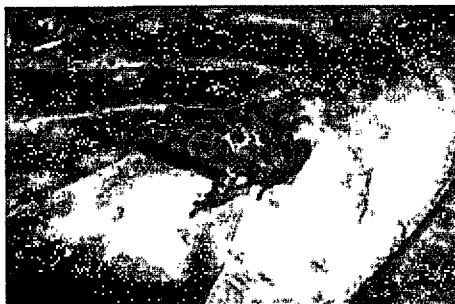
A assembléia de anuros diurnos de liteira na Reserva Florestal Adolpho Ducke é composta por oito espécies: *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae); *Colostethus aff. marchesianus*, *Colosthetus stepheni* e *Allobates femoralis* (Dendrobatidae); *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus* e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae) (Lima, 1998). Estas espécies juntamente com o lagarto *Coleodactylus amazonicus* (Fig. 3) representam os menores vertebrados de liteira da fauna local, com comprimentos (CRC e CRU) entre seis e cinquenta milímetros (Lima, 1996; Avila-Pires, 1996).

A maioria destas espécies é considerada como característica de áreas de floresta não perturbada (Tocher *et al.*, 1998; Carvalho Jr., 2003) e tem ampla distribuição nas florestas de terras baixas da Região Amazônica (Zimmerman & Bierregaard, 1986; Duellman, 1990; Avila-Pires, 1995; Frost, 2002), onde representam uma considerável proporção da diversidade herpetofaunística dessas localidades (Duellman, 1990; Allmon, 1991; Zimmerman, 1991; Vitt & Caldwell, 1994; Vitt & Zani, 1995; Gascon, 1996). Apesar disso, muitos aspectos da biologia e da ecologia desses pequeníssimos vertebrados que habitam a liteira, ainda são pouco conhecidos (Vitt & Caldwell, 1994).

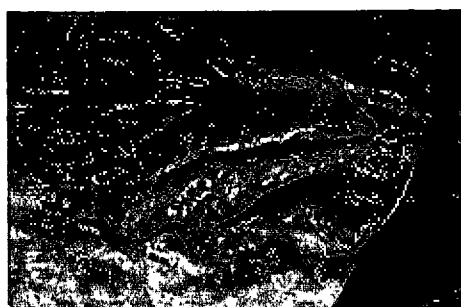
Quanto ao comportamento reprodutivo: *Colostethus aff. marchesianus* e *Allobates femoralis* põem ovos na liteira e os girinos são carregados pelos adultos até a poça onde completam seu desenvolvimento (Crump, 1974); *Dendrophryniscus minutus* coloca os ovos em cima de folhas caídas, raízes e troncos, na margem de poças rasas temporárias e após eclodirem os girinos vão para água (Höld, 1990); *Atelopus spumarius* provavelmente coloca os ovos em poças nas margens de grandes igarapés (Gascon, 1989; Zimmerman & Rodrigues, 1990); *Bufo proboscideus* põe os ovos diretamente na água em poças temporárias isoladas dos igarapés (Zimmerman & Bogart, 1988); *Adenomera andreae* deposita seus ovos em ninhos de espuma escavados no solo (Heyer, 1969) e *Colosthetus stepheni* põe seus ovos sobre folhas na liteira (Juncá *et al.*, 1994), os girinos destas duas espécies completam o desenvolvimento dentro dos ninhos; *Eleutherodactylus fenestratus* deposita seus ovos no solo e os girinos têm desenvolvimento completo dentro dos ovos (Höld, 1990). Em *Coleodactylus amazonicus* cada fêmea gera um único ovo por vez e o deposita no meio da liteira (Avila-Pires, 1995).



a) *Eleutherodactylus fenestratus*
(Steindachner, 1864) (Foto: Marcelo Menin)



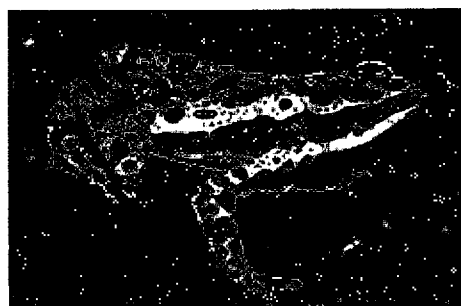
b) *Adenomera andreae* (Muller, 1923)
(Foto: Domingos J. Rodrigues)



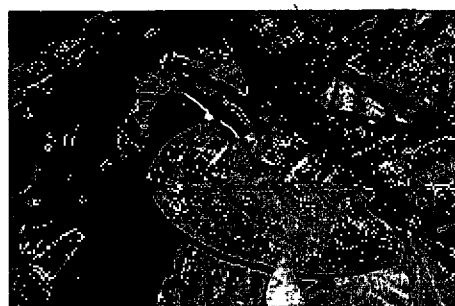
c) *Colostethus stepheni* Martins, 1989
(Foto: Albertina P. Lima)



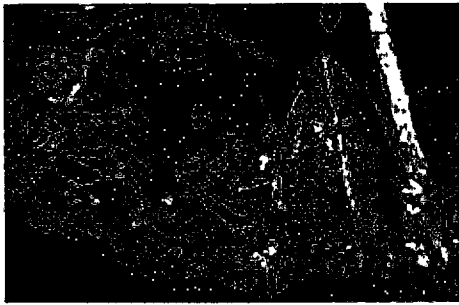
d) *Colostethus aff. marchesianus* Melin, 1941
(Foto: Albertina P. Lima)



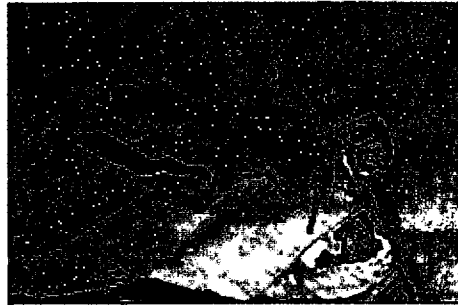
e) *Atelopus spumarius* Cope, 1871
(Foto: William E. Magnusson)



f) *Allobates femorales* (Boulenger, 1883)
(Foto: Albertina P. Lima)



g) *Dendrophryniscus minutus* Melin, 1941
(Foto: Albertina P. Lima)



h) *Bufo proboscideus* (Spix, 1824)
(Foto: Domingos J. Rodrigues)



i) *Coleodactylus amazonicus* (Anderson, 1918)
(Foto: Marcelo Menin)

FIG. 3 – As espécies da herpetofauna de liteira da RFAD que tiveram sua distribuição avaliada neste estudo (A - I).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Coleta de dados

A coleta de dados foi realizada entre outubro de 2002 (final da estação seca) e abril de 2003 (meio da estação chuvosa). Foram instaladas 72 parcelas de 1 x 250 m a cada 1 Km, distribuídas em uma área com 64 Km² (8 x 8 Km), sendo 41 parcelas localizadas na bacia que drena o lado oeste da reserva e 31 na bacia que drena o lado leste (Fig. 4). O sistema de trilhas teve início 1 km após a borda da reserva para minimizar o efeito de borda (Magnusson, 2002). Cada parcela foi instalada de modo a acompanhar uma mesma curva de nível (isoclinas topográficas) com o objetivo de reduzir a variação no tipo de solo que nesta região é bastante relacionado com a altitude (Chauvel *et al.* 1987).

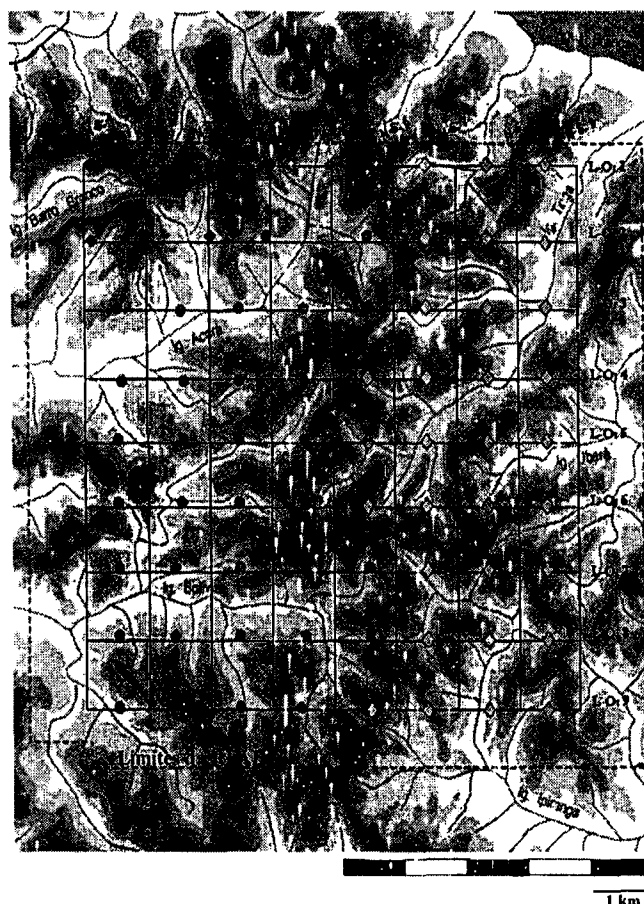


FIG. 4 – Mapa da RFAD com a localização do sistema de trilhas (N-S e L-O) e das parcelas permanentes de amostragem na bacia de drenagem leste (losangos) e oeste (círculos).

A amostragem foi feita durante o dia, entre 8 e 16 h, por duas pessoas que caminharam lentamente, lado a lado, e percorreram a parcela em um tempo mínimo de 2 horas, procurando as espécies visualmente abaixo e acima do folheto através do revolvimento da camada de liteira. Duas contagens foram feitas em cada parcela com um intervalo de tempo mínimo de dois meses entre a primeira e a segunda.

4.2. Parâmetros ambientais

4.2.1. Bacias de drenagem

Um mapa da RFAD confeccionado através de medidas obtidas por um profissional agrimensor, possibilitou localizar e posicionar as parcelas com relação a rede de drenagem leste ou oeste (ver Fig. 4).

4.2.2. Teor de argila do solo

As coletas de solo foram feitas com um trado que retirou amostras de solo a cada 50 m no centro das parcelas, totalizando cinco pontos por parcela. O percentual (%) de argila do solo foi obtido por análises granulométricas (dispersão total) realizadas através do método da pipeta segundo Claessen (1997). As análises foram feitas no laboratório temático solo/planta do Departamento de Ciências Agronômicas do INPA. Para análise de dados foi considerada a porcentagem média de argila obtida em cada parcela.

4.2.3. Inclinação da parcela

A declividade ao longo da parcela foi obtida através de um clinômetro que mediu seis pontos no centro da parcela, no início e a cada 50 metros. Para análise de dados foi utilizada a declividade média obtida em cada parcela.

4.2.4. Abundância de árvores

A abundância de árvores por parcela foi obtida através da contagem das árvores em três parcelas com diferentes tamanhos, conforme a classe de diâmetro (DAP) das árvores: parcelas de 40 x 250 m para árvores com DAP > 30 cm; parcelas de 20 x 250 m para árvores com diâmetros entre 10 e 30 cm e parcelas de 4 x 250 m para árvores com diâmetros entre 10 e 1 cm. Para a análise de dados foi considerado o número total de árvores da parcela obtido pela soma do total de indivíduos agrupados nas três diferentes classes de diâmetro.

4.2.5. Volume de liteira

O volume da camada de liteira foi estimado logo após a contagem dos animais. Para a estimativa toda liteira contida em uma área de 60 x 60 cm foi coletada e acondicionada em um recipiente com graduação em litros. Neste a liteira foi comprimida com uma força mediana e uniforme por três vezes, através de uma prensa de madeira e o volume ocupado foi registrado. Cinco medidas foram feitas em cada parcela, uma a cada 50 m e todas a três metros da direita

do centro da parcela. Para a análise de dados foi utilizado o valor médio do volume de liteira obtido em cada parcela.

4.2.6. Disponibilidade de invertebrados no solo

A disponibilidade dos invertebrados de solo entre 0,2 e 1 cm de comprimento foi utilizada como um índice de disponibilidade de presas. Esse tamanho de presa foi estabelecido tendo como base os estudos sobre a dieta das espécies estudadas na área da RFAD (Ramos, 1981; Lima e Moreira, 1983; Lima, 1998; Lima e Magnusson, 1998).

As coletas de invertebrados foram realizadas entre fevereiro e abril de 2003, utilizando armadilhas de interceptação e queda (*pitfall*) adaptadas para a coleta de pequenos invertebrados ativos na superfície da liteira como descrito em Carvalho Jr. (2003).

As armadilhas foram confeccionadas com garrafas *pet* com capacidade de 2 L. Uma abertura de 15 x 20 cm foi feita no sentido longitudinal da garrafa. Para interceptar e conduzir os animais até a abertura uma tela plástica transparente de 20 x 20 cm foi posicionada acima da abertura. Para coletar e preservar os animais, 200 ml de uma solução de formol 1% foi depositado na garrafa adicionada de 3 gotas de detergente para facilitar que animais afundem na solução.

As armadilhas *pet-pitfall* foram enterradas ao nível do solo no centro da parcela, uma a cada 50 m, totalizando cinco armadilhas por parcela. O período de abertura das armadilhas foi de 24 h.

Os invertebrados coletados foram armazenados em álcool 70% e separados por tamanho com uma lupa esteriomicroscópica provida de régua. O peso úmido foi obtido em uma balança com precisão de 0.0001 g. (modelo METTLER AJ50), após a remoção do excesso de umidade com papel toalha e 15 minutos de exposição ao ar. Para análise de dados foi considerada a biomassa total (peso úmido) de invertebrados obtidos por parcela.

5. CAPÍTULO I – FATORES AMBIENTAIS INFLUENCIANDO A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DA HERPETOFAUNA DE LITEIRA EM UMA FLORESTA TROPICAL

5.1. INTRODUÇÃO

Muitas espécies de anfíbios e répteis não ocorrem de forma contínua ao longo de sua área de distribuição estando presentes apenas em manchas de habitats favoráveis, que em uma escala espacial maior compõem uma distribuição heterogênea ao longo da paisagem (Guerrero *et al.*, 1999; Guerry & Hunter Jr., 2002). Entender como as mudanças locais podem afetar na distribuição e na abundância destas espécies em escalas espaciais de paisagem são necessários para se determinar o *status* de conservação das populações (Hecnar & M'Closkey, 1997). Também é uma importante ferramenta para previsão de possíveis impactos decorrentes da intervenção humana que geralmente causam impactos em uma escala de paisagem (Lubchenko *et al.*, 1991; Terborg, 1992), sobretudo em áreas pouco perturbadas da Amazônia, onde uma grande diversidade de espécies tem como principal ameaça a perda de habitat (Fearnside, 1995; Laurence, 1998).

A variação dos fatores topográficos e edáficos ao longo de um ecossistema florestal tem sido identificada como determinante da distribuição de plantas de sub-bosque e de copa (Kahn, 1987; Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Clark *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1999; Tuomisto *et al.*, 2003), de formigas (Vasconcelos *et al.*, 2003) e de aves (Whitney & Alonso, 1998). A distribuição de anfíbios e répteis de liteira possivelmente também é influenciada por essa variação, pois muitas espécies são de tamanho bastante pequeno e de movimento lento, com pequenas áreas de vida e com capacidade limitada de dispersão (Duellman & Trueb, 1994; Zug, 1993; Pough *et al.*, 1998; Stebbins & Cohen, 1995; Guerry & Hunter Jr., 2002).

Em uma escala local, a diversidade da herpetofauna de liteira pode variar com os fatores como umidade e altitude (Scott, 1976; Toft, 1980; Fauth *et al.*, 1989; Giaretta *et al.*, 1999), tipo de solo, inclinação do terreno e estrutura da vegetação (Sexton *et al.*, 1964; Crump, 1971; Allmon, 1991; Hadden & Westbrooke, 1996) e grau de perturbação antrópica (Lieberman, 1986; Heinen, 1992; Peaman, 1997; Tocher *et al.*, 1997; Toral *et al.*, 2002). No entanto, para ambientes florestais na Amazônia brasileira apenas um estudo (Allmon, 1991) avaliou a magnitude e a extensão da influência dos fatores ecológicos e geográficos sobre a distribuição de espécies da herpetofauna de liteira.

Em escala espacial de paisagem a distribuição das espécies depende da habilidade de colonização e do sucesso de estabelecimento das espécies (Zug, 1993). Para anuros em áreas

de floresta de terra-firme na Amazônia central, a presença de determinados microhabitats para reprodução é um fator determinante de diversidade mais influente que o tamanho da área, sendo determinante do padrão de ocorrência das espécies (Zimmerman e Bierregaard, 1986). Indicando que o modo reprodutivo da espécie pode influenciar na capacidade de dispersão e conseqüentemente no padrão de distribuição das espécies.

Este estudo investigou em uma área de 64 Km² na Amazônia central, a distribuição de oito espécies da herpetofauna de liteira, com diferentes estratégias reprodutivas: *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae); *Colostethus aff. marchesianus* e *Colostethus stepheni* (Dendrobatidae); *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus* e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae), e *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidae). Buscando relacionar a abundância e a presença destas espécies com fatores ambientais e tendo como objetivos responder as seguintes questões: quais variáveis ambientais estão relacionadas com a densidade das espécies mais abundantes? Quais variáveis ambientais estão relacionadas com a ocorrência das espécies menos abundantes? Qual o efeito das duas diferentes redes de drenagem na distribuição das espécies?

5.2. ANÁLISE ESTATÍSTICA

5.2.1. Efeitos das variáveis ambientais sobre a distribuição das espécies

Nas espécies que ocorreram em mais da metade do total de parcelas (espécies mais abundantes), o maior número de indivíduos encontrados nas duas contagens foi utilizado como variável dependente nas análises. Para as espécies que ocorreram em menos que a metade do total de parcelas a presença/ausência (zero e 1) das espécies foi usada como variável dependente nas análises.

Os efeitos das variáveis ambientais: volume de liteira, teor de argila do solo, disponibilidade de invertebrados no solo, inclinação da parcela e abundância de árvores, sobre a distribuição das espécies foram avaliados por dois tipos de análises de regressão múltipla: linear e logística.

Regressões logísticas foram empregadas para avaliar quais variáveis ambientais estão relacionadas com a presença das espécies e regressões lineares para avaliar quais variáveis ambientais estão relacionada com a abundância das espécies.

Antes de testar os modelos de regressão as variáveis ambientais foram avaliadas quanto a colinearidade através de um teste de correlação. Também foi avaliada a possibilidade de ocorrer multicolinearidade entre as variáveis independentes através da observação dos valores de tolerância (Tol.) expressos nos modelos. De acordo com Kirby (1993), a

probabilidade de ocorrer multicolinearidade e maior nas variáveis que apresentaram valores de tolerância próximos de 0,1.

5.2.2. Efeito da bacia de drenagem sobre a distribuição das espécies

O efeito da bacia de drenagem sobre a abundância ou a presença das espécies foi avaliado através da análise de variância (ANOVA).

Todas as análises estatísticas foram feitas no programa estatístico SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1998).

5.3. RESULTADOS

Foram encontrados 3105 indivíduos e aproximadamente 94% desse total correspondeu a quatro das espécies: *Adenomera andreae* (55,7%), *Colostethus stepheni* (26,3%), *Coleodactylus amazonicus* (6,8%) e *Eleutherodactylus fenestratus* (5,2%).

No mínimo duas e no máximo de sete espécies foram registradas por parcela ($\bar{X} = 4,6 \pm 1,1$). *Adenomera andreae* e *C. stepheni* ocorreram em todas as parcelas.

Duas espécies foram registradas apenas em uma das bacias de drenagem: *Colostethus aff. marchesianus* na bacia oeste e *Atelopus spumarius* na bacia leste (Tab. 1).

Tabela 1 – As famílias das espécies estudadas de anuros e lagarto diurnos de liteira com o número total de indivíduos registrados (No./Ind) e o número de parcelas em que ocorreram (No./Parc.).

Famílias e espécies	No./Ind.	No./Parc.
LEPTODACTYLIDAE		
<i>Adenomera andreae</i>	1730	72
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	162	59
BUFONIDAE		
<i>Atelopus spumarius</i>	16	10
<i>Bufo proboscideus</i>	54	29
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	83	23
DENDROBATIDAE		
<i>Colostethus aff. marchesianus</i>	29	15
<i>Colostethus stepheni</i>	819	72
GEKKONIDAE		
<i>Coleodactylus amazonicus</i>	212	53
Total	3105	N = 72

As variáveis ambientais consideradas nos modelos de regressão não estiveram fortemente correlacionadas (Pearson $r < 0,31$ e $P > 0,08$) e tiveram altos valores de tolerância (Tol $> 0,81$) indicando baixa possibilidade de ocorrer multicolinearidade.

5.3.1. Efeitos das variáveis ambientais sobre a abundância das espécies

Nas espécies mais abundantes (*A. andreae*, *C. amazonicus*, *C. stepheni* e *E. fenestratus*) os efeitos das variáveis ambientais: volume de liteira (VL), teor de argila do solo (TA), disponibilidade de invertebrados no solo (DI), inclinação da parcela (IP) e abundância de árvores (AA) sobre a sua abundância foram avaliados por modelos de regressão múltipla.

Para *A. andreae* (Aa) o modelo testado não foi capaz de prever a variação na sua abundância ($Aa = 31,970 - 0,059TA - 0,471IP - 0,008AA + 1,306VL + 7,541DI$; $R^2 = 0,10$; $F_{5,66} = 1,53$; $P = 0,191$). No entanto, foi encontrada uma relação significativa com a inclinação da parcela ($t = - 2,14$; $P = 0,035$; Tol. = 0,82; Fig.5B). Não houve relações significativas com o teor de argila do solo ($t = - 1,25$; $P = 0,214$; Tol. = 0,91; Fig.5A), com a abundância de árvores ($t = - 0,59$; $P = 0,557$; Tol. = 0,90; Fig.5C), com o volume de liteira ($t = 0,39$; $P = 0,695$; Tol. = 0,98, Fig.5C) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = 0,622$; $P = 0,536$; Tol. = 0,97, Fig.5D). Nesta análise um caso foi considerado *outlier* e correspondeu a parcela com o maior registro de indivíduos de *A. andreae* (84 ind., $\bar{X} = 24 \pm 12,8$). Retirando este caso, o modelo continuou não prevendo a variação na abundância desta espécie ($R^2 = 0,09$; $F_{5,65} = 1,29$; $P = 0,279$; Apêndice 1). Um modelo de regressão linear simples utilizando a inclinação da parcela como variável independente e a abundância de *A. andreae* como variável dependente apesar de significativo conseguiu prever pouco da variação no número de indivíduos desta espécie (IP, $t = - 2,28$; $P = 0,025$; Ad = 28,532 - 0,451 IP; $r^2 = 0,069$; $F_{1,70} = 5,21$, $P = 0,025$).

Para *C. amazonicus* (Ca) o modelo testado foi capaz de prever a variação na sua abundância ($Ca = - 4,915 - 0,040TA - 0,170IP + 0,005AA + 2,170VL - 1,439DI$; $R^2 = 0,25$; $F_{5,66} = 4,51$; $P = 0,001$). Foram encontradas relações significativas com o teor de argila do solo ($t = - 3,33$; $P = 0,001$; Tol. = 0,91; Fig. 6A), com a inclinação da parcela ($t = - 3,01$; $P = 0,004$; Tol. = 0,82; Fig. 6B) e com o volume de liteira ($t = 2,53$; $P = 0,014$; Tol. = 0,98; Fig. 6D). Não houve relações significativas com a abundância de árvores ($t = 1,54$; $P = 0,127$; Tol. = 0,90; Fig. 6C) e com a disponibilidade de invertebrados ($t = - 0,46$; $P = 0,647$; Tol. = 0,97; Fig. 6E).

Para *C. stepheni* (Cs) o modelo testado foi capaz de prever a variação na sua abundância ($Cs = 18,958 - 0,136TA - 0,532IP + 0,004AA + 1,190VL - 18,624DI$; $R^2 = 0,44$; $F_{5,66} = 10,59$; $P < 0,001$). Foram encontradas relações significativas com o teor de argila do solo ($t = - 5,90$; $P < 0,001$; Tol. = 0,91; Fig. 7A), a inclinação da parcela ($t = - 4,91$, $P < 0,001$, Tol. = 0,82; Fig. 7B) e a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 3,11$; $P = 0,003$; Tol. = 0,97; Fig. 7E). Não houve relações significativas com a abundância de árvores (t

= 0,55; $P = 0,582$; Tol. = 0,90; Fig. 7C) e com o volume de liteira ($t = 0,72$; $P = 0,471$; Tol. = 0,98; Fig. 7D). Nesta análise um caso foi considerado *outlier*, o mesmo correspondeu a parcela com o maior registro de indivíduos de *C. stephensi* (37 ind.; $\bar{X} = 11,3 \pm 8$). Quando este caso foi retirado o modelo continuou prevendo a variação na abundância desta espécie ($R^2 = 0,44$; $F_{5,65} = 10,28$; $P < 0,001$; Apêndice 2).

Para *E. fenestratus* (Ef) o modelo testado foi capaz prever a variação na sua abundância ($Ef = 3,28 - 0,001TA + 0,136IP - 0,002AA - 0,299VL - 0,704DI$; $R^2 = 0,25$; $F_{5,66} = 4,47$; $P = 0,001$). Foi encontrada relação significativa com a inclinação da parcela ($t = 4,39$; $P < 0,001$; Tol. = 0,82; Fig. 8B). Não houve relações significativas com o teor de argila do solo ($t = -0,13$; $P = 0,895$; Tol. = 0,91; Fig. 8A), com a abundância de árvores ($t = -1,19$, $P = 0,238$, Tol. = 0,90; Fig. 8C), com o volume de liteira ($t = -0,63$; $P = 0,525$; Tol. = 0,98; Fig. 8D) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = -0,41$; $P = 0,682$; Tol. = 0,98; Fig. 8E). Um modelo de regressão linear simples utilizando a inclinação da parcela como variável independente e a abundância de *E. fenestratus* como variável dependente previu a variação no número de indivíduos desta espécie (IP, $t = 4,57$; $P < 0,001$; $Ef = 0,984 + 0,127 IP$; $r^2 = 0,23$; $F_{1,70} = 20,89$; $P < 0,001$).

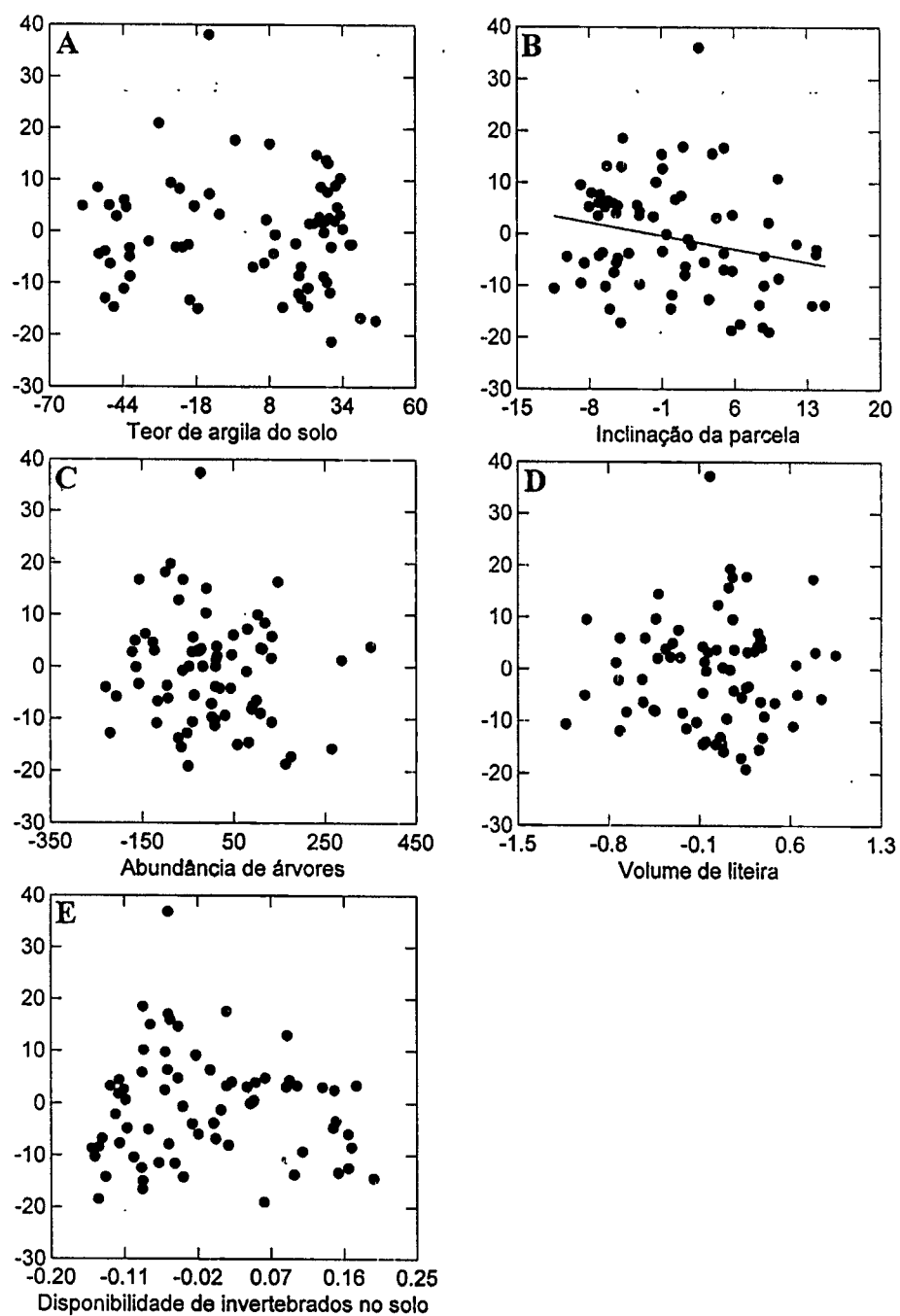
Abundância de *Adenomera andreae*

FIG. 5 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Adenomera andreae*.

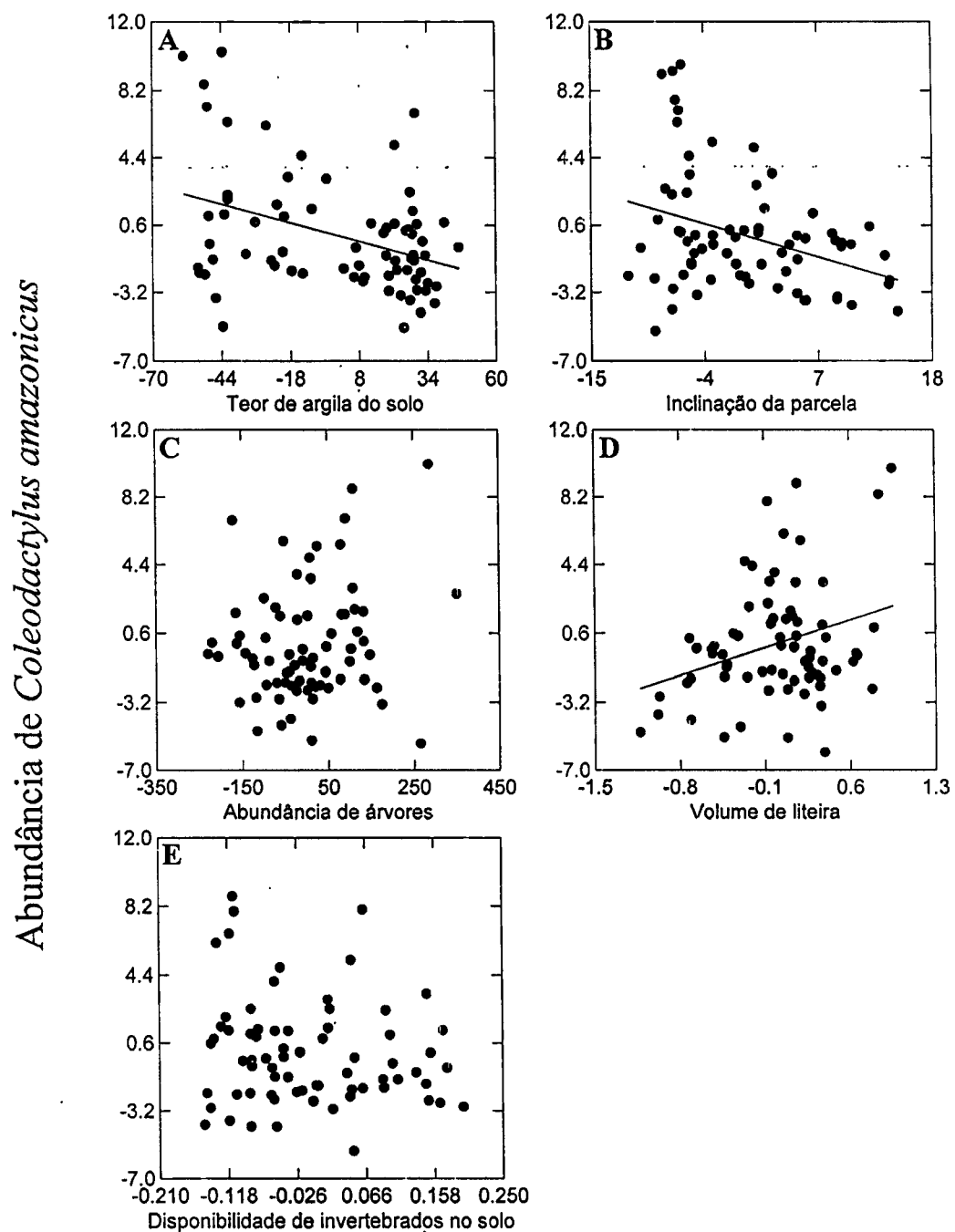


FIG. 6 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Coleodactylus amazonicus*.

Abundância de *Colostethus stepheni*

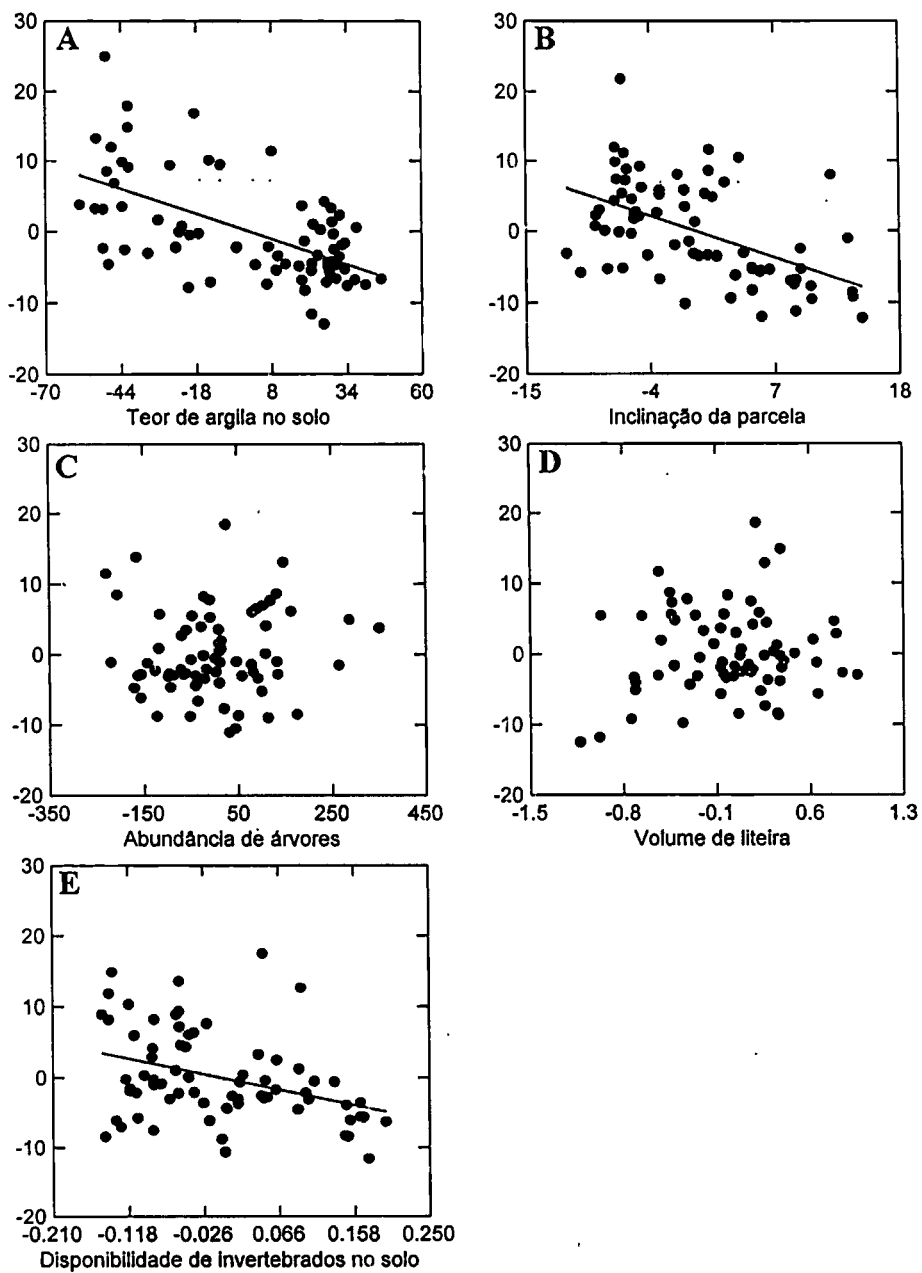


FIG. 7 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Colostethus stepheni*.

Abundância de *Eleutherodactylus fenestratus*

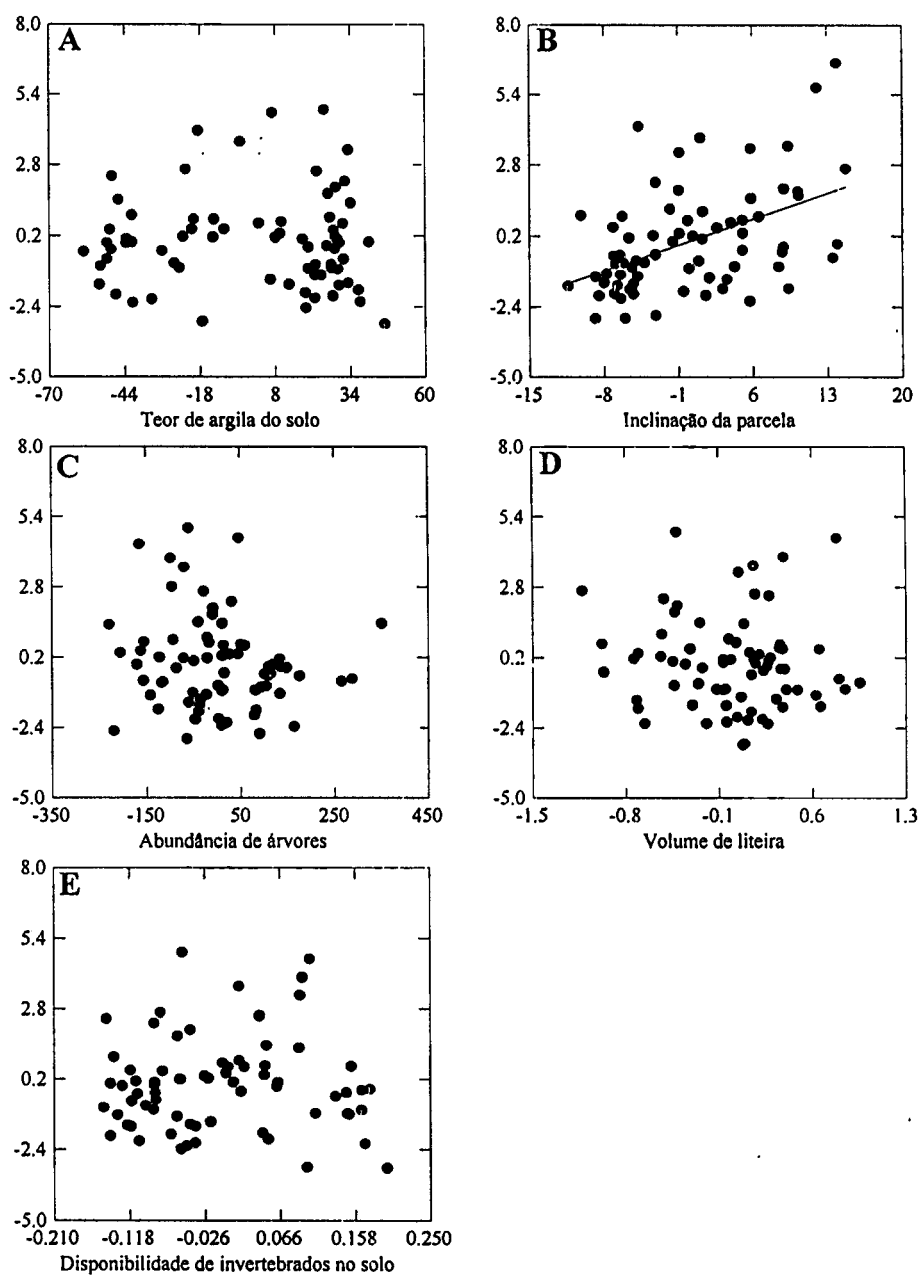


FIG. 8 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando o efeito do teor de argila do solo (A), da inclinação da parcela (B), da abundância de árvores (C), do volume de liteira (D) e da disponibilidade de invertebrados no solo (E) sobre a abundância de *Eleutherodactylus fenestratus*.

5.3.2. Efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies

Nas espécies menos abundantes (*A. spumarius*, *Bufo proboscideus*, *C. aff. marchesianus* e *Dendrophryniscus minutus*) os efeitos das variáveis ambientais: volume de liteira, teor de argila do solo, disponibilidade de invertebrados no solo, inclinação da parcela e abundância de árvores sobre sua ocorrência foram avaliados por modelos de regressão logística múltiplas. Para *A. spumarius* e *C. aff. marchesianus*, espécies que foram registradas em apenas uma das bacias de drenagem, foram considerados para análise apenas as parcelas localizadas na bacia em que a espécie ocorreu.

Para *A. spumarius* (As) o modelo testado não foi capaz de prever sua probabilidade de ocorrência ($As = - 6,051 - 0,025TA - 0,103IP + 0,006AA + 1,006VL - 7,006DI$; MacFadden's $Rho^2 = 0,21$; $X^2_5 = 8,29$; $P = 0,141$). Não houve relações significativas com a inclinação da parcela ($t = - 1,32$; $P = 0,184$; Odds ratio = 0,90), com o teor de argila do solo ($t = - 1,50$; $P = 0,132$; Odds ratio = 0,97), com a abundância de árvores ($t = 1,35$; $P = 0,177$; Odds ratio = 1,00), com o volume de liteira ($t = 0,86$; $P = 0,386$; Odds ratio = 2,73) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 1,28$; $P = 0,200$; Odds ratio = 0,001).

Para *B. proboscideus* (Bp) o modelo testado não foi capaz de prever sua probabilidade de ocorrência ($Bp = - 4,619 + 0,008TA + 0,010IP + 0,005AA - 0,056VL - 2,001DI$; MacFadden's $Rho^2 = 0,08$; $X^2_5 = 7,84$; $P = 0,165$). Foi encontrada uma relação significativa com a abundância de árvores ($t = 2,15$; $P = 0,031$; Odds ratio = 1,00). Não houve relações significativas com a inclinação da parcela ($t = 0,27$; $P = 0,786$; Odds ratio = 1,01), com o teor de argila do solo ($t = 0,96$; $P = 0,337$; Odds ratio = 1,00), com o volume de liteira ($t = - 0,09$; $P = 0,923$; Odds ratio = 0,94) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 0,86$; $P = 0,385$; Odds ratio = 0,13). Um modelo de regressão logística simples utilizando a abundância de árvores como variável independente e a presença de *B. proboscideus* como variável dependente, apesar de significativo conseguiu prever pouco da probabilidade de ocorrência desta espécie ($AA, t = 2,26$; $P = 0,023$; Odds ratio = 1,00; $Bp = - 4,549 + 0,005AA$; MacFadden's $Rho^2 = 0,06$; $X^2_1 = 5,91$; $P = 0,015$).

Para *C. aff. marchesianus* (Cm) o modelo testado foi capaz de prever sua probabilidade de ocorrência ($Cm = 4,842 - 0,107TA - 0,078IP + 0,004AA - 0,348VL - 16,31DI$; MacFadden's $Rho^2 = 0,66$; $X^2_5 = 35,75$; $P < 0,001$). Foi encontrada uma relação significativa com o teor de argila do solo ($t = - 2,71$; $P = 0,007$; Odds ratio = 0,89). Não houve relações significativas com a inclinação da parcela ($t = - 0,90$; $P = 0,364$; Odds ratio = 0,92), com a abundância de árvores ($t = 0,61$; $P = 0,539$; Odds ratio = 1,00), com o volume de liteira ($t = - 0,23$; $P = 0,815$; Odds ratio = 0,70) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 0,23$; $P = 0,815$; Odds ratio = 0,70) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 0,23$; $P = 0,815$; Odds ratio = 0,70).

= - 1,57; $P = 0,116$; Odds ratio < 0,01): O modelo conseguiu prever corretamente 81% das parcelas com *C. aff. marchesianus* e 89% das parcelas sem *C. aff. marchesianus*, para um total de 86% de sucesso de predição. Um modelo de regressão logística simples utilizando o teor de argila do solo como variável independente e a presença/ausência de *C. aff. marchesianus* como variável dependente, conseguiu prever a probabilidade de ocorrência dos indivíduos desta espécie (TA, $t = - 3,51$; $P < 0,001$; Odds ratio = 0,93; $C_m = 1,798 - 0,070TA$; MacFadden's $Rho^2 = 0,48$; $X^2_1 = 26,04$; $P < 0,001$).

Para *D. minutus* (Dm) o modelo testado foi capaz de prever sua probabilidade de ocorrência ($D_m = 3,098 - 0,053TA + 0,072IP - 0,001AA - 0,602VL - 0,790DI$; MacFadden's $Rho^2 = 0,33$; $X^2_5 = 30,28$; $P < 0,001$). Foi encontrada uma relação significativa com o teor de argila do solo ($t = - 3,79$; $P < 0,001$; Odds ratio = 0,94). Não houve relações significativas com a inclinação da parcela ($t = 1,49$; $P = 0,136$; Odds ratio = 1,07), com a abundância de árvores ($t = - 0,26$; $P = 0,789$; Odds ratio = 0,99), com o volume de liteira ($t = - 0,90$; $P = 0,365$; Odds ratio = 0,54) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 0,34$; $P = 0,727$; Odds ratio = 0,45). Um modelo de regressão linear simples utilizando o teor de argila do solo como variável independente e a presença/ausência de *D. minutus* como variável dependente, foi capaz de prever a probabilidade de sua ocorrência (TA, $t = - 4,198$; $P < 0,001$; Odds ratio = 0,95; $D_m = 1,098 - 0,048TA$; MacFadden's $Rho^2 = 0,30$; $X^2_1 = 20,03$; $P < 0,001$).

5.3.3. Efeito da Bacia de drenagem sobre a distribuição das espécies

Não houve diferenças significativas na abundância das espécies mais abundantes entre as bacias de drenagem: *A. andreae* (ANOVA, $F_{1,70} = 1,80$; $P = 0,184$; Fig. 9A), *C. amazonicus* (ANOVA, $F_{1,70} = 0,04$; $P = 0,831$; Fig. 9B), *C. stepheni* (ANOVA, $F_{1,70} = 0,99$; $P = 0,323$; Fig. 9C) e *E. fenestratus* (ANOVA, $F_{1,70} = 2,81$; $P = 0,098$; Fig. 9D).

Foi encontrada uma diferença significativa na presença de *D. minutus* entre as bacias de drenagem (ANOVA, $F_{1,70} = 10,10$; $P = 0,002$), foram encontrados mais indivíduos na bacia oeste (Fig. 10A). Houve efeito significativo da bacia de drenagem sobre a presença de *D. minutus* (BD, $t = - 3,23$; $P = 0,001$; Odds ratio = 0,15).

Não houve diferença significativa na presença dos indivíduos de *B. cf. proboscideus* entre as bacias de drenagem (ANOVA, $F_{1,70} = 0,06$; $P = 0,806$; Fig. 10B). O efeito da bacia de drenagem não foi avaliado para *A. spumarius* e *C. aff. marchesianus* por estas terem sido registradas em apenas uma das bacias de drenagem (Fig. 10C e 10D).

No. de indivíduos

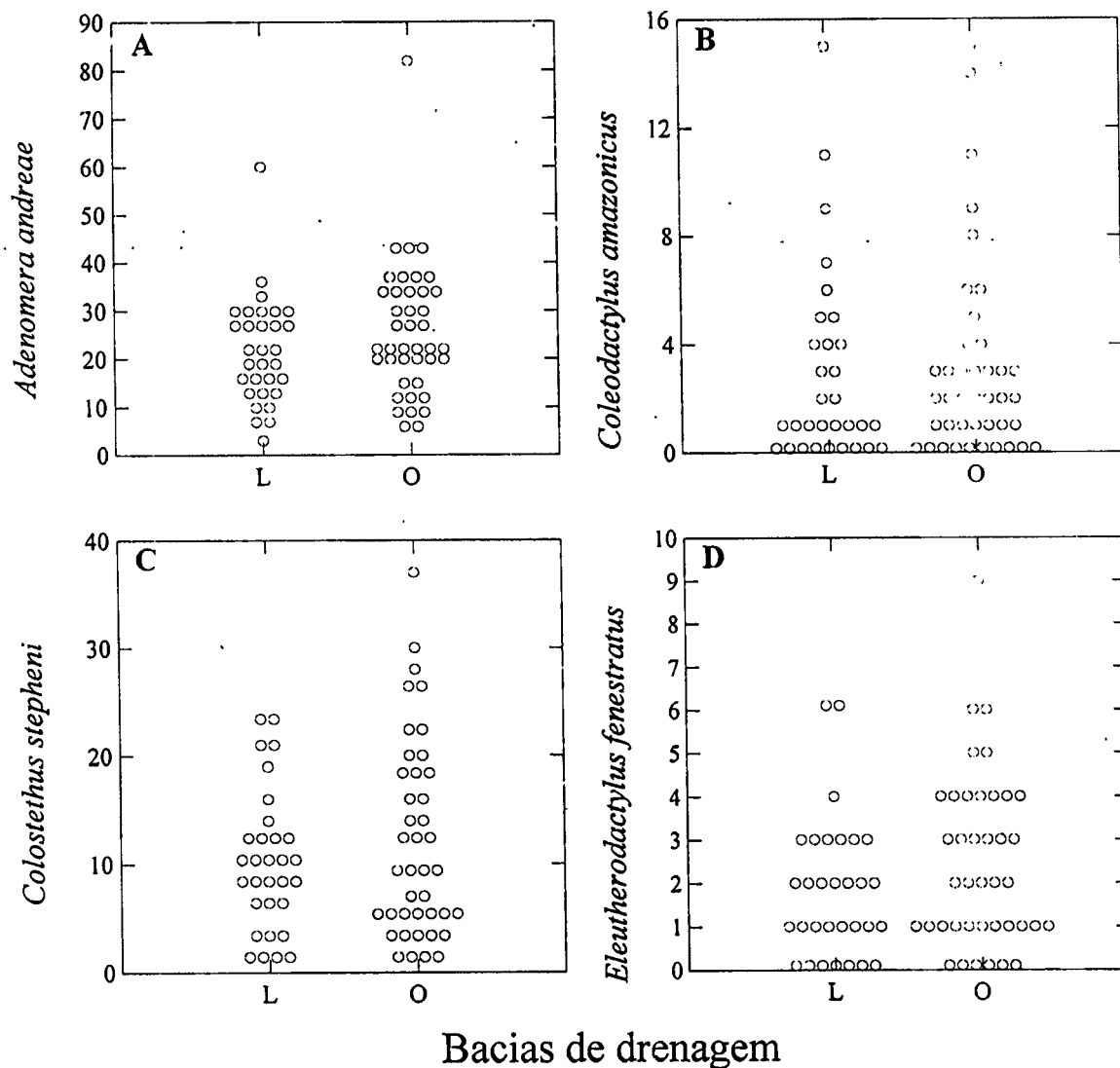


FIG. 9 – Número de indivíduos de (A) *Adenomera andreae*, (B) *Coleodactylus amazonicus*, (C) *Colostethus stephensi* e (D) *Eleutherodactylus fenestratus*, encontrados nas bacias de drenagem leste (L) e oeste (O) da RFAD.

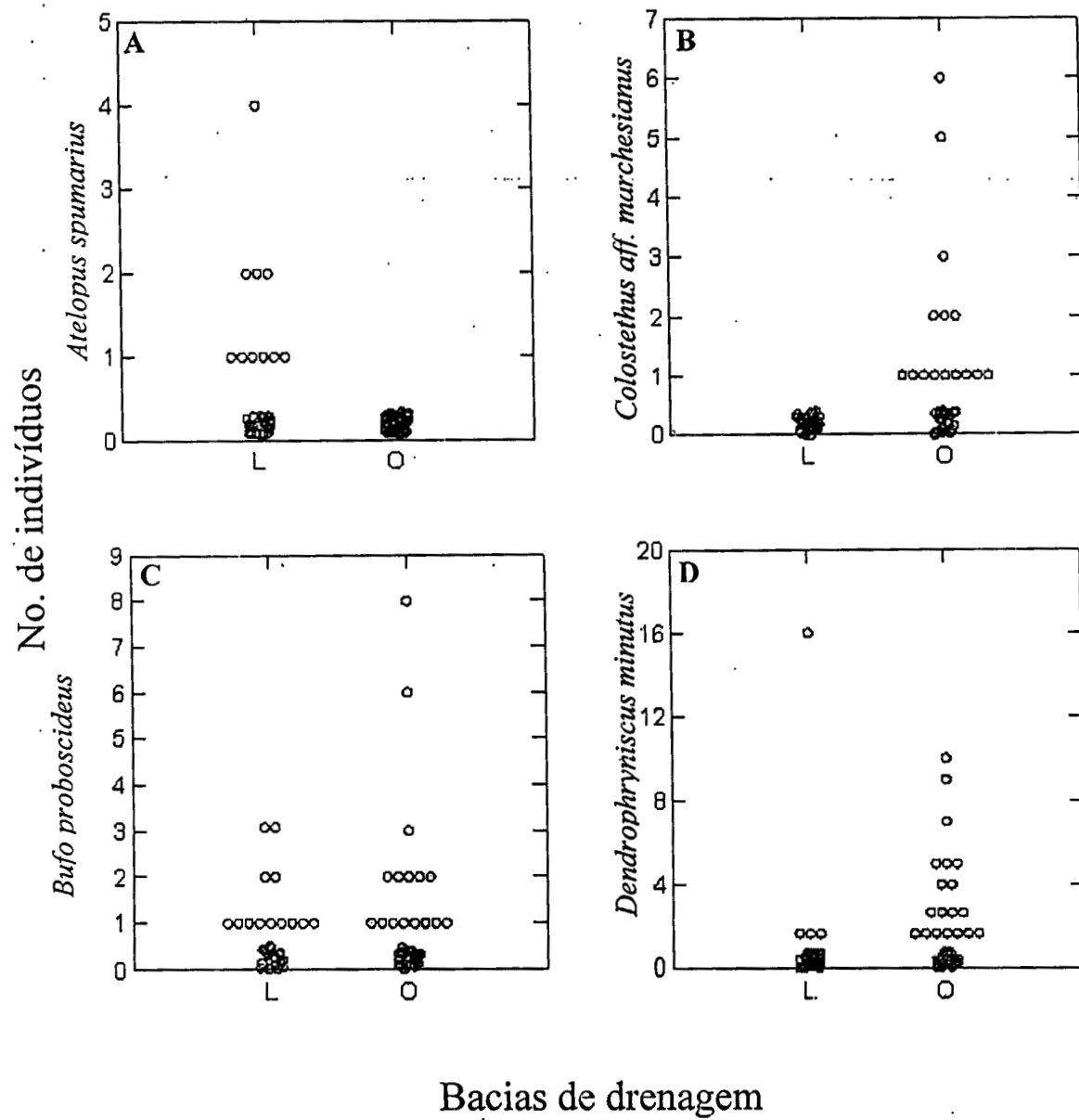


FIG. 10 - Número de indivíduos de (A) *Atelopus spumarius*, (B) *Colostethus aff. marchesianus*, (C) *Bufo proboscideus* e (D) *Dendrophryniscus minutus* encontrados nas bacias de drenagem leste (L) e oeste (O) da RFAD.

5.4. DISCUSSÃO

Allmon (1991) estudando a distribuição da herpetofauna em Manaus não encontrou relação entre a distribuição das espécies e algumas das variáveis ambientais testadas (*e.g.* tipo de solo, abundância da parcela). O mesmo pesquisador sugeriu que isto poderia ter sido um padrão constante de abundância ao longo da paisagem, mas que a amostragem inadequada, uma vez que, o método de parcelas quadradas não é adequado para amostragem deste grupo neste tipo de ambiente, registrando apenas um sub-conjunto do total das espécies de anuros, concorda com os resultados de outros estudos (Allmon, 1991; Zimmerman, 1991; Giaretta, 1999; Doan, 2003).

Este estudo tentou adotar parcelas maiores onde as espécies foram visualmente contadas, conseguiu encontrar uma relação consistente entre a distribuição das espécies estudadas, sendo que os fatores ambientais influenciaram de formas diferentes as espécies.

O teor de argila do solo influenciou a distribuição de *Coleodactylus amazonicus*, *C. stepheni*, *C. aff. marchesianus* presentes em solos mais argilosos. No entanto, não foi claro se a textura do solo ou foi resultado das relações entre a altitude e a localização, pois há uma forte correlação entre a textura do solo e a altitude, existindo uma diminuição no teor de argila do solo quando se elevam os baixios (Chauvel *et al.*, 1987; Ribeiro *et al.*, 1999). As áreas de baixios, a maioria dos corpos d'água presentes no ambiente, como igapós, tendem a aumentar a complexidade ambiental e a disponibilidade de microhabitats para as espécies.

Os solos hidromórficos podzólicos característicos destas áreas (Chauvel *et al.*, 1987; Ribeiro *et al.*, 1998), podem afetar negativamente a distribuição das espécies. Como demonstrado por Vasconcelos *et al.*, (2003) para formigas em floresta que ocorreram em menores densidades nas áreas de baixios e platô. Isto pode explicar em parte, o efeito negativo da biomassa sobre a abundância de *C. stepheni*, que ocorreu em maior densidade nos baixios.

Neste estudo, a biomassa de invertebrados não diferiu com o teor de argila do solo ($r^2 = 0,002$; $F_{1,70} = 0,15$; $P = 0,696$). Quando considerada apenas as áreas com teores de argila do solo ($\leq 30\%$), a relação entre a abundância de invertebrados e o teor de argila do solo não foi significativa ($r^2 = 0,10$; $F_{1,26} = 3,17$;

disponibilidade de presas no solo teve uma importância secundária para a distribuição desta espécie, talvez porque esta espécie consome de uma ampla variedade de presas (Lima e Moureira, 1993).

A influência da inclinação na distribuição das espécies mais abundantes teve muito provavelmente, relação com a drenagem do solo. Estas espécies possuem sua reprodução independente de corpos d'água, conseguindo estender sua dispersão até as áreas mais altas da reserva, ocupando solos mais drenados nas áreas com maior declividade.

Adenomera andreae e *C. stepheni* estariam mais sujeitas à desidratação em ambientes mais inclinados por terem girinos que completam o desenvolvimento em ninhos no solo (Heyer, 1969; Juncá *et al.*, 1994). Enquanto *E. fenestratus* que possui uma maior tolerância à desidratação dos seus ovos, o que permitiu aos imaturos completarem seu desenvolvimento dentro dos ovos (Hödl, 1990; Pough *et al.*, 1998). E também, é uma espécie que utiliza verticalmente o ambiente sendo encontrada na liteira e em pequenos arbustos (Zimmerman & Rodrigues, 1990). Conseguindo assim, ser mais abundante em um ambiente que se mostrou inóspito às demais espécies estudadas.

Uma menor abundância de *C. amazonicus* em áreas com maior declive deve estar ligado a uma diminuição significativa no volume de liteira a partir de 15° de inclinação ($r^2 = 0,25$; $F_{1,16} = 5,54$; $P = 0,032$). A distribuição *C. amazonicus* dependeu de uma certa cobertura do solo. Neste estudo, um maior número de indivíduos desta espécie foram observados em áreas com maiores volumes de liteira e alguns aspectos da biologia desta espécie, como o fato de alimentar-se exclusivamente de invertebrados do solo (Ramos, 1981), podem ajudar a entender esta relação.

A densidade de árvores influenciou na distribuição de *Bufo proboscideus* o que pode ter relação com a seleção de ambiente reprodutivo por esta espécie, uma vez que, a maioria dos indivíduos encontrados eram juvenis. Esta espécie deposita os ovos diretamente na água, em poças isoladas temporárias (Zimmerman & Bogart, 1988; Hoogmoed, 1990) e a cobertura vegetal influencia nas características biológicas e físico-químicas desses ambientes (Werner & Glennemeier, 1999).

A densidade da vegetação ao redor dos corpos d'água tem importância na seleção dos ambientes para reprodução, existindo espécies que preferem ambientes com menos ou mais vegetação (Evans *et al.*, 1996; Werner & Glennemeier, 1999; Eterovick, 2003). Uma maior probabilidade de ocorrência de *B. proboscideus* em áreas com maior densidade de árvores, pode indicar que esta espécie seleciona ambientes com menos cobertura.

Em áreas de floresta madura, uma menor cobertura vegetal estar relacionada com uma maior densidade de árvores (Herwitz & Young, 1994; Young & Mitchell, 1994). A chuva deve formar poças mais freqüentemente nestas áreas e como esta espécie tem reprodução explosiva, em um curto período de meses muitos casais desovam em uma mesma poça (Zimmerman & Bogart, 1988; Hoogmoed, 1990), selecionar áreas com menor cobertura, como ambientes para reprodução pode proporcionar vantagens para os girinos ocorrerem em alta densidade em ambientes instáveis, tais como uma maior taxa fotossintética nas poças e uma maior temperatura da água, o que permitiria uma metamorfose mais rápida dos girinos (Halverson *et al.*, 2003).

Uma menor cobertura também pode resultar em uma maior densidade de plantas no sub-bosque (Herwitz & Young, 1994), o que tornaria maior a disponibilidade de locais para abrigo. Mais estudos são necessários para de fato esclarecer a influência da densidade de árvores sobre a distribuição de *B. proboscideus*.

A bacia de drenagem teve um forte efeito apenas sobre a distribuição de espécies com reprodução dependente de habitats aquáticos. O que pode estar relacionado com fatores biogeográficos, com capacidade de dispersão ou com a fisiologia das espécies. *Atelopus spumarius* apesar de não ter sido influenciado por nenhuma das outras variáveis testadas, teve uma distribuição restrita à bacia leste. E enquanto *C. aff. marchesianus* e *D. minutus* ocorreram preferencialmente na bacia oeste. Apesar de neste estudo *C. aff. marchesianus* ter sido encontrada apenas na bacia, esta não apresenta uma distribuição restrita sendo registrada também para a bacia leste em baixa densidade (Rodrigues, D. J. com. pess.).

Fatores como as características químicas da água e do solo podem influenciar na distribuição de anfíbios adultos e dos girinos (Wyman, 1988). Para a área da reserva é conhecida a existência de diferenças na química da água e na forma de encaixamento dos igarapés entre as duas principais bacias da reserva e o efeito que estas diferenças exercem na diversidade de peixes nos igarapés em uma escala de paisagem (Mendonça, 2002).

As interações entre fatores topográficos e hídricos em cada uma das bacias, deve afetar os microhabitats de reprodução das espécies que reproduzem em ambientes aquáticos, uma vez que, essa barreira dispersiva foi permeável para as espécies com reprodução independente de corpos d'água.

Futuros estudos devem focar a atenção no ambiente reprodutivo das espécies com reprodução dependente de habitats aquáticos para determinar porque a dinâmica de algumas destas espécies difere entre as duas bacias de drenagem da reserva. Talvez observar e quantificar a distribuição de predadores aquáticos de ovos e girinos na diferentes bacias,

agentes que reconhecidamente podem influenciar a distribuição de sapos nesta região (Magnusson & Hero, 1991; Hero *et al.*, 1998)

Em suma, o padrão de distribuição das espécies estudadas foi relacionado com modo reprodutivo. As espécies que reproduzem no chão da floresta, independentes de corpos d'água foram mais abundantes como já observado em outros estudos (Allmon, 1991; Moreira & Lima, 1991; Zimmerman, 1991) e estiveram amplamente distribuídas na área da reserva.

6. CAPÍTULO II – VARIAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO DE ANUROS DE LITEIRA DIURNOS NA AMAZÔNIA CENTRAL EM UMA ESCALA MESO-ESPACIAL

6.1. INTRODUÇÃO

Recentemente, tem sido abandonada a idéia convencional da relativa uniformidade da paisagem na Amazônia (Tuomisto *et al.* 1995). A variação dos fatores ecológicos e topográficos ao longo deste ecossistema, tanto em uma escala local quanto de paisagem, tem sido identificada como determinante da distribuição de plantas de sub-bosque e de copa (Kahn, 1987; Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Clark *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1999; Tuomisto *et al.*, 2003), de formigas (Vasconcelos *et al.*, 2003) e de aves (Whitney & Alonso, 1998).

Trabalhos têm demonstrado para a que assembléias herpetofaunísticas na região amazônica podem apresentar variações na composição de espécies em escalas espaciais micro-geográficas (Zimmerman e Bierregaard, 1986; Doan & Arriaga, 2002). Espécies de anuros em áreas de floresta de terra-firme na Amazônia central, têm sua diversidade mais relacionada a presença de microhabitats para reprodução que com o tamanho da área (Zimmerman e Bierregaard, 1986).

A diversidade de anfíbios de liteira em áreas tropicais é sensível a um grande número de características ambientais, sendo a composição e a riqueza de espécies influenciada fatores ecológicos, como estrutura da vegetação e tipo de solo (Crump, 1971; Hadden & Westbrooke, 1996), umidade (Scott, 1976; Toft, 1980b), altitude (Fauth *et al.*, 1989; Giaretta *et al.*, 1999) e por distúrbios de origem antrópica como, fragmentação (Tocher *et al.*, 1997; Toral *et al.*, 2002), cultivos florestais (Lieberman, 1986; Heinen, 1992) e alterações na paisagem (Peaman, 1997; Vonesh, 2001).

A assembléia de anuros diurnos de liteira na Reserva Florestal Adolpho Ducke é composta por oito espécies: *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae); *Colostethus aff. marchesianus*, *Colostethus stepheni* e *Allobates femoralis* (Dendrobatidae); *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus* e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae) (Lima, 1998).

A distribuição desta assembléia foi estudada em uma área com 64 km² de floresta de terra firme madura e relacionada com gradientes ambientais objetivando responder as seguintes questões: Quais gradientes ambientais estão relacionadas com a riqueza e a abundancia total de espécies? Quais gradientes ambientais estão influenciando a composição das espécies? Qual o efeito das diferentes redes de drenagem sobre a composição das espécies?

6.2. ANÁLISE ESTATÍSTICA

6.2.1. Composição de espécies

Para descrever a existência de gradientes ecológicos e avaliar a importância relativa das variáveis ambientais sobre a composição das espécies, foram aplicadas técnicas multivariadas de ordenação.

Foi utilizado o método de Escalonamento Multidimensional Híbrido (*Hybrid Multidimensional Scaling* – HMDS) (Belbin, 1992) para ordenar os objetos (72 parcelas) em função dos atributos (abundância ou presença das espécies). Esta técnica é eficiente em captar gradientes ecológicos e sumariza mais informação em menos eixos quando comparada a outras técnicas de ordenação indireta (Faith *et al.*, 1987; Minchin, 1987).

O HMDS representa os valores de uma matriz de dados como distâncias entre os pontos num espaço de dimensões predeterminadas. Para obter uma configuração que represente ao máximo as distâncias da matriz original o HMDS, minimiza por interação, as distâncias de entrada (*input*) e saída (*output*) produzidas pela ordenação (Minchin, 1987). O valor do r^2 de uma regressão linear entre as distâncias dos dados de entrada (*input*) e de saída (*output*) da ordenação representa a proporção captada de variação nas distâncias originais. Este estudo utilizou como índice da composição de espécies, um número de dimensões (eixos) que conseguiu representar, em um menor número de eixos, 80% ou mais da variação original para os dados quantitativos e qualitativos.

As ordenações foram feitas com os dados de abundância das espécies (quantitativos) e de presença/ausência das espécies (qualitativos), no pacote estatístico PATN (Belbin 1992). Os dados quantitativos revelam padrões associados às espécies mais comuns por que elas tendem a apresentar maiores diferenças de abundância entre os locais. Os dados qualitativos tendem a dar mais peso as espécies menos comuns uma vez que, as espécies mais comuns ocorrem na maioria dos locais, contribuindo pouco para avaliar diferenças entre as áreas.

O índice de Bray-Curtis foi utilizado como medida de distância nas duas ordenações para construir a matriz de dissimilaridade, após os dados de abundância das espécies terem sido padronizados pela divisão pela soma em cada local, ou seja, o número de indivíduos de cada espécie foi convertido para frequência relativa. Quando usado para dados qualitativos o índice de Bray-Curtis é conhecido como índice de Czekanowski (Belbin, 1992).

Esta combinação de transformação, medidas de distância e técnicas de ordenação constitui uma das melhores formas de descrever gradientes ecológicos baseados em dados de ocorrência de espécies (Kenkel & Orlóci, 1986).

6.2.2. Efeitos das variáveis ambientais sobre a composição, a riqueza e a abundância total das espécies

Para avaliar os efeitos das variáveis ambientais (independentes): volume de liteira (VL), teor de argila do solo (TA), disponibilidade de invertebrados no solo (DI), inclinação da parcela (IP) e abundância de árvores (AA), sobre a composição de espécies expressa em valores de ordenação, foram feitas regressões múltiplas multivariadas utilizando os eixos do HMDS como variável dependente como demonstrado por Magnusson *et al.* (1999), Lima *et al.* (2000) e Costa & Magnusson (2002).

Para avaliar o efeito das mesmas variáveis ambientais sobre a riqueza (Riq) e a abundância total de espécies (Ab) foram empregados modelos de regressão múltipla. Para riqueza o modelo utilizou como variável dependente o número de espécies encontradas por parcela e para abundância total de espécies o número total de indivíduos encontrados por parcela.

Antes de testar os modelos de regressão as variáveis ambientais foram avaliadas quanto à colinearidade através de um teste de correlação. Também foi avaliada a possibilidade de ocorrer multicolinearidade entre as variáveis independentes através da observação dos valores de tolerância (Tol.) expressos nos modelos. De acordo com Kirby (1993), a probabilidade de ocorrer multicolinearidade é maior nas variáveis que apresentaram valores de tolerância próximos de 0,1.

As análises estatísticas de correlação e regressão foram feitas no programa estatístico SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1998).

6.2.3. Efeito da bacia de drenagem sobre a composição de espécies

O efeito da bacia de drenagem sobre a composição de espécies foi avaliado por análise multivariada de variância (MANOVA). Esta análise considerou a composição de espécies (eixos do HMDS) como variável dependente e como variável independente a bacia de drenagem.

6.3. RESULTADOS

Foram encontrados 2894 indivíduos de oito espécies de sapos, pertencentes a três famílias e aproximadamente 93% desse total correspondeu a três espécies: *Adenomera andreae* (59,7 %), *Colostethus stepheni* (28,2 %) e *Eleutherodactylus fenestratus* (5,5 %) (Tab. 2).

Um mínimo de duas e um máximo de sete espécies foram encontrados por parcela ($\bar{X} = 4,6 \pm 1,1$). Um máximo de 124 e um mínimo de 10 indivíduos foram registrados por parcela ($\bar{X} = 40,19 \pm 19,51$).

As espécies *A. andreae* e *C. stepheni* ocorreram em todas as parcelas. Três espécies foram encontradas em apenas uma das bacias de drenagem: *Colostethus aff. marchesianus* ocorreu na bacia oeste, *Atelopus spumarius* e *Allobates femoralis* ocorreram na bacia leste

Tabela 2. As famílias das espécies estudadas de anuros de liteira com o número total de indivíduos registrados (No./Ind) e o número de parcelas em que ocorreram (No./Parc.).

Famílias e espécies	No./Ind.	No./Parc.
LEPTODACTYLIDAE		
<i>Adenomera andreae</i>	1730	72
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	162	59
BUFONIDAE		
<i>Atelopus spumarius</i>	16	10
<i>Bufo proboscideus</i>	54	29
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	83	23
DENDROBATIDAE		
<i>Colostethus aff. Marchesianus</i>	29	15
<i>Colostethus stepheni</i>	819	72
<i>Allobates femoralis</i>	1	1
Total	2894	N = 72

6.3.1. Composição de espécies

Foram utilizadas duas dimensões como índice representativo para a composição de espécies. Dois eixos captaram mais de 80% da variação original nas duas ordenações: abundância (uma dimensão, $r^2 = 0,66$ e duas dimensões, $r^2 = 0,92$) e presença/ausência (uma dimensão, $r^2 = 0,50$ e duas dimensões, $r^2 = 0,87$).

6.3.2. Efeito das variáveis ambientais sobre a composição, a riqueza e a abundância das espécies

As variáveis ambientais consideradas nos modelos de regressão múltipla não estiveram fortemente correlacionadas (Pearson, $r < 0,31$ e $P > 0,08$) e apresentaram altos valores de tolerância (Tol. $> 0,81$).

A composição das espécies de anuros diurnos de liteira, baseada nos dados de presença/ausência foi afetada significativamente apenas pelo teor de argila do solo (*Pillai Trace* = 0,333; $F_{2,65} = 16,22$; $P < 0,001$). Não houve efeito da abundância de árvores (*Pillai Trace* = 0,063; $F_{2,65} = 2,20$; $P = 0,119$), do volume de liteira (*Pillai Trace* = 0,008; $F_{2,65} = 0,25$; $P = 0,775$), da inclinação da parcela (*Pillai Trace* = 0,010; $F_{2,65} = 0,34$; $P = 0,711$) e da disponibilidade de invertebrados no solo (*Pillai Trace* = 0,057; $F_{2,65} = 1,95$; $P = 0,150$).

A composição das espécies de anuros diurnos de liteira, baseada nos dados de abundância foi afetada significativamente pelo teor de argila do solo (*Pillai Trace* = 0,240; $F_{2,65} = 10,26$; $P < 0,001$), pela disponibilidade de invertebrados no solo (*Pillai Trace* = 0,148; $F_{2,65} = 5,66$; $P = 0,005$) e pela inclinação da parcela (*Pillai Trace* = 0,190; $F_{2,65} = 7,60$; $P = 0,001$). Não houve efeito da abundância de árvores (*Pillai Trace* = 0,046; $F_{2,65} = 1,56$; $P = 0,218$) e do volume de liteira (*Pillai Trace* = 0,063; $F_{2,65} = 2,19$; $P = 0,120$).

O modelo de regressão múltipla, testado para a riqueza de espécies (Riq) pode prever a variação no número de espécies da comunidade de anuros diurnos de liteira ($Riq = 4,357 - 0,017TA + 0,000IP + 0,001AA - 0,157VL - 1,623DI$; $R^2 = 0,38$; $F_{5,66} = 8,41$; $P < 0,001$). Foram encontradas relações significativas com o teor de argila do solo ($t = - 5,57$; $P < 0,001$; Tol. = 0,91; Fig. 11A) e com a disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 2,08$; $P = 0,041$; Tol. = 0,97; Fig. 11E). Não houve efeito significativo da inclinação da parcela ($t = 0,02$; $P = 0,978$; Tol. = 0,82; Fig. 11B), da abundância de árvores ($t = 1,68$; $P = 0,096$; Tol. = 0,90; Fig. 11C) e do volume de liteira ($t = - 0,73$; $P = 0,464$; Tol. = 0,98; Fig. 11D).

O modelo de regressão múltipla, testado para a abundância das espécies (Ab) pode prever a variação no número de indivíduos da comunidade de anuros diurnos de liteira ($Ab = 51,741 - 0,234TA - 0,865IP - 0,002AA + 3,478VL - 15,154DI$; $R^2 = 0,20$; $F_{5,66} = 3,37$; $P = 0,009$). Foram encontradas relações significativas com o teor de argila do solo ($t = - 3,48$; $P =$

0,001; Tol. = 0,91; Fig. 12A) e com a inclinação da parcela ($t = - 2,74$; $P = 0,008$; Tol. = 0,82; Fig. 12B). Não houve efeito significativo da abundância de árvores ($t = - 0,10$; $P = 0,914$; Tol. = 0,90; Fig. 12C), do volume de liteira ($t = 0,72$; $P = 0,469$; Tol. = 0,98; Fig. 12D) e da disponibilidade de invertebrados no solo ($t = - 0,86$; $P = 0,388$; Tol. = 0,97; Fig. 12E).

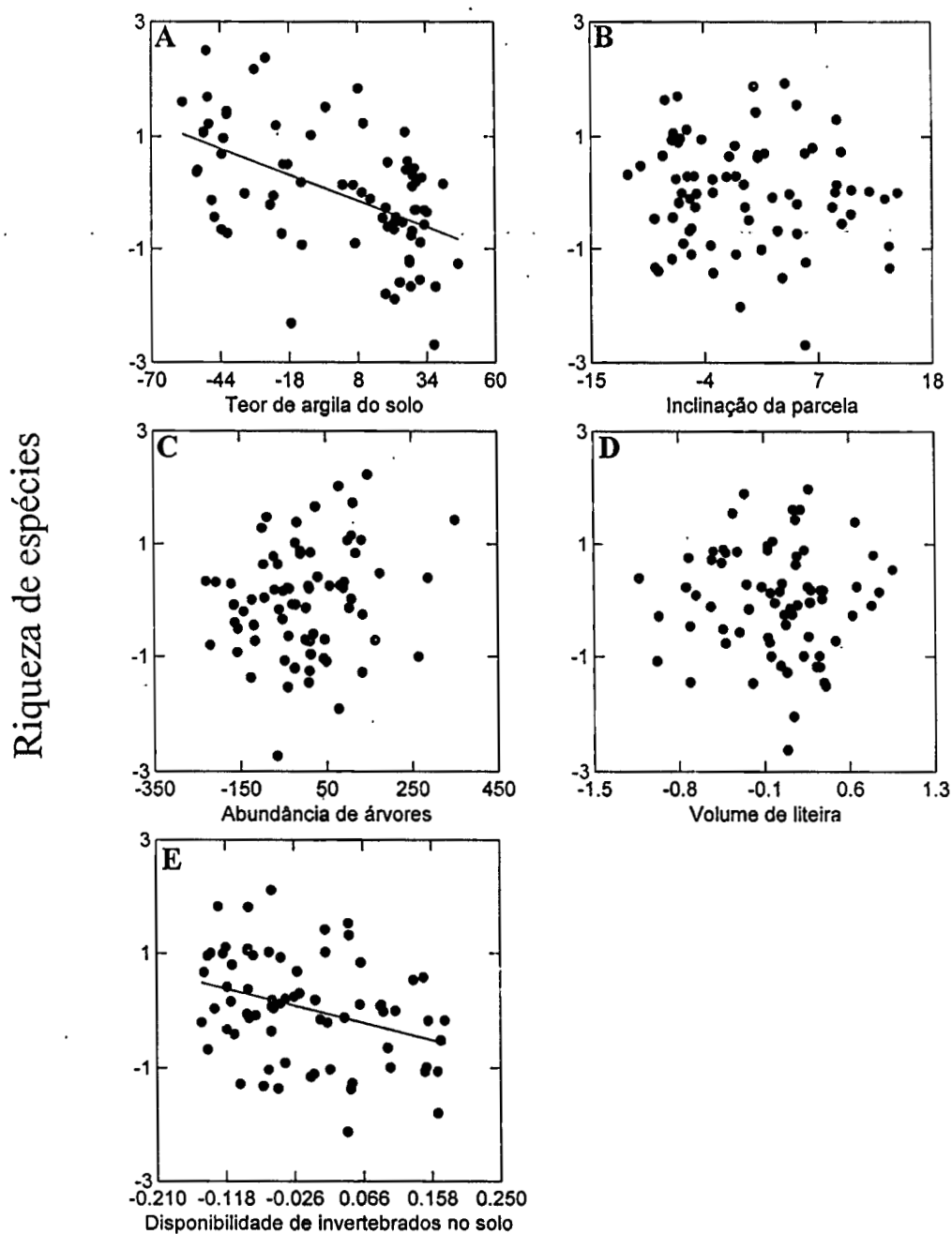


FIG. 11 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando (A) o efeito do teor de argila do solo, (B) da inclinação da parcela, (C) da abundância de árvores, (D) do volume de liteira e (E) da disponibilidade de invertebrados no solo sobre a riqueza de espécies.

Abundância de todas as espécies de anuros

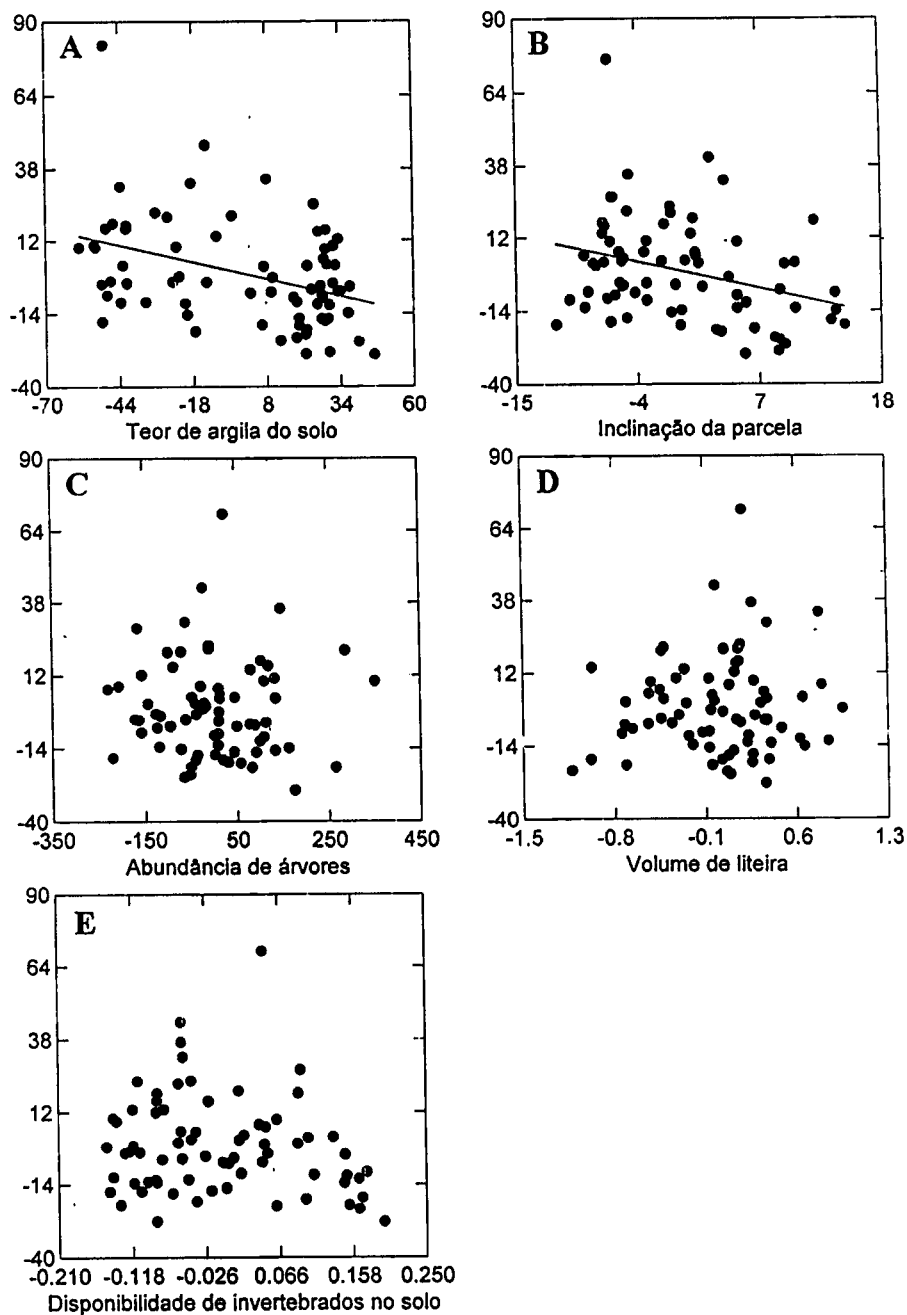


FIG. 12 - Regressões parciais provenientes do modelo de regressão múltipla testando (A) o efeito do teor de argila do solo, (B) da inclinação da parcela, (C) da abundância de árvores, (D) do volume de liteira e (E) da disponibilidade de invertebrados no solo sobre a abundância de todas as espécies de anuros.

6.3.3. Efeito da bacia de drenagem sobre a composição de espécies

A composição das espécies de anuros diurnos de liteira baseada nos dados de presença/ausência foi afetada significativamente pela bacia de drenagem (*Pillai Trace* = 0,232; $F_{2,69} = 10,41$; $P < 0,001$). Indicando uma diferença na composição desta assembléia entre as bacias de drenagem (Fig. 13).

Para a composição das espécies de anuros diurnos de liteira baseada nos dados de abundância, não houve efeito significativo da bacia de drenagem (*Pillai Trace* = 0,018; $F_{2,69} = 0,63$; $P = 0,532$).

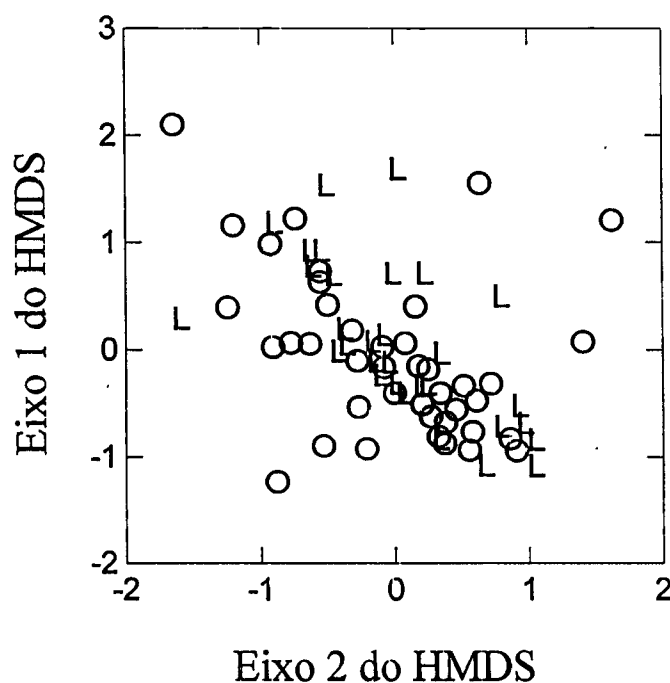


FIG. 13 – Representação gráfica da ordenação em duas dimensões da composição das espécies de anuros diurnos de liteira, baseada em dados de presença/ausência, nas 72 localidades de coleta. Cada localidade encontra-se identificada pela rede de drenagem em que esteve localizada (L = bacia leste e O = bacia oeste).

6.4. DISCUSSÃO

Este estudo encontrou uma relação entre a distribuição das espécies de anuros diurnos de liteira e a inclinação da parcela, a textura do solo e a disponibilidade de invertebrados no solo. Contudo, é difícil determinar exatamente qual fator ou fatores avaliados explicaram as diferenças observadas pois estes devem ter se influenciado mutuamente.

O teor de argila exerceu efeito sobre a abundância total, a composição e a riqueza de espécies. No entanto, nesta região há uma forte correlação entre textura do solo e altitude (Pearson, $r = 0,94$) existindo uma diminuição no teor de argila do solo quando se desloca dos platôs para os baixios (Chauvel *et al.*, 1987; Ribeiro *et al.*, 1999). Portanto, ficou claro se a assembléia de anuros foi influenciada pelo efeito direto da textura do solo ou pela proximidade das áreas de baixio. Os baixios abrigam a maioria dos corpos d'água presentes no ambiente, como igarapés e poças, o que deve aumentar a complexidade ambiental e a disponibilidade de microhabitats para reprodução, possibilitando a ocorrência de mais espécies, em maiores densidades nestes ambientes.

Os anuros de liteira em florestas tropicais tendem a ocorrer de maneira agregada nas áreas mais úmidas e estáveis (Scott, 1976; Allmon, 1991; Giaretta *et al.*, 1999). Os resultados obtidos neste estudo corroboram com esse padrão. A assembléia de anuros diurnos de liteira teve uma distribuição agrupada relacionada com as áreas de baixios da reserva. As áreas com até 30% de teor de argila do solo, mesmo representando um número menor de localidades tiveram uma densidade média de indivíduos maior ($n = 28$; $\bar{X} = 48,42 \pm 22,12$) que as áreas com maiores teores de argila ($n = 44$; $\bar{X} = 34,95 \pm 15,78$), diferindo significativamente umas das outras (ANOVA, $F_{1,70} = 9,08$; $P = 0,004$).

Os efeitos negativos das interações interespecíficas (*e.g.* competição) decorrentes de uma distribuição agregada possivelmente são minimizados pelo recrutamento dos jovens das espécies mais abundantes acontecer em diferentes épocas do ano (Moreira & Lima, 1991; Lima & Magnusson, 1998) e por as espécies partilharem as presas através de mudanças nas estruturas de tamanho das populações (Vitt & Caldwell, 1994; Lima, 1998).

O efeito da inclinação da parcela sobre a abundância e a composição das espécies, baseada em dados quantitativos, teve muito provavelmente, relação com a drenagem do solo. As espécies mais abundantes possuem sua reprodução independente de corpos d'água conseguindo estender sua dispersão até as áreas mais altas da reserva, ocupando solos mais drenados nas áreas com maior declividade. Entretanto, este efeito afetou estas espécies de diferentes maneiras (ver capítulo I).

Adenomera andreae e *C. stepheni* as espécies mais abundantes, estariam mais sujeitas à desidratação em ambientes mais inclinados por terem girinos que completam o desenvolvimento em ninhos no solo (Heyer, 1969; Juncá *et al.*, 1994). Enquanto *E. fenestratus* possui uma maior tolerância à desidratação dos seus ovos, o que permiti aos imaturos completarem seu desenvolvimento dentro dos ovos (Hödl, 1990; Pough *et al.*, 1998).

Uma diminuição de riqueza com o aumento da biomassa de invertebrados no solo pode está relacionado com os solos hidromórficos podzólicos característicos das áreas de baixios (Chauvel *et al.*, 1987; Ribeiro *et al.*, 1998), que abrigaram uma maior diversidade de espécies. Este tipo de solo pode afetar negativamente alguns grupos de invertebrados como demonstrado por Vasconcelos *et al.*, (2003) para formigas residentes no chão da floresta que ocorreram em menores densidades nas áreas de baixio quando comparadas às de platô.

A biomassa de invertebrados não diferiu com a mudança na textura do solo ($r^2 = 0,002$; $F_{1,70} = 0,15$; $P = 0,696$) que é um ótimo indicador de altitude nesta área. Sugerindo que a disponibilidade de invertebrados teve uma importância secundária na distribuição das espécies, talvez devido às espécies terem uma dieta generalista alimentando-se de uma ampla gama de invertebrados do solo (Vitt & Caldwell, 1994; Lima, 1998; Lima & Magnusson, 1998).

No entanto, em localidades da América Central, ocorre um pico de abundância de invertebrados durante a estação seca (Lieberman and Dock, 1982) que pode ser acompanhado de um aumento na densidade de anuros de liteira (Toft, 1980b; Lieberman, 1986). Como as coletas foram realizadas apenas na estação chuvosa não foi possível avaliar se ocorreu um padrão de variação sazonal na disponibilidade de presas.

Apesar de muitos aspectos da biologia dos anuros que vivem no chão da floresta estão relacionados com a camada de liteira (Duellman & Trueb, 1994; Stebbins & Cohen, 1995), o volume de liteira não foi significativamente relacionado com a abundância, a composição e a riqueza de espécies de anuros. De fato, existe um desacordo quando se tenta avaliar o efeito desta variável na diversidade de espécies de anuros de liteira. Alguns estudos apresentam relações significativas desta variável com a diversidade de anuros (Lieberman, 1986; Fauth *et al.*, 1989; Heinen, 1992; Hadden & Wesbrooke, 1996; Giaretta *et al.*, 1999; Vonesh, 2001) e outros não significativas (Scott, 1976; Inger, 1980a; Allmon, 1991).

Essa discordância pode estar relacionada com os métodos utilizados para estimar a camada de liteira (*e.g.* volume do folhço, profundidade da camada de serrapilheira, quantidade de folhas, nº de folhas presas em instrumento perfurante, etc.), com aspectos relacionados a qualidade da liteira (Guyer, 1988) ainda pouco considerados em estudos

herpetofaunísticos ou mesmo com uma variação sazonal deste recurso. A qualidade e a quantidade de liteira acumulada no chão da floresta varia entre as diferentes categorias topográficas e sazonalmente, uma maior taxa de decomposição na estação chuvosa permite um menor acúmulo de liteira na época úmida (Luizão & Schubart, 1987).

A estrutura da vegetação não exerceu efeito sobre a composição, a riqueza e a abundância total de espécies no entanto, Pearman (1997) encontrou que a densidade do sub-bosque e área basal da vegetação na Amazônia equatoriana, influenciou de formas diferentes a composição e a riqueza de espécies das famílias Hylidae e Eleutherodactylinae, indicando que o efeito deste gradiente deve ser melhor compreendido quando avaliado para em grupos mais específicos.

O efeito das bacias de drenagem sobre a composição das espécies de anuros diurnos de liteira baseada em dados qualitativos, pode estar relacionado com fatores biogeográficos, com capacidade de dispersão ou com a fisiologia das espécies. *Atelopus spumarius* teve uma distribuição restrita à bacia leste. Enquanto *C. aff. marchesianus*, *D. minutus* e *A. femoralis* ocorreram preferencialmente na bacia oeste. A despeito de neste estudo *C. aff. marchesianus* e *A. femoralis* terem sido encontradas apenas na bacia, estas espécies não apresenta uma distribuição restrita sendo registrada também para a bacia leste em baixas densidades.

Fatores como as características químicas da água e do solo podem de fato influenciar na distribuição de anfíbios adultos e dos girinos (Wyman, 1988). Para a área da reserva é conhecida a existência de diferenças na química da água e na forma de encaixamento dos igarapés entre as duas principais bacias da reserva e o efeito que estas diferenças exercem na diversidade de peixes nos igarapés em uma escala de paisagem (Mendonça, 2002).

As interações entre fatores topográficos e hídricos em cada bacia devem afetar os microhabitats de reprodução das espécies de anuros que reproduzem em ambientes aquáticos, uma vez que, essa barreira dispersiva foi permeável para as espécies com reprodução independente de corpos d'água (ver capítulo I).

O baixo número de indivíduos de *A. femorales* amostrados neste estudo ($n = 1$) decorreu de sua raridade no interior da reserva. Esta espécie ocorre em maior abundância nas áreas de borda da reserva (Lima, A. P., com.pess) e as parcelas de amostragem encontraram-se localizadas 1 Km após a borda da reserva. Apesar de Zimmerman (1991) ter sugerido que *E. femorales* pode ser amostrado de forma mais eficiente em censos auditivos, não creio ter subestimado sua abundância porque não escutei vocalizações desta espécie nas parcelas utilizadas durante o período deste estudo.

Os resultados obtidos suportam que em floresta de terra firme na Amazônia central ocorrem variações em uma meso-escala espacial, na diversidade de anuros diurnos de liteira relacionadas com a textura do solo, a inclinação do terreno e fatores microgeográficos. Portanto, futuros planos de gerenciamento da reserva devem considerar tanto as diferenças topográficas quanto as duas principais redes de drenagens, como unidades distintas de manejo, o que já foi sugerido para outros taxa (Kinupp, 2002; Mendonça, 2002).

7. LITERATURA CITADA

- Alford, R. A. and Richads, S. J. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 30:133-165.
- Allmon, W. D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:503-522.
- Avila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia : Squamata). *Zoologische Verhandelingen (Leiden)* 299: 1-706.
- Begon, M.; Harper, J. L. and Towsend, C. R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd ed. Oxford, Blackwell Science.
- Belbin, L. 1992. *PATN: Pattern Analysis Package*. CSIRO, Canberra, Australia.
- Caldwell, J. P. 1996. Diversity of Amazonian Anurans: the role of systematics and phylogeny in identifying macroecological and evolutionary patterns. In: *Neotropical Biodiversity and Conservation* (Ed. A. C. Gibson). Mildred E. Mathias Botanical Garden, University of Califórnia, Los Angeles. Pp. 73-88.
- Carvalho Jr., E. A. R. de 2003. *Efeitos da fragmentação Florestal sobre a composição e abundância de lagartos de serrapilheira e sub-bosque em fragmentos associados a uma savana Amazônica*. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, AM.
- Caughley, J. and Gall, B. 1985. Relevance of zoographical transition to conservation of faun: amphibians and reptiles in south-western slops of New South Wales. *Australian Zoologist* 21: 531-529.
- Chauvel, A.; Lucas Y. and Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234-241.
- Claessen, M. E. C. (org.) 1997. *Manual de métodos de análise de solo* / Centro Nacional de Pesquisa de Solo (EMBRAPA – CNPS). 2 ed. Rio de Janeiro, 212 p.
- Clark, D. A.; Clark, D. B.; Sandoval, R. M. and Castro, M. V. C. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76:2581-2594.
- Clark, D. B.; Palmer, M. W. and Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.
- Costa, F. and Magnusson, W. E. 2002. Selective logging effects on abundance, diversity, and composition of tropical understory herbs. *Ecological Applications* 12:807-819.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. Hist. Nat. Univ. Kansas*, 61: 1-67.

- Doan, T. M. and Arriaga, W. A. 2002. Microgeographic variation in species composition of the herpetofaunal communities of Tambopata Region, Peru. *Biotropica* 34(1): 101-117
- Doan, T. M. 2003. Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna?. *Journal of Herpetology* 37(1): 72-81
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazon Ecuador. *Misc. Publs. Mus. Nat. Univ. Kans.* 65: 1-352.
- Duellman, W. E. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use, pp. 455-505. In Gentry, A. H. (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Duellman, W. E. and Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.
- Eterovick, P. C. 2003. Distribution of anuran species among montane streams in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:219-228.
- Evans, M.; Yáber, C. and Hero, J. M. 1996. Factors influencing choice of breeding site by *Bufo marinus* in its natural habitat. *Copeia* 1996:904-912.
- Faith, D. P.; Minchin, P. R. and Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69:57-68.
- Fauth, J. E.; Crother, B. I. and Slowinski, J. B. 1989. Elevation patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rica leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 21(2):178-185.
- Fearnside, P. M. 1995. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazonian. *Forest Ecology and Management*, 78: 51-78.
- Ferreira, L. V. 2001. *A distribuição das unidades de conservação no Brasil e a identificação de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade nas ecorregiões do bioma Amazônia*. Tese de Doutorado - INPA/FUA, Manaus, Brasil.
- Frost, D. R. 2002. *Amphibian Species of the World: an online reference*. V2.21 (15 July 2003). Electronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. The American Museum of Natural History.
- Galatti, U. 1992. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a central Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology* 26(1):23-31.
- Gáscon, C. 1989. The tadpole of *Atelopus pulcher* Boulenger (Anura, Bufonidae) from Manaus, Amazonas. *Rev. Bras. Zool.* 6(2):235-239.

- Gascon, C. 1996. Amphibian litter fauna and river barriers in flooded and non-flooded Amazonian rain forest. *Biotropica* 28(1):136-140.
- Gasnier, T.; Magnusson, W. E. and Lima, A. P. 1994. Activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology*, v.28, n.2, p.187 - 192.
- Giaretta, A. A.; Facure, K. G. R. J.; Sawaya, J. H. de; Meyer, M. and Chemin, N. 1999. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of Southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes. *Biotropica* 31(4):669-674.
- Giaretta, A. A. 1999. *Diversidade e densidade de anuros de serapilheira num gradiente altitudinal na Mata Atlântica costeira*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Gibbons, J. W.; Scott, D. E.; Ryan, T. J.; Buhlmann, K. A.; Tuberville, T. D.; Metts, B.; Greene, J. L.; Mills, T. M.; Leiden, Y. A.; Poppy, S. M. and Winner, C. T. 2000. The global decline of reptile, deca'vu amphibians. *Biol. Sci.* 50: 653-666.
- Greene, H. W. 1986. Natural history and evolutionary biology. pp. 99-108 In: M. E. Feder e G. V. Lauder (eds.), *Predator-prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Greene, H. W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Ecology B, *Defense and Life History* (Gans, C. & Huey, R. B., eds.), pp 1-152. Alan R. Liss, New York.
- Guerreiro, J. C.; Real, R.; Antúnez, A. y Vargas, J. M. 1999 Asociaciones interespecíficas de los anfibios en los gradientes ambientales del sur de España. *Rev. Esp. Herp.* (1999) 13:49-59.
- Guyer, C. 1988. Demographic effects of food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis* *Ecol.* 69:350-361.
- Hadden, S. A. and Westbrooke, M. E. 1996. Habitat relationships of the herpetofauna of remnant Buloke Woodlands of Wimmera Plains, Victoria. *Wildlife Research* 23:363-372.
- Halverson, M. A.; Skelly, D. K.; Kiesecker, J. M. and Freidenburg, L. K. 2003. Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. *Oecologia* (2003) 134:360-364.
- Heatwole, H. 1982. A review of structuring in Herpetofaunal Assemblages. In: N. J. Scott Jr (ed.). *Herpetological Communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League*. Washington, United States Department of the Interior, pp. 145-150.

- Hecnar, S. J. and M'Closkey, R. T. 1997. Spatial scale and determination of species status of the green frog. *Conservation Biology* 11(3):670-682.
- Heinen, J. T. 1992. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24(3):431-439.
- Hero, J. M.; Gascon, C. and Magnusson, W. E. 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. *Australian Journal of Ecology* (1998) 23:474-482.
- Herwitz, S. R. And Young, S. S. 1994. Mortality, recruitment and growth rates of motane rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ken, Northeast Queensland, Australia. *Biotropica* 26:350-361.
- Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421-428.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie, Band/Vol.38*. Hanke, W. (Hrsg), *Biology and Physiology of Amphibians* Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. New York.
- Höfer, H.; Hanagarth, W.; Garcia, M.; Martius, C.; Franklin, E.; Römbke, J. and Beck, L. 2001. Structure and function of soil fauna communities in Amazonian antropogenic and natural ecosystems. *Eur. J. Soil. Biol.* 37(2001): 1-7.
- Höfer, H.; Brescovit, A. D. and Paarman, W. 1994. The spider fauna of Neotropical tree canopies in central Amazonia: first results. *Stud. Neotropical Fauna Environ.* 29:23-24.
- Hoogmoed, M. S. 1990. Biosystematics of South American Bufonidae, with special reference to the *Bufo "typhonius"* group. In: Peters, G. and Hutterer, R. (eds.). *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn, pp. 113-123.
- Inger, R. F. 1890a. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of Southeast Asian and Central American. *Amer. Nat.*, 115 (6): 761-770.
- Inger, R. F. 1890b. Relative abundances of frogs and lizards in forests of southeast Asian. *Biotropica*, 12:14-22.
- Jaeger, R. & Inger, R. F. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Quadrat sampling In: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Hayek, M. S. Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press, pp. 97-102.
- Juncá, F. A.; Altig, R. and Gascon, C. 1994. Breeding biology of *Colostethus stepheni*, a dendrobatid frog with a nontransported nidicolus tadpole. *Copeia* (3): 747-750.

- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia* 43:251-259.
- Kenkel N. C. and Orlóci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67(4):919-928.
- Kinupp, V. F. 2002. *Riqueza, abundância e distribuição do gênero Psychotria L. (Rubiaceae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus – AM*. Dissertação de Mestrado, INPA, AM.
- Kirby, K. N. 1993. *Advanced data analysis with SYSTAT*. Van Nostrand Reinhold. New York, USA.
- Kitchener, D. J.; Chapman, A.; Dell, J.; Muir, B. G. and Palmer, M. 1980. Lizard assemblage and reserve size and structure in the Western Australian wheatbelt - some implications for conservation. *Biological Conservation* 17: 25-62.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 4rd ed. New York, HarperCollins College Publishers.
- Laurence, W. F. 1998. A crises in the making: responses of Amazonian forest to land use and climate change. *Tree* 13: 411-415.
- Lieberman, S. S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoologica Mexicana, Nueva Serie* 15:1-72.
- Lieberman, S. S. and Dock, C. F. 1982. Analyses of the leaf litter artropod fauna of lowland tropical evergreen forest sites (La Selva, Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.* 30:27-34.
- Lima, A. P. 1996. *Sobreposição na dieta de anuros de liteira da Amazônia central: efeitos da época de recrutamento, e das mudanças ontogenéticas no modo de forragear e na eletividade para presas*. Tese de Doutorado (Ecologia), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus/AM.
- Lima, A. P. and Moureira, G. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephensi* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia* 95:93-102.
- Lima, A. P. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans em central Amazonia. *Journal of Herpetology* 32: 392-399.
- Lima, A. P. and Magnusson, W. E. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia* 116:259-266
- Lima, A.P.; W. E. Magnusson, and Williams, D. G. 2000. Differences in diet among frogs and lizards coexisting in subtropical forest of Australia. *Journal of Herpetology* 34:40-46.

- Lubechenko, J.; Olson, A. M.; Brubaker, L. B.; Carpenter, S. R.; Holland, M. M.; Hubbell, S. P.; Levin, S. A.; MacMahon, J. A.; Matson, P. A.; Melillo, J. M. Mooney, H. A.; Peterson, C. H.; Pulliam, H. R.; Real, L. A.; Regal, P. J. and Risser, P. G. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology* 72: 371-412.
- Luizão, F. J. and Vasconcelos, H. L. 2001 Floresta Tropical Úmida (Manaus) – Site 1, pp. 11-27. In Seeliger, U. Cordazzo, C. & Barbosa, F. (eds.), *Os sites e o programa brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração*. Belo Horizonte.
- Lloyd, M.; Inger, R. F. and King, F. W. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a bornean rain forest. *Amer. Nat.*, 102 (928): 497-515.
- Magnusson, W. E. and Lima, A. P. 1991. The ecology of a cryptic predator, *Paleosuchus trigonatus*, in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology* 25:41-48.
- Magnusson, W. E.; Lima, O. P.; Quintiliano, R.; Higuchi, N. and Ramos, F. J. 1999b. Logging activity and tree regeneration in an Amazonian forest. *Forest Ecology and Management* 113:67-74.
- Magnusson, W. E. & J.-M. Hero. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behavior in Amazonian rainforest frogs. *Oecologia* 86:310-318.
- Magnusson, W. E. 2002. *Um sistema de amostragem da biota da Reserva Florestal Adolpho Ducke*. Resumos Congresso Brasileiro de Entomologia. Manaus/AM (CD-ROM).
- Marques Filho, A. O.; Ribeiro, M. N.; Santos, G. H. M. and Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke – Manaus – AM. IV. Precipitação. *Acta Amazônica* 11:759-768. 84-92.
- Marino, M. C; Furtado, J. S. and Vuono, Y. S. 1980. *Glossário de termos usuais em ecologia*. 1º ed. Academia de Ciências do Estado de São Paulo. 24: 97-138.
- Mendonça, F. P. 2002. *Ictiofauna de igarapés de terra firme: estrutura das comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, INPA, AM.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89-107.
- Moreira, G. and Lima, A. P. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. *Herpetologica* 47(3):295-300.
- Nepstad, D. C.; Moreira, A. G. and Alencar, A. A. 1999. Flames in the rain Forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fires. *In The pilot program to conserve the Brazilian rain forest*, Brasilia, Brazil. 190 p.

- Nichols, W.; Killigbeck, K. T. and August, P. V. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. II. A patch-scale perspective. *Conservation Biology* 12:363-370.
- Pearman, P. B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology* 11:1211-1225.
- Penny, N. D. and Arias, J. R. 1982. *Insects of Amazon Forest*. Columbia University Press, New York, 269 pp.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology*. 2ed. Harper and Row, New York, 397 p.
- Phillips, O. L. and Gentry, A. H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263:954-958.
- Pough, F. H.; Andrews, R. M.; Cadle, J. E.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H. and Wells, K. D. 1998. *Herpetology*. New Jersey, Prentice Hall.
- Primack, R. B. e Rodrigues, E. 2001. *Biologia da conservação*. Londrina, Biblioteca Nacional.
- Ramos, A. R. 1981. Aspectos do nicho alimentar de *Coleodactylus amazonicus* (Sauria: Gekkonidae). *Acta Amazonica* 11: 511-526.
- Recher, H. F.; Shields, J.; Kavanagh, R. and Webb, G. 1987. Retaining remnant mature forest for nature conservation at Eden, New South Wales: a review of theory and practice. In. Nature Conservation: the role of Remnants of native vegetation (Eds. D. A. Saunders, G. W. Arnold, A. A. Burbidge and A. J. Howpkins) pp. 177-194. (Surrey Beatty & Sons: Sydney).
- Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. G. A.; Vicentini, C. A.; Sothers, M. A. S.; Costa, J. M.; Brito, M. A. D.; Souza, L. H. P.; Martins, L. G.; Lohmann, P. A. C. L.; Assunção, E. C.; Pereira, C. F.; Silva, M. R. Mesquita e Procópio, L. 1999. *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Manaus, INPA.
- Rodda, G. H.; Perry, G.; Rondeau, R. J. and Lazell, J. 2001. The densest terrestrial vertebrate. *Journal of Tropical Ecology* 17: 331-338.
- Ruokolainen, K.; Linna, A. and Tuomisto, H. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13:243-256.
- Sexton, O. J.; Heatwole, H. and Knight, D. 1964. Correlation of microdistribution of some Panamanian reptiles and amphibians with structural organization of the habitat. *Carib. J. Sci.*, 4(1): 261-295.

- Scott Jr., N. J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of Tropical forest litter. *Biotropica* 8(1):41-58.
- Stebbins, R. C. and Cohen N. W., 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press. New Jersey.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of Diversity in Tropical Forests. *Biotropica* 24 (2b):283-292.
- Tocher, M. D. 1998. Diferenças na composição de espécies de sapos entre três tipos de floresta e campo de pastagem na Amazônia central. In: C. Gascon & P. Montinho (eds.). *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pp. 219-232.
- Tocher, M. D.; Gascon, C. and Zimmerman, B. L. 1997. Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten-year study. In: W. F. Laurence & R. O. Bierregaard (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 124-137.
- Toft, C. A. 1980A. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia (Berlin)* 47:34-38.
- Toft, C. A. 1980B. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in seasonal environment. *Oecologia (Berlin)* 45:131-141.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-20
- Toral, E.; Feinsinger, P. and M. L. Crump. 2002. Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conservation Biology* 16(3):735-744.
- Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5:25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. and Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269:63-66.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. and Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.
- Toft, C. A. 1980B. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and dryer sites. *Oecologia (Berlin)* 47:34-38.
- Vasconcelos, H. L.; Macedo, A.C.C. and Vilhena, M. S. 2003. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. *Stud. Neotropical Fauna Environ.* 38(2): 115-124.
- Vitt, L. J. and Caldwell, J. P. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology* 234:463-476.

- Vitt, L. J. e Zani, P. A. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.
- Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a Tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33(3): 502-510.
- Werner, E. E. and Glennemeier, K. S. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1999:1-12.
- Whitney, B. M. and Alonso, J. A. 1998. A new *Herpsilochmus* antwren (Aves: Thamnophilidae) from the northern Amazonian Peru and the adjacent Ecuador: the role of edaphic heterogeneity of terra firme forest. *Auk* 115: 559-576.
- Wilkinson, L. 1998. *SYSTAT: The System for Statistics*. Chicago, SPSS Inc.
- Williams, S. and Hero, J. M. 2001. Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation* 98:1-10.
- Wyman, R. L. 1988. Soil acidity and moisture and the distribution of amphibians in five forests of Southcentral New York. *Copeia* 1988(2):394-399.
- Young, A. and Mitchell, N. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.
- Zimmerman, B. L. and Bierregaard, R. O. 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.
- Zimmerman, B. L. & J. P. Bogart. 1988. Ecology and calls of four species of Amazonian forest frogs. *Journal of Herpetology*, 22(1):97-108.
- Zimmerman, B. L. 1991. *Distribution and abundance of frogs in a central amazonian forest*. Dissertation of Doctor of Philosophy. The Florida State University College of Arts and Sciences.
- Zimmerman, B. L. and Rodrigues, M. T. 1990. Frogs, snakes, and lizards of the INPA-WWF Reserves near Manaus, Brazil. In Gentry, A. H. (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Zug, G. R. 1993. *Herpetology – an introductory biology of amphibians and reptile*. Academic Press. New York.

8. APÊNDICES

Abundância de *Adenomera andreae* excluindo o caso 58 (*outlier*) (N=71; $R^2=$: 0.090)

Teste de efeitos						
VARIÁVEIS	Coefficientes	Erro padrão	Coef. Padronizado	Tolerância	t	P
Constante	32.591	13.092	0.000	-	2.489	0.015
Teor de argila do solo	-0.360	0.189	-0.250	0.820	-0.911	0.060
Inclinação da parcela	-0.021	0.041	-0.063	0.911	-1.509	0.612
Abundância de árvores	-0.009	0.011	-0.103	0.901	-0.828	0.411
Volume de liteira	0.523	2.842	0.022	0.984	0.184	0.855
Disp. De invert. no solo	5.114	10.371	0.059	0.973	0.493	0.624

Análise de variância					
Fonte	Soma dos quadrados	GL	Quadrado médio	F	P
Regressão	743.894	5	148.779	1,290	0,279
Resíduo	7495.937	65	115.322		

Apêndice 1. Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de *Adenomera andreae* sem um caso considerado *oulier*.

Abundância de *Colostethus stepheni* excluindo o caso 58 (*outlier*) (N=71; $R^2= 0.442$)

Teste de efeitos						
VARIÁVEIS	Coefficientes	Erro padrão	Coef. padronizado	Tolerância	t	P
Constante	19.174	7.070	0.000	-	2.712	0.009
Teor de argila do solo	-0.123	0.022	0.545	0.911	-5.609	0.000
Inclinação da parcela	-0.493	0.102	0.496	0.820	-4.847	0.000
Abundância de árvores	0.003	0.006	0.049	0.901	0.503	0.616
Volume de liteira	0.917	1.535	0.056	0.984	0.598	0.552
Disp. de invert. no solo	-19.467	5.601	0.327	0.973	-3.476	0.001

Análise de variância

Fonte	Soma dos quadrados	GL	Quadrado médio	F	P
Regressão	1728.757	5	345.751	10,280	0.000
Resíduo	2186.228	65	33.634		

Apêndice 2. Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de *Colostethus stepheni* sem um caso considerado *outlier*.

Abundância de todas as espécies de sapos excluindo o caso 58 (*outlier*) (N=71; $R^2= 0.18$).

Teste de efeitos						
VARIÁVEIS	Coefficientes	Erro padrão	Coef. padronizado	Tolerância	t	P
Constante	52,569	19,320	0,000	-	2,721	0,008
Teor de argila do solo	-0,184	0,060	-0,361	0,911	-3,066	0,003
Inclinação da parcela	-0,718	0,278	-0,320	0,820	-2,580	0,012
Abundância de árvores	-0,004	0,016	-0,029	0,901	-0,248	0,805
Volume de liteira	-18,385	15,306	-0,137	0,973	-1,201	0,234
Disp. de invert. no solo	2,434	4,194	0,066	0,984	0,580	0,564

Análise de variância					
Fonte	Soma dos quadrados	GL	Quadrado médio	F	P
Regressão	3591,912	5	718,382	2,860	0,021
Resíduo	16325,073	65	251,155		

Apêndice 3. Sumário estatístico da análise de regressão múltipla tendo como variável dependente a abundância de todas as espécies de sapos diurnos de liteira, sem um caso considerado *outlier*.

Coeficientes da regressão multivariada		
	HMDS1	HMDS2
Constante	1.742	0.551
Abundância de árvores	-0.001	0.000
Volume de liteira	-0.067	-0.095
Inclinação da parcela	-0.004	0.009
Teor de argila	-0.009	-0.010
Disponibilidade de invertebrados	0.254	-1.198

Teste de Efeitos				
	Pillai Trace	Estatística-F	GL	P
Constante	0,079	2,807	2,65	0,068
Abundância de árvores	0,063	2,20	2,65	0,119
Volume de liteira	0,008	0,25	2,65	0,775
Inclinação da parcela	0,010	0,34	2,65	0,711
Teor de argila do solo	0,333	16,22	2,65	< 0,001
Disponibilidade de invertebrados no solo	0,057	1,95	2,65	0,150

Apêndice 4. Sumário estatístico da análise de regressão multivariada tendo como variáveis dependentes os eixos HMDS1 e HMDS2, baseados em dados qualitativos (presença/ausência das espécies).

Coeficientes da regressão multivariada		
	HMDS1	HMDS2
Constante	0.610	0.165
Abundância de árvores	-0.001	0.001
Volume de liteira	-0.270	-0.068
Inclinação da parcela	0.039	-0.009
Teor de argila	0.009	-0.008
Disponibilidade de invertebrados	1.188	-2.101

Teste de Efeitos				
	Pillai Trace	Estatística-F	GL	P
Constante	0.106	0.533	2,65	0.590
Abundância de árvores	0,046	1,56	2,65	0,218
Volume de liteira	0,063	2,19	2,65	0,120
Inclinação da parcela	0,190	7,60	2,65	0,001
Teor de argila do solo	0,240	10,26	2,65	< 0,001
Disponibilidade de invertebrados no solo	0,148	5,66	2,65	0,005

Apêndice 5. Sumário estatístico da análise de regressão multivariada tendo como variáveis dependentes os eixos HMDS1 e HMDS2, baseados em dados quantitativos (abundância das espécies).