

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM**

Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPGBTRN

**Padrões de distribuição e abundância de anuros em 64 km² de floresta de
terra-firme na Amazônia Central**

MARCELO MENIN

Tese 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 Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

**Manaus – AM
2005**

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM**

Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPGBTRN

**Padrões de distribuição e abundância de anuros em 64 km² de floresta de
terra-firme na Amazônia Central**

MARCELO MENIN

ORIENTADORA: DRA. ALBERTINA PIMENTEL LIMA

Tese 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 Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Fontes Financiadoras: INPA, CNPq – Projeto Norte de Pós-Graduação/PNOPG (processo: 550651/01-02); CNPq (processo: 471453/03-0) e CAPES (bolsa de estudos).

**Manaus – AM
2005**

Ficha catalográfica

Menin, Marcelo

Padrões de distribuição e abundância de anuros em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central / Marcelo Menin. – 2005.

102 p.

Tese (Doutorado) – INPA/UFAM, Manaus, 2005.

1-Ecologia de anuros 2-Modos de reprodução 3-Topografia 4-Textura do solo 5-Floresta de terra-firme 6-Amazônia Central

CDD 19.ed. 597.805

Sinopse:

A riqueza e abundância de espécies de anuros e os fatores que determinam a distribuição dessas espécies foram estudados em uma área de 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Foram realizadas amostragens diurnas e noturnas em 72 parcelas de amostragem. Foram determinadas a composição de espécies e a variação da abundância ao longo de duas estações chuvosas. Foi avaliado o papel de fatores ambientais (inclinação, proporção de argila, número de árvores, volume da liteira e pH) e históricos (bacia de drenagem) em prever a distribuição e a ocorrência das espécies.

Palavras chave: Ecologia de anuros, modos de reprodução, topografia, textura do solo, floresta de terra-firme, Amazônia Central

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi possível devido à colaboração e participação de diversas pessoas. Gostaria de agradecer especialmente:

À Profa. Dra. Albertina Pimentel Lima, pela orientação, apoio e dedicação ao longo da realização deste trabalho e por me ensinar sobre os “sapos” da Amazônia.

Ao Prof. Dr. William E. Magnusson, pelas sugestões e colaboração na aplicação e interpretação de testes estatísticos, na discussão dos dados e na descoberta dos padrões escondidos por trás das análises.

Aos Drs. Flávia R. C. Costa e Thiago J. Izzo, pela ajuda na execução e interpretação de testes estatísticos e pelas discussões, críticas e sugestões.

Aos Drs. Ulisses Galatti, Renato Cintra, Carlos F. D. Rocha, Claude Gascon, Claudia Keller, Arnaldo Carneiro, Bruce Nelson, Elizabeth Franklin e Vera Val pelas sugestões dadas ao projeto durante a avaliação e durante a aula de qualificação.

Ao MSc. Fabiano W. S. Guimarães, e aos auxiliares Sr. José da Silva Lopes, Marcelo M. Lima, Edivaldo e Ayres S. Lopes, pelo companheirismo e auxílio nas atividades de campo.

À MSc. Carmozina Trindade, pela ajuda na logística e pelas dicas valiosas.

Aos pesquisadores e colaboradores do Projeto da Reserva Ducke Drs. Regina C. C. Luizão, Eleusa Barros, Flávio J. Luizão, MSc. Tânia Pimentel e Jane Mertens pelos dados de proporção de argila e pH do solo; Dras. Albertina Lima e Carolina V. Castilho pelas medidas de inclinação do terreno de cada parcela; Drs. Carolina V. Castilho e William Magnusson pelos dados sobre o número de árvores em cada parcela; MSc. Fabiano W. S. Guimarães pelo fornecimento dos dados de volume de liteira.

À Coordenação de Pesquisas em Climatologia e Recursos Hídricos – INPA e Embrapa pelo fornecimento dos dados de temperatura e precipitação.

À MSc. Débora Drucker, pelo fornecimento da carta topográfica e hidrográfica da Reserva Ducke e pelas sugestões nos textos.

Aos motoristas Srs. Lourival A. dos Santos, João Sá, José Palheta e secretária da CPEC, Sra. Walmira da Paz e secretários(as) da PG, Srs(as). Pedro Lemos, Arnaldo Souza, Jorge Charles Silva, Elci Silva e Beatriz Suano pelo apoio logístico e orientações com aspectos burocráticos.

Às secretárias Geise Pacheco, Isamar dos Anjos, Beverly Franklin e Andresa S. de Melo, pela constante orientação, amizade e eficiência.

Aos colegas do ‘Laboratório de Ecologia de Comunidades’ Domingos Rodrigues, Karl Mokross, Julio do Vale, Victor Pazin, Carolina Surgik, Viviane Layme, Rafael Arruda, Carmozina Trindade e Maria Goretti Pinto pela troca de informações e experiências, discussões, sugestões e amizade.

Ao INPA, aqui representando pelo corpo de pesquisadores e funcionários, o qual propiciou a minha formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio financeiro ao projeto (CNPq/PNO PG - proc. 550651/01-02; CNPq/Edital Universal – processo 471453/03-0).

Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA/RAN) pelas licenças concedidas (027/02; 036/03; 099/04; 095/05; processo: 02010.005189/02-11).

Aos companheiros de república Rubão, Thiago, Vivi, Julio, Fefo, Gaucho, Sussu e Gabiru, pelo companheirismo, apoio e discussões.

Aos meus pais Idilio e Conceição e minhas irmãs Mônica, Margarete e Mariana, pelo incentivo, apoio e dedicação desde o início da minha formação.

À Sumaia Vasconcelos, pelo apoio, carinho e compreensão durante a execução desse projeto.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
ÁREA DE ESTUDOS	10
Capítulo 1: Variação temporal na abundância e número de espécies de anuros em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.	13
1. Introdução	13
2. Material e Métodos	15
2.1. Desenho Amostral	15
2.2. Métodos de coleta de dados	17
3. Resultados	19
3.1. Composição de espécies, grupos reprodutivos e período de atividade	19
3.2. Composição de espécies de anuros diurnos de liteira	22
3.3. Composição de espécies de anuros noturnos	23
3.4. Variação temporal na composição e abundância das espécies	25
4. Discussão	36
4.1. Composição de espécies, grupos reprodutivos e período de atividade	36
4.2. Variação temporal na composição e abundância das espécies	40
Capítulo 2: Efeitos topográficos e edáficos sobre a distribuição de anuros com reprodução terrestre na Amazônia Central: padrões em uma meso-escala espacial.	45
1. Introdução	45
2. Material e Métodos	47
2.1. Desenho amostral e métodos de coleta de dados	47
2.2. Variáveis ambientais	47
2.3. Análise dos dados	49
3. Resultados	50
3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e abundância das espécies	51
3.2. Auto-correlação espacial	52

3.3. Efeito das variáveis ambientais sobre o número e abundância das espécies	53
3.4. Efeitos das variáveis ambientais sobre a ocorrência das espécies	58
4. Discussão	60
Capítulo 3: Distribuição de espécies de anuros com reprodução dependente de corpos d'água ao longo de gradiente de textura do solo na Amazônia Central.	66
1. Introdução	66
2. Material e Métodos	68
2.1. Desenho amostral, Métodos de coleta de dados e Variáveis ambientais	68
2.2. Análise dos dados	69
3. Resultados	70
3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e abundância das espécies	71
3.2. Efeito das variáveis ambientais sobre o número e abundância das espécies	72
3.3. Efeito das variáveis ambientais sobre a presença das espécies	75
4. Discussão	78
CONCLUSÕES GERAIS	84
LITERATURA CITADA	86
APÊNDICE 1	97
APÊNDICE 2	98
APÊNDICE 3	100

LISTA DE FIGURAS

ÁREA DE ESTUDOS.

Figura 1: (A) Estado do Amazonas, com a localização da região de interflúvio dos rios Negro, Solimões e Amazonas. (B) Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke na porção nordeste da cidade de Manaus, AM. (Fonte: Miranda, E. E. de; Coutinho, A. C. (coord.). 2004. Brasil Visto do Espaço. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite. Disponível em <<http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>>).

Figura 2: Precipitação pluviométrica mensal e temperatura média mensal no período de agosto de 2002 a agosto de 2004. Dados coletados na estação meteorológica da Reserva Florestal Adolpho Ducke. * = dados perdidos.

CAPÍTULO 1: Composição e variação temporal na riqueza e abundância de espécies de anuros em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

Figura 1: Mapa topográfico e hidrográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke com a disposição do sistema e trilhas e das parcelas permanentes (círculos vermelhos).

Figura 2: Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem diurna. Não foram consideradas as espécies noturnas amostradas ocasionalmente. A amostragem no período de novembro-dezembro/2002 corresponde ao início da estação chuvosa, enquanto as amostragens fevereiro-abril/2003 e janeiro-fevereiro/2004 correspondem ao meio das estações chuvosas.

Figura 3: Variação percentual na abundância das espécies diurnas de liteira ao longo das estações chuvosas. A amostragem ‘início 2002’ corresponde ao período de novembro-dezembro/2002; a amostragem ‘meio 2003’ corresponde ao período fevereiro-abril/2003 e a amostragem ‘meio 2004’ corresponde ao período janeiro-fevereiro/2004. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

Figura 4: Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem noturna. As amostragens nos períodos novembro-dezembro/2002 e novembro-dezembro/2003 correspondem ao início da estação chuvosa; a amostragem realizada em fevereiro-março/2004 corresponde ao meio da estação chuvosa; a amostragem realizada em março-maio/2003 corresponde do meio ao final da estação chuvosa e a amostragem de abril-maio/2004 corresponde ao final da estação chuvosa.

Figura 5: Número acumulado de adultos e juvenis para cada período em amostragens visuais noturnas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus. As amostragens ‘início 2002’ e ‘2003’ correspondem aos períodos de novembro-dezembro/2002 e 2003; a amostragem ‘meio 2004’ corresponde ao período fevereiro-março/2004; a amostragem ‘meio/final 2003’ corresponde ao período março-maio/2003 e a amostragem ‘final 2004’ corresponde ao período abril-maio/2004.

Figura 6: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas arborícolas e de liteira, que se reproduzem em poças temporárias e charcos nas margens de riachos. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.	33
Figura 7: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas arborícolas que desovam na vegetação acima de riachos ou em sítios aquáticos arborícolas. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.	34
Figura 8: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas de liteira que se reproduzem em ambiente terrestre. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.	35
 CAPÍTULO 2: Efeitos topográficos e edáficos sobre a distribuição de anuros com reprodução terrestre na Amazônia Central: padrões em uma meso-escala espacial.	
Figura 1: Abundância média de <i>Adenomera andreae</i> por bacia de drenagem. O ponto cheio representa o outlier.	52
Figura 2: Relação entre o número de espécies e o número de árvores.	53
Figura 3: Distribuição das espécies de anuros ao longo do gradiente de proporção de argila do solo.	54
Figura 4: Relações parciais entre a abundância de <i>Colostethus stephensi</i> e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila.	55
Figura 5: Relação entre a abundância de <i>Adenomera andreae</i> e a inclinação do terreno.	55
Figura 6: Relações parciais entre a abundância de <i>Eleutherodactylus fenestratus</i> e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila.	56
Figura 7: Relação entre a abundância de <i>Eleutherodactylus ockendeni</i> e a proporção de argila.	56
Figura 8: Relação entre a abundância de <i>Eleutherodactylus zimmermanae</i> e a proporção de argila.	57
Figura 9: Relação entre a abundância de <i>Synapturanus mirandaribeiroi</i> e a proporção de argila.	57
Figura 10: Relação entre a abundância de <i>Synapturanus salseri</i> e o pH do solo.	58

CAPÍTULO 3: Distribuição de espécies de anuros com reprodução dependente de corpos d'água ao longo de gradiente de textura do solo na Amazônia Central.

- Figura 1:** Relação entre o número de espécies e a proporção de argila. 73
- Figura 2:** Relação entre a abundância de *Bufo proboscideus* e o número de árvores. A estrela representa o *outlier*. 73
- Figura 3:** Relação entre a abundância de *Osteocephalus taurinus* e a proporção de argila. 74

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: Variação temporal na abundância e número de espécies de anuros em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.

Tabela 1: Período de realização das amostragens diurnas e noturnas e volume acumulado de chuvas de cada período, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. 17

Tabela 2: Espécies de anuros estudadas agrupadas por família. Grupos reprodutivos (de acordo com Gottsberger & Gruber, 2004): 1 = ovos e girinos aquáticos; 2 = ovos em ninhos de espuma e girinos aquáticos; 3 = ovos na vegetação acima da água, girinos com desenvolvimento aquático; 4 = ovos sobre a liteira; girinos transportados para poças temporárias pelos parentais; 5 = ovos e girinos na água de axilas de folhas de bromélias ou em buracos em árvores; 6 = ovos terrestres com desenvolvimento dentro dos ovos; girinos com desenvolvimento em ninhos de espuma, sob a liteira ou sobre folhas mortas. A Faixa auditiva representa a distância máxima aproximada para audição clara de cada espécie. 20

Tabela 3: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada e número de indivíduos em cada amostragem, obtidos por amostragens diurnas com remoção de liteira. O número total corresponde à soma das três amostragens. * = espécies noturnas, amostradas ocasionalmente. 23

Tabela 4: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada em amostragens noturnas; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados em todas as amostragens. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. * = espécies encontradas em todos os períodos de amostragem. 24

Tabela 5: Número de indivíduos de cada espécie encontrados em dois métodos de amostragem realizados no período noturno, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. (V= amostragem visual – adultos/juvenis; A= amostragem auditiva). *= espécies diurnas. Períodos de amostragem como na Figura 4. 30

CAPÍTULO 2: Efeitos topográficos e edáficos sobre a distribuição de anuros com reprodução terrestre na Amazônia Central: padrões em uma meso-escala espacial.

Tabela 1: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados por amostragem. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. 51

Tabela 2: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie, derivadas a partir do modelo de regressão múltipla (Abundância da Espécie = a + Inclinação + Proporção de argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH). b = coeficiente de regressão padronizado. Os valores em destaque representam as probabilidades que foram significativas. 59

Tabela 3: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão logística (Presença/Ausência = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). O valor em destaque representa a probabilidade que foi significativa. 59

CAPÍTULO 3: Distribuição de espécies de anuros com reprodução dependente de água ao longo de gradiente de textura do solo na Amazônia Central .

Tabela 1: Número de parcelas em cada bacia de drenagem onde cada espécie foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados em todas as amostragens. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. 71

Tabela 2: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão múltipla (Abundância da Espécie = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). b = coeficiente de regressão padronizado. Os valores em destaque representam as probabilidades que foram estatisticamente significativas. 75

Tabela 3: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão logística (Presença/Ausência = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). Os valores em destaque representam as probabilidades que foram significativas ou marginalmente significativas. 77

RESUMO

Este trabalho teve por objetivos avaliar a distribuição de espécies de anuros e suas relações com variáveis bióticas e abióticas em 72 parcelas distribuídas em uma área de 64 km² na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. Os anuros foram agrupados em assembléias de acordo com o período de atividade (diurno ou noturno) ou com o tipo de desenvolvimento dos girinos (terrestre ou aquática). A abundância de cada espécie e o número de espécies por parcela foram determinadas por três amostragens diurnas (amostragens visuais com revolvimento da liteira) e cinco amostragens noturnas (amostragens visuais e auditivas) abrangendo duas estações chuvosas. As variáveis analisadas foram inclinação do terreno em graus, fatores edáficos (proporção de argila e pH), número de árvores, volume de liteira e bacia de drenagem. Foram registradas oito espécies diurnas de liteira, das quais sete foram encontradas nas três amostragens, e 24 espécies de hábitos noturnos. As espécies de hábitos noturnos encontradas nas amostragens representam 72 % do número total de espécies noturnas da RFAD. Oito dessas espécies foram raras nas amostragens, sendo registradas entre uma e cinco parcelas (*Epipedobates femoralis*, *Hypsiboas geographicus*, *H. lanciformis*, *Phyllomedusa bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna*, *Leptodactylus mystaceus* e *Lithodytes lineatus*). De forma geral, o maior número de espécies foi encontrado no meio da estação chuvosa, enquanto que a maior abundância de indivíduos foi encontrada no início das estações chuvosas. A distribuição de espécies com reprodução independente de corpos d'água foi influenciada pela textura do solo (proporção de argila), inclinação e pH. A maioria dessas espécies ocorreu ao longo de todo o gradiente e, apesar de relações com a textura do solo terem sido encontradas, essas relações foram sutis, indicando que estas espécies ocupam a maioria dos ambientes da RFAD. As relações mais fortes foram encontradas para as espécies pequenas *Colostethus stephensi*, *Adenomera andreae* e as três espécies de *Eleutherodactylus*.

Não houve efeito da bacia de drenagem na ocorrência e abundância das espécies com reprodução terrestre. As espécies que dependem de corpos d'água para reprodução também apresentaram relações com a textura do solo. A textura do solo possivelmente não é o fator causal que produz a variação na abundância das espécies, pois a proporção de argila diminui em direção aos locais mais baixos, mais arenosos, que estão localizados próximos aos riachos, indicando que as espécies foram encontradas principalmente nas áreas próximas aos riachos e poças temporárias. Houve efeito da bacia de drenagem na distribuição de três espécies que foram restritas a uma das bacias (*Atelopus spumarius*, *Colostethus* sp. e *Leptodactylus rhodomystax*) e na abundância de *Cochranella oyampiensis*. Os modelos preditivos com características edáficas e de estrutura do habitat são importantes preditores das relações de habitat em uma escala espacial ampla e provavelmente podem interagir influenciando o habitat em escalas espaciais mais finas. O uso de dados edáficos e topográficos podem ser apropriados para identificar áreas com altos valores de conservação na Amazônia Central.

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the distribution of anuran species and their relationships with biotic and abiotic variables in 72 permanent plots, located across 64 km² in the Adolpho Ducke forest reserve, Manaus, AM. In each plot, I determined species richness and individual species' abundances using three diurnal samples (visual sampling with litter removal) and five nocturnal samples (visual and auditory samplings) during two rainy seasons (between 2002 and 2004). I examined the relationship of the anuran species to five biotic and abiotic variables: slope, edaphic factors (clay proportion and pH), number of trees, leaf-litter volume, and drainage basin. In order to facilitate interpretation of my results, I classified the anuran species into assemblages according to activity period (diurnal or nocturnal) or tadpole development (terrestrial or aquatic). During my study, I found a total of eight diurnal frog species across the study plots, of which seven were detected during the three diurnal samples. I registered a total of 24 nocturnal species across the study plots, all during the nocturnal samples. These 24 nocturnal species represent 72 % of the nocturnal anurans known to occur in the reserve. I found eight nocturnal species to be rare, or detected in only 1-5 study plots (*Epipedobates femoralis*, *Hypsiboas geographicus*, *H. lanciformis*, *Phyllomedusa bicolor*, *P. tarsius*, *P. tomopterna*, *Leptodactylus mystaceus*, and *Lithodytes lineatus*). Overall, plots had greater species richness during the middle of the rainy season and higher species' abundances during the beginning of the rainy season. Soil texture, slope and pH influenced the distribution of the terrestrial anurans. However, these relationships were subtle and I found that the majority of these species occurred across the entire gradient of soil texture, found on our study sites. I found stronger relationships between these three abiotic variables and the distribution of the smaller species of terrestrial anurans, *Colostethus stepheni*, *Adenomera andreae* and *Eleutherodactylus* spp. Drainage basin did not affect the distributions of the

terrestrial species. I found a relationship between soil texture and the distributions of aquatically-reproducing species. However, in the study area, soil texture is correlated with stream location; clay content decreases in low-lying areas, such as near stream beds. So this result suggests that I detected more aquatic species in areas near streams or temporary ponds. Drainage basin influenced the distributions of four aquatically-reproducing species. Three species, *Atelopus spumarius*, *Colostethus* sp., and *Leptodactylus rhodomystax*, were restricted to one of the two drainage basins in our study area and the abundance of one species, *Cochranella oyampiensis*, was significantly different between basins. Predictive models including edaphic factors and habitat structure variables are important predictors of habitat relationships at a large scale and may interact to influence habitat at smaller spatial scales. Edaphic and topographic data can be used to identify areas of high conservation value in central Amazonia.

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das abordagens centrais dos estudos ecológicos é entender a distribuição e abundância das espécies e os mecanismos que geram os padrões observados (Begon et al., 1996). Descrever as relações entre a variabilidade de habitat e a abundância das espécies, além de fornecer importantes informações ecológicas sobre cada espécie, permite propor estratégias de conservação e manejo para a diversidade biológica de uma área (Williams & Hero, 2001).

Em termos de região Neotropical, os padrões de distribuição dos anfíbios, e conseqüentemente dos anuros, podem ser correlacionados com características topográficas, clima e vegetação, além de fenômenos históricos (Duellman, 1999). De maneira geral, a topografia exerce um papel importante na diversidade e grau de endemismo entre os anfíbios na América do Sul, sendo que metade das espécies estão restritas a regiões com altas altitudes, como os Andes, devido principalmente a complexidade topográfica, em combinação com alta umidade e baixa evapotranspiração. Devido às suas tolerâncias ecológicas e necessidade de umidade, a diversidade de anfíbios é altamente correlacionada com a umidade. Os maiores números de espécies estão em florestas tropicais de montanha seguidos pelas florestas tropicais em “terras baixas” (Duellman, 1999). Localidades na Amazônia ocidental brasileira têm uma maior diversidade de anfíbios do que as localidades na Amazônia oriental brasileira, sendo que esta maior diversidade encontrada nas terras baixas ocidentais podem ser efeito da proximidade das terras altas da Amazônia ocidental e seus padrões de altos endemismos e riqueza de espécies (Azevedo-Ramos & Galatti, 2002).

Dentro de uma escala local, os fatores que determinam a distribuição de espécies foram pouco estudados. Para os anfíbios, a presença de certos tipos de microhabitat dentro de uma reserva pode ser mais importante que a área total da reserva como fator determinante da

diversidade (Zimmerman & Bierregaard, 1986). Além disso, a simplicidade estrutural do habitat pode determinar uma baixa diversidade (Heinen, 1992).

Estudos com distribuição de espécies de anuros e suas relações com variáveis ambientais foram realizados principalmente com comunidades de serapilheira em regiões tropicais. Os primeiros trabalhos surgiram na década de 60 e consideraram a fauna herpetológica como um todo (Heatwole & Sexton, 1966; Lloyd et al., 1968). Estudos posteriores continuaram envolvendo comunidades herpetológicas com modificações nos métodos e áreas de amostragem (p. ex. Inger & Colwell, 1977; Scott, 1982; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Allmon, 1991; Giaretta, 1999; Rocha et al., 2001). Segundo estes estudos, as comunidades encontradas em localidades amazônicas e centro americanas possuem maior número de espécies (Lieberman, 1986; Allmon, 1991). A maioria desses trabalhos sugere que a composição e a abundância de espécies de anuros de serapilheira são determinadas por combinações de fatores físicos e variáveis bióticas, como a profundidade e a umidade da serapilheira (Scott, 1976; Toft, 1980), em adição a fatores históricos, como por exemplo, distúrbios antrópicos (Lieberman, 1986; Heinen, 1992). A profundidade da serapilheira pode estar relacionada com a riqueza de espécies da anurofauna, sugerindo que esta maior profundidade pode promover uma maior quantidade de microhabitats, permitindo que mais indivíduos e mais espécies coexistam nesses ambientes (Fauth et al., 1989). No entanto, outros estudos não encontraram a mesma relação (Scott, 1976; Allmon, 1991). Os fatores edáficos, tais como pH e umidade, também influenciaram a distribuição de algumas espécies de anuros, onde algumas espécies são encontradas em solos com pH menos ácidos (Wyman, 1988). Em um estudo realizado na Austrália, a fauna de anuros foi correlacionada com o tipo de solo (Hadden & Westbrooke, 1996).

As comunidades de anuros neotropicais são compostas por um grande número de espécies que exibem uma grande variedade de modos de reprodução (Hödl, 1990). Muitas

espécies apresentam modos reprodutivos que independem de corpos d'água para o desenvolvimento das larvas, como espécies do gênero *Eleutherodactylus* (Lynch & Duellman, 1997). Heyer & Berven (1973) e Scott (1976) ressaltam a contribuição expressiva que as espécies do gênero *Eleutherodactylus* têm na composição da anurofauna terrestre de florestas tropicais do Novo Mundo, indicando a importância de processos históricos na composição das comunidades.

A composição dessas comunidades pode variar em áreas com sazonalidade marcante. Períodos de maior precipitação foram importantes no aumento da diversidade e abundância de anuros de serapilheira em diversas áreas (Scott, 1976; Toft, 1980; Allmon, 1991; Rodriguez, 1992; Giaretta et al., 1999).

No Brasil, alguns estudos abordando diversidade de anuros com métodos padronizados foram realizados na Amazônia Central (p. ex. Allmon, 1991; Gascon, 1996; Zimmerman & Simberloff, 1996) e Mata Atlântica (Giaretta et al., 1997, 1999). Nesses estudos, a maior abundância e riqueza de anuros foram encontrados nos meses com maior umidade (Allmon, 1991; Giaretta, 1999) e em áreas com maior profundidade da camada de serapilheira (Giaretta, 1999). Outros fatores abióticos como a altitude e a distância até corpos d'água se correlacionaram negativamente com a riqueza de espécies (Giaretta, 1999).

Na região de Manaus (Amazonas), estudos envolvendo anuros, levaram em consideração os efeitos da fragmentação sobre a composição da comunidade (Tocher, et al., 1997; Tocher, 1998), inventário de espécies (Zimmerman & Rodrigues, 1990; Hero, 1990), estudos com dinâmica de populações (Moreira & Lima, 1991; Galatti, 1992) ou estrutura de comunidades de girinos (Gascon, 1991; Hero et al., 2001). No entanto, a maioria desses trabalhos foi realizada em áreas pequenas ou em ambientes de reprodução.

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) constitui hoje uma das regiões amazônicas de floresta primária mais estudada, principalmente no que se refere à flora

(Ribeiro et al., 1999) e faz parte do programa brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração (PELD). A RFAD possui duas bacias hidrográficas, separadas no sentido norte-sul por um divisor de águas no centro da reserva, sendo que os riachos da metade leste drenam para o rio Amazonas, enquanto os da metade oeste drenam para o rio Negro. As duas bacias têm faunas distintas de peixes (Mendonça et al., 2005) e também de plantas de sub-bosque e arbustos (Kinupp & Magnusson, 2005; Costa et al., 2005). Atualmente são conhecidas 50 espécies de anuros na RFAD, sendo que a maioria possui hábitos noturnos (Lima et al., no prelo).

Na RFAD foi estabelecido um sistema de trilhas, cobrindo uma área de 64 km², permitindo a realização de estudos que avaliam a influência de fatores ecológicos e históricos sobre a distribuição de espécies em uma meso-escala espacial. Nesse sistema foram estabelecidas 72 parcelas de amostragem, onde diversos grupos taxonômicos estão sendo estudados. Dessa forma, dados sobre fauna, flora, topografia e solo podem ser integrados em análises conjuntas. Esse sistema também permite a detecção de variações sutis ao longo dos gradientes ambientais analisados.

Esta tese tem como objetivo geral avaliar o papel de fatores ambientais e históricos na distribuição de espécies de anuros em uma escala de 64 km². Para melhor entendimento dos padrões de distribuição e ocorrência das espécies, esta tese foi dividida em três capítulos. No capítulo 1, descrevo os padrões de riqueza e a abundância de cada espécie ao longo de duas estações chuvosas. Por meio destes dados, forneço uma visão geral da variação na abundância de cada espécie ao longo do período chuvoso, os períodos de ocorrência de machos em atividade de vocalização, de adultos e juvenis, assim como a efetividade dos métodos empregados durante as amostragens. No capítulo 2, avaliei o papel das variáveis ambientais (inclinação, proporção de argila, número de árvores, volume de liteira e pH) e fator histórico (bacia de drenagem) em prever a riqueza e a abundância de espécies de anuros com

reprodução independente de corpos d'água. No capítulo 3, avaliei os efeitos das mesmas variáveis ambientais sobre a riqueza e a abundância das espécies de anuros cujos girinos se desenvolvem em ambiente aquático (riachos, poças temporárias de curta e longa duração, água acumulada em buracos de árvores ou axilas de folhas de bromélias).

ÁREA DE ESTUDOS

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke – RFAD (02°55' e 03°01'S, 59°53' e 59°59'W), município de Manaus, Amazonas (Figura 1). A RFAD possui uma área de floresta primária de 10.000 hectares e é classificada como tropical úmida de terra-firme, com dossel bastante fechado e sub-bosque com pouca luminosidade, caracterizado pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Guillaumet & Kahn, 1982). A altura média das árvores está compreendida entre 35 e 40 m, com árvores emergentes que atingem 50 m (Ribeiro et al., 1999). Os solos nas áreas mais altas são predominantemente do tipo latossolo (oxisol) de textura muito argilosa, e solos podzóis (arenosos) nas áreas mais baixas, existindo um gradiente do teor de argila e areia quando se passa de um tipo de solo a outro (Chauvel et al., 1987). A temperatura média é de 26°C e a precipitação média é de 2362 mm (Marques Filho et al., 1981); a estação chuvosa ocorre geralmente de novembro a maio, com uma estação seca entre junho e outubro, sendo março, abril e maio os meses que geralmente apresentam maior precipitação (Figura 2).

A topografia da RFAD é bastante variável, com altitudes entre 39 m a 109 m s.n.m. No sentido norte-sul, existe um divisor de águas entre duas bacias hidrográficas. Três riachos (Barro Branco, Acará e Bolívia) compõe a bacia oeste e desembocam no rio Tarumã, afluente do rio Negro; para leste os riachos Tinga, Uberê e Ipiranga drenam para o rio Puraquequara, afluente do rio Amazonas (Ribeiro et al., 1999).

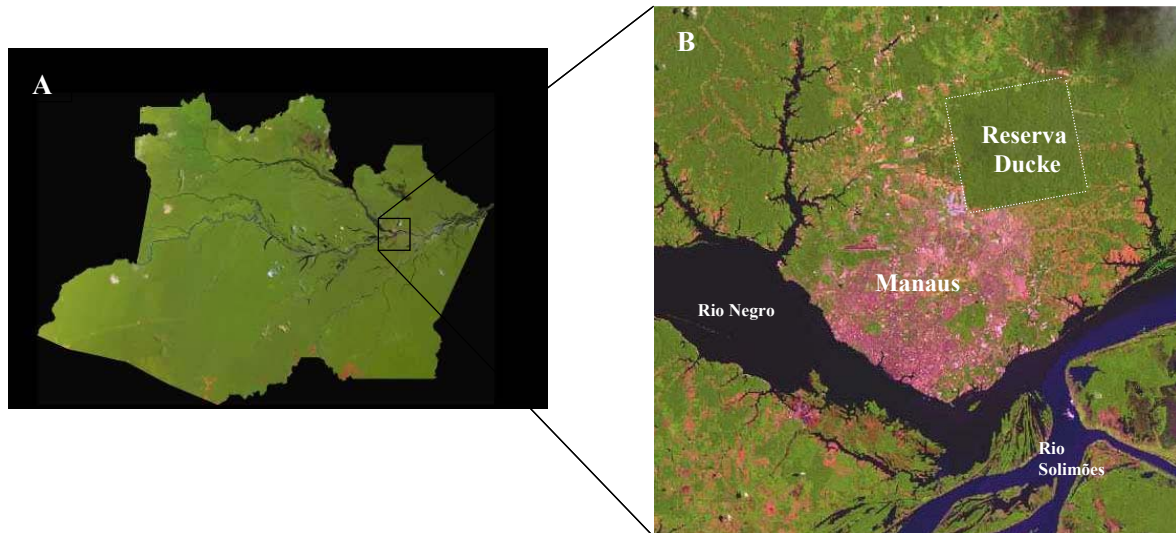


Figura 1: (A) Estado do Amazonas, com a localização da região de interflúvio dos rios Negro, Solimões e Amazonas. (B) Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke na porção nordeste da cidade de Manaus, AM. (Fonte: Miranda, E.E. de; Coutinho, A.C. (coord.). 2004. Brasil Visto do Espaço. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite. Disponível em <<http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>>).

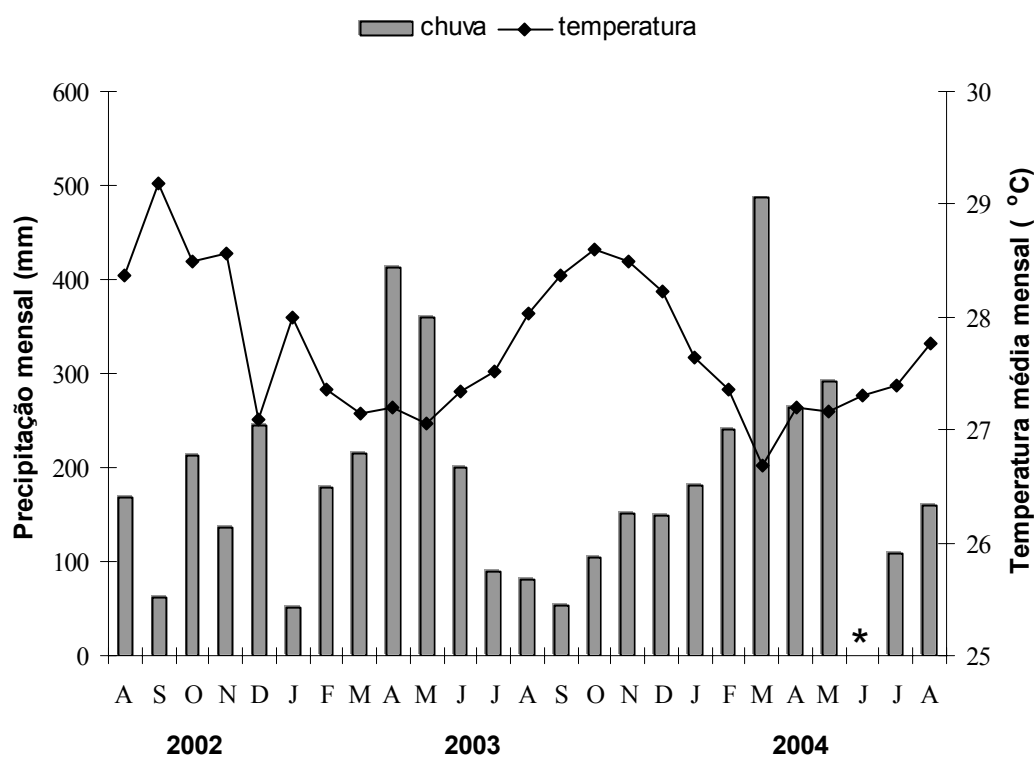


Figura 2: Precipitação pluviométrica mensal e temperatura média mensal no período de agosto de 2002 a agosto de 2004. Dados coletados na estação meteorológica da Reserva Florestal Adolpho Ducke. * = dados perdidos.

CAPÍTULO 1: Variação temporal na abundância e número de espécies de anuros em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central

1. Introdução

Florestas tropicais apresentam um grande número de espécies de anuros (Duellman, 1999) e, conseqüentemente, uma alta diversidade de modos reprodutivos (Duellman & Trueb, 1994). Esses modos reprodutivos variam desde o modo ‘primitivo’ com deposição de ovos e desenvolvimento de girinos em ambientes aquáticos até desovas terrestres com desenvolvimento completo dentro do ovo (Hödl, 1990; Haddad & Prado, 2005). Esta alta diversidade de modos reprodutivos promove uma distribuição diferencial das espécies no ambiente, onde espécies com reprodução terrestre apresentam uma distribuição ampla (Capítulo 2). Espécies que dependem de ambientes aquáticos apresentam uma distribuição relacionada com áreas próximas aos corpos d’água e provavelmente utilizam a floresta ao redor dessas áreas como corredores para dispersão (Capítulo 3).

Nas regiões tropicais com clima sazonal, a maioria das espécies de anuros reproduzem durante a estação chuvosa (Crump, 1974; Aichinger, 1987; Rossa-Feres & Jim, 1994; Gottsberger & Gruber, 2004; Menin et al., 2005). Entretanto, dentro do período chuvoso os períodos de atividades de vocalização e a ocorrência das espécies é variável (Duellman, 1995; Gottsberger & Gruber, 2004). Algumas espécies possuem atividade reprodutiva relacionada com o aumento das chuvas e se reproduzem após fortes chuvas que formam poças efêmeras (Duellman, 1978). Espécies com reprodução terrestre podem apresentar uma maior atividade de vocalização no início da estação chuvosa, enquanto espécies com reprodução em

ambientes aquáticos podem não apresentar diferenças na atividade de vocalização ao longo da estação chuvosa (Gottsberger & Gruber, 2004).

De forma geral, trabalhos abordando diversidade de anuros em florestas tropicais foram realizados com amostragens padronizadas de fauna de liteira (e. g. Inger, 1980; Scott, 1982; Lieberman, 1986; Allmon, 1991; Rodriguez, 1992; Giaretta et al., 1997) ou em torno de ambientes utilizados para reprodução (Crump, 1971, 1974). A maioria dos estudos com fauna de liteira utilizou parcelas quadradas como forma de amostragem. Essas parcelas variaram entre 25 e 232 m² (e.g. Rodriguez, 1992; Inger, 1980, respectivamente) e geralmente mostram variações na captura das espécies entre períodos de chuva e seca (e. g. Giaretta, et al., 1999). Na Amazônia ocidental, Duellman (1995) realizou amostragens diurnas e noturnas utilizando amostragem por procura visual em trilhas e parcelas quadradas de 20 x 20 m; essas amostragens abrangeram diferentes períodos chuvosos e períodos de seca. No entanto, as trilhas e parcelas foram distribuídas de maneira não uniforme na área de estudos.

Na Amazônia Central, alguns estudos realizados com anurofauna envolveram a elaboração de listas de espécies (Hero, 1990; Zimmerman & Rodrigues, 1990), ecologia de populações (e. g. Moreira & Lima, 1991; Galatti, 1992), efeitos da fragmentação sobre a composição das comunidades (e. g. Tocher et al., 2001), estrutura de comunidades de girinos (Gascon, 1991) ou as relações entre a distribuição das espécies e fatores ambientais (Allmon, 1991; Guimarães, 2004). Com exceção dos estudos de Allmon (1991) e Guimarães (2004), os quais foram desenvolvidos em uma meso-escala espacial, a maioria dos trabalhos foram realizados em pequena escala ou em ambientes de reprodução.

Na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus, AM, foram registradas 50 espécies, sendo que 10 espécies ocorrem nas bordas e áreas abertas. As 40 espécies restantes ocorrem no interior da floresta, sendo que a maioria dessas espécies se reproduz durante a estação chuvosa (Lima et al., no prelo). Apenas *Osteocephalus buckleyi* (Hero, 1990) e

Hypsiboas boans (= *Hyla boans*, Magnusson et al., 1999) se reproduzem predominantemente durante a estação seca; *Atelopus spumarius* apresenta reprodução ao longo de todo o ano (Gascon, 1991). Os principais habitats de reprodução das espécies de anuros de floresta são poças isoladas, poças nas margens de riachos formadas durante as chuvas e riachos além de água acumulada nas axilas de folhas de bromélias e em buracos de árvores (Hödl, 1990). Na RFAD, diversas espécies apresentam reprodução independente de corpos d'água (e. g. *Adenomera andreae*, *Eleutherodactylus* spp., *Synapturanus* spp.), enquanto a maioria das espécies necessita de ambientes aquáticos para deposição dos ovos (e.g. *Osteocephalus taurinus*) ou somente para o desenvolvimento dos girinos (e.g. *Phyllomedusa* spp.).

Este trabalho teve por objetivos (1) descrever a composição da anurofauna diurna e noturna com base em diferentes métodos de amostragem e (2) descrever a variação na ocorrência e abundância das espécies de anuros ao longo de duas estações chuvosas em uma floresta de terra-firme na Amazônia central.

2. Material e Métodos

2.1. Desenho amostral

A RFAD possui um sistema de trilhas cobrindo 64 km², que é formado por uma grade de 18 trilhas de 8 km de extensão cada, sendo nove trilhas no sentido norte-sul e nove no sentido leste-oeste; as trilhas distam 1 km uma da outra. Ao longo de cada trilha no sentido leste-oeste foram delimitadas oito parcelas de 250 m de extensão, totalizando 72 parcelas (Figura 1). Cada parcela está distante 1.000 m da parcela mais próxima. As parcelas foram demarcadas seguindo uma curva de nível do terreno, para que fossem incluídos solos relativamente uniformes dentro de cada parcela (Magnusson et al., 2005). O sistema de trilhas foi estabelecido a 1 km da borda para não incluir os efeitos do desmatamento nas bordas da

RFAD. No sentido norte-sul, existe um divisor de águas entre duas bacias hidrográficas.

Trinta e três parcelas foram estabelecidas na Bacia Leste e 39 parcelas na bacia oeste.

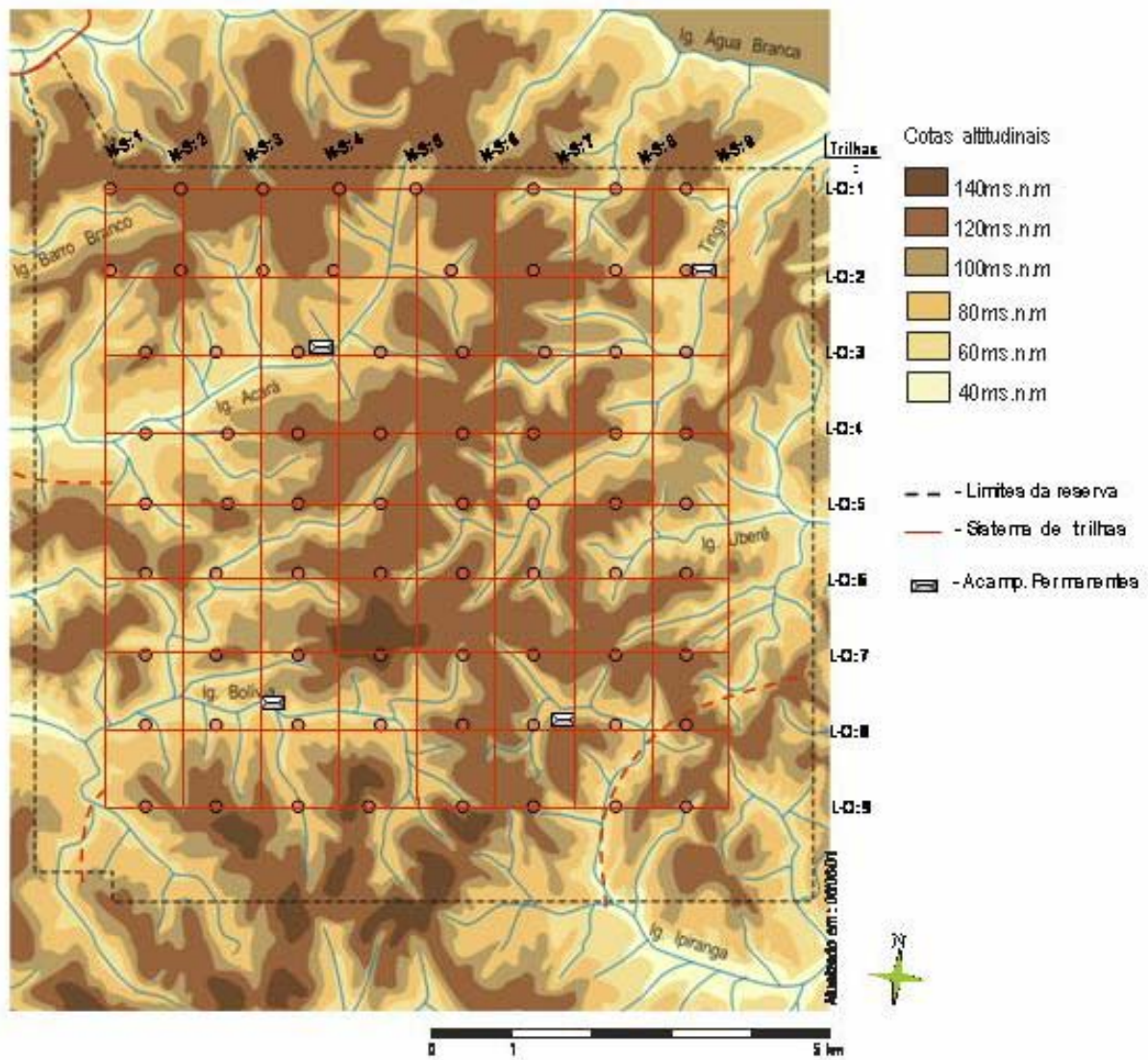


Figura 1: Mapa topográfico e hidrográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke com a disposição do sistema de trilhas e das parcelas permanentes (círculos vermelhos).

2.2. Métodos de coleta de dados

Foram realizadas cinco amostragens noturnas e três amostragens diurnas em cada parcela, compreendendo desde o início da estação chuvosa (novembro/dezembro), meio da estação chuvosa (janeiro/fevereiro/março) até o final da estação chuvosa (abril/maio) (Tabela 1). As amostragens diurnas duraram, em média 46 dias, enquanto as amostragens noturnas duraram, em média, 49 dias.

Tabela 1: Período de realização das amostragens diurnas e noturnas e volume acumulado de chuvas de cada período, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM.

Amostragens	Período	Volume de chuva (mm)
Diurnas		
1	30/10 – 16/12/2002	232,3
2	20/02 – 21/04/2003	613,0
3	05/01 – 04/02/2004	164,8
Noturnas		
1	30/10 – 16/12/2002	232,3
2	20-27/02 e 26/03 – 10/05/2003	671,3
3	28/10 – 15/12/2003	250,2
4	27/01 – 16/03/2004	545,3
5	05/04 – 19/05/2004	462,5

As amostragens diurnas foram realizadas entre 8 e 16 h. Duas pessoas lado a lado percorreram lentamente a parcela num tempo mínimo de 2 horas. Os animais foram procurados visualmente abaixo e acima do folhíço através do revolvimento da camada de liteira numa faixa de 1 m ao longo da linha central de cada parcela, totalizando uma área de 0,25 ha por parcela.

As amostragens noturnas foram realizadas por meio de amostragem visual (*visual encounter surveys*) e auditiva simultaneamente (Crump & Scott, 1994; Zimmerman, 1994). Estes métodos são complementares e adequados para amostragens de distribuição e abundância de anuros em estudos de curto e longo prazos (Zimmerman, 1991; Tocher, 1998; Doan, 2003). Cada parcela foi percorrida por duas pessoas caminhando lado a lado, por cerca

de uma hora, entre 18:30 e 22:00 horas. A cada 5 m os observadores pararam e anotaram o número de indivíduos de cada espécie em atividade de vocalização. Ao mesmo tempo, procuraram visualmente na liteira e na vegetação até uma altura aproximada de 2 m. Todos os anuros avistados e ouvidos até uma faixa aproximada de 20 m de cada lado da linha central da parcela de 250 m de comprimento foram contados, totalizando cerca de 1 ha por parcela. Em todas as análises, o número de indivíduos de cada espécie encontrado por amostragem auditiva e visual em cada parcela foram somados.

Para cada indivíduo encontrado e capturado nas amostragens noturnas, foi realizada a identificação específica e agrupados em adultos ou juvenis.

As espécies foram organizadas em “grupos reprodutivos” de acordo com Gottsberger & Gruber (2004). Esses grupos foram definidos de acordo com características dos sítios de deposição dos ovos (aquático – poças, riachos e água acumulada em microhabitats arbóreos – ou terrestre – ninhos de espuma, liteira) e sítios de desenvolvimento dos girinos (terrestre, poças ou riachos) de acordo com Hödl (1990), Zimmerman & Simberloff (1996) e observações pessoais.

Foram construídas curvas de rarefação de espécies baseadas no número de indivíduos e no número de amostras (*sensu* Gotelli & Colwell, 2001), usando o programa EstimateS 7 (Colwell, 2005). Métodos de rarefação são adequados para estimativas de riqueza de espécies e comparações entre conjuntos de dados com diferentes números de indivíduos (Gotelli & Colwell, 2001). Essas curvas permitiram avaliar o número de parcelas e indivíduos necessários para atingir o maior número de espécies em cada amostragem na área estudada.

3. Resultados

3.1. Composição de espécies, grupos reprodutivos e período de atividade

Foram registradas 30 espécies de anuros pertencentes a seis famílias na área de estudos (Tabela 2). Essas espécies possuem diferentes locais de oviposição e desenvolvimento dos girinos, o que permitiu o agrupamento em seis diferentes “grupos reprodutivos”. Os locais de desova são diretamente no solo, igarapés ou poças temporárias. Vinte e uma espécies possuem girinos exotróficos com desenvolvimento em ambientes aquáticos (Tabela 2, grupos reprodutivos 1 a 5). Duas destas espécies depositam os ovos em água acumulada em bromélias ou em buracos em árvores (Tabela 2, grupo reprodutivo 5). Nove espécies possuem girinos exotróficos (*Leptodactylus pentadactylus* e provavelmente *L. stenodema*) ou endotróficos que se desenvolvem em ninhos terrestres (Tabela 2, grupo reprodutivo 6).

A maioria das espécies ocorre principalmente no interior da floresta e possuem hábito noturno (Tabela 2). Apenas duas espécies (*Bufo marinus* e *Hypsiboas lanciformis*) reproduzem em áreas abertas e foram encontradas eventualmente no interior da floresta. Oito espécies foram encontradas em atividade durante o período diurno (Tabela 2), sendo que três dessas espécies foram encontradas também em atividade noturna: a atividade de vocalização de *Adenomera andreae* geralmente se inicia próxima ao ocaso e se encerra nas primeiras horas da noite. Indivíduos juvenis de *Eleutherodactylus fenestratus* são diurnos, enquanto os adultos são noturnos. Adultos de *B. proboscideus* são encontrados em atividade noturna apenas durante o período reprodutivo.

Adultos e juvenis de *B. proboscideus* e *Atelopus spumarius* e juvenis de *E. fenestratus* foram encontrados durante a noite repousando sobre plântulas ou pequenos arbustos.

Tabela 2: Espécies de anuros estudadas agrupadas por família. Grupos reprodutivos (de acordo com Gottsberger & Gruber, 2004): 1 = ovos e girinos aquáticos; 2 = ovos em ninhos de espuma e girinos aquáticos; 3 = ovos na vegetação acima da água, girinos com desenvolvimento aquático; 4 = ovos sobre a liteira; girinos transportados para poças temporárias pelos parentais; 5 = ovos e girinos na água de axilas de folhas de bromélias ou em buracos em árvores; 6 = ovos terrestres com desenvolvimento dentro dos ovos; girinos com desenvolvimento em ninhos de espuma, sob a liteira ou sobre folhas mortas. A Faixa auditiva representa a distância máxima aproximada para audição clara de cada espécie.

Família/Espécie	Habitat	Hábito e período de atividade	Sítio Reprodutivo	Grupo Reprodutivo	Faixa auditiva (m)
Bufonide					
<i>Atelopus spumarius</i> (As)	Floresta	terrestre, diurno	Riachos	1	5 – 10
<i>Bufo marinus</i> (Bm)	Áreas abertas e floresta	terrestre, noturno	Lagoas, poças e riachos em áreas abertas	1	> 20
<i>Bufo proboscideus</i> (Bp)	Floresta	terrestre, diurno/noturno*	Poças temporárias	1	> 20
<i>Dendrophryniscus minutus</i> (Dm)	Floresta	terrestre, diurno	Riachos e poças temporárias	1	5 – 10
Centrolenidae					
<i>Cochranella oyampiensis</i> (Co)	Floresta	arborícola, noturno	Desova sobre folhas acima do riacho, girinos aquáticos	3	> 20
Dendrobatidae					
<i>Colostethus stepheni</i> (Cs)	Floresta	terrestre, diurno	Terrestre, sobre a liteira	6	> 20
<i>Colostethus</i> sp. (Csp)	Floresta	terrestre, diurno	Desovas terrestres, girinos em poças temporárias	4	> 20
<i>Epipedobates femoralis</i> (Efe)	Floresta e bordas	terrestre, diurno	Desovas terrestres, girinos em poças temporárias	4	> 20
Hylidae					
<i>Hypsiboas geographicus</i> (Hge)	Floresta e bordas	arborícola, noturno	Remansos em riachos e poças nas margens de riachos	1	< 5
<i>Hypsiboas granosus</i> (Hg)	Floresta e bordas	arborícola, noturno	Charcos próximos aos riachos	1	> 20
<i>Hypsiboas lanciformis</i> (Hl)	Áreas abertas e bordas	arborícola, noturno	Lagoas e poças temporárias e permanentes	1	> 20
<i>Osteocephalus oophagus</i> (Oo)	Floresta	arborícola, noturno	Bromélias, buracos em árvores e raques de palmeiras	5	> 20
<i>Osteocephalus taurinus</i> (Ot)	Floresta	arborícola, noturno	Poças temporárias	1	> 20
<i>Phyllomedusa bicolor</i> (Pb)	Floresta	arborícola, noturno	Poças temporárias de longa duração	3	> 20
<i>Phyllomedusa tarsius</i> (Pta)	Floresta	arborícola, noturno	Poças temporárias de longa duração	3	> 20
<i>Phyllomedusa tomopterna</i> (Pto)	Floresta	arborícola, noturno	Poças temporárias de longa duração	3	> 20
<i>Trachycephalus resinifictrix</i> (Tr)	Floresta	arborícola, noturno	Buracos em árvores	5	> 20
Leptodactylidae					
<i>Adenomera andreae</i> (Aa)	Floresta	terrestre, diurno/noturno	Terrestre, em câmaras subterrâneas	6	> 20

Tabela 2 (Continuação)

Família/Espécie	Hábitat	Hábito e período de atividade	Sítio Reprodutivo	Grupo Reprodutivo	Faixa auditiva (m)
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i> (Ef)	Floresta e bordas	terrestre, juvenis (diurno) /adultos (noturno)	Terrestre, sobre a liteira	6	> 20
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i> (Eo)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, sobre a liteira	6	> 20
<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i> (Ez)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, sobre a liteira	6	> 20
<i>Leptodactylus knudseni</i> (Lk)	Floresta e bordas	terrestre, noturno	Poças temporárias	2	> 20
<i>Leptodactylus mystaceus</i> (Lm)	Floresta	terrestre, noturno	Desovas em câmaras subterrâneas, girinos em poças temporárias	2	> 20
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> (Lp)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, em buracos no solo	6	> 20
<i>Leptodactylus riveroi</i> (Lri)	Floresta	terrestre, noturno	Igarapés e poças temporárias	2	> 20
<i>Leptodactylus rhodomystax</i> (Lr)	Floresta	terrestre, noturno	Poças temporárias nas margens de riachos	2	> 20
<i>Leptodactylus stenodema</i> (Ls)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, em buracos no solo	6	> 20
<i>Lithodytes lineatus</i> (Ll)	Floresta	terrestre, noturno	Poças temporárias	2	> 20
Microhylidae					
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i> (Sm)	Floresta	fossorial, noturno	Terrestre, fossorial	6	> 20
<i>Synapturanus salseri</i> (Ss)	Floresta	fossorial, noturno	Terrestre, fossorial	6	> 20

* = atividade noturna somente durante o período reprodutivo.

3.2. Composição de espécies de anuros diurnos de liteira

Na amostragem diurna com remoção de liteira foram encontrados 6.033 indivíduos pertencentes a 12 espécies (Tabela 3). A comunidade diurna de liteira da RFAD é composta por *Adenomera andreae* e *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae), *Atelopus spumarius*, *Bufo proboscideus* e *Dendrophryniscus minutus* (Bufonidae), *Colostethus stepheni*, *Colostethus* sp. e *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae). Entretanto somente dois indivíduos de *E. femoralis* foram registrados. As espécies *Leptodactylus mystaceus*, *L. pentadactylus*, *L. riveroi* e *E. ockendeni* são ativas durante a noite e foram encontradas ocasionalmente durante o dia. *Adenomera andreae*, *C. stepheni* e *E. fenestratus* ocorreram praticamente em todas as parcelas amostradas (70 a 72 parcelas). O número de indivíduos dessas espécies aumentou em cada amostragem (Tabela 3).

Considerando-se as três amostras conjuntamente, *A. andreae* foi a espécie mais abundante e representou 65,6 % dos indivíduos amostrados, seguida por *C. stepheni* (22,4 %), *E. fenestratus* (7,6 %), *D. minutus* (2,2 %), *B. proboscideus* (1,0 %), *Colostethus* sp. (0,7 %), *A. spumarius* (0,3 %) e *E. femoralis* (< 0,1 %).

Tabela 3: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada e número de indivíduos em cada amostragem, obtidos por amostragens diurnas com remoção de liteira. O número total corresponde a soma das três amostragens. * = espécies noturnas, amostradas ocasionalmente.

Família/Espécie	Número de Parcelas	novembro-dezembro 2002	fevereiro-abril 2003	janeiro-fevereiro 2004	Total
Bufonidae					
<i>Atelopus spumarius</i>	10	5	10	7	21
<i>Bufo proboscideus</i>	34	33	12	17	62
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	24	60	23	49	132
Dendrobatidae					
<i>Colostethus stepheni</i>	72	387	432	534	1.352
<i>Colostethus</i> sp.	15	13	16	14	43
<i>Epipedobates femoralis</i>	2	1	1	-	2
Leptodactylidae					
<i>Adenomera andreae</i>	72	391	1.326	2.240	3.957
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	70	35	127	298	460
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i> *	2	1	1	-	2
<i>Leptodactylus mystaceus</i> *	1	-	1	-	1
<i>Leptodactylus riveroi</i> *	1	-	-	1	1
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> *	2	-	1	1	2
Número de Espécies		9	11	9	12
Número de Indivíduos		926	1.950	3.161	6.037

3.3. Composição de espécies de anuros noturnos

Nas amostragens noturnas foram registradas 28 espécies (16.073 indivíduos) pertencentes à cinco famílias (Tabela 4). *Colostethus* sp., *C. stepheni*, *A. spumarius*, *B. proboscideus* e *D. minutus* possuem atividade diurna. No entanto, *A. spumarius* e *B. proboscideus* repousam durante a noite sobre plântulas e podem ser encontrados nas amostragens noturnas, além disso, *B. proboscideus* possui atividade noturna durante o período reprodutivo. Para as análises foram consideradas as espécies com atividade noturna ou diurna/noturna.

Excluindo-se as quatro espécies exclusivamente diurnas, a comunidade de anuros noturnos foi composta por 24 espécies. A família Leptodactylidae foi representada por 10 espécies, enquanto Hylidae foi representada por nove espécies, Bufonidae e Microhylidae por duas e Centrolenidae por uma espécie (Tabela 4).

Tabela 4: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada em amostragens noturnas; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados em todas as amostragens. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. * = espécies encontradas nos cinco períodos de amostragens noturnas.

Família/Espécie	Número de Parcelas	Amostragem Visual	Amostragem Auditiva	Total
Bufonidae				
<i>Atelopus spumarius</i>	12	21	-	21
<i>Bufo marinus</i> *	12	16	-	16
<i>Bufo proboscideus</i> *	52	369	-	369
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	5	8	-	8
Centrolenidae				
<i>Cochranella oyampiensis</i>	13	1	143	144
Dendrobatidae				
<i>Colostethus stepheni</i>	11	14	-	14
<i>Colostethus</i> sp.	1	1	-	1
Hylidae				
<i>Hypsiboas geographicus</i>	5	6	-	6
<i>Hypsiboas granosus</i> *	20	-	136	136
<i>Hypsiboas lanciformis</i>	2	1	1	2
<i>Osteocephalus oophagus</i> *	72	255	2.967	3.222
<i>Osteocephalus taurinus</i> *	42	63	31	94
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	2	-	2	2
<i>Phyllomedusa tarsius</i>	1	1	-	1
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	3	1	3	4
<i>Trachycephalus resinifictrix</i> *	20	-	30	30
Leptodactylidae				
<i>Adenomera andreae</i> *	70	131	702	833
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i> *	72	334	6.368	6.702
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i>	41	6	105	111
<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i> *	72	10	1.684	1.694
<i>Leptodactylus knudseni</i> *	50	11	80	91
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	3	4	-	4
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> *	28	50	12	62
<i>Leptodactylus rhodomystax</i> *	12	7	8	15
<i>Leptodactylus stenodema</i>	21	11	23	34
<i>Lithodytes lineatus</i>	1	2	-	2
Microhylidae				
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i> *	45	-	1.459	1.459
<i>Synapturanus salseri</i> *	48	-	996	996
Número de Espécies		23	18	28
Número de Indivíduos		1.318	14.755	16.073

Nas amostragens visuais, *B. proboscideus* foi a espécie mais abundante, representando 28,0 % do total de indivíduos. Essa espécie tem hábitos diurnos mas foram encontrados durante a noite repousando sobre plântulas ou em atividade de reprodução. As demais espécies mais abundantes foram *E. fenestratus* (25,3 %), *O. oophagus* (19,3 %) e *A. andreae*

(9,9 %). *Bufo marinus*, *B. proboscideus*, *H. geographicus*, *P. tarsius*, *L. mystaceus* e *L. lineatus* foram encontradas exclusivamente nas amostragens visuais (Tabela 4).

Nas amostragens auditivas, seis espécies representaram 95,9 % do total, sendo *E. fenestratus* (43,1 %) a espécie mais abundante. As demais espécies foram *O. oophagus* (20,1 %), *E. zimmermanae* (11,4 %), *S. mirandaribeiroi* (9,9 %), *S. salseri* (6,7 %) e *A. andreae* (4,7 %). *Hypsiboas granosus*, *T. resinifictrix*, *P. bicolor*, *S. mirandaribeiroi* e *S. salseri* foram amostradas exclusivamente nas amostragens auditivas. Considerando-se simultaneamente as amostragens visuais e auditivas nos cinco períodos, as mesmas seis espécies apresentaram alta abundância, representando 92,7 % do total. Cinco dessas espécies (exceção *S. mirandaribeiroi*) ocorreram nas 72 parcelas amostradas. Três espécies foram restritas a uma bacia de drenagem: *A. spumarius* ocorreu somente na bacia Leste, enquanto *L. rhodomystax* e *Colostethus* sp. foram encontradas somente na bacia Oeste.

O número de indivíduos amostrados foi maior nas amostragens auditivas; no entanto, o número de espécies foi maior nas amostragens visuais (Tabela 4).

3.4. Variação temporal na composição e abundância das espécies

Sete espécies foram registradas regularmente nas três amostragens diurnas (Tabela 3). O número de espécies em cada parcela variou de uma a cinco (média = $3,3 \pm 0,9$, N = 216). Houve aumento do número de indivíduos encontrados a cada amostragem, sendo maior na segunda e terceira amostragens que corresponderam ao meio das estações chuvosas (Tabela 3). Cerca de 87,5 % das espécies diurnas pode ser amostrada com aproximadamente 20 parcelas (Figura 2A). No entanto, o número de indivíduos necessários para amostrar a mesma porcentagem de espécies variou entre os períodos de amostragem de aproximadamente 250 a 1.000 indivíduos (Figura 2B).

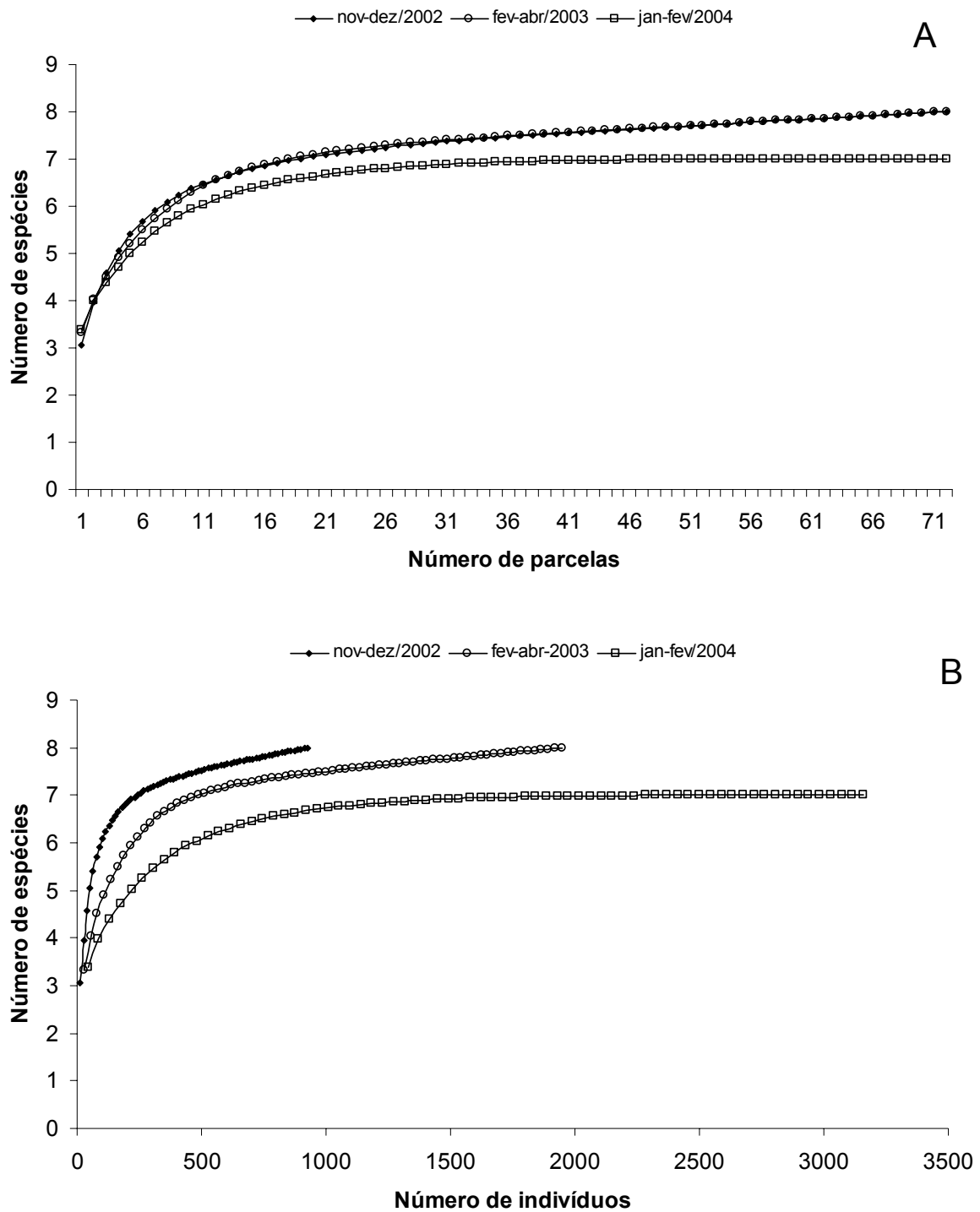


Figura 2: Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem diurna. Não foram consideradas as espécies noturnas amostradas ocasionalmente. A amostragem no período de novembro-dezembro/2002 corresponde ao início da estação chuvosa, enquanto as amostragens fevereiro-abril/2003 e janeiro-fevereiro/2004 correspondem ao meio das estações chuvosas.

De maneira geral, *B. proboscideus* e *D. minutus* foram encontrados em maiores abundâncias no início do período chuvoso (Figura 3). Por outro lado, as espécies *A. andreae*, *E. fenestratus* e *A. spumarius* foram mais abundantes nas amostragens realizadas durante o meio das estações chuvosas (janeiro/fevereiro/março) (Figura 3). As duas espécies de *Colostethus* apresentaram pequena variação ao longo dos períodos estudados.

O número de espécies noturnas variou de 17 no início da segunda estação chuvosa a 21 em plena estação chuvosa (Tabela 5), sendo que 14 espécies foram registradas nos cinco períodos de amostragem (Tabela 4). O número de espécies em cada parcela variou de uma a 11 (média = $5,25 \pm 1,9$, N = 360). As variações na riqueza de espécies entre diferentes períodos de amostragem ocorreu devido ao aparecimento de espécies pouco comuns em cada período (*H. lanciformis*, *H. geographicus*, *L. mystaceus*, *P. bicolor*, *P. tarsius* e *P. tomopterna* – Tabela 5).

Nas amostragens noturnas os maiores números de indivíduos foram encontrados no início das estações chuvosas, enquanto que os menores números foram encontrados no final das estações chuvosas (Figura 4B). O maior número de espécies foi encontrado durante o meio da estação chuvosa (21 espécies - fevereiro-março/2004), enquanto o menor número foi encontrado no início das estações chuvosas (18 e 17 espécies, respectivamente - Figuras 4A e B). O número de espécies aumentou rapidamente até cerca de 16 parcelas (22 % da amostra). O número de espécies somente se estabilizou na amostragem realizada em novembro-dezembro/2003 (Figura 4A). No entanto, o número de parcelas necessário para atingir o número mínimo de espécies encontrado (17 espécies) variou entre as amostragens. Foram necessárias 72 parcelas para atingir esse valor no início da estação chuvosa, enquanto foram necessárias 16 parcelas par atingir o mesmo número no meio da estação chuvosa (Figura 4A).

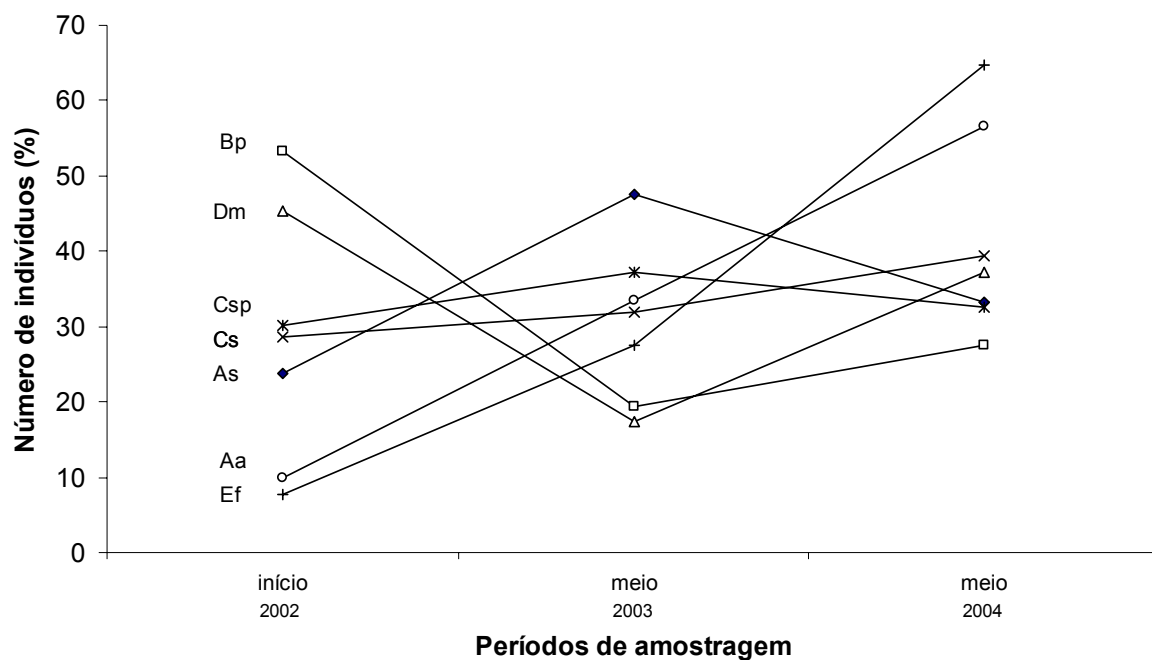


Figura 3: Variação percentual na abundância das espécies diurnas de liteira ao longo das estações chuvosas. A amostragem ‘início 2002’ corresponde ao período de novembro-dezembro/2002; a amostragem ‘meio 2003’ corresponde ao período fevereiro-abril/2003 e a amostragem ‘meio 2004’ corresponde ao período janeiro-fevereiro/2004. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

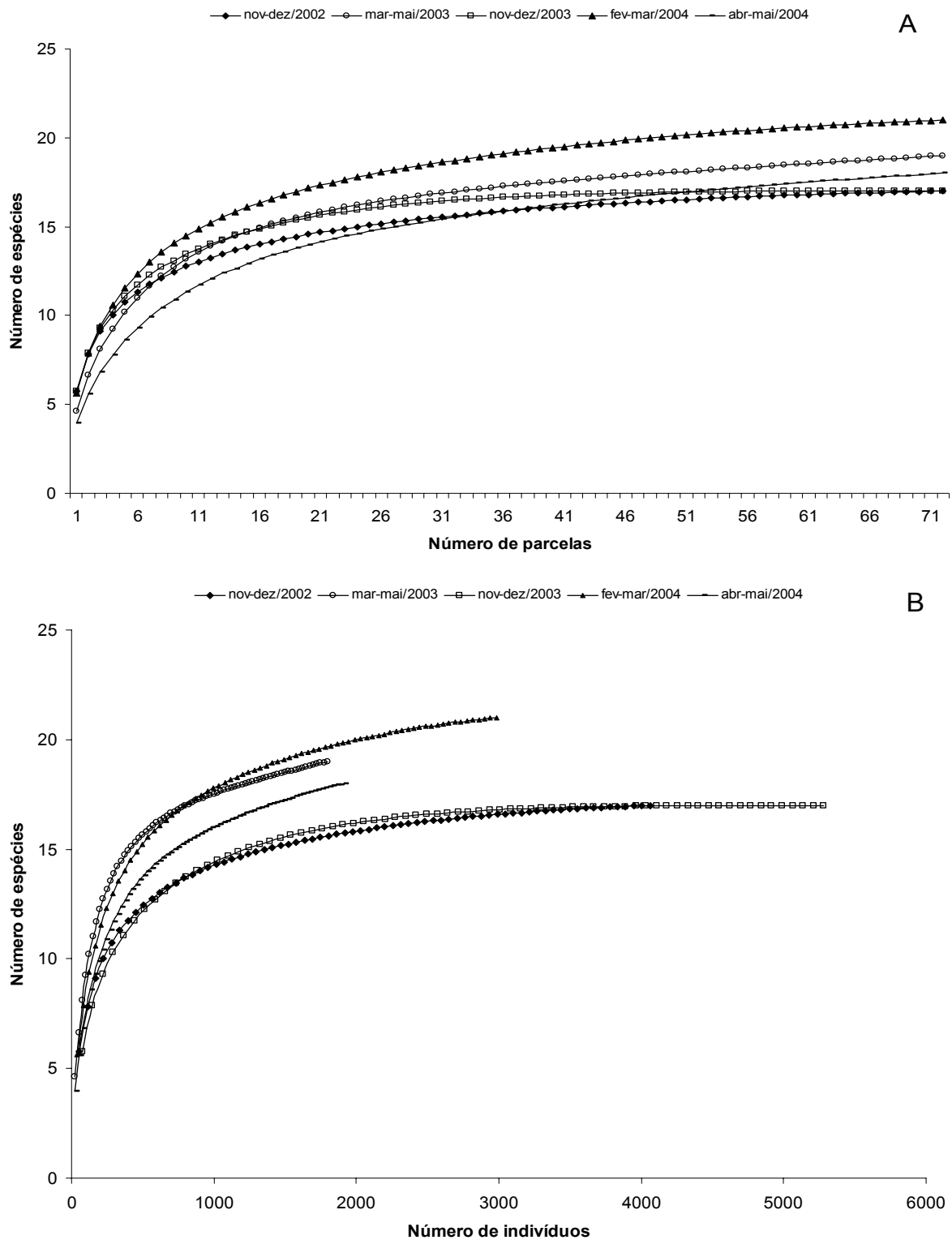


Figura 4: Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem noturna. As amostragens nos períodos novembro-dezembro/2002 e novembro-dezembro/2003 correspondem ao início da estação chuvosa; a amostragem realizada em fevereiro-março/2004 corresponde ao meio da estação chuvosa; a amostragem realizada em março-maio/2003 corresponde do meio ao final da estação chuvosa e a amostragem de abril-maio/2004 corresponde ao final da estação chuvosa.

Tabela 5: Número de indivíduos de cada espécie encontrados em dois métodos de amostragem realizados no período noturno, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. (V= amostragem visual – adultos/juvenis; A= amostragem auditiva). *= espécies diurnas. Períodos de amostragem como na Figura 4.

Familia/Espécie	novembro-dezembro/2002		novembro-dezembro/2003		fevereiro-março/2004		março-maio/2003		abril-maio/2004	
	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A
Bufonidae										
<i>A. spumarius</i> *	1/1	0	2/0	0	5	0	2/0	0	6/4	0
<i>B. marinus</i>	2/0	0	3/1	0	2/0	0	5/0	0	2/1	0
<i>B. proboscideus</i>	4/11	0	27/21	0	23/26	0	31/4	0	61/161	0
<i>D. minutus</i> *	6/0	0	0	0	1/0	0	0	0	0	1
Centrolenidae										
<i>C. oyampiensis</i>	0	0	0	30	1/0	32	0	41	0	40
Dendrobatidae										
<i>C. stepheni</i> *	5/0	0	1/1	0	2/1	0	1/0	0	1/2	0
<i>Colostethus</i> sp.*	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hylidae										
<i>H. geographicus</i>	0	0	3/0	0	2/0	0	1/0	0	0	0
<i>H. granosus</i>	0	12	0	17	0	34	0	47	0	26
<i>H. lanciformis</i>	1/0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>O. oophagus</i>	62/0	958	59/4	650	44/1	499	40/12	615	28/5	245
<i>O. taurinus</i>	13/1	6	12/2	4	10/1	12	17/3	2	3/1	7
<i>P. bicolor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>P. tarsius</i>	0	0	0	0	0	0	1/0	0	0	0
<i>P. tomopterna</i>	0	0	0	0	1/0	2	0	0	0	1
<i>T. resinifictrix</i>	0	11	0	6	0	5	0	5	0	3
Leptodactylidae										
<i>A. andreae</i>	34/3	202	39/3	286	17/5	144	3/3	64	7/18	6
<i>E. fenestratus</i>	14/0	1.005	24/2	2.406	21/24	1.416	15/1	604	65/168	937
<i>E. ockendeni</i>	1/0	44	3/0	49	1/2	9	0	1	0	0
<i>E. zimmermanae</i>	2/0	765	2/0	544	4/1	205	0	138	0/1	30
<i>L. knudseni</i>	4/0	28	0	11	1/2	15	3/1	19	0	7
<i>L. mystaceus</i>	4/0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. pentadactylus</i>	5/2	4	8/7	2	9/1	0	8/1	6	8/2	0
<i>L. rhodomystax</i>	1/1	1	2/0	2	1/0	2	1/0	3	1/0	0
<i>L. stenodema</i>	0/2	0	0	0	2/4	3	1/2	10	0	11
<i>L. lineatus</i>	0	0	0	0	2/0	0	0	0	0	0
Microhylidae										
<i>S. mirandaribeiroi</i>	0	485	0	661	0	200	0	53	0	60
<i>S. salseri</i>	0	369	0	396	0	195	0	32	0	4
Num. de espécies	18	13	13	14	19	16	14	15	12	15
Núm. total de espécies	22		19		24		21		22	
Num. de indivíduos	4.069		5.290		2.991		1.796		1.925	
Num. de espécies noturnas	18		17		21		19		19	

Da mesma forma, o número de indivíduos necessário para atingir o número mínimo de espécies amostradas foi maior (aproximadamente 3.000 indivíduos) no início da estação chuvosa do que em plena estação (aproximadamente 750 indivíduos).

Em quatro dos períodos amostrados durante a noite, o número de adultos foi maior que o de juvenis; no entanto, no final da segunda estação chuvosa (abril-maio/2004) o número de juvenis foi maior do que o de adultos (Figura 5; para detalhes por espécie ver Tabela 5).

As espécies noturnas do grupo reprodutivo 1, no qual estão incluídas aquelas que desovam diretamente na água foram pouco abundantes (exceto são *B. proboscideus* e *O. taurinus*) (Tabela 4). A abundância de *O. taurinus* foi maior nos períodos de amostragem realizados no início da estação chuvosa, enquanto *H. granosus* apresentou um padrão inverso (Figura 6). Uma maior porcentagem de indivíduos de *B. proboscideus* foi encontrada no final da estação chuvosa (Figura 6), sendo a maioria desses juvenis (Tabela 5).

No grupo reprodutivo 2, no qual estão as espécies que desovam em ninhos de espuma na margem ou próxima a poças, apenas *L. knudseni* apresentou maior porcentagem de indivíduos no início da estação chuvosa. O número de indivíduos de *L. rhodomystax* foi menor somente no final da estação chuvosa.

No grupo reprodutivo 3, que inclui espécies que desovam sobre a vegetação e os girinos, após eclodirem, caem na água, somente *C. oyampiensis* foi abundante (Tabela 4) e apresentou maior variação ao longo da primeira estação chuvosa (Figura 7). As três espécies de *Phyllomedusa* foram pouco encontradas nas amostragens (Tabela 4). Para as espécies do grupo reprodutivo 5, *O. oophagus* e *T. resinifictrix* apresentaram uma maior abundância no início e meio das estações chuvosas (Figura 7).

No grupo 6, que inclui todas as espécies com reprodução independente de corpos d'água, a maioria das espécies apresentou maior abundância no início da estação chuvosa (*C. stepheni*, *A. andreae*, *E. fenestratus*, *E. ockendeni*, *E. zimmermanae*, *S. mirandaribeiroi* e *S. salseri*); *L. stenodema* apresentou um padrão contrário, enquanto *L. pentadactylus* apresentou pequena variação na abundância ao longo das estações chuvosas (Figura 8).

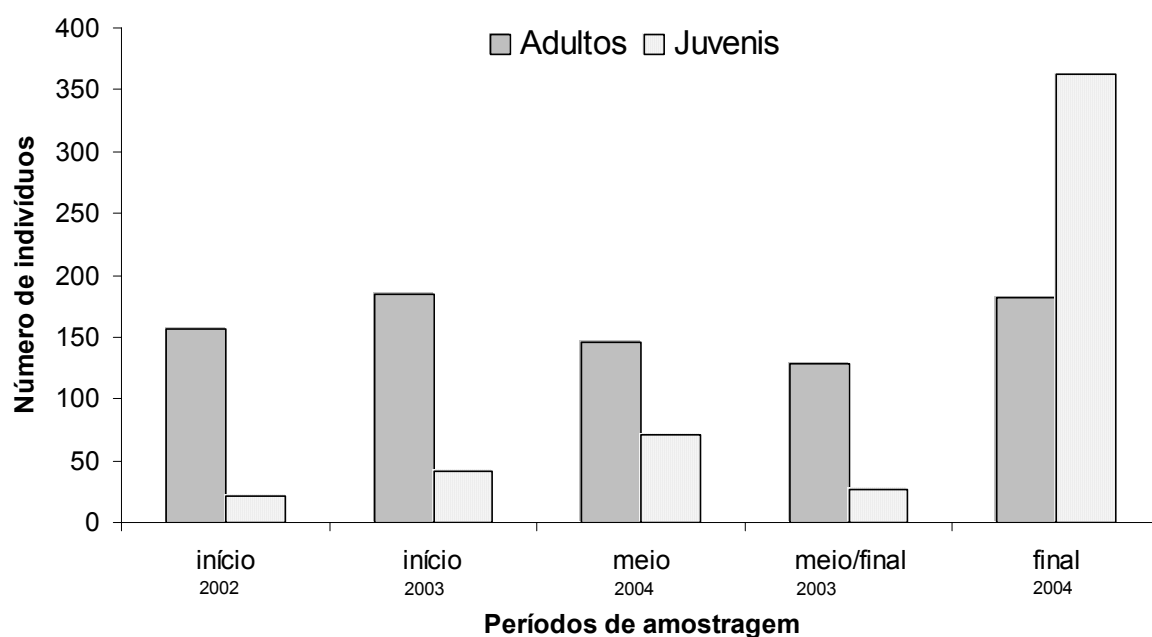


Figura 5: Número acumulado de adultos e juvenis para cada período em amostragens visuais noturnas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus. As amostragens ‘início 2002’ e ‘2003’ correspondem aos períodos de novembro-dezembro/2002 e 2003; a amostragem ‘meio 2004’ corresponde ao período fevereiro-março/2004; a amostragem ‘meio/final 2003’ corresponde ao período março-maio/2003 e a amostragem ‘final 2004’ corresponde ao período abril-maio/2004. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

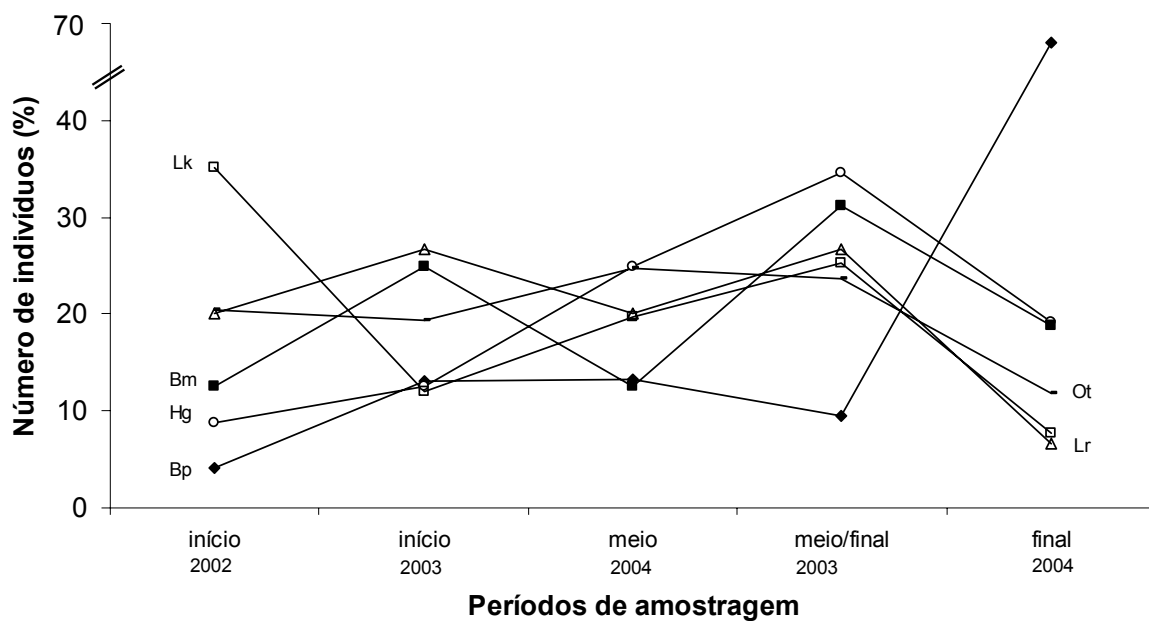


Figura 6: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas arborícolas e de liteira, que se reproduzem em poças temporárias e charcos nas margens de riachos. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

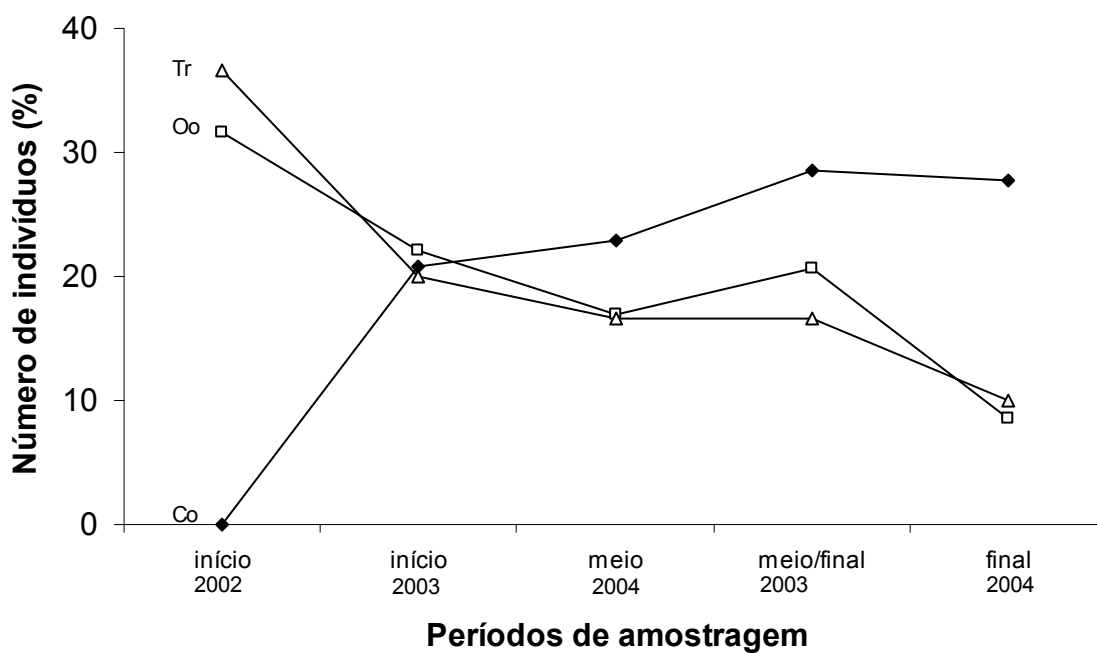


Figura 7: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas arborícolas que desovam na vegetação acima de riachos ou em sítios aquáticos arborícolas. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

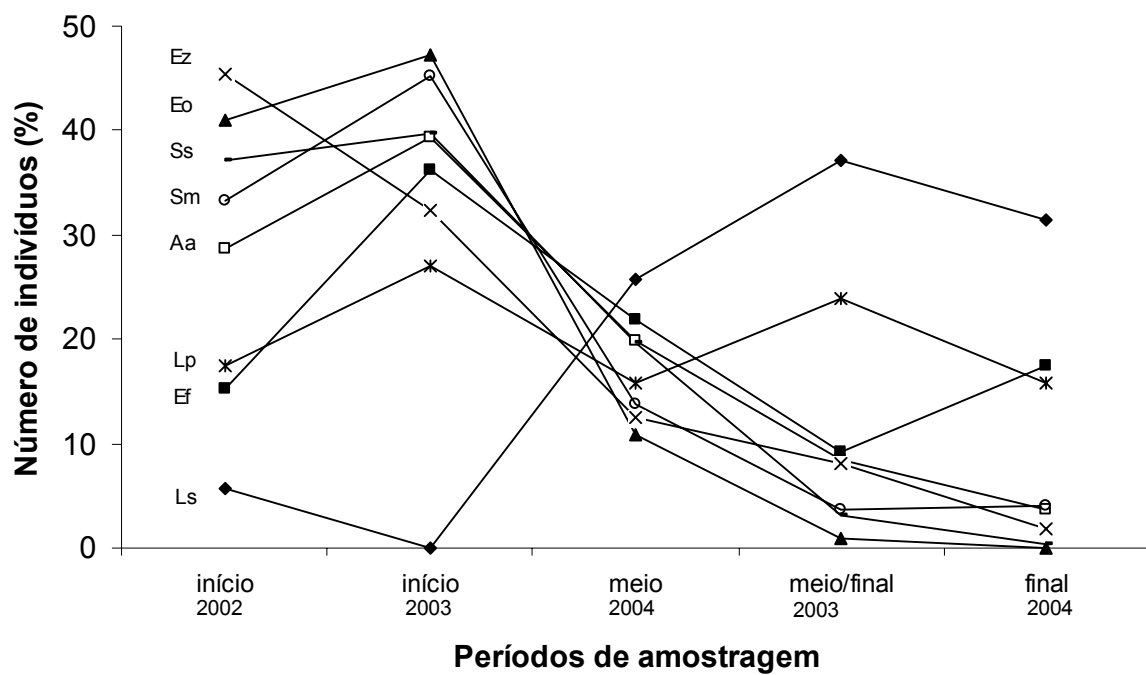


Figura 8: Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies noturnas de liteira que se reproduzem em ambiente terrestre. Períodos de amostragem como na Figura 5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 2.

4. Discussão

4.1. Composição de espécies, grupos reprodutivos e período de atividade

Até o presente momento foram registradas 50 espécies de anuros na RFAD, das quais dez são encontradas predominantemente em áreas abertas (Lima et al., no prelo - Apêndice 1), tais como lagoas e poças temporárias; duas destas espécies foram registradas nas parcelas (*Bufo marinus* e *Hypsiboas lanciformis*). O encontro de *H. lanciformis* foi casual, mas indivíduos de *B. marinus* são encontrados eventualmente dentro da floresta (Capítulo 3). Entre as 40 espécies que são encontradas predominantemente no interior da floresta, 28 (70 %) foram registradas no presente estudo. Entre as 22 espécies que podem ser encontradas sobre ou na camada de liteira, 17 (77 %) foram registradas neste estudo. Assim como em estudos realizados em outras florestas da região Neotropical e na Amazônia central com anuros de liteira (Heatwole & Sexton, 1966; Scott, 1976; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Allmon, 1991; Heinen, 1992; Giaretta et al., 1997, 1999; Watling & Donnelly, 2002), as espécies mais abundantes registradas neste estudo foram aquelas que possuem especializações reprodutivas tais como desenvolvimento direto (*Eleutherodactylus* spp.) ou os girinos se desenvolvem em ninhos terrestres (*A. andreae*, *Synapturanus* spp. e *Colostethus stepheni*) (Hödl, 1990). Nesses ambientes, muitas espécies possuem modos reprodutivos terrestres com o desenvolvimento de girinos ou ovos fora da água (Haddad & Prado, 2005).

Diferentemente da maioria dos estudos realizados em florestas tropicais, este estudo utilizou como unidades amostrais 72 parcelas de 250 m de comprimento distribuídas uniformemente de modo a cobrir uma área de 64 km². O outro estudo que envolveu amostragens visuais e auditivas simultâneas em transectos em floresta de terra-firme foi o de Zimmerman & Simberloff (1996). No entanto, os transectos não foram distribuídos de maneira sistemática e padronizada, variando em comprimento e distância entre transectos.

Estudos detalhados sobre a composição da herpetofauna de liteira desenvolvidos em florestas tropicais foram, em sua grande maioria, realizados com amostragens de parcelas quadradas que variaram entre 25 e 232 m² (p. ex. Inger & Colwell, 1977; Scott, 1982; Lieberman, 1986; Giaretta et al., 1999). Allmon (1991), encontrou 16 espécies por meio de amostragem diurna da anurofauna de liteira nas áreas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), Amazônia central, com 498 plots de 25 m². As espécies mais abundantes registradas nas áreas do PDBFF (por ordem de abundância, representando 93,4 % do total: *A. andreae*, *C. stepheni*, *B. proboscideus*, *Eleutherodactylus* spp. e *Colostethus* sp.) também foram as espécies mais abundantes registradas no presente estudo nas amostragens diurnas. Entretanto, algumas das espécies encontradas pelo autor foram ocasionais e apresentaram poucos indivíduos (três indivíduos de *Chiasmocleis shudikarensis*, dois de *Ctenophryne geayi* e *Phyllomedusa bicolor*, um de *Epipedobates femoralis*, *D. minutus* e *Bufo marinus*). O método empregado por Allmon (1991) subamostrou a espécie *D. minutus*, que possui hábitos diurnos e foi registrada em 1/3 das parcelas nas amostragens diurnas no presente estudo. Por outro lado, as diferenças encontradas podem estar relacionadas com características específicas de cada área estudada. Todas as espécies diurnas de liteira conhecidas na região foram amostradas, o que indica que o método empregado (procura visual com revolvimento da liteira) foi eficiente.

As 24 espécies de hábitos noturnos encontradas nas amostragens representam 72 % do número de espécies noturnas já registradas na RFAD (Apêndice 1). Seis dessas espécies foram raras nas amostragens, sendo registradas entre uma e cinco parcelas (*H. geographicus*, *P. bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna*, *L. mystaceus* e *L. lineatus*). Indivíduos de *H. geographicus* são encontrados principalmente nas margens de riachos. O pequeno número encontrado durante as amostragens noturnas deve estar relacionado com a baixa frequência da vocalização de anúncio dessa espécie, cujos indivíduos somente podem ser ouvidos dentro de

pequenas distâncias, entre 5 a 8 m (Zimmerman & Bogart, 1984) e aparentemente apresentam um comportamento sedentário, com pouco deslocamento do local de reprodução. Esses fatores podem ter dificultado a amostragem dessa espécie. As três espécies do gênero *Phyllomedusa* registradas neste estudo se reproduzem principalmente em poças temporárias isoladas de riachos formadas por água de chuvas e localizadas em áreas mais argilosas (Zimmerman & Simberloff, 1996). A presença desse tipo de ambiente na RFAD é pouco comum (D.J.Rodrigues, dados não publicados). Isto pode explicar o baixo registro de espécies desse gênero, que dependem desses ambientes para reprodução. *Leptodactylus mystaceus* ocorre principalmente em áreas perturbadas (Duellman, 1978) e *L. lineatus* vivem em ninhos de saúva (gênero *Atta*) (Lamar & Wild, 1995), apresentando comportamento sedentário. Dessa forma, a presença dessas espécies está restrita a alguns sítios reprodutivos dentro da floresta e a raridade nas amostragens pode ser reflexo da detecção diferencial das espécies no ambiente (Gaston, 1994).

Por outro lado, os métodos empregados permitiram amostrar com eficiência a abundância e o número de espécies terrestres; além disso, esses métodos permitiram também o registro das espécies arborícolas e semi-arborícolas não acessíveis no método de amostragem por quadrados. As duas espécies noturnas mais abundantes nas amostragens auditivas e visuais (*E. fenestratus* e *O. oophagus*) também foram as espécies mais comuns encontradas nas amostragens auditivas realizadas por Zimmerman & Simberloff (1996) nas áreas do PDBFF (*O. oophagus* foi erroneamente identificado como *O. buckleyi* por Zimmerman & Simberloff, 1996). No entanto, algumas espécies registradas no presente estudo foram exclusivas de um ou outro tipo de amostragem (p. ex. amostragens auditivas: *Synapturanus* spp.; amostragens visuais: *B. proboscideus*). As espécies exclusivas das amostragens auditivas foram aquelas inacessíveis às amostragens visuais, como *Synapturanus* spp. que possuem hábitos fossoriais (Pyburn, 1975; Nelson & Lescure, 1975) e

Trachycephalus resinifictrix que são arborícolas e encontrados no alto de árvores de grande porte (Schiesari et al., 2003). Dessa forma, a combinação dos dois métodos (amostragens visuais e auditivas noturnas, Crump & Scott, 1994; Zimmerman, 1994) levou a uma amostragem mais eficiente do número de espécies de uma determinada área.

Entre os grupos reprodutivos, o maior número de espécies foi representado por aquelas que possuem reprodução independente de corpos d'água (9 espécies, Dendrobatidae, Leptodactylidae e Microhylidae, grupo reprodutivo 6) (Capítulo 2), seguido por espécies que depositam seus ovos em ambientes aquáticos lóticos e lênticos (8 espécies, Bufonidae e Hylidae, grupo reprodutivo 1). Os demais grupos reprodutivos são representados por espécies que depositam seus ovos em ninhos de espuma próximos a poças e os girinos se desenvolvem nessas poças (5 espécies, grupo reprodutivo 2), espécies que desovam na vegetação acima de poças (*Phyllomedusa* spp.) ou riachos (*Cochranella oyampiensis*) e os girinos se desenvolvem na água (grupo reprodutivo 3), desovas sobre a liteira com posterior transporte dos girinos para poças (*Colostethus* sp. e *Epipedobates femoralis*, grupo reprodutivo 4) e desovas e girinos na água acumulada em axilas de folhas de bromélias ou em buracos em árvores de grande porte (*O. oophagus* e *T. resinifictrix*, grupo reprodutivo 5). Se forem consideradas as espécies cujos girinos se desenvolvem em ambientes aquáticos, 21 espécies possuem modos reprodutivos que estão relacionados com a disponibilidade de sítios aquáticos e, com exceção das espécies que reproduzem em ambientes lóticos os quais estão disponíveis durante todo o ano, os períodos reprodutivos estão relacionados com os períodos de chuva, fato também encontrado para espécies de anuros em outras regiões amazônicas (Crump, 1974; Aichinger, 1987). Por outro lado, em estudos realizados em florestas tropicais de Bornéu, a maioria das espécies reproduz em corpos d'água lóticos, sendo que a grande maioria das espécies possui o modo “primitivo” de desenvolvimento completamente aquático com nenhum grau de terrestrialidade (Lloyd et al., 1968; Inger, 1980). Acredita-se que a predação de ovos por

predadores aquáticos pode ter sido o principal fator no desenvolvimento de oviposição terrestre (Magnusson & Hero, 1991; Prado et al., 2002) em comunidades de anuros tropicais.

4.2. Variação temporal na composição e abundância das espécies

Variações na abundância de espécies de anuros de liteira são conhecidas em diferentes florestas. Em geral, existe sazonalidade na reprodução de muitas espécies de anuros, fato constatado em outras florestas tropicais e também em outras localidades da Amazônia, onde o maior número de indivíduos foi encontrado nos meses mais chuvosos (Crump, 1971, 1974; Aichinger, 1987; Allmon, 1991; Duellman, 1995; Giaretta et al., 1997, 1999; Vonesh, 2001). Em uma floresta no Peru, 93 % dos indivíduos reproduzindo foram encontrados durante a estação chuvosa, 85 % dos juvenis durante o período seco e a abundância de machos em atividade de vocalização foi maior no início da estação chuvosa em poças permanentes (Aichinger, 1987). Por outro lado, algumas espécies foram encontradas em uma maior abundância durante o período menos chuvoso (Toft, 1980; Watling & Donnelly, 2002); outras podem se reproduzir ao longo de todo o ano em locais onde o clima não tem sazonalidade marcante (Duellman, 1978). Para os juvenis, o padrão é inverso: a maioria dos indivíduos é encontrada no final da estação chuvosa e início da estação seca (Aichinger, 1987; Watling & Donnelly, 2002).

No presente estudo, as curvas de rarefação de espécies, baseadas tanto no número de parcelas como no número de indivíduos, mostraram que o maior número de espécies de anuros diurnos de liteira (excluindo-se os encontros casuais de espécies noturnas) foi encontrado no início e no meio da estação chuvosa. Entretanto, a diferença no número de espécies entre os três períodos amostrados se refere a apenas uma espécie (*Epipedobates femoralis*) que foi encontrada nas duas primeiras amostragens. Essa espécie utiliza ambientes mais abertos, como clareiras e bordas de florestas (A.P.Lima, com. pessoal) e por isso foi rara

nas amostragens as quais envolveram somente áreas de interior de floresta distantes 1 km da borda. As espécies do gênero *Colostethus* apresentaram pequena variação ao longo dos períodos amostrados. No entanto, a abundância de duas espécies (*A. andreae* e *E. fenestratus*) aumentou a cada amostragem. Este aumento pode estar relacionado com um maior recrutamento de juvenis do meio ao final da estação chuvosa (Allmon, 1991; Moreira & Lima, 1991), visto que adultos de *E. fenestratus* possui hábitos predominantemente noturnos e juvenis são ativos na liteira durante o dia (observação pessoal). Para comunidades de anuros de liteira na Costa Rica e Panamá, constituídas principalmente por espécies do gênero *Eleutherodactylus* e *Colostethus*, a abundância das espécies foi maior na estação seca (Toft, 1980; Watling & Donnelly, 2002). Nessas áreas a estação seca é mais curta (entre 3 e 4 meses) e mais úmida do que em outras áreas na bacia Amazônica e o encontro de mais espécies durante a estação seca ocorreu devido ao aumento no número de juvenis (Watling & Donnelly, 2002).

Um maior número de espécies noturnas foi encontrado no meio da estação chuvosa (ver Figura 4), fato também encontrado em florestas tropicais no Peru (Duellman, 1995). As curvas de rarefação entre as amostragens do início das estações chuvosas foram similares, indicando pouca variação na ocorrência e registro das espécies nesse período. Por outro lado, as curvas de rarefação do meio e final das estações chuvosas não atingiram a assíntota, indicando variação no registro das espécies nesses períodos e que, provavelmente, o número total de espécies que ocorrem nesses períodos não foi atingido. Essas diferenças estão relacionadas com o registro de espécies raras que ocorreram em uma ou duas amostragem (*P. bicolor*, *P. tarsiis*, *P. tomopterna* e *L. lineatus*). Assim como os dados encontrados no presente estudo, as variações no número de espécies ocorreram devido ao registro de espécies raras (Duellman, 1995) e, provavelmente, o registro dessas espécies está relacionado com a disponibilidade de ambientes adequados para a reprodução que surgem com o maior volume

de chuvas. O mesmo foi encontrado para comunidades de girinos em ambientes aquáticos na Amazônia Central (Gascon, 1991), sugerindo que poucas espécies comuns constituem a base do conjunto de espécies em uma área e que aquelas menos comuns reproduzem em sítios específicos ou possuem reprodução explosiva, o que reduz as possibilidades de registro. Das 28 espécies encontradas nas amostragens noturnas, 14 espécies (50 %) foram encontradas em todos os períodos de amostragem. Segundo Duellman (1995) do total de 61 espécies encontradas em florestas no Peru, somente 27 (44 %) foram registradas ao longo de seis períodos de amostragem estudados pelo autor, os quais abrangeram cerca de 3 estações chuvosas e uma estação seca.

Houve uma grande variação na abundância das espécies noturnas que utilizam ambientes aquáticos para reprodução e, por isso, não houve um padrão claro. Por outro lado, a maioria das espécies com reprodução independente de corpos d'água e as espécies que desovam em microambientes arborícolas foram encontradas em um maior número de indivíduos no início da estação chuvosa. A maior abundância dessas espécies no início dos períodos chuvosos pode explicar o maior número de indivíduos total encontrado nas amostragens nos mesmos períodos, devido essas espécies possuem uma ampla distribuição na Reserva (Capítulo 2). As variações na abundância das espécies ao longo dos períodos chuvosos está relacionada, principalmente, à diminuição da atividade de vocalização dessas espécies, visto que o maior número de registros foi realizado nas amostragens auditivas. Duellman (1995) também encontrou uma maior abundância de indivíduos arborícolas e de liteira do início ao meio da estação chuvosa em florestas do Peru. Entretanto, Gottsberger & Gruber (2004) estudando uma comunidade de anuros na Guiana Francesa, encontraram que espécies com reprodução terrestre apresentaram atividade de vocalização contínua durante todo o período chuvoso tendo um maior número de indivíduos no início da estação. Os autores também mostraram que a atividade dessas espécies esteve relacionada com a

ocorrência de chuvas nas 24 h que antecederam as atividades de vocalização e nas 24 h seguintes. No entanto, o início dos períodos chuvosos e, conseqüentemente, a ocorrência das espécies podem variar entre anos devido aos eventos climáticos de grande abrangência, como o El Niño, pois tais alterações podem afetar de maneira direta ou indireta a reprodução e a sobrevivência de espécies de anfíbios (Carey & Alexander, 2003).

Para as espécies que possuem atividade diurna/noturna e foram encontradas tanto nas amostragens diurnas quanto nas noturnas, diferentes padrões foram observados. A abundância de *A. andreae* e *E. fenestratus* foi maior no meio da estação chuvosa nas amostragens diurnas, e no início das estações chuvosas nas amostragens noturnas. Provavelmente, a diminuição da atividade de vocalização ao longo da estação chuvosa ocasionou a diminuição do número de registros nas amostragens noturnas. Para *B. proboscideus* a maior abundância foi encontrada nas amostragens noturnas. Para as amostragens noturnas, uma maior abundância de juvenis foi encontrada no final da estação chuvosa. Esses registros coincidem com aqueles encontrados por Allmon (1991) e Moreira & Lima (1991), onde o maior número de juvenis foi encontrado a partir de março para as espécies *A. andreae*, *C. stepheni*, *B. proboscideus* e *Eleutherodactylus* spp. No presente estudo, a maior abundância de juvenis em relação aos adultos no final da segunda estação chuvosa ocorreu principalmente devido ao grande número de recém metamórficos de *B. proboscideus*, os quais representaram 29,5 % do total de indivíduos amostrados visualmente. Essa espécie possui o hábito de repousar sobre plântulas durante a noite (Zimmerman & Bogart, 1988), o que facilitou a localização dos indivíduos dessa espécie nas amostragens noturnas.

Em resumo, as comunidades de anuros diurnos e noturnos da RFAD são compostas por espécies com diferentes modos reprodutivos, variando daqueles estritamente aquáticos até aqueles totalmente independentes de corpos d'água. Existe variação na abundância e número de espécies ao longo dos períodos chuvosos estudados. Um maior número de espécies é

encontrado no meio da estação chuvosa, enquanto um maior número de indivíduos pode ser encontrado no início da estação chuvosa. Variações no número de espécies ao longo dos períodos estudados ocorreram principalmente devido ao registro de espécies pouco comuns, que utilizam ambientes de reprodução específicos. Variações na abundância das espécies mais comuns ocorreram principalmente devido à diminuição da atividade de vocalização ao longo das estações chuvosas.

CAPÍTULO 2: Efeitos topográficos e edáficos sobre a distribuição de anuros com reprodução terrestre na Amazônia Central: padrões em uma meso-escala espacial

1. Introdução

Entender a distribuição e abundância das espécies, e os mecanismos gerando os padrões observados, são abordagens centrais em estudos de ecologia (Begon et al., 1996). Descrever o uso do habitat por espécies fornece importantes informações ecológicas, assim como gera padrões macro-ecológicos em escala geográfica (Gaston et al., 1997).

Estudos empíricos sobre o uso do habitat por vertebrados em florestas tropicais tem se baseado nas diferenças na distribuição dos indivíduos entre tipos de habitat (Emmons, 1984; Rosenberg, 1990; Duellman, 1999) ou em variações altitudinais acentuadas (Fauth et al., 1989; Giaretta et al., 1997, 1999). Usar diferenças ou categorias de tipos de habitat para diferenciar a distribuição de organismos assume que os macrohabitats são relativamente homogêneos e discretos. Por outro lado, vários estudos indicam relações entre a distribuição de espécies e os tipos de solos, onde características edáficas e topográficas influenciam a distribuição de espécies de plantas de sub-bosque e de copa (Lescure & Boulet, 1985; Kahn & Castro, 1985; Clark et al., 1999; Kinupp & Magnusson, 2005). No entanto, estudos com animais são raros, porém Vasconcelos et al. (2003) encontraram que comunidades de formigas respondem a variabilidade em microhabitat ou composição do solo.

Localmente, os fatores topográficos influenciam as propriedades do solo (Chauvel et al., 1987) e, conseqüentemente, a estrutura e dinâmica da floresta (Webb et al., 1999; Bellingham & Tanner, 2000; Castilho, 2004). Essas variações na composição ou estrutura da floresta ao longo de um espaço topográfico produz uma variabilidade de microhabitats que

pode afetar os padrões demográficos em comunidades animais (e. g. Catling & Burt, 1995; Vasconcelos et al., 2003).

A estrutura da vegetação, a camada de serapilheira e o solo (e. g. Fauth et al., 1989; Hadden & Westbrooke, 1996; Pearman, 1997) tem influenciado a distribuição de algumas espécies de anuros em diferentes regiões. Habitats estruturalmente mais simples podem conter um menor número de espécies, o que indica que a riqueza também está associada com a diversidade estrutural do habitat (Heinen, 1992).

Os fatores que determinam a distribuição de espécies de anuros em uma macro-escala são o relevo, o clima e os grandes tipos vegetacionais, onde um maior número de espécies pode ser encontrado em florestas neotropicais com grande volume de chuvas (Duellman, 1999). Em regiões tropicais, estudos abordando diversidade de anuros em escalas locais, foram realizados principalmente com comunidades de serapilheira (Inger & Colwell, 1977; Scott, 1982; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Allmon, 1991). Nesses estudos, a maior riqueza de espécies foi encontrada em áreas com maior profundidade e umidade da serapilheira (Fauth et al., 1989), ou com uma maior abundância de artrópodes da liteira (Lieberman, 1986). Fatores edáficos, como a umidade do solo (Vonesh, 2001) e pH (Wyman, 1988), também podem determinar a ocorrência de espécies.

Embora os mecanismos que determinem as diferentes respostas das espécies de anuros aos gradientes ambientais não sejam claros, características fisiológicas do grupo, tais como pele permeável, tipo de reprodução (terrestre ou aquática) e susceptibilidade dos ovos à desidratação (Duellman & Trueb, 1994, Pearman, 1997) podem limitar a distribuição das espécies.

Em um contexto amplo, entender a ligação entre variabilidade de habitat, abundância de recursos e a abundância das espécies é o primeiro passo para propor estratégias de

conservação e manejo efetivo da biodiversidade de uma região (Webb et al., 1999; Williams & Hero, 2001; Tuomisto et al., 2003).

Nas florestas de terra-firme da região de Manaus (AM) existem nove espécies de anuros que possuem girinos que se desenvolvem diretamente em sítios terrestres (Zimmerman & Simberloff, 1996). Estas espécies são ideais para testar se o padrão de distribuição responde à fatores edáficos ou topográficos, em escala local. Dessas espécies, três são pequenas (menores que 20 mm), quatro possuem tamanho intermediário (25 a 40 mm) e duas são de grande porte (maiores que 90 mm).

Este estudo foi conduzido para avaliar o padrão de distribuição de nove espécies de anuros, cujo desenvolvimento dos girinos é independente de corpos d'água, em relação a textura do solo, pH, inclinação, número de árvores, volume de liteira e fatores históricos em uma escala espacial de 64 km² de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.

2. Material e Métodos

2.1. Desenho amostral e métodos de coleta de dados

O Capítulo 1 apresenta uma descrição detalhada.

2.2. Variáveis ambientais

As variáveis topográficas utilizadas foram altitude e declividade. A altitude foi medida no início de cada parcela. Como cada parcela segue uma curva de nível, o valor da altitude é constante em toda a extensão da parcela. A declividade, que foi representada pela média de cinco medidas tomadas a cada 50 m, apresentaram grande variação entre parcelas (amplitude = 0,67° - 27,80°).

Variáveis edáficas (proporção de argila e pH) foram baseadas na média de seis amostras equidistantes 50 m e coletadas a 5 cm de profundidade. As amostras foram combinadas em uma amostra composta, homogeneizadas e, posteriormente secas ao ar. A proporção de argila foi baseada na velocidade de queda das partículas que compõe o solo, determinando-se o tempo para o deslocamento vertical na suspensão do solo com água, após a adição de um dispersante químico, seguindo os métodos descritos em Embrapa (1997). O pH foi obtido por uma solução de solo seco moído com água destilada e medido com um pHmetro, seguindo os métodos descritos em Embrapa Solos (1999). As análises foram realizadas no Laboratório Temático de Solos do INPA e no Laboratório de Solos da EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias – Manaus). A proporção de argila variou de 1,6% em solos encontrados principalmente em áreas próximas aos riachos, até 87,7% em solos encontrados principalmente em platôs. O pH variou de 3,4 a 4,9.

O número de árvores por parcela foi baseado em valores de diâmetro a altura do peito (DAP) de cada árvore medida em cada parcela. A largura da parcela usada para registrar a vegetação variou dependendo da classe de DAP. Indivíduos com $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 2 m de cada lado da linha central da parcela; indivíduos com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 10 m a cada lado e indivíduos com $\text{DAP} \geq 30 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 20 m a cada lado da linha central (Castilho, 2004).

O volume da camada de liteira foi estimado apenas nas duas primeiras amostragens através de medidas realizadas a cada 50 m, em um total de cinco pontos por parcela. Em cada ponto, toda a liteira contida numa área de 60 x 60 cm foi acondicionada em um balde de 24 cm de altura e 24 cm de diâmetro, graduado em litros. A liteira foi comprimida por três vezes utilizando uma prensa de madeira com uma força mediana e uniforme, e o volume foi registrado. Para a análise de dados foi utilizado o valor médio do volume de liteira obtido em cada parcela.

A distância de cada parcela até o riacho mais próximo foi estimada numa carta topográfica elaborada pelo Exército em escala 1:50.000. Devido ao dossel fechado, não foi possível determinar a distância até o riacho mais próximo em 20 parcelas. Portanto, para essas parcelas a distância foi relacionada com a presença de *Oenocarpus bataua* (Arecaceae), uma espécie de palmeira conhecida por ser associada com riachos, usando os dados de Castilho (2004).

A ocorrência de cada parcela nas bacias oeste e leste foi determinada por meio da localização de cada parcela na carta topográfica.

2.3. Análise dos dados

Adenomera andreae, espécie crepuscular e *Colostethus stephni*, espécie diurna, foram registradas tanto nas amostragens diurnas quanto nas noturnas, sendo que a abundância dessas espécies foi maior nas amostragens diurnas. Dessa forma, para essas espécies, somente foram consideradas as amostragens diurnas em todas as análises.

O efeito da bacia de drenagem sobre a abundância de cada espécie foi avaliado por teste *t* de Student.

Para detectar autocorrelação espacial, as diferenças entre as parcelas nas variáveis dependentes e independentes foram relacionadas com as distâncias geográficas entre as parcelas, numa análise de Mantel para cada variável. As matrizes de associação das variáveis independentes foram baseadas no índice de Manhattan, enquanto a matriz de distância geográfica foi baseada em Distância Euclidiana.

Os efeitos das variáveis independentes (inclinação, proporção de argila, número de árvores, volume de liteira e pH) sobre a abundância de cada espécie e sobre o número de espécies em cada parcela foram avaliados por regressões lineares múltiplas (modelo da regressão: Abundância da Espécie ou Número de espécies = a + Inclinação + Proporção de

argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH). A abundância considerada nas análises foi a abundância média de cada espécie em cada parcela (Apêndice 2), baseada nas cinco amostragens noturnas ou nas três amostragens diurnas, padronizadas por $\text{Log}(x + 1)$. O número de espécies foi estimado como o número total de espécies obtidos em todas as amostragens.

Regressões logísticas foram aplicadas em dados de presença-ausência para as espécies que ocorreram em menos da metade das parcelas (modelo: Presença/Ausência = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$).

Antes de testar os modelos de regressões, as variáveis independentes foram avaliadas quanto a colinearidade por correlação múltipla de Pearson. As variáveis altitude e distância do riacho não foram incluídas nos modelos de regressão por apresentarem alta correlação com a proporção de argila do solo ($r = 0,94$; $r = 0,67$, respectivamente). Devido as medidas de distância do riacho terem sido tomadas com menor precisão, optou-se por usar a variável proporção de argila nos modelos preditivos.

As regressões múltiplas, regressões lineares, correlações e teste t foram realizadas com o programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1999) e os testes de Mantel com o programa PATN (Belbin, 1992).

3. Resultados

Foram registradas seis espécies de Leptodactylidae, duas espécies de Microhylidae e uma de Dendrobatidae (Tabela 1).

Adenomera andreae, *Colostethus stepheni*, *Eleutherodactylus fenestratus* e *E. zimmermanae* ocorreram em todas as parcelas. *Eleutherodactylus fenestratus* foi a espécie

mais abundante nas amostragens, representando 41 % dos indivíduos, seguido por *A. andreae* com 24 %, *E. zimmermanae* com 10 %, *S. mirandaribeiroi* com 9 % e *C. stepheni* com 8 %.

Tabela 1: Número de parcelas onde cada espécie foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados por amostragem. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva.

Família/Espécie	Número de Parcelas	Amostragem visual	Amostragem Auditiva	Total de Indivíduos
Dendrobatidae				
<i>Colostethus stepheni</i>	72	1.352	-	1.352
Leptodactylidae				
<i>Adenomera andreae</i>	72	3.957	-	3.957
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	72	334	6.368	6.702
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i>	41	6	105	111
<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i>	72	5	1.689	1.694
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	28	50	12	62
<i>Leptodactylus stenodema</i>	21	11	23	34
Microhylidae				
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i>	45	-	1.459	1.459
<i>Synapturanus salseri</i>	48	-	996	996

3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e a abundância das espécies

Não houve diferença no número de espécies encontrado por parcela entre as bacias de drenagem ($t = 1,472$; $gl = 70$; $P = 0,145$). As nove espécies foram encontradas tanto na bacia leste quanto na bacia oeste.

Houve diferença significativa apenas na abundância de *A. andreae* entre as bacias de drenagem ($t = -2,031$; $gl = 70$; $P = 0,046$), sendo que o maior número de indivíduos foi encontrado na bacia Oeste (Figura 1). No entanto, retirando-se um *outlier*, que corresponde a parcela com a maior abundância média desta espécie, a diferença na abundância entre as bacias foi pequena ($t = -1,795$; $gl = 69$; $P = 0,077$).

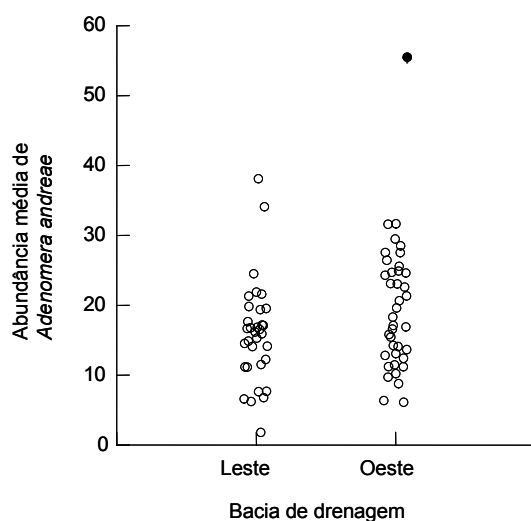


Figura 1: Abundância média de *Adenomera andreae* por bacia de drenagem. O ponto cheio representa o outlier.

Não houve diferença na abundância das espécies entre bacias de drenagem para o restante das espécies: *Colostethus stepheni* ($t = -1,246$; $gl = 70$; $P = 0,217$), *Eleutherodactylus fenestratus* ($t = 0,011$; $gl = 70$; $P = 0,991$), *Eleutherodactylus ockendeni* ($t = 0,535$; $gl = 70$; $P = 0,594$), *Eleutherodactylus zimmermanae* ($t = 0,821$; $gl = 70$; $P = 0,414$), *Leptodactylus pentadactylus* ($t = -0,784$; $gl = 70$; $P = 0,436$), *Leptodactylus stenodema* ($t = 1,019$; $gl = 70$; $P = 0,312$), *Synapturanus mirandaribeiroi* ($t = -1,035$; $gl = 69$; $P = 0,304$) ou *Synapturanus salseri* ($t = -0,220$; $gl = 70$; $P = 0,827$).

3.2. Auto-correlação espacial

Não houve correlação entre as distâncias geográficas das parcelas e as variáveis inclinação, proporção de argila ou número de árvores (teste de Mantel: $P = 0,41$, $P = 0,18$ e $P = 0,94$, respectivamente) e entre a composição de espécies de anuros ($P = 0,15$). Houve correlação espacial entre as distâncias geográficas das parcelas e pH e volume de liteira ($P <$

0,0001 em ambos os casos). No entanto, as variâncias explicadas pelas distâncias geográficas foram pequenas tanto para pH ($r^2 = 0,084$) quanto para volume de liteira ($r^2 = 0,099$).

3.3. Efeitos das variáveis ambientais sobre o número e abundância das espécies

Os efeitos da inclinação (Inc – graus), proporção de argila no solo (Arg - %), número de árvores em cada parcela (Arv), volume da liteira (Lit – litros) e pH foram testados por regressão múltipla para a abundância de cada espécie. Baseado nestas regressões, modelos mais simples, contendo somente as variáveis que contribuíram significativamente ($P < 0,05$) para as regressões foram usados na construção de gráficos simples ou parciais, para ilustrar os efeitos destas variáveis.

O número de espécies por parcela variou de quatro a oito (média = 6,54; DP = 0,99). O modelo testado explicou aproximadamente 15% da variância no número de espécies ($N_{esp} = 2,245 + 0,020Inc - 0,003Arg + 0,002Arv - 0,010Lit + 0,597pH$; $R^2 = 0,147$; $F_{5,66} = 2,267$; $P = 0,058$). O número de espécies foi relacionado significativamente ($t = 2,339$; $P = 0,022$) e positivamente (Figura 2) com o número de árvores.

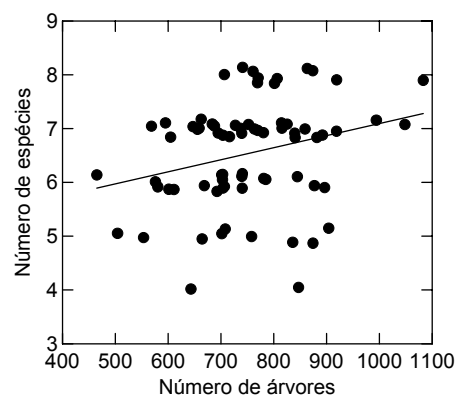


Figura 2: Relação entre o número de espécies e o número de árvores.

O padrão de distribuição das espécies ao longo do gradiente de proporção de argila no solo não revelou um padrão claro. A distribuição das espécies em relação a este gradiente aparentemente foi concentrada em áreas com pouca ou grande proporção de argila, com algumas espécies ocorrendo ao longo de todo o gradiente (Figura 3).

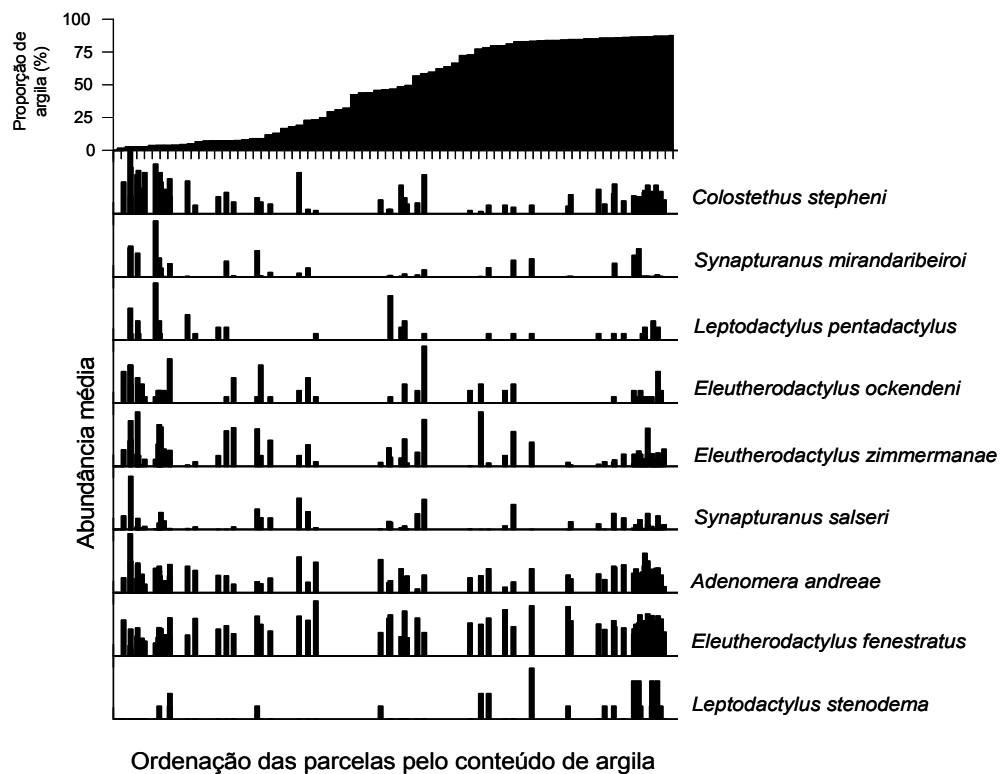


Figura 3: Distribuição das espécies de anuros ao longo do gradiente de proporção de argila do solo.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 53% da variância na abundância de *C. stepheni* ($C_s = 0,637 - 0,047Inc - 0,009Arg + 0,001Arv + 0,058Lit + 0,302pH$; $R^2 = 0,526$; $F_{5,66} = 14,639$; $P < 0,001$). Foram encontradas relações significativas com a inclinação e a proporção de argila (Tabela 2), as quais apresentaram relações negativas com a abundância dessa espécie (Figura 4).

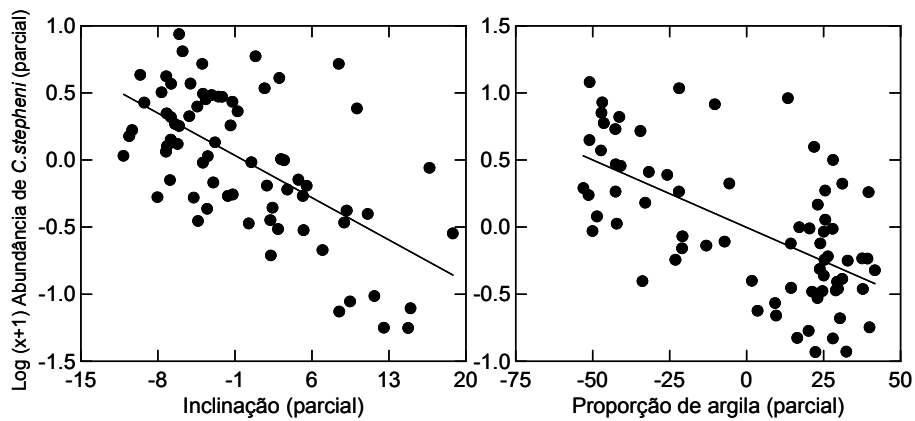


Figura 4: Relações parciais entre a abundância de *Colostethus stepheni* e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila.

O modelo não foi capaz de explicar a variância na abundância de *A. andreae* ($Aa = 4,495 - 0,020Inc - 0,003Arg - 0,0004Arv + 0,060Lit - 0,292pH$; $R^2 = 0,131$; $F_{5,66} = 1,985$; $P = 0,092$). Houve efeito significativo apenas da inclinação (Tabela 2), a qual apresentou relação negativa com a abundância dessa espécie (Figura 5).

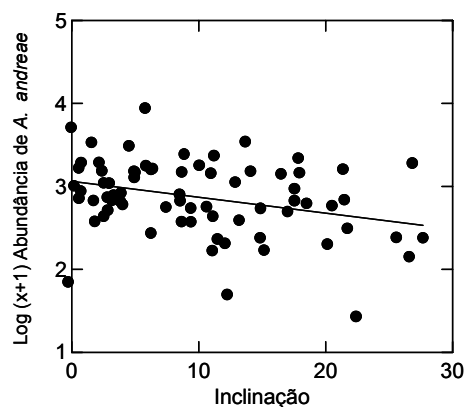


Figura 5: Relação entre a abundância de *Adenomera andreae* e a inclinação do terreno.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 37% da variância na abundância de *E. fenestratus* ($E_f = 2,862 + 0,020Inc + 0,006Arg - 0,00004Arv - 0,031Lit - 0,075pH$; $R^2 = 0,374$; $F_{5,66} = 7,884$; $P < 0,001$). A inclinação e a proporção de argila tiveram efeitos significativos (Tabela 2) e positivos sobre a abundância dessa espécie (Figura 6).

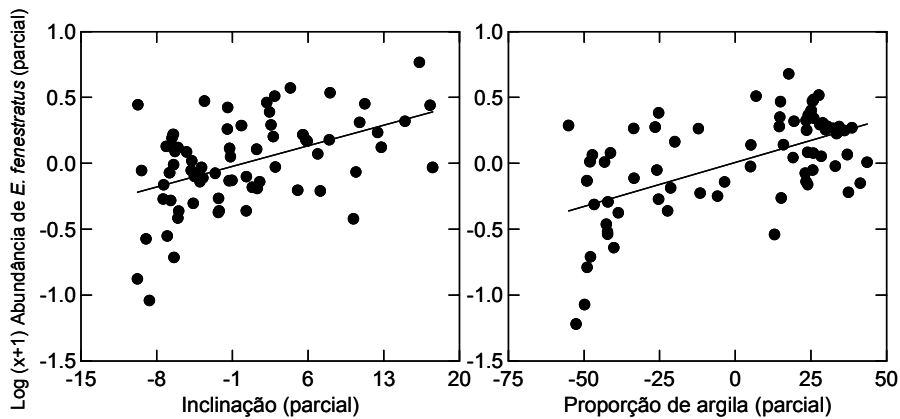


Figura 6: Relações parciais entre a abundância de *Eleutherodactylus fenestratus* e a variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 19% da variância na abundância de *E. ockendeni* ($E_o = 0,131 - 0,001Inc - 0,003Arg + 0,0005Arv + 0,050Lit - 0,070pH$; $R^2 = 0,190$; $F_{5,66} = 3,096$; $P = 0,014$). A proporção de argila teve efeito significativo (Tabela 2) e negativo sobre a abundância dessa espécies (Figura 7).

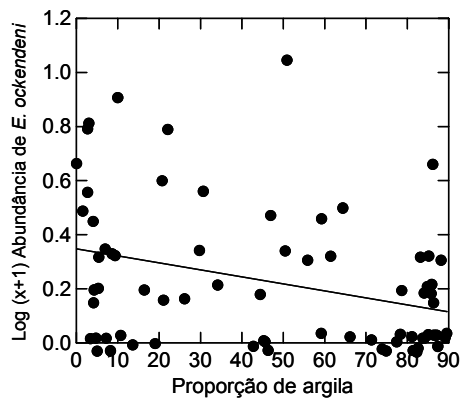


Figura 7: Relação entre a abundância de *Eleutherodactylus ockendeni* e a proporção de argila.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 16% da variância na abundância de *E. zimmermanae* ($Ez = 3,328 + 0,005Inc - 0,008Arg + 0,001Arv - 0,203Lit - 0,344pH$; $R^2 = 0,165$; $F_{5,66} = 2,603$; $P = 0,033$). Também houve efeito significativo (Tabela 2) e negativo (Figura 8) da proporção de argila sobre a abundância dessa espécie.

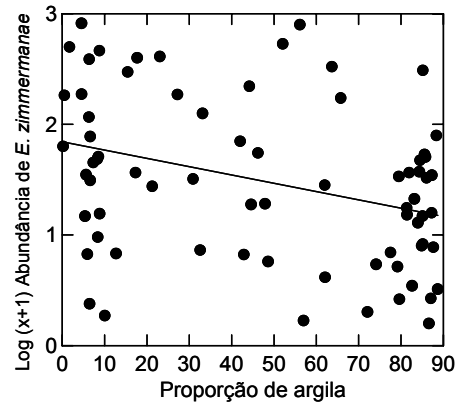


Figura 8: Relação entre a abundância de *Eleutherodactylus zimmermanae* e a proporção de argila.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 14% da variância na abundância de *S. mirandaribeiroi* ($Sm = 4,422 - 0,001Inc - 0,012Arg + 0,002Arv - 0,282Lit - 0,811pH$; $R^2 = 0,141$; $F_{5,65} = 2,164$; $P = 0,069$). A proporção de argila teve efeito significativo (Tabela 2) e relação negativa (Figura 9) sobre a abundância dessa espécie.

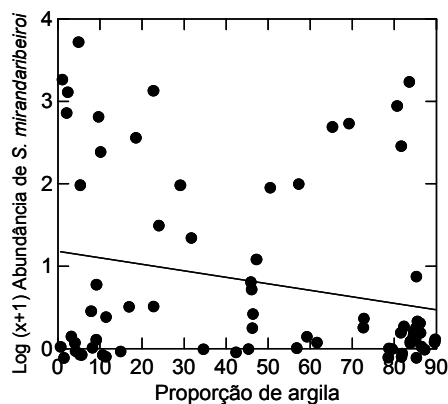


Figura 9: Relação entre a abundância de *Synapturanus mirandaribeiroi* e a proporção de argila.

O modelo não foi capaz de explicar a variância na abundância de *S. salseri* ($S_s = -4,645 + 0,018\text{Inc} + 0,002\text{Arg} + 0,001\text{Arv} - 0,108\text{Lit} + 1,069\text{pH}$; $R^2 = 0,098$; $F_{5,66} = 1,429$; $P = 0,226$). O pH teve efeito significativo (Tabela 2) e relação positiva (Figura 10) sobre a abundância dessa espécie.

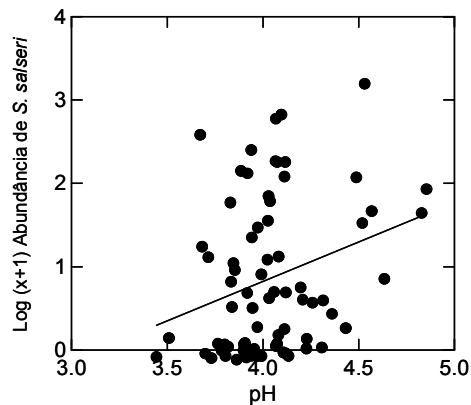


Figura 10: Relação entre a abundância de *Synapturanus salseri* e o pH do solo.

3.4. Efeitos das variáveis ambientais sobre a ocorrência das espécies

Os efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies menos abundantes (*L. pentadactylus* e *L. stenodema*) foram avaliadas por meio de regressões logísticas.

Para *L. pentadactylus* o modelo testado não foi capaz de explicar sua ocorrência ($L_p = -1,556 + 0,038\text{Inc} - 0,008\text{Arg} + 0,001\text{Arv} - 0,773\text{Lit} + 0,693\text{pH}$; MacFadden's $\text{Rho}^2 = 0,066$; $\chi^2 = 6,362$; $P = 0,272$) (Tabela 3).

Para *L. stenodema* o modelo testado foi capaz de explicar sua ocorrência ($L_s = 19,106 - 0,063\text{Inc} + 0,006\text{Arg} - 0,002\text{Arv} - 0,189\text{Lit} - 4,252\text{pH}$; MacFadden's $\text{Rho}^2 = 0,194$; $\chi^2 = 16,912$; $P = 0,004$). O pH teve efeito significativo sobre a ocorrência dessa espécie (Tabela 3).

Tabela 2: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie, derivadas a partir do modelo de regressão múltipla (Abundância da Espécie = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). b = coeficiente de regressão padronizado. Os valores em destaque representam as probabilidades que foram significativas.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Colostethus stepheni</i>	$b = -0,601$ $t = -6,639$ $P < \mathbf{0,001}$	$b = -0,518$ $t = -4,970$ $P < \mathbf{0,001}$	$b = 0,179$ $t = 1,916$ $P = 0,060$	$b = 0,045$ $t = 0,525$ $P = 0,602$	$b = 0,141$ $t = 1,318$ $P = 0,192$
<i>Adenomera andreae</i>	$b = -0,341$ $t = -2,786$ $P = \mathbf{0,007}$	$b = -0,199$ $t = -1,411$ $P = 0,163$	$b = -0,114$ $t = -0,900$ $P = 0,371$	$b = 0,061$ $t = 0,524$ $P = 0,602$	$b = -0,176$ $t = -1,216$ $P = 0,228$
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	$b = 0,398$ $t = 3,826$ $P < \mathbf{0,001}$	$b = 0,552$ $t = 4,604$ $P < \mathbf{0,001}$	$b = -0,013$ $t = -0,122$ $P = 0,904$	$b = -0,038$ $t = -0,381$ $P = 0,705$	$b = -0,054$ $t = -0,438$ $P = 0,663$
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i>	$b = -0,040$ $t = -0,339$ $P = 0,736$	$b = -0,398$ $t = -2,923$ $P = \mathbf{0,005}$	$b = 0,219$ $t = 1,796$ $P = 0,077$	$b = 0,086$ $t = 0,768$ $P = 0,445$	$b = -0,072$ $t = -0,517$ $P = 0,607$
<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i>	$b = 0,047$ $t = 0,390$ $P = 0,698$	$b = -0,384$ $t = -2,773$ $P = \mathbf{0,007}$	$b = 0,130$ $t = 1,047$ $P = 0,299$	$b = -0,126$ $t = -1,108$ $P = 0,272$	$b = -0,128$ $t = -0,905$ $P = 0,369$
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i>	$b = -0,008$ $t = -0,069$ $P = 0,946$	$b = -0,344$ $t = -2,452$ $P = \mathbf{0,017}$	$b = 0,171$ $t = 1,357$ $P = 0,179$	$b = -0,113$ $t = -0,980$ $P = 0,330$	$b = -0,195$ $t = -1,356$ $P = 0,180$
<i>Synapturanus salseri</i>	$b = 0,148$ $t = 1,184$ $P = 0,240$	$b = 0,063$ $t = 0,441$ $P = 0,661$	$b = 0,097$ $t = 0,751$ $P = 0,455$	$b = 0,054$ $t = 0,459$ $P = 0,647$	$b = 0,321$ $t = 2,177$ $P = \mathbf{0,033}$

Tabela 3: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão logística (Presença/Ausência = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). O valor em destaque representa a probabilidade que foi significativa.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	$t = 1,062$ $P = 0,287$	$t = -0,871$ $P = 0,383$	$t = 0,544$ $P = 0,586$	$t = -1,347$ $P = 0,177$	$t = 0,597$ $P = 0,549$
<i>Leptodactylus stenodema</i>	$t = -1,302$ $P = 0,192$	$t = 0,555$ $P = 0,578$	$t = -0,969$ $P = 0,332$	$t = -0,272$ $P = 0,785$	$t = -2,391$ $P = \mathbf{0,016}$

4. Discussão

A maioria das espécies de anuros foi influenciada por variáveis topográficas e/ou edáficas. As abundâncias de *A. andreae* e *C. stepheni*, anuros pequenos e essencialmente diurnos de liteira, foram influenciadas pela inclinação do terreno, enquanto que as três espécies do gênero *Eleutherodactylus* foram influenciadas principalmente pela proporção de argila do solo. Os Microhylidae do gênero *Synapturanus* ($25 < \text{CRC} < 35$ mm), que são fossoriais, responderam de forma diferenciada aos fatores ambientais, sendo que *S. mirandaribeiroi* ocorreu principalmente em áreas menos argilosas enquanto *S. salseri* ocorreu em áreas com valores de pH altos. A presença dos grandes Leptodactylinae ($\text{CRC} > 90$ mm) não foi influenciada pelos fatores que afetaram a distribuição das espécies pequenas, com exceção de *L. stenodema*, cuja abundância parece diminuir com o aumento do pH do solo.

A abundância da maioria das espécies estudadas foi influenciada pela proporção de argila e pela inclinação. *Eleutherodactylus fenestratus* apresentou relação positiva com ambas as variáveis. Adultos e jovens desta espécie apresentaram maior abundância em áreas com maior inclinação, o que pode estar relacionado ao uso de pequenos arbustos; áreas com maior declividade possuem uma maior quantidade de plantas pequenas (Castilho, 2004). Áreas com maior declividade, possivelmente, possuem menor umidade do que áreas próximas aos corpos d'água. Portanto, essa espécie deve possuir uma maior tolerância à desidratação dos ovos, ocupando áreas com maior declividade e maior proporção de argila.

Em outro estudo realizado na Amazônia Central não foi encontrada diferença no número total de indivíduos em solos argilosos e arenosos ou em relação à inclinação (Allmon, 1991), no entanto, o tipo de solo foi categorizado por esse autor e não reflete um gradiente de proporção de argila e/ou areia. Por outro lado, em um estudo realizado na Austrália, a riqueza

e a abundância de anuros foi maior em sítios com solos mais argilosos (Woinarski et al., 1999), que servem como ambientes para reprodução naquele ambiente.

Embora exista uma associação entre a abundância da maioria das espécies e a proporção de argila na RFAD, muitas espécies ocorreram ao longo de todo ou em grande parte do gradiente, fato também encontrado para plantas herbáceas estudadas nesta área (Costa et al., 2005). As abundâncias de quatro das espécies de anuros que também foram influenciadas pela proporção de argila do solo, mostraram um efeito contrário desse fator. Todas essas espécies possuíram maiores abundâncias em solos menos argilosos. A proporção de argila possivelmente não é o fator causal que produz a variação na abundância das espécies, mas representa um gradiente em direção aos locais mais baixos, que correspondem a áreas próximas aos corpos d'água, visto que existe uma alta correlação entre a proporção de argila e a distância dos riachos (ver Material e Métodos). Provavelmente, a proximidade de corpos d'água podem garantir uma maior umidade no ambiente.

A abundância de *S. salseri* e a presença de *L. stenodema* foi influenciada pelo pH do solo; no entanto *L. stenodema* ocorreu principalmente em solos com valores mais ácidos, enquanto *S. salseri* ocorreu principalmente em solos com pH mais altos. Vonesh (2001) demonstrou que a distribuição de anfíbios pode não ser afetada pelo pH do solo. Outros estudos encontraram o contrário: as espécies foram encontradas em solos com valores de pH mais altos, sugerindo uma possível seleção de habitat (Wyman & Hawksley-Lescault, 1987; Wyman, 1988) que pode estar relacionada com o sítio para a deposição de ovos (Wyman & Hawksley-Lescault, 1987). Segundo Pierce (1985) os estágios iniciais de desenvolvimento dos anfíbios podem ser severamente afetados por valores baixos de pH por afetar a regulação iônica. Os resultados do presente trabalho sugerem que as desovas da espécie *L. stenodema* podem tolerar solos com alta acidez.

O número de árvores pode prever o número de espécies mas não a abundância das espécies. Um maior número de espécies foi relacionado positivamente com um maior número de árvores. Este fator não afetou os anuros de liteira em diferentes florestas tropicais (Allmon, 1991; Giaretta et al., 1999; Vonesh, 2001; mas ver Guimarães, 2004 para a espécie *Bufo proboscideus*). Por outro lado, na Amazônia Equatoriana, a riqueza e a composição de espécies de anuros arborícolas e terrestres foram influenciadas pela densidade de plantas do sub-bosque e pela estrutura da vegetação (Pearman, 1997). Algumas espécies sensíveis a alterações responderam de forma negativa a diminuição da área basal das árvores, enquanto outras responderam positivamente à alterações na paisagem (Pearman, 1997). Em outros organismos, por exemplo formigas, a densidade de árvores tem efeito negativo sobre a abundância das espécies (Vasconcelos et al., 2003). As diferenças na estrutura de comunidade de formigas são afetadas pela topografia de maneira indireta, por efeito de modificações na estrutura da vegetação e solos (Vasconcelos et al., 2003).

A camada de liteira é uma variável amplamente estudada em comunidades herpetofaunísticas, podendo afetar a distribuição dos anuros em comunidades tropicais. No presente estudo, o volume de liteira não foi um bom previsor para a abundância das espécies. Entretanto, existe divergência sobre o efeito da camada de liteira na abundância, composição e riqueza de espécies. Alguns estudos mostraram que existem relações positivas da camada de liteira com a diversidade de anuros (Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Heinen, 1992; Giaretta et al., 1999; Giaretta, 1999; Vonesh, 2001), enquanto outros estudos não encontraram qualquer efeito (Scott, 1976; Allmon, 1991; Guimarães, 2004; presente estudo). A profundidade da serapilheira pode promover uma maior quantidade de microhabitats, permitindo que mais indivíduos e mais espécies coexistam (Fauth et al. 1989) e pode promover refúgios contra predadores (Lieberman, 1986). As diferenças encontradas sobre o efeito da camada de liteira nos diferentes estudos podem estar relacionadas aos tipos de

medidas usadas para estimar a quantidade de liteira (volume, profundidade ou massa seca), ou ainda a qualidade de liteira, visto que esta varia entre diferentes categorias topográficas e também sazonalmente. Há uma maior taxa de decomposição na estação chuvosa, o que causa um menor acúmulo de liteira (Luizão & Schubart, 1986). Na Amazônia central, a maior produção de liteira é encontrada em platôs, em terrenos mais argilosos (Luizão et al., 2004). Como a abundância da maioria das espécies foi influenciada negativamente pela proporção de argila, é esperado que neste estudo, a liteira não represente um fator importante na distribuição de espécies de anuros.

A abundância e o número de espécies de anuros não diferiram entre as bacias de drenagem, indicando que estas bacias não são barreiras para a distribuição das espécies estudadas. No entanto, foram encontradas diferenças entre as bacias de drenagem na composição das espécies de peixes de igarapés (Mendonça et al., 2005), plantas de sub-bosque e arbustos (Costa et al., 2005; Kinupp & Magnusson, 2005), indicando diferenças nas respostas de grupos taxonômicos ao perfil topográfico da RFAD. Por outro lado, houve efeito da bacia de drenagem sobre a ocorrência de anuros que dependem de corpos d'água para a reprodução (Capítulo 3). Segundo Oliver et al. (1998), plantas tendem a mostrar um maior grau de substituição de espécies com a distância (*turnover*) do que os vertebrados terrestres, e fatores históricos podem ser importantes para entender a distribuição das espécies (Hubbell, 2001).

Nenhuma variável afetou a abundância de *L. pentadactylus*, a maior espécie encontrada no presente estudo. Adultos de *L. pentadactylus* migram das margens dos riachos para sítios completamente terrestres durante o período de reprodução (Galatti, 1992), sugerindo que espécies grandes podem responder à fatores ambientais diferentes daqueles estudados neste trabalho.

Zimmerman & Bierregaard (1986), baseados em estudos nas reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) na Amazônia Central, mostraram que o fator crítico limitando a distribuição de muitas espécies de anuros de floresta é o habitat reprodutivo, e que a presença de sítios reprodutivos em determinadas áreas são mais importantes do que o próprio tamanho da área. Entretanto, o presente estudo mostrou que as espécies que não dependem de corpos d'água para reprodução apresentam uma distribuição muito ampla ocorrendo, na maioria das vezes, ao longo de todo o gradiente.

As espécies mais abundantes registradas no presente estudo foram *E. fenestratus* e *A. andreae*. *Adenomera andreae* foi a espécie mais abundante nas amostragens de Allmon (1991) nas áreas do PDBFF. Em estudos realizados na Mata Atlântica, América Central e Amazônia com parcelas quadradas (entre 25 e 100 m²) de liteira, espécies do gênero *Eleutherodactylus* foram as mais comumente encontradas e em maior abundância (Scott, 1976; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Heinen, 1992; Giaretta et al., 1997, 1999; Doan & Arriaga, 2002). Espécies deste gênero possuem especializações reprodutivas como desenvolvimento direto e cuidado parental (Lynch & Duellman, 1997), o que provavelmente permitiu a ocupação de diferentes ambientes devido a independência de corpos d'água para reprodução.

Os resultados desse estudo indicam que fatores topográficos e edáficos são bons preditores para a distribuição de algumas espécies de anuros com reprodução terrestre. A maioria das espécies ocorreu ao longo de todo o gradiente e, apesar de relações com a textura do solo terem sido encontradas, essas relações foram sutis, indicando que estas espécies ocupam a maioria dos ambientes da RFAD. As relações mais fortes foram encontradas para as espécies pequenas. Machos de *C. stepheni* (Juncá, 1998) e espécies do gênero *Eleutherodactylus* (Lynch & Duellman, 1997) possuem comportamento territorial e permanecem próximos às desovas; machos de *A. andreae* provavelmente são territoriais

(Kokubum & Giaretta, 2005 para *Adenomera* sp.) mas não apresentam cuidado à prole. Portanto, essas espécies devem apresentar uma área de vida relativamente pequena e dispersão limitadas (Ovaska, 1992; Stebbins & Cohen, 1995), sendo mais afetadas pelos fatores topográficos e edáficos do que as espécies maiores.

Em termos de conservação, espécies com reprodução terrestre e baixa fecundidade, aparentemente, são menos afetadas por declínios populacionais do que espécies com baixa fecundidade que se reproduzem em riachos (Williams & Hero, 1998). Este fato pode ser devido principalmente a capacidade destas espécies usarem o ambiente de forma mais ampla e independente de corpos d'água (Williams & Hero, 1998). No entanto, a maioria das espécies aqui estudadas mostraram uma relação com áreas próximas aos corpos d'água, o que indica que modificações estruturais podem afetar essas espécies, apesar do modo reprodutivo que independe de corpos d'água o que permite que ocorram em grande parte do habitat.

CAPÍTULO 3: Distribuição de espécies de anuros com reprodução dependente de corpos d'água ao longo de gradiente de textura do solo na Amazônia Central

1. Introdução

Os fatores edáficos (p. ex. a textura do solo) influenciam a distribuição de espécies de plantas em florestas tropicais (e.g. Kahn & Castro, 1985; Clark et al., 1999; Kinupp & Magnusson, 2005). Estudos mostrando relações entre características do solo e comunidades animais são raros, e as respostas dos diferentes grupos taxonômicos invertebrados (formigas) e vertebrados (anuros, répteis, aves e mamíferos) variaram ao longo de um gradiente de textura do solo (Woinarski et al., 1999; Vasconcelos et al., 2003). No entanto, os gradientes de textura do solo podem ter uma relação indireta com a distribuição das espécies animais, pois existem fortes relações entre os solos e a composição da vegetação (Lescure & Boulet, 1985).

Estudos abordando distribuição e diversidade de anuros em florestas tropicais foram baseados principalmente em comunidades de anuros de serapilheira e suas relações com diversas variáveis ambientais (Scott, 1982; Inger & Colwell, 1977; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Allmon, 1991, Giaretta et al., 1999). Em uma escala local, a maioria das espécies foi influenciada por fatores topográficos, como a variação altitudinal (Giaretta et al., 1999; Giaretta, 1999), por fatores edáficos, tais como o pH (Wyman, 1988), umidade (Vonesh, 2001), solos arenosos ou argilosos (Hadden & Westbrooke, 1996) e também pela profundidade da camada de liteira (Inger & Colwell, 1977; Scott, 1982; Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989). No entanto, a distribuição de espécies de anuros em escalas mais finas

compreendendo diferenças sutis ao longo de gradientes são pouco entendidas (e.g. Guimarães, 2004).

Na Amazônia Central, alguns estudos desenvolvidos com anuros de florestas constataram que a presença de determinados microhabitats utilizados para reprodução foi o fator crítico determinando a ocorrência das espécies (Zimmerman & Bierregaard, 1986; Zimmerman & Simberloff, 1996). Os anuros possuem requerimentos específicos de microhabitat para a reprodução, já que a sobrevivência das larvas depende da densidade de predadores (Gascon, 1992; Hero et al., 1998), do tipo de reprodução (terrestre ou aquática) e da susceptibilidade dos ovos à desidratação (Duellman & Trueb, 1994; Pearman, 1997). Esses fatores podem limitar a distribuição e a dispersão das espécies. Para espécies de anuros que se reproduzem em ambientes aquáticos, os quais em geral são encontrados nas margens de corpos d'água, a dispersão pode ocorrer através das florestas ao longo das margens desses ambientes, pois essas florestas podem funcionar como mantenedoras das condições microclimáticas para a reprodução e sobrevivência (Stoddard & Hayes, 2005).

Outros fatores que têm influência sobre a composição e a estrutura das comunidades são fatores históricos, tais como eventos de colonização. Na Reserva Florestal Adolpho Ducke, em Manaus, AM, constatou-se que diferentes grupos taxonômicos, tais como peixes (Mendonça et al., 2005), plantas do sub-bosque (Kinupp & Magnusson, 2005), arbustos (Costa et al., 2005) e algumas espécies de anuros (Guimarães, 2004) possuem distribuição relacionada com as bacias de drenagem que compõe a Reserva. Isto demonstra que áreas aparentemente homogêneas podem ter discontinuidades abruptas na composição de espécies (Costa et al., 2005).

Uma grande parte das espécies de anuros da Amazônia utiliza corpos d'água para deposição de ovos e/ou desenvolvimento dos girinos (Hödl, 1990). No interior das florestas de terra-firme na Amazônia Central, são conhecidas 42 espécies de anuros, das quais 28

depositam seus ovos em ambientes aquáticos ou os ovos são depositados fora da água, mas o estágio larval é aquático (Zimmerman & Simberloff, 1996). A reprodução dessas espécies ocorre principalmente em poças temporárias localizadas próximas aos riachos (e. g. *Bufo proboscideus*, *Dendrophryniscus minutus*, *Hypsiboas* spp., *Leptodactylus* spp.), poças isoladas em áreas planas e altas (“platôs”) que estão distantes dos riachos (p. ex. *Phyllomedusa* spp.) (Zimmerman & Bogart, 1988; Hödl, 1990; Zimmerman & Simberloff, 1996), ou em água acumulada em buracos de árvores e axilas de folhas de bromélia (*Trachycephalus resinifictrix* e *Osteocephalus oophagus*, respectivamente) (Jungfer & Schiesari, 1995; Schiesari et al., 2003). Poucas espécies (*Atelopus spumarius*, *Cochranella oyampiensis*, *O. buckleyi* e *H. boans*) possuem girinos que se desenvolvem em ambientes lóticos (Zimmerman & Simberloff, 1996; Magnusson et al., 1999).

Este estudo teve por objetivo avaliar os fatores que influenciam a abundância e a ocorrência de espécies de anuros em uma meso-escala espacial na Amazônia Central. Especificamente foram examinados (1) o papel de fatores bióticos e abióticos em prever a abundância e ocorrência das espécies de anuros em 64 km² de floresta de terra-firme, e (2) o padrão de ocorrência e abundância das espécies entre duas bacias de drenagem que compõe a área estudada. Foram consideradas as espécies que utilizam ambientes lênticos – tais como poças nas margens de riachos, poças isoladas formadas por água de chuvas e poças arbóreas (buracos de árvores e bromélias) – ou lóticos (riachos) para a deposição de ovos e desenvolvimento de girinos ou somente para o desenvolvimento de girinos.

2. Material e Métodos

2.1. Desenho amostral, Métodos de coleta de dados e Variáveis ambientais

O Capítulo 1 apresenta uma descrição detalhada do desenho amostral e dos métodos de coleta de dados. O Capítulo 2 (página 46) apresenta uma descrição detalhada das variáveis ambientais que serão usadas como variáveis independentes.

2.2. Análise dos dados

A inclinação, a proporção de argila, o número de árvores, o volume de liteira e o pH foram usados em modelos de regressão para avaliar o papel dessas variáveis sobre o número de espécies por parcela e na variação da abundância de espécies terrestres, enquanto para as espécies arborícolas, somente proporção de argila, inclinação e número de árvores foram usadas no modelo. Para *T. resinifictrix* foi considerado somente o número de árvores com DAP > 30 cm; estas árvores possuem sítios de vocalização e oviposição para essa espécie.

Modelos de regressão linear múltipla foram aplicados somente para as espécies que ocorreram em mais da metade das parcelas e sobre o número de espécies em cada parcela (modelo: Abundância da Espécie ou Número de espécies = a + Inclinação + Proporção de argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH). A abundância considerada nas análises foi a abundância média de cada espécie em cada parcela (Apêndice 3), baseada em cinco amostragens noturnas ou em três amostragens diurnas, transformadas por $\text{Log}(x + 1)$. Se o teste detectou *outliers* estes foram excluídos e novas análises foram realizadas. Antes de testar os modelos de regressões, as variáveis independentes foram avaliadas quanto a colinearidade por correlação de Pearson. As variáveis altitude e distância do riacho não foram incluídas nos modelos de regressão por apresentarem alta correlação com a proporção de argila do solo ($r = 0,94$; $r = 0,67$, respectivamente). Devido as medidas de distância do riacho não serem precisas, optou-se por usar a variável proporção de argila nos modelos preditivos.

Para as espécies que ocorreram em menos da metade das parcelas, foram aplicadas regressões logísticas (modelo: Presença/Ausência = a + Inclinação + Proporção de argila +

Número de árvores + Volume de Liteira + pH). Neste caso, foram consideradas somente a presença/ausência dessas espécies em cada parcela. As espécies *Colostethus* sp. e *D. minutus* foram encontradas principalmente nas amostragens diurnas; os poucos indivíduos encontrados nas amostragens noturnas (um de *Colostethus* sp. e oito de *D. minutus*) não foram considerados nas análises.

O efeito da bacia de drenagem sobre a abundância das espécies foi avaliado por meio do teste *t* de Student. As regressões múltiplas e logísticas, correlações e testes *t* foram realizadas no programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1999).

3. Resultados

Foram registradas 20 espécies de anuros que utilizam riachos ou poças temporárias para a reprodução. A família mais abundante foi Hylidae com nove espécies, seguida por Leptodactylidae e Bufonidae, representadas por quatro espécies, Dendrobatidae por duas espécies e Centrolenidae por uma espécie (Tabela 1).

Osteocephalus oophagus foi a única espécie que ocorreu em todas as parcelas e foi a espécie mais abundante, representando 74 % dos indivíduos. As espécies *Bufo proboscideus*, *Leptodactylus knudseni* e *O. taurinus* ocorreram em mais que 50 % das parcelas (Tabela 1).

Oito espécies (*Epipedobates femoralis*, *Hypsiboas geographicus*, *H. lanciformis*, *Phyllomedusa bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna*, *Leptodactylus mystaceus* e *Lithodytes lineatus*) foram muito raras nas amostragens (Tabela 1), representando menos que 2 % dos indivíduos amostrados. Para essas espécies não foi possível testar se as variáveis medidas tem um efeito na abundância ou na presença/ausência e portanto não foram incluídas no número de espécies encontradas.

Tabela 1: Número de parcelas em cada bacia de drenagem onde cada espécie foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados em todas as amostragens. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva.

Família/Espécie	Número de Parcelas		Amostragem visual	Amostragem Auditiva	Total de Indivíduos
	Leste	Oeste			
Bufonidae					
<i>Atelopus spumarius</i>	12	-	21	-	21
<i>Bufo marinus</i>	8	4	16	-	16
<i>Bufo proboscideus</i>	27	25	369	-	369
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	4	20	132	-	132
Centrolenidae					
<i>Cochranella oyampiensis</i>	3	10	1	143	144
Dendrobatidae					
<i>Colostethus</i> sp.	-	15	43	-	43
<i>Epipedobates femoralis</i>	1	1	2	-	2
Hylidae					
<i>Hypsiboas geographicus</i>	-	5	6	-	6
<i>Hypsiboas granosus</i>	6	16	-	136	136
<i>Hypsiboas lanciformis</i>	1	1	1	1	2
<i>Osteocephalus oophagus</i>	33	39	255	2.967	3.222
<i>Osteocephalus taurinus</i>	17	25	63	31	94
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	1	1	-	2	2
<i>Phyllomedusa tarsius</i>	1	-	1	-	1
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	2	1	1	3	4
<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	12	8	-	30	30
Leptodactylidae					
<i>Leptodactylus knudseni</i>	23	27	11	80	91
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	-	3	4	-	4
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	-	12	7	8	15
<i>Lithodytes lineatus</i>	-	1	2	-	2

3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e abundância das espécies

Não houve diferença no número de espécies encontrado por parcela entre as bacias de drenagem ($t = -1,856$; $gl = 70$; $P = 0,068$). Um total de onze espécies foi encontrado na bacia oeste e dez espécies na bacia leste.

O número de indivíduos de *Cochranella oyampiensis* diferiu significativamente entre as bacias de drenagem ($t = -2,112$; $gl = 70$; $P = 0,038$), sendo encontrado um maior número de

indivíduos na bacia Oeste. *Leptodactylus rhodomystax* e *Colostethus* sp. ocorreram somente na bacia Oeste, enquanto *A. spumarius* foi encontrado somente na bacia Leste (Tabela 1).

Não houve diferença entre as bacias de drenagem e a abundância das espécies *Bufo marinus* ($t = 1,179$; $gl = 70$; $P = 0,243$), *B. proboscideus* ($t = 1,267$; $gl = 70$; $P = 0,209$), *Dendrophryniscus minutus* ($t = -1,742$; $gl = 70$; $P = 0,086$), *Hypsiboas granosus* ($t = -0,583$; $gl = 70$; $P = 0,561$), *Osteocephalus oophagus* ($t = -0,209$; $gl = 70$; $P = 0,835$), *O. taurinus* ($t = -0,995$; $gl = 70$; $P = 0,323$), *Trachycephalus resinifictrix* ($t = 0,069$; $gl = 70$; $P = 0,945$) ou *Leptodactylus knudseni* ($t = -0,499$; $gl = 70$; $P = 0,620$).

3.2. Efeitos das variáveis ambientais sobre o número e abundância das espécies

Os efeitos das variáveis Inclinação (Inc - graus), proporção de argila (Arg - %), número de árvores (Arv), volume de liteira (Lit - litros) e pH, foram testados por regressão múltipla para o número de espécies e para cada espécie que ocorreu em pelo menos metade das parcelas. Baseado nestas regressões, modelos mais simples, contendo somente as variáveis que contribuíram significativamente ($P < 0,05$) nas regressões múltiplas foram usados na construção de gráficos para ilustrar os efeitos destas variáveis.

O número de espécies por parcela variou de um a nove (média = 4,75; DP = 1,78). O modelo testado pode explicar aproximadamente 51% da variância no número de espécies ($N_{esp} = 2,788 - 0,002Inc - 0,032Arg - 0,002Arv + 0,164Lit + 1,054pH$; $R^2 = 0,509$; $F_{5,66} = 13,677$; $P < 0,001$). O número de espécies foi relacionado significativamente ($t = -5,612$; $P < 0,001$) e negativamente (Figura 1) com a proporção de argila.

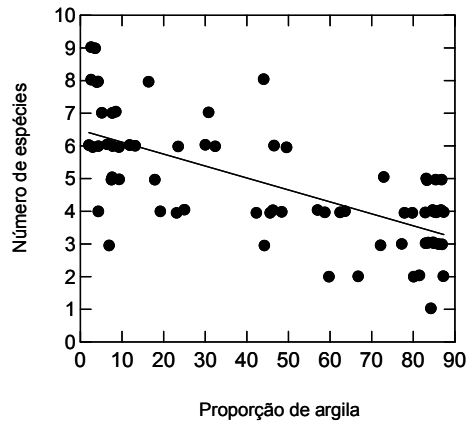


Figura 1: Relação entre o número de espécies e a proporção de argila.

O modelo não foi capaz de explicar a variância na abundância de *B. proboscideus* ($Bp = -2,825 + 0,010Inc + 0,003Arg + 0,001Arv + 0,00001Lit + 0,486pH$; $R^2 = 0,137$; $F_{5,65} = 2,070$; $P = 0,080$). Nesta análise um caso foi considerado *outlier* e foi excluído, que corresponde a parcela com a maior abundância média desta espécie (16,8 indivíduos, média = 1,02; DP = 4,73). O número de árvores teve efeito significativo (Tabela 2) e positivo (Figura 2) sobre a abundância dessa espécie.

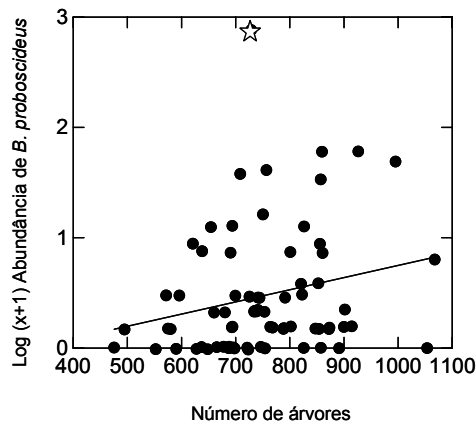


Figura 2: Relação entre a abundância de *Bufo proboscideus* e o número de árvores. A estrela representa o *outlier*.

O modelo foi capaz de explicar aproximadamente 19% da variância na abundância de *O. taurinus* ($O_t = 0,217 + 0,004Inc - 0,002Arg + 0,00009Arv$; $R^2 = 0,193$; $F_{3,68} = 5,426$; $P = 0,002$). A proporção de argila teve efeito significativo (Tabela 2) e relação negativa (Figura 3) sobre a abundância dessa espécie.

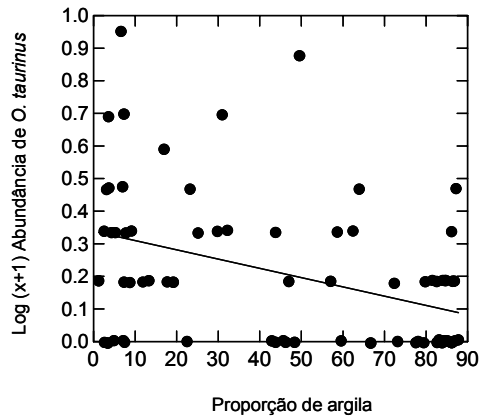


Figura 3: Relação entre a abundância de *Osteocephalus taurinus* e a proporção de argila.

Os modelos testados não foram capazes de explicar a variância na abundância das espécies *L. knudseni* ($L_k = 0,523 - 0,003Inc + 0,001Arg - 0,0001Arv + 0,025Lit - 0,071pH$; $R^2 = 0,130$; $F_{5,66} = 1,973$; $P = 0,094$) e *O. oophagus* ($O_o = 2,269 - 0,0003Inc - 0,00003Arg + 0,00001Arv$; $R^2 = 0,0001$; $F_{3,68} = 0,002$; $P = 0,999$) através de qualquer uma das variáveis testadas (Tabela 2).

Tabela 2: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão múltipla (Abundância da Espécie = $a + \text{Inclinação} + \text{Proporção de argila} + \text{Número de árvores} + \text{Volume de Liteira} + \text{pH}$). b = coeficiente de regressão padronizado. Os valores em destaque representam as probabilidades que foram estatisticamente significativas.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Bufo proboscideus</i>	$b = 0,152$ $t = 1,244$ $P = 0,217$	$b = 0,254$ $t = 1,796$ $P = 0,077$	$b = 0,322$ $t = 2,537$ $P = \mathbf{0,013}$	$b = 0,00001$ $t = 0,0001$ $P = 0,999$	$b = 0,265$ $t = 1,825$ $P = 0,072$
<i>Leptodactylus knudseni</i>	$b = -0,151$ $t = -1,238$ $P = 0,219$	$b = 0,212$ $t = 1,504$ $P = 0,137$	$b = -0,110$ $t = -0,871$ $P = 0,386$	$b = 0,059$ $t = 0,514$ $P = 0,608$	$b = -0,102$ $t = -0,705$ $P = 0,482$
<i>Osteocephalus oophagus</i>	$b = -0,010$ $t = -0,081$ $P = 0,935$	$b = -0,003$ $t = -0,026$ $P = 0,978$	$b = 0,001$ $t = 0,013$ $P = 0,988$		
<i>Osteocephalus taurinus</i>	$b = 0,141$ $t = 1,224$ $P = 0,224$	$b = -0,375$ $t = -3,309$ $P = \mathbf{0,001}$	$b = 0,044$ $t = 0,398$ $P = 0,691$		

3.3. Efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies

Os efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies menos abundantes foram avaliadas por meio de regressões logísticas.

O modelo testado foi capaz de explicar a ocorrência de *A. spumarius* ($As = -3,599 - 0,052\text{Inc} - 0,060\text{Arg} + 0,010\text{Arv} + 2,215\text{Lit} - 2,405\text{pH}$; MacFadden's $Rho^2 = 0,403$; $\chi^2 = 16,960$; $P = 0,004$). A proporção de argila teve efeito marginalmente significativo sobre a ocorrência dessa espécie (Tabela 3).

Para *B. marinus* o modelo testado não foi capaz de explicar sua ocorrência ($Bm = 5,700 - 0,0001\text{Inc} + 0,010\text{Arg} - 0,007\text{Arv} - 0,266\text{Lit} - 0,472\text{pH}$; MacFadden's $Rho^2 = 0,086$; $\chi^2 = 5,589$; $P = 0,348$). No entanto, foi encontrada relação marginalmente significativa com o número de árvores (Tabela 3).

O modelo testado foi capaz de explicar a ocorrência de *D. minutus* ($Dm = -18,014 + 0,148\text{Inc} - 0,073\text{Arg} - 0,001\text{Arv} + 0,670\text{Lit} + 4,081\text{pH}$; MacFadden's $Rho^2 = 0,553$; $\chi^2 =$

50,700; $P < 0,0001$). Foram encontradas relações significativas com a inclinação, proporção de argila e pH (Tabela 3).

O modelo testado foi capaz de explicar a ocorrência de *C. oyampiensis* ($Co = 5,877 + 0,032Inc - 0,070Arg - 0,008Arv$; MacFaddeen's $Rho^2 = 0,444$; $\chi^2 = 30,159$; $P < 0,001$) e de *Colostethus* sp. ($Csp = - 3,872 - 0,051Inc - 0,067Arg - 0,0003Arv + 1,006Lit + 0,714pH$; MacFaddeen's $Rho^2 = 0,490$; $\chi^2 = 25,515$; $P = 0,0001$). A proporção de argila teve efeito significativo sobre a ocorrência dessas espécies (Tabela 3).

O modelo testado foi capaz de explicar a ocorrência de *H. granosus* ($Hg = 2,119 + 0,167Inc - 0,086Arg - 0,003Arv$; MacFaddeen's $Rho^2 = 0,458$; $\chi^2 = 39,862$; $P < 0,0001$). A inclinação e a proporção de argila tiveram efeitos significativos sobre a ocorrência dessa espécie (Tabela 3).

O modelo testado não foi capaz de explicar a ocorrência de *T. resinifictrix* ($Pr = - 0,233 - 0,045Inc - 0,019Arg + 0,006Arv$; MacFaddeen's $Rho^2 = 0,066$; $\chi^2 = 5,676$; $P = 0,128$). No entanto, a proporção de argila teve efeito significativo sobre a ocorrência dessa espécie (Tabela 3).

O modelo testado não foi capaz de explicar a ocorrência de *L. rhodomystax* ($Lr = - 10,932 - 0,052Inc - 0,008Arg + 0,003Arv + 0,828Lit + 1,303pH$; MacFaddeen's $Rho^2 = 0,082$; $\chi^2 = 3,651$; $P = 0,600$). Não houve relação significativa com nenhuma das variáveis analisadas (Tabela 3).

Tabela 3: Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie derivadas a partir do modelo de regressão logística (Presença/Ausência = a + Inclinação + Proporção de argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH). Os valores em destaque representam as probabilidades que foram significativas ou marginalmente significativas.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Atelopus spumarius</i>	$t = -0,545$ $P = 0,585$	$t = -1,860$ $P = \mathbf{0,062}$	$t = 1,520$ $P = 0,128$	$t = 1,461$ $P = 0,143$	$t = -0,522$ $P = 0,601$
<i>Bufo marinus</i>	$t = -0,002$ $P = 0,999$	$t = 0,800$ $P = 0,423$	$t = -1,907$ $P = \mathbf{0,057}$	$t = -0,348$ $P = 0,728$	$t = -0,316$ $P = 0,752$
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	$t = 1,961$ $P = \mathbf{0,049}$	$t = -2,958$ $P = \mathbf{0,003}$	$t = -0,433$ $P = 0,664$	$t = 0,789$ $P = 0,430$	$t = 2,072$ $P = \mathbf{0,038}$
<i>Cochranella oyampiensis</i>	$t = 0,472$ $P = 0,637$	$t = -2,643$ $P = \mathbf{0,008}$	$t = -2,116$ $P = 0,034$		
<i>Colostethus sp.</i>	$t = -0,707$ $P = 0,479$	$t = -3,095$ $P = \mathbf{0,001}$	$t = -0,069$ $P = 0,944$	$t = 0,810$ $P = 0,417$	$t = 0,364$ $P = 0,715$
<i>Hypsiboas granosus</i>	$t = 2,308$ $P = \mathbf{0,020}$	$t = -3,113$ $P = \mathbf{0,001}$	$t = -1,120$ $P = 0,262$		
<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	$t = -1,053$ $P = 0,292$	$t = -2,139$ $P = \mathbf{0,032}$	$t = 0,300^*$ $P = 0,763$		
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	$t = -0,910$ $P = 0,362$	$t = -0,630$ $P = 0,528$	$t = 0,810$ $P = 0,417$	$t = 0,968$ $P = 0,332$	$t = 0,842$ $P = 0,399$

* = somente árvores com DAP > 30 cm

4. Discussão

Características edáficas, tais como a textura do solo, são reconhecidas como principais determinantes da distribuição de espécies de plantas em florestas tropicais (Lescure & Boulet, 1985; Clark et al., 1999; Costa et al., 2005). A textura do solo também influencia positivamente a biomassa arbórea, onde uma maior biomassa é encontrada em solos com maiores concentrações de argila (Castilho, 2004). Por outro lado, existem poucos estudos mostrando relações entre textura do solo e comunidades animais. Em um estudo com vertebrados na Austrália, as respostas dos diferentes grupos taxonômicos (anuros, répteis, aves e mamíferos) variaram ao longo de um gradiente de textura do solo (Woinarski et al., 1999). Os autores discutem que provavelmente a distribuição dos vertebrados não está necessariamente associada com características intrínsecas dos solos, pois existe variação entre os tipos de solos e a composição da vegetação.

A textura do solo, representada pela proporção de argila, foi a variável que afetou a distribuição da maioria das espécies. Um aumento na proporção de argila causou uma diminuição no número de indivíduos de *O. taurinus*, uma menor ocorrência *C. oyampiensis*, *H. granosus* e *T. resinifictrix*, além de um menor número de espécies por parcela. Com exceção de *B. proboscideus*, todas as espécies pequenas e diurnas de liteira foram afetadas negativamente pelo aumento da proporção de argila. A ocorrência da maioria das espécies puderam ser previstas nos modelos testados ($0,403 < \text{MacFadden's } \text{Rho}^2 < 0,553$). Para quatro espécies (*O. oophagus*, *B. marinus*, *T. resinifictrix* e *L. rhodomystax*) os modelos testados puderam prever pouco da variação na abundância e na ocorrência ($\text{R}^2 = 0,0001$; MacFadden's $\text{Rho}^2 < 0,09$). Em todos os modelos, uma parte da variação permaneceu não explicada. A textura do solo possivelmente não é o fator causal que produz a variação na abundância das espécies. A proporção de argila diminui em direção aos locais mais baixos e mais arenosos,

que estão localizados próximos aos riachos, indicando que as espécies acompanham um gradiente de diminuição de argila, sendo encontradas principalmente nas áreas próximas aos riachos ou em poças temporárias. Quando a quantidade de chuvas é alta, os riachos transbordam e, quando o nível da água retorna ao limite anterior, pequenas poças são formadas nas margens, criando ambientes para reprodução de diversas espécies de anuros. Da mesma forma, as chuvas criam poças temporárias em áreas mais argilosas distantes dos riachos onde algumas espécies se reproduzem (Zimmerman & Simberloff, 1996). Esses corpos d'água isolados são raros no interior da RFAD (D.J. Rodrigues, dados não publicados).

Em outro estudo realizado na Amazônia Central não foi encontrada diferença no número total de indivíduos em solos argilosos e arenosos ou em relação a inclinação (Allmon, 1991). No entanto, o solo foi categorizado em argiloso e arenoso pelo autor e não reflete um gradiente de textura do solo e, portanto, diferenças sutis ao longo do gradiente não puderam ser detectadas. Na Austrália, a riqueza e a abundância de espécies de anuros foi maior especialmente em solos mais argilosos (Woinarski et al., 1999). Neste caso, sugeriu-se que o principal fator foi a disponibilidade de água no solo; no entanto as áreas desse estudo encontravam-se em planícies sazonalmente inundadas (Woinarski et al., 1999).

As abundâncias de *L. knudseni* e *O. oophagus* e a ocorrência de *L. rhodomystax* não foram afetadas pelas variáveis analisadas. Este fato também foi observado para as espécies grandes que possuem reprodução independente de corpos d'água (Capítulo 2).

As bacias de drenagem não influenciaram a abundância da maioria das espécies. Houve um efeito da bacia de drenagem na distribuição de quatro espécies que foram restritas a uma das bacias (*A. spumarius* – bacia Leste; *L. rhodomystax* e *Colostethus* sp. – bacia Oeste) e *C. oyampiensis* que foi mais abundante na bacia Oeste. Apesar da ausência de adultos de *L. rhodomystax* e *Colostethus* sp. nas amostragens da bacia Leste, girinos destas

duas espécies foram encontrados em baixa densidade nesta bacia de drenagem (D.J.Rodrigues, dados não publicados). A ausência ou a baixa densidade destas espécies provavelmente ocorre devido a predação dos girinos. Peixes são os principais predadores em ambientes aquáticos e determinam a composição das comunidades de girinos na Amazônia Central (Hero et al., 1998) e esse fator pode ser uma barreira para a dispersão ou estabelecimento dessas espécies. Em outros estudos realizados na RFAD foram constatados que a composição das espécies de plantas de sub-bosque (Kinupp & Magnusson, 2005) e arbustos (Costa et al., 2005; Kinupp & Magnusson, 2005) foram diferentes entre as duas bacias de drenagem. Entre os anuros que possuem reprodução independente de corpos d'água (Capítulo 2), as bacias de drenagem não exerceram efeito sobre a abundância de todas as espécies. Estes diferentes estudos indicam diferenças nas respostas de grupos taxonômicos ao perfil topográfico da reserva. Plantas tendem a mostrar um maior grau de *turnover* do que os vertebrados (Oliver et al., 1998), e fatores como o tipo de reprodução das espécies de anuros podem ser importantes para entender a distribuição das espécies.

A abundância de *Bufo proboscideus* e a ocorrência de *B. marinus* foram influenciadas pelo número de árvores (positiva e negativamente, respectivamente). A distribuição dos indivíduos de *B. proboscideus* pode estar relacionada com a presença de ambientes para reprodução, visto que a maioria dos indivíduos encontrados foram juvenis e recém metamórficos (Capítulo 1). Esta espécie deposita os ovos em poças rasas ao lado de pequenos riachos (Zimmerman & Bogart, 1988), cabeceiras de riachos ou poças formadas por água de chuvas (observação pessoal). Um maior número de árvores representa uma maior abundância de árvores com pequeno DAP e, conseqüentemente, uma menor biomassa vegetal, a qual está relacionada negativamente com a proporção de argila (Castilho, 2004). Portanto, um maior número de árvores pode ser encontrado próximos aos corpos d'água. Por outro lado, a

presença de *B. marinus* ocorreu em áreas com menor número de árvores, onde são encontradas árvores com grande DAP.

A inclinação do terreno e o pH do solo foram fatores importantes na distribuição de espécies de anuros com reprodução terrestre (Capítulo 2). No presente estudo a inclinação afetou positivamente a ocorrência de *D. minutus* e *H. granosus*, enquanto o pH também apresentou relação positiva com a ocorrência de *D. minutus*. *Hypsiboas granosus* vocaliza em grandes concentrações em áreas encharcadas nas margens dos riachos e com vegetação herbácea. De forma geral, o pH do solo é menor em terrenos mais argilosos e portanto mais altos em áreas próximas aos corpos d'água (Luizão et al., 2004). Áreas com maior inclinação são encontradas na transição entre solos planos, mais altos e argilosos para solos planos, mais baixos e arenosos. Ambas as espécies podem então ser encontradas em áreas com terrenos mais inclinados próximas aos corpos d'água.

Assim como para as espécies terrestres com reprodução independente de corpos d'água (Capítulo 2), o volume de liteira não afetou a abundância de nenhuma das espécies terrestres estudadas. O volume de liteira é uma das variáveis amplamente estudadas em comunidades herpetofaunísticas em diversas regiões. No entanto, alguns estudos apontam relações positivas com a riqueza e abundância de diversas espécies (Lieberman, 1986; Fauth et al, 1989; Heinen, 1992; Giaretta et al., 1999; Giaretta, 1999; Vonesh, 2001), enquanto outros não mostram efeitos sobre a comunidade de liteira (Scott, 1976; Allmon, 1991; Guimarães, 2004; presente estudo). Em estudos na Amazônia Central, estimou-se que uma maior produção de liteira é encontrada em terrenos planos e mais argilosos (Luizão et al., 2004). Assim como para anuros que independem da água para reprodução, como a abundância e a ocorrência da maioria das espécies estudadas foram influenciadas negativamente pelo aumento da proporção de argila, é também esperado que neste estudo, a liteira não represente um fator importante na distribuição das espécies.

Oito espécies foram raras nas amostragens (*E. femoralis*, *H. geographicus*, *H. lanciformis*, *P. bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna*, *L. mystaceus* e *L. lineatus*). No entanto, a “raridade” dessas espécies podem estar relacionada a diversos fatores. *Hypsiboas lanciformis* é uma espécie comum em áreas abertas e o registro dessa espécie durante as amostragens foi casual. Indivíduos de *H. geographicus* são encontrados principalmente nas margens de riachos e possuem vocalização de anúncio com baixa frequência, onde os machos podem ser ouvidos dentro de pequenas distâncias (Zimmerman & Bogart, 1984). As espécies do gênero *Phyllomedusa* se reproduzem em poças temporárias formadas por água de chuvas e localizadas em áreas mais argilosas, distantes de corpos d’água, chamadas “poças de platôs” (Zimmerman & Simberloff, 1996). A presença desse tipo de ambiente na RFAD é pouco comum (D.J.Rodrigues, dados não publicados). *Leptodactylus mystaceus* (Duellman, 1978) e *E. femoralis* (A.P.Lima, com. pessoal) ocorrem principalmente em áreas perturbadas como clareiras e também em bordas de floresta; *L. lineatus* vivem em ninhos de saúva (gênero *Atta*) (Lamar & Wild, 1995), apresentando comportamento sedentário. Dessa forma, a presença dessas espécies está restrita a alguns sítios reprodutivos e a provável “raridade” pode na verdade ocorrer devido a detecção diferencial dessas espécies durante as amostragens (Gaston, 1994).

De forma geral, a pequena abundância de muitas das espécies encontradas nas amostragens pode estar refletindo a distribuição das parcelas próximas a riachos. Na área de estudos (64 km²) os sítios de amostragem foram distribuídos de forma uniforme e sítios próximos a riachos representam 25 % do total de 72 parcelas. Isto indica que estas espécies utilizam as margens dos riachos como corredores de dispersão, reduzindo a chance de encontro destas em áreas distantes dos corpos d’água.

A conservação efetiva das espécies de anuros requer um melhor entendimento da influência dos fatores ambientais sobre a abundância e a ocorrência das espécies. Somente

quando são identificadas ligações entre a estrutura do habitat e as limitações específicas das espécies é que estratégias de conservação podem ser elaboradas e implementadas. É importante notar que as florestas nas margens dos riachos podem funcionar como corredores para a dispersão das espécies que reproduzem nessas áreas e como mantenedora das condições microclimáticas necessárias à sobrevivência. A remoção da floresta nas áreas próximas aos riachos poderiam causar alterações na temperatura da água e no microclima, prejudicando o desenvolvimento larval e o deslocamento de adultos (Stoddard & Hayes, 2005). A grande maioria das espécies desse estudo apresentou uma forte relação com uma menor proporção de argila, indicando que a presença de sítios de reprodução são importantes na distribuição dessas espécies.

Os modelos preditivos com características edáficas e de estrutura do habitat são importantes preditores das relações de habitat em uma escala espacial ampla e provavelmente podem interagir influenciando o habitat em escalas espaciais mais finas. Os resultados em escalas amplas podem refletir limitações no nível populacional (e. g. presença de ambientes para reprodução) e podem ser explicados pela ecologia reprodutiva das espécies. Os dados deste estudo sugerem que o uso de fatores edáficos e topográficos podem ser apropriados para identificar áreas com altos valores de conservação na Amazônia Central.

CONCLUSÕES GERAIS

No presente estudo foram registradas 28 espécies de anuros, que representam 70 % do total de espécies de interior de floresta encontradas na RFAD. Essas espécies apresentam diferentes modos reprodutivos que envolvem desde a deposição dos ovos em ambientes aquáticos até espécies que depositam seus ovos em ninhos terrestres, com desenvolvimento direto. As espécies mais abundantes registradas foram aquelas que independem de corpos d'água para a reprodução, tais como *Colostethus stepheni*, *Adenomera andreae*, *Eleutherodactylus* spp. e *Synapturanus* spp. Oito espécies foram raras nas amostragens, sendo registradas entre uma e cinco parcelas (*Epipedobates femoralis*, *Hypsiboas geographicus*, *H. lanciformis*, *Phyllomedusa bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna*, *Leptodactylus mystaceus* e *Lithodytes lineatus*) e, provavelmente, a presença dessas espécies está restrita a alguns sítios reprodutivos dentro da floresta e a raridade nas amostragens pode ser reflexo da detecção diferencial dessas espécies no ambiente. Houve variação temporal na abundância das espécies ao longo das estações chuvosas, onde o maior número de indivíduos foi encontrado no início da estação chuvosa e um maior número de espécies no meio da estação chuvosa. As variações no número de espécies ao longo dos períodos estudados ocorreram principalmente devido ao registro das espécies pouco comuns, com ambientes de reprodução específicos.

A maioria das espécies apresentou relação com as variáveis topográficas e edáficas. A abundância da maioria das espécies com reprodução terrestre foi influenciada pela textura do solo (representada pela proporção de argila do solo) e pela inclinação. Entretanto, muitas dessas espécies foram distribuídas ao longo de todo o gradiente de textura do solo. Da mesma forma, muitas espécies que utilizam ambientes aquáticos (poças temporárias, riachos e microambientes arborícolas) também responderam a variações na textura do solo. A abundância da maior parte das espécies que reproduzem em ambientes aquáticos foi baixa e

refletiu a distribuição das parcelas próximas a riachos. Nesta área de 64 km² com sítios de amostragem distribuídos de forma uniforme, sítios próximos a riachos representam 25 % do total de 72 parcelas. Isto indica que estas espécies utilizam as margens dos riachos como corredores de dispersão, reduzindo a chance de encontro destas em áreas distantes dos corpos d'água.

A textura do solo possivelmente não é o fator causal que produz a variação na abundância e ocorrência das espécies. Em locais mais baixos e arenosos, próximos aos riachos, existe uma menor concentração de argila, o que indica que as espécies foram encontradas principalmente nas áreas próximas aos riachos e poças temporárias.

A abundância de grande parte das espécies não foi influenciada pelas bacias de drenagem, indicando que estas bacias não são barreiras para a distribuição. No entanto, houve efeito da bacia de drenagem na distribuição de três espécies que foram restritas a uma das bacias (*Atelopus spumarius* – bacia Leste; *L. rhodomystax* e *Colostethus* sp. – bacia Oeste) e na abundância de *Cochranella oyampiensis*. Estas diferenças podem estar relacionadas com a sobrevivência dos girinos devido predação por peixes (Hero et al., 1998) ou pela diferença nas características físico-químicas da água (Mendonça et al., 2005). A composição de espécies de peixes foi diferente entre as bacias de drenagem (Mendonça et al., 2005).

Este estudo mostrou que fatores topográficos e edáficos são bons preditores da distribuição de muitas espécies de anuros e, portanto, o uso desse tipo de informação é apropriado para identificar áreas com altos valores de conservação na Amazônia Central.

LITERATURA CITADA

- Allmon, W.D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7:503-522.
- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. *Oecologia*, 71:583-592.
- Azevedo-Ramos, C.; Galatti, U. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biological Conservation*, 103:103-111.
- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, UK. 1068pp.
- Bellingham, P.J.; Tanner, E.V.J. 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica*, 32(3):378-384.
- Belbin, L. 1992. *PATN: Pattern Analysis Package*. CSIRO, Canberra, Austrália. 235pp.
- Castilho, C.V. 2004. *Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 72pp.
- Carey, C.; Alexander, M.A. 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distribution*, 9:111-121.
- Catling, P.C.; Burt, R.J. 1995. Studies of the ground-dwelling mammals of eucalypt forests in south-eastern New South Wales: the effect of environmental variables on distribution and abundance. *Wildlife Research*, 22:669-685.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43:234-241.
- Clark, D.B.; Palmer, M.W.; Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8):2662-2675.

- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 7.5. <purl.oclc.org/estimates>.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93:863-878.
- Crump, M.L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 3:1-62.
- Crump, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 61: 1-68.
- Crump, M.L.; Scott Jr, N.J. 1994. Visual encounter surveys. In: W.R. Heyer; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayek, L.-A.C.; Foster, M.S. (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. p. 84-92.
- Doan, T.M.; 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 Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publication of The University of Kansas Museum of Natural History*, 65:1-352.
- Duellman, W.E. 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology*, 29(1):13-21.
- Duellman, W.E.; Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. 670pp.

- Duellman, W.E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America. *In*: W.E. Duellman (ed.). *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. p. 255-328.
- Embrapa. 1997. *Manual de métodos de análises de solo*. 2ª edição. Rio de Janeiro. 212pp.
- Embrapa Solos. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília. 270pp.
- Emmons, L.H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16(3):210-222.
- Fauth, J.E.; Crother, B.I.; Slowinski, J.B. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*, 21(2): 178-185.
- Galatti, U. 1992. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a central Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology*, 26(1):23-31.
- Gascon, C. 1991. Population- and community-level analyses of species occurrences of central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology*, 72(5):1731-1746.
- Gascon, C. 1992. Aquatic predators and tadpole prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. *Ecology*, 73(3):971-980.
- Gascon, C. 1996. Amphibian litter fauna and river barriers in flooded and non-flooded Amazonian rain forest. *Biotropica*, 28(1):136-140.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, London, UK. 205pp.
- Gaston, K.J.; Blackburn, T.M.; Lawton, J.H. 1997. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66(4):579-601.
- 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, Campinas, São Paulo. 121pp.

- Giaretta, A.A.; Facure, K.G.; Sawaya, R.J.; Meyer, J.H. de M.; 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.; Sawaya, R.J.; Machado, G.; Araújo, M.S.; Facure, K.G.; Medeiros, H.F.; Nunes, R. 1997. Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14(2):341-346.
- Gotelli, N.J.; Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379-391.
- Gottsberger, B.; Gruber, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology*, 20:271-280.
- Guillaumet, J.; Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica*, 12(4):61-77.
- Guimarães, F.W.S. 2004. *Distribuição de espécies da herpetofauna de liteira na Amazônia central: influência de fatores ambientais em uma meso-escala espacial*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas do Amazonas/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 57pp.
- Haddad, C.F.B.; Prado, C.P.A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*, 55(3):207-217.
- Hadden, S.A.; Westbrooke, M.E. 1996. Habitat relationships of the herpetofauna of remnant Buloke Woodlands of Wimmera Plains, Victoria. *Wildlife Research*, 23:363-372.
- Heatwole, H.; Sexton, O.J. 1966. Herpetofaunal comparisons between two climatic zones in Panama. *The American Midland Naturalist*, 75(1): 45-60.
- 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. 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. *Amazoniana*, 11(2):201-262.
- Hero, J.-M.; Gascon, C.; Magnusson, W.E. 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. *Australian Journal of Ecology*, 23:474-482.
- Hero, J.-M.; Magnusson, W.E.; Rocha, C.F.D.; Catterall, C. P. 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. *Biotropica*, 33(1):131-141.
- Heyer, W.R.; Berven, K.A. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology*, 54(3):642-645.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: Hanke, W. (Ed.). *Biology and Physiology of the Amphibians*. G. Fischer Verlag, Stuttgart and New York. p. 41-60.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA. 375pp.
- Inger, R.F. 1980. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of southeast Asia and central America. *The American Naturalist*, 115(6):761-770.
- Inger, R.F.; Colwell, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs*, 47:229-253.
- Juncá, F.A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. *Herpetologica*, 54(3):377-397.
- Jungfer, K.H.; Schiesari, L.C. 1995. Description of a Central Amazonian and Guianan treefrog, genus *Osteocephalus* (Anura, Hylidae), with oophagus tadpoles. *Alytes*, 13(1):1-13.

- Kahn, F.; Castro, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17(3):210-216.
- Kinupp, V.F.; Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4):363-374.
- Kokubum, M.N.C.; Giaretta, A.A. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) with endotrophic tadpoles: systematic implications. *Journal of Natural History*, 39(20):1745-1758.
- Lamar, W.W.; Wild, E.R. 1995. Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae) with a description of the tadpole. *Herpetological Natural History*, 3(2):135-142.
- Lescure, J.-P.; Boulet, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, 17(2):155-164.
- 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.
- Lima, A.P.; Magnusson, W.E.; Menin, M.; Erdtmann, L.K.; Rodrigues, D.J.; Keller, C.; Hödl, W. 2005. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central = Guide to the frogs to Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia. Atemma, Manaus. 168p. (No Prelo).
- Lloyd, M.; Inger, R.F.; King, F.W. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a Bornean rain forest. *The American Naturalist*, 102(928):497-515.
- Luizão, F.J.; Schubart, H.O.R. 1986. Produção e decomposição de liteira em floresta de terra firme da Amazônia central. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 1:575-600.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10:592-600.

- Lynch, J.D.; Duellman, W.E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in Western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *The University of Kansas Natural History Museum, Special Publication*, 23:1-236.
- Magnusson, W.E.; Hero, J.-M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86:310-318.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.C.; Luizão, F.; Costa, F.R.C.; Castilho, C.V.; Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry pra inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, 5(2). <<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-of-view+bn01005022005>>.
- Marques Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G; Santos, H.M.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke – Manaus – AM. IV. Precipitação. *Acta Amazônica*, 11:759-768.
- Mendonça, F.P.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005(4):750-763.
- Menin, M.; Rossa-Feres, D.C.; Giaretta, A.A. 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(1):61-72.
- Moreira, G.; 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.
- Nelson, C.E.; Lescure, J. 1975. The taxonomy and distribution of *Myersiella* and *Synapturanus* (Anura: Microhylidae). *Herpetologica*, 31(4): 389-397.
- Oliver, I.; Beattie, A.J.; York, A. 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrate, and invertebrate assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conservation Biology*, 12(4):822-835.

- Ovaska, K. 1992. Short- and long-term movements of the frog *Eleutherodactylus johstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Copeia*, 1992:569-573.
- Pearman, P.B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*, 11(5):1211-1225.
- Pierce, B.A. 1985. Acid tolerance in amphibians. *BioScience*, 35(4):239-243.
- Prado, C.P.A.; Uetanabaro, M.; Haddad, C.F.B. 2002. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization towards terrestriality in the genus. *Copeia*, 2002(4):1128-1133.
- Pyburn, W.F. 1975. A new species of microhylid frog of the genus *Synapturanus* from southeastern Colombia. *Herpetologica*, 31(4): 439-443.
- Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L. 1999. *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 800pp.
- Rocha, C.F.D.; Van Sluys, M.; Alves, M.A.S.; Bergallo, H.G.; Vrcibradic, D. 2001. Estimates of forest floor litter frog communities: a comparison of two methods. *Austral Ecology*, 26:14-21.
- Rodriguez, L.O. 1992. Structure et organization du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 47:151-197.
- Rosenberg, G.H. 1990. Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian river islands in northeastern Peru. *The Condor*, 92:427-443.
- Rossa-Feres, D.C.; Jim, J. 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia*, 54(2):323-334.

- Scott Jr., N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica*, 8(1):41-58.
- Scott Jr., N.J. 1982. The herpetofauna of forest litter plots from Cameron, Africa. In: Scott Jr., N.J. (Ed.). *Herpetological Communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League*. United States Department of the Interior, Washington, USA. p. 145-150.
- Schiesari, L.; Gordo, M.; Hödl, W. 2003. Treeholes as calling, breeding, and developmental sites for the amazonian canopy frog, *Phrynohyas resinificatrix* (Hylidae). *Copeia*, 2003(2):263-272.
- Stebbins, R.C.; Cohen, N.W. 1995. *A natural history of Amphibians*. Princeton University Press, Princeton, USA. 316pp.
- Stoddard, M.A.; Hayes, J.P. 2005. The influence of forest management on headwater stream amphibians at multiple spatial scales. *Ecological Applications*, 15(3):811-823.
- Tocher, M.D. 1998. Diferenças na composição de espécies de sapos entre três tipos de floresta e campo de pastagem na Amazônia central. In: Gascon, C.; Montinho, P. (Eds.). *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. p. 219-232.
- Tocher, M.D.; Gascon, C.; Zimmerman, B.L. 1997. Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten-year study. In: Laurence; W.F.; Bierregaard, R.O. (Eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA. p. 124-137.
- Tocher, M.D.; Gascon, C.; Meyer, J. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. In: Bierregaard Jr, R.O.; Lovejoy, T.E.; Mesquita, R.C.G. *Lessons from Amazonia: the ecology and*

- conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, Connecticut, USA. p. 235-247.
- Toft, C.A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and dryer sites. *Oecologia (Berlin)*, 47:34-38.
- Tuomisto, H.; Ruokolianen, K.; Aguilar, M.; Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 91:743-756.
- Vasconcelos, H.L.; Macedo, A.C.C.; Vilhena, J.M.S. 2003. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2):115-124.
- Vonesh, J.R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*, 33(3):502-510.
- Watling, J.I.; Donnelly, M.A. 2002. Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf litter frogs in a central America rainforest. *Journal of Zoology*, 258:269-276.
- Webb, E.L.; Stanfield, B.J.; Jensen, M.L. 1999. Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. *Journal of Biogeography*, 26:887-897.
- Wilkinson, L. 1990. *SYSTAT: The System for Statistics*. SPSS Inc, Chicago, USA.
- Williams, S.E.; Hero, J.-M. 1998. Rainforest frogs of the Australian wet tropics: guild classification and the ecological similarity of declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265:597-602.
- Williams, S.E.; Hero, J.-M. 2001. Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation*, 98:1-10.
- Woinarski, J.C.Z.; Fisher, A.; Milne, D. 1999. Distribution patterns of vertebrates in relation to an extensive rainfall gradient and variation in soil texture in the tropical savannas of the Northern Territory, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 15:381-398.

- Wyman, R.L.; Hawksley-Lescault, D.S. 1987. Soil acidity affects distribution, behavior, and physiology of the salamander *Plethodon cinereus*. *Ecology*, 68(6):1819-1827.
- 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.
- Zimmerman, B.L. 1991. *Distribution and abundance of frogs in a Central Amazonian forest*. Tese de Doutorado, The Florida State University, Tallahassee, USA. 296pp.
- Zimmerman, B.L. 1994. Audio Strip Transects. In: Heyer, W.R.; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayek, L.-A.C.; Foster, M.S. (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. p. 92-97.
- Zimmerman, B.L.; 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.; Bogart, J.P. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta Amazonica*, 14(3-4):473-519.
- Zimmerman, B.L.; Bogart, J.P. 1988. Ecology and calls of four species of Amazonian forest frogs. *Journal of Herpetology*, 22(1):97-108.
- Zimmerman, B.L.; Rodrigues, M.T. 1990. Frogs, snakes, and lizards or the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. In: Gentry, A.H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press, New Haven, USA. p. 426-454.
- Zimmerman, B.L. & Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of Biogeography*, 23:27-46.

APÊNDICE 1: Lista de espécies da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus. *= espécies encontradas predominantemente em áreas abertas.

Família/Espécie	Família/Espécie
Bufonidae	Leptodactylidae
<i>Atelopus spumarius</i>	<i>Adenomera andreae</i>
<i>Bufo granulosus</i> *	<i>Adenomera hylaedactyla</i> *
<i>Bufo marinus</i>	<i>Ceratophrys cornuta</i>
<i>Bufo proboscideus</i>	<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	<i>Eleutherodactylus ockendeni</i>
Centrolenidae	<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i>
<i>Cochranella oyampiensis</i>	<i>Leptodactylus fuscus</i> *
Dendrobatidae	<i>Leptodactylus knudseni</i>
<i>Colostethus stepheni</i>	<i>Leptodactylus longirostris</i> *
<i>Colostethus</i> sp.	<i>Leptodactylus mystaceus</i>
<i>Epipedobates femoralis</i>	<i>Leptodactylus pentadactylus</i>
Hylidae	<i>Leptodactylus petersii</i>
<i>Dendropsophus</i> cf. <i>brevifrons</i>	<i>Leptodactylus rhodomystax</i>
<i>Dendropsophus minutus</i> *	<i>Leptodactylus riveroi</i>
<i>Hypsiboas boans</i>	<i>Leptodactylus stenodema</i>
<i>Hypsiboas geographicus</i>	<i>Lithodytes lineatus</i>
<i>Hypsiboas granosus</i>	Microhylidae
<i>Hypsiboas lanciformis</i> *	<i>Chiasmocleis hudsoni</i>
<i>Osteocephalus buckleyi</i>	<i>Chiasmocleis shudikarensis</i>
<i>Osteocephalus oophagus</i>	<i>Ctenophryne geayi</i>
<i>Osteocephalus taurinus</i>	<i>Elachistocleis bicolor</i> *
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i>
<i>Phyllomedusa tarsius</i>	<i>Synapturanus salseri</i>
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	Pipidae
<i>Phyllomedusa vaillanti</i>	<i>Pipa arrabali</i>
<i>Scinax boesemani</i> *	<i>Pipa pipa</i>
<i>Scinax garbei</i> *	
<i>Scinax ruber</i> *	
<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	

Apêndice 2: Abundância média de cada espécie com reprodução terrestre nas 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. Para as espécies *C. stepheni* e *A. andreae* a média foi baseada em três amostragens diurnas. Para as demais espécies, a média foi baseada em cinco amostragens noturnas.

Código da Parcela	Cs	Aa	Ef	Eo	Ez	Lp	Ls	Sm	Ss
LO1T0	1,3	11,3	25,8	0,2	2,8	1,4	0	1	3,4
LO1T1000	3,3	17,7	21,2	0	4	0	0	0,4	7,6
LO1T2000	9,0	30,7	26,4	0,2	12	0	0	0,2	2,4
LO1T3000	6,7	25,3	20,6	0	0,2	0	0	0	0
LO1T4000	6,0	13,0	22	0	0,4	0	0	0,4	3,6
LO1T5500	1,3	9,3	23,6	0	5,8	0	0	0,4	3,8
LO1T6500	3,0	13,7	15,6	0,2	8,2	0	0	3,4	5,4
LO1T7500	3,7	8,0	14	0,8	12,2	0	0	0,8	1,2
LO2T0	7,7	11,7	13,2	0,4	5,4	0	0	0,2	4
LO2T1000	2,7	9,3	25,8	0,2	3,4	0	0	0,2	4,6
LO2T2000	12,3	16,7	14,6	1,8	14,8	0,2	0	5,4	14,2
LO2T3000	3,0	15,7	11,4	0	1	0	0	0	0,2
LO2T4500	1,3	9,7	22,4	0,8	6,8	0	0	7	8,4
LO2T5500	4,3	5,7	15	0	5,4	0	0	0	2,2
LO2T6500	5,0	10,3	25	0,2	11,8	0	0,2	20,6	9,6
LO2T7500	10,0	11,0	17	0,2	12,4	0	0	6,8	8
LO3T500	2,7	5,0	29,2	0,4	3,4	0	0	0	1,6
LO3T1500	8,0	17,3	11	0,6	0,4	0	0	0	0,8
LO3T2500	13,0	8,0	9,2	0,2	2,2	0	0	0	1,4
LO3T3500	13,7	14,3	9,4	0	3,4	0,2	0	0	0,8
LO3T4500	3,0	12,3	16,6	0	1,4	0	0,2	0	0
LO3T5500	3,3	3,3	23,8	0,4	4,4	0	0	1,4	7,4
LO3T6500	13,0	16,0	10	0,4	3,8	0,2	0	0,4	1,2
LO3T7500	11,0	16,0	12,4	1,4	1,6	0	0,2	0	0,4
LO4T500	10,0	14,0	22,6	1	5,2	0	0	0	6,4
LO4T1500	12,3	13,3	12,4	0	3,8	0	0	0	1,2
LO4T2500	6,3	25,0	22,2	0,2	1,2	0,2	0,2	0	7,6
LO4T3500	7,7	17,7	20	0	0,6	0,2	0	0	2,6
LO4T4500	5,0	23,3	25,2	1	4,2	0,4	0,2	0	6,4
LO4T5500	7,0	16,7	12	0,2	2,8	0	0,2	0	1,4
LO4T6500	3,7	8,3	19,8	1,2	3,4	0	0	0,8	5,6
LO4T7500	4,7	18,3	16	0,4	3,8	0	0,2	0,2	0,8
LO5T500	14,7	13,0	4	0,6	8,4	0,2	0	0	25,2
LO5T1500	4,0	26,3	17,6	0	3,8	0,2	0	0	5,4
LO5T2500	4,3	31,3	14,6	0	1,2	0	0,2	0	0,2
LO5T3500	4,3	22,3	19,8	0	2,2	0	0,2	0	2,2
LO5T4500	3,7	19,3	22,2	0,2	1,8	0,2	0	0,4	0
LO5T5500	9,0	22,7	12	0	2,6	0,4	0	0,4	0,8
LO5T6500	5,7	18,3	13,6	0,4	0,8	0	0,6	0	0,6
LO5T7500	6,0	20,7	17,4	0,4	4,8	0,6	0,2	0	3
LO6T500	1,0	28,7	34,6	0,2	1,4	0,2	0	0	0,8
LO6T1500	10,3	25,0	13	0	0,4	0,8	0	0,4	0,4
LO6T2500	8,7	28,0	4,8	0	1,2	0,6	0	0,2	5,2
LO6T3500	3,3	16,7	23,2	0,4	1,4	0	0	0,2	1,2
LO6T4500	13,0	33,7	25	0,4	3,4	0	0	2,8	14,8
LO6T5500	2,0	10,0	18,4	0,6	11	0,2	0	13	11,8

Apêndice 2: Continuação

Código da Parcela	Cs	Aa	Ef	Eo	Ez	Lp	Ls	Sm	Ss
LO6T6500	5,3	16,3	16,8	0	3,4	0,4	0	0	0
LO6T7500	0,7	16,0	19,8	0,6	17,2	0	0,4	0,2	0
LO7T500	2,7	21,0	23,6	0	1,4	0,2	0	0	1,2
LO7T1500	1,0	14,0	20,6	0,4	0,2	0	0	0	0,2
LO7T2500	1,7	11,7	18,2	0	0,6	0	0	0,2	0
LO7T3500	2,3	16,7	31	0	1,2	0	0,2	0,2	0
LO7T4500	5,3	16,7	20,8	0,2	4,8	0	0,6	22,2	0
LO7T5500	4,0	15,0	17	0	3,8	0	0	17	0
LO7T6500	7,0	13,7	15,2	0,2	0,6	0	0,2	0,2	0
LO7T7500	5,0	7,0	28,2	0,6	8,6	0,6	0	2,2	1,6
LO8T500	5,7	30,0	16,8	1,2	14,4	0	0	24,2	0
LO8T1500	20,0	56,0	6,4	1,2	8	1	0	22,8	0
LO8T2500	5,7	25,0	17,8	0	13,2	0	0	14,8	0
LO8T3500	11,3	26,7	17,6	0,8	17,2	0,2	0	18,6	0
LO8T4500	2,7	22,0	25,4	0	4	0	0,6	0,2	0
LO8T5500	7,3	37,3	22	0	2,4	0,4	0	0,4	0
LO8T6500	10,7	20,3	11,6	0,4	7	0,2	0	1,2	0
LO8T7500	9,0	23,0	22	0	2,4	0	0	0	0
LO9T500	5,3	26,7	24	0	5	0	0,4	10,4	0,2
LO9T1500	2,7	22,7	23,8	0	1	0,2	0,4	7,2	0
LO9T2500	9,3	24,0	18,4	0	2	0	0	10,6	0
LO9T3500	15,7	23,0	8	0,2	2,2	1,8	0	44,2	0,2
LO9T4500	2,7	22,7	31,6	0	7,6	0,2	0,8	14,2	0
LO9T5500	6,7	16,0	19	0,2	11,2	0,4	0	12,2	0
LO9T6500	2,0	16,3	20,2	0	1,4	0,6	0,2	0	0
LO9T7500	4,0	16,7	20,2	0	1,4	0	0,6	1,6	0

Cs = *Colostethus stepheni*

Aa = *Adenomera andreae*

Ef = *Eleutherodactylus fenestratus*

Eo = *Eleutherodactylus ockendeni*

Ez = *Eleutherodactylus zimmermanae*

Lp = *Leptodactylus pentadactylus*

Ls = *Leptodactylus stenodema*

Sm = *Synapturanus mirandaribeiroi*

Ss = *Synapturanus salseri*

Apêndice 3: Abundância média de cada espécie com reprodução aquática nas 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. Para as espécies *D. minutus*, *Colostethus* sp. e *E. femoralis* a média foi baseada em três amostragens diurnas. Para as demais espécies, a média foi baseada em cinco amostragens noturnas.

Código da Parcela	As	Bm	Bp	Dm	Co	Csp	Efe	Hge	Hg	HI	Oo	Ot	Pb	Pta	Pto	Tr	Lk	Lm	Lr	LI
LO1T0	0	0	0,2	0,3	0	0	0	0	0,6	0	8,6	0,4	0	0	0	0,2	0,4	0	0,4	0
LO1T1000	0	0	3,8	0	0	0	0	0	0	0	11,2	0	0,2	0	0,2	0	0,8	0	0	0
LO1T2000	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	14,2	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO1T3000	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	9	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO1T4000	0	0,2	0,4	0	0	0	0	0	0	0	8,2	0	0	0	0	0,4	0,8	0	0	0
LO1T5500	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO1T6500	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,2	0,4	0,2	0	0	0,2	0	0	0	0
LO1T7500	0	0	16,8	0	0	0	0	0	0	0	13,2	0,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0
LO2T0	0	0	1,4	0,7	1,6	0,3	0	0,2	1,4	0	8,8	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0
LO2T1000	0	0,4	1,6	0	0	0	0	0	0	0	6,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LO2T2000	0	0	5	2,7	0	1,0	0	0	1,2	0	8,2	1,4	0	0	0	0	0	0	0	0
LO2T3000	0	0	3,6	2,0	0,4	0	0	0	1,6	0	9	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
LO2T4500	0	0	0,6	0,7	0	4,0	0	0	0	0	9,4	1	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0
LO2T5500	0	0,2	1,4	0	0	0	0	0	0	0	6,2	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0
LO2T6500	0	0	1,4	0	0,6	0	0	0	0	0	13,2	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
LO2T7500	0,4	0	4,4	0	0	0	0	0	0	0	9,6	0	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0
LO3T500	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	10,2	0,4	0	0	0	0,4	0	0	0	0
LO3T1500	0	0	0,8	0	0	0,3	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0
LO3T2500	0	0	0,2	2,0	0	1,0	0	0	0,2	0	10,6	0,4	0	0	0	0	0	0	0,2	0
LO3T3500	0	0	0	0,3	3,8	0,3	0	0	0,8	0	9,8	0,4	0	0	0	0,6	0,2	0	0	0
LO3T4500	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	8,4	0	0	0	0	0,2	0,6	0	0	0
LO3T5500	0	0,2	1,6	0	0	0	0	0	0	0	7,8	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO3T6500	0,4	0	0,6	0	0	0	0	0	1,6	0	6,6	0,6	0	0	0,4	0	0,2	0	0	0
LO3T7500	0,8	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0,2	6,8	0,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0
LO4T500	0	0	0,6	0,7	0	1,7	0	0,2	0	0	11,2	0,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0
LO4T1500	0	0	0,2	1,7	1	2,0	0	0	1,6	0	9,6	1	0	0	0	1	0	0	0,2	0
LO4T2500	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	9,8	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO4T3500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11,8	0	0	0	0	0	0,2	0	0,4	0
LO4T4500	0	0	1,4	0	0	0	0	0	0	0	7,8	0,6	0	0	0	0	1	0	0	0

Apêndice 3: Continuação

Código da Parcela	As	Bm	Bp	Dm	Co	Csp	Efe	Hge	Hg	HI	Oo	Ot	Pb	Pta	Pto	Tr	Lk	Lm	Lr	Ll
LO4T5500	0	0	2,4	0	0	0	0,3	0	0	0	7	0	0	0	0	0,2	0,6	0	0	0
LO4T6500	0	0,2	0,6	0	0	0	0	0	0	0	8,4	0,6	0	0	0	0,2	0,4	0,2	0	0
LO4T7500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LO5T500	0	0,2	0	1,0	4	0,3	0	0	1,2	0	9,2	0,6	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0
LO5T1500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
LO5T2500	0	0	0	1,0	0	1,0	0	0	0	0	12,6	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0
LO5T3500	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0,6	0	0,4	0
LO5T4500	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	10,6	0	0	0	0	0,2	0,4	0	0	0
LO5T5500	0,2	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	7,2	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
LO5T6500	0	0,2	0,4	0	0	0	0	0	0	0	6,4	0,2	0	0	0	0	0,4	0	0	0
LO5T7500	0,4	0	0,2	0,3	2,2	0	0	0	0,6	0	10	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
LO6T500	0	0	0,8	0,3	0	0	0	0	2,2	0	6,2	0,4	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO6T1500	0	0	0	9,7	1,4	0	0	0	1,4	0	9,4	0,2	0	0	0	0	0,4	0	0	0
LO6T2500	0	0	0	0,3	0,6	0,3	0	0	0,8	0	9,4	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0
LO6T3500	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	8,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LO6T4500	0,4	0,4	0,6	0	0	0	0	0	0	0	13,6	0,4	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO6T5500	0,4	0	1,2	0	0	0	0	0	0	0	8,8	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0
LO6T6500	0,4	0	0	0,3	0,6	0	0	0	2	0	4,2	0,8	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0
LO6T7500	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	10,4	0,4	0	0,2	0	0	0,2	0	0	0
LO7T500	0	0	0,6	2,7	0	0	0	0	0,2	0	6,4	0,2	0	0	0	0	0,6	0	0	0
LO7T1500	0	0	0,2	0	0	0	0,3	0	0	0	6	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO7T2500	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	7,8	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO7T3500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,6	0,2	0	0	0	0	0,6	0	0	0
LO7T4500	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	13,8	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0
LO7T5500	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	9,6	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO7T6500	0,2	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	9	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO7T7500	0	0	5	0	0	0	0	0	2,6	0	15,8	0	0	0	0	0	0,2	0,4	0	0
LO8T500	0	0,4	0,2	0	5,8	0,3	0	0,2	0,2	0	7,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LO8T1500	0	0	0,2	0,7	2,4	0,3	0	0,2	1,2	0	5,4	0,4	0	0	0	0	0,2	0	0	0,4
LO8T2500	0	0	2	0,3	0	0	0	0	0	0	7,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Apêndice 3: Continuação

Código da Parcela	As	Bm	Bp	Dm	Co	Csp	Efe	Hge	Hg	Hl	Oo	Ot	Pb	Pta	Pto	Tr	Lk	Lm	Lr	Ll
LO8T3500	0	0	0	2,7	0	0,7	0	0,4	1,6	0	12	0,6	0	0	0	0,2	0,2	0	0,2	0
LO8T4500	0	0	0,4	0,0	0	0	0	0	0	0	8,4	0,4	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0
LO8T5500	0	0,4	0	0,0	0	0	0	0	0	0	6,2	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO8T6500	0,4	0	0	6,7	0	0	0	0	3,6	0	10,2	1	0	0	0,2	0	0	0	0	0
LO8T7500	0	0	0,2	0,0	0	0	0	0	0	0	10,2	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0
LO9T500	0	0	0	0,3	0	7	0	0	0,2	0	4,2	0,4	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO9T1500	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0	0	5,2	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO9T2500	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0
LO9T3500	0	0	0	5,3	5,4	0	0	0	0	0,2	10	1,6	0	0	0	0	1	0	0,6	0
LO9T4500	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0	0	10,8	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0
LO9T5500	0	0	0,2	1,3	0	0	0	0	0	0	6,8	0,2	0	0	0	0	0,2	0	0	0
LO9T6500	0	0,2	0,2	0,0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0
LO9T7500	0	0	0,2	0,0	0	0	0	0	0	0	8,4	0,2	0	0	0	0	0,2	0,2	0	0

As = <i>Atelopus spumarius</i>	Oo = <i>Osteocephalus oophagus</i>
Bm = <i>Bufo marinus</i>	Ot = <i>Osteocephalus taurinus</i>
Bp = <i>Bufo proboscideus</i>	Pb = <i>Phyllomedusa bicolor</i>
Dm = <i>Dendrophryniscus minutus</i>	Pta = <i>Phyllomedusa tarsius</i>
Co = <i>Cochranella oyampiensis</i>	Pto = <i>Phyllomedusa tomopterna</i>
Csp = <i>Colostethus sp.</i>	Tr = <i>Trachycephalus resinifictrix</i>
Efe = <i>Epipedobates femoralis</i>	Lk = <i>Leptodactylus knudseni</i>
Hge = <i>Hypsiboas geographicus</i>	Lm = <i>Leptodactylus mystaceus</i>
Hg = <i>Hypsiboas granosus</i>	Lr = <i>Leptodactylus rhodomystax</i>
Hl = <i>Hypsiboas lanciformis</i>	Ll = <i>Lithodytes lineatus</i>

