

**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 km<sup>2</sup> 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 km<sup>2</sup> 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 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme na Amazônia Central / Marcelo Menin. – 2005.

103 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 km<sup>2</sup> 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 e MSc. Viviane Layme, 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.

Aos Drs. Albertina Lima, Claudia Keller, Walter Hödl, Célio F. B. Haddad, Carlos F. D. Rocha, Miguel T. Rodrigues e Jean-Marc Hero pelas sugestões e avaliação da Tese.

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; Drs. 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 e das duas primeiras amostragens diurnas.

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 Andressa 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
<b>RESUMO</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>3</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>5</b>
<b>ÁREA DE ESTUDO</b>	<b>10</b>
<b>Capítulo 1: Variação temporal na abundância e no número de espécies de anuros em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.</b>	<b>13</b>
<b>1. Introdução</b>	<b>13</b>
<b>2. Material e Métodos</b>	<b>15</b>
2.1. Desenho Amostral	15
2.2. Métodos de coleta de dados	17
<b>3. Resultados</b>	<b>19</b>
3.1. Composição de espécies, modos 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
<b>4. Discussão</b>	<b>36</b>
4.1. Composição de espécies, modos reprodutivos e período de atividade	36
4.2. Variação temporal na composição e abundância das espécies	40
<b>Capítulo 2: Efeitos topográficos e edáficos sobre a distribuição de anuros com reprodução terrestre na Amazônia Central: padrões em uma meso-escala espacial.</b>	<b>45</b>
<b>1. Introdução</b>	<b>45</b>
<b>2. Material e Métodos</b>	<b>47</b>
2.1. Desenho amostral e métodos de coleta de dados	47
2.2. Variáveis ambientais	47
2.3. Análise dos dados	49
<b>3. Resultados</b>	<b>50</b>
3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e a abundância das espécies	51
3.2. Auto-correlação espacial	52

3.3. Efeito das variáveis ambientais sobre o número e a abundância das espécies	53
3.4. Efeitos das variáveis ambientais sobre a ocorrência das espécies	58
<b>4. Discussão</b>	<b>60</b>
<b>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.</b>	<b>66</b>
<b>1. Introdução</b>	<b>66</b>
<b>2. Material e Métodos</b>	<b>68</b>
2.1. Desenho amostral, métodos de coleta de dados e variáveis ambientais	68
2.2. Análise dos dados	69
<b>3. Resultados</b>	<b>70</b>
3.1. Efeito das bacias de drenagem sobre o número e a abundância das espécies	71
3.2. Efeito das variáveis ambientais sobre o número e a abundância das espécies	72
3.3. Efeito das variáveis ambientais sobre a presença das espécies	75
<b>4. Discussão</b>	<b>78</b>
<b>CONCLUSÕES GERAIS</b>	<b>84</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>86</b>
APÊNDICE 1	98
APÊNDICE 2	99
APÊNDICE 3	101

## LISTA DE FIGURAS

### ÁREA DE ESTUDO.

**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>>).

11

**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, Manaus, Amazonas. \* = dados perdidos.

12

### CAPÍTULO 1: Variação temporal na abundância e no número de espécies de anuros em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

**Figura 1.1:** Mapa topográfico e hidrográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke em Manaus, Amazonas, com a disposição do sistema de trilhas e das parcelas permanentes (círculos vermelhos).

16

**Figura 1.2:** Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem diurna realizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Não foram consideradas as espécies noturnas amostradas ocasionalmente. A amostragem no período de novembro-dezembro/2002 correspondeu ao início da estação chuvosa, enquanto as amostragens fevereiro-abril/2003 e janeiro-fevereiro/2004 corresponderam ao meio das estações chuvosas.

26

**Figura 1.3:** Variação percentual na abundância das espécies diurnas de liteira ao longo das estações chuvosas em amostragens realizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. A amostragem ‘início 2002’ correspondeu ao período de novembro-dezembro/2002; a amostragem ‘meio 2003’ correspondeu ao período fevereiro-abril/2003 e a amostragem ‘meio 2004’ correspondeu ao período janeiro-fevereiro/2004. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 1.2.

28

**Figura 1.4:** Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos (B) para cada amostragem noturna realizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. As amostragens nos períodos novembro-dezembro/2002 e novembro-dezembro/2003 corresponderam ao início da estação chuvosa; a amostragem realizada em fevereiro-março/2004 correspondeu ao meio da estação chuvosa; a amostragem realizada em março-maio/2003 correspondeu do meio ao final da estação chuvosa e a amostragem de abril-maio/2004 correspondeu ao final da estação chuvosa.

29

**Figura 1.5:** Número acumulado de adultos e jovens de anuros em cada período de amostragem visual noturna, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus. As

32



amostragens ‘início 2002’ e ‘2003’ corresponderam aos períodos de novembro-dezembro/2002 e 2003; a amostragem ‘meio 2004’ correspondeu ao período fevereiro-março/2004; a amostragem ‘meio/final 2003’ correspondeu ao período março-maio/2003 e a amostragem ‘final 2004’ correspondeu ao período abril-maio/2004.

**Figura 1.6:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas arborícolas e de liteira, que se reproduzem em poças temporárias e charcos nas margens de riachos (Modos reprodutivos 1, 3 e 5). Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 1.2. 33

**Figura 1.7:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas arborícolas que desovaram na vegetação acima de riachos ou em sítios aquáticos arborícolas (Modos reprodutivos 4 e 6). Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 1.2. 34

**Figura 1.8:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas de liteira que se reproduzem em ambiente terrestre (Modos reprodutivos 9, 11, 12 e 13). Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 1.2. 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 2.1:** Abundância média de *Adenomera andreae* por bacia de drenagem na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O ponto cheio representa a parcela com a maior abundância média para a espécie. 52

**Figura 2.2:** Relação entre o número de espécies de anuros com reprodução terrestre e o número de árvores na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 53

**Figura 2.3:** Distribuição das espécies de anuros com reprodução terrestre ao longo do gradiente de proporção de argila do solo na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 54

**Figura 2.4:** Relações parciais entre a abundância de *Colostethus stepheni* e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 55

**Figura 2.5:** Relação entre a abundância de *Adenomera andreae* e a inclinação do terreno na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 55

**Figura 2.6:** Relações parciais entre a abundância de *Eleutherodactylus fenestratus* e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 56

<b>Figura 2.7:</b> Relação entre a abundância de <i>Eleutherodactylus ockendeni</i> e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	56
<b>Figura 2.8:</b> Relação entre a abundância de <i>Eleutherodactylus zimmermanae</i> e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	57
<b>Figura 2.9:</b> Relação entre a abundância de <i>Synapturanus mirandaribeiroi</i> e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	57
<b>Figura 2.10:</b> Relação entre a abundância de <i>Synapturanus salseri</i> e o pH do solo na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	58
 <b>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.</b>	
<b>Figura 3.1:</b> Relação entre o número de espécies de anuros e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	73
<b>Figura 3.2:</b> Relação entre a abundância de <i>Bufo proboscideus</i> e o número de árvores na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. A estrela representa o <i>outlier</i> .	73
<b>Figura 3.3:</b> Relação entre a abundância de <i>Osteocephalus taurinus</i> e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.	74

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO 1: Variação temporal na abundância e no número de espécies de anuros em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.**

**Tabela 1.1:** Período de realização das amostragens diurnas e noturnas e volume acumulado de chuvas de cada período, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. 17

**Tabela 1.2:** Espécies de anuros estudadas agrupadas por família. Modos reprodutivos: 1 = ovos aquáticos e girinos em ambientes lênticos; 2 = ovos aquáticos e girinos em ambientes lóticos; 3 = ovos aquáticos e girinos em poças ao lado dos riachos; girinos podem entrar nos riachos após inundações; 4 = ovos e girinos na água de axilas de folhas de bromélias ou em buracos em árvores; 5 = ovos em ninhos de espuma e girinos aquáticos; 6 = ovos na vegetação acima de riachos, girinos com desenvolvimento aquático; 7 = ovos na vegetação acima de poças, girinos com desenvolvimento aquático; 8 = ovos sobre a liteira; girinos transportados para poças temporárias pelos parentais; 9 = ovos em ninhos de espuma em cavidades no solo; girinos exotróficos com desenvolvimento nos ninhos; 10 = ovos e girinos endotróficos sobre folhas mortas na liteira; 11 = ovos em ninhos de espuma em cavidades subterrâneas; girinos endotróficos se desenvolvem nos ninhos; 12 = ovos e girinos endotróficos em cavidades subterrâneas; 13 = ovos terrestres com desenvolvimento dentro dos ovos. A Faixa auditiva representa a distância máxima aproximada para audição clara de cada espécie. 20

**Tabela 1.3:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada e número de indivíduos em cada amostragem, obtidos por amostragens diurnas com remoção de liteira na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total corresponde ao número de registro de indivíduos, representado pela soma das três amostragens. \* = espécies noturnas, amostradas ocasionalmente. 23

**Tabela 1.4:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada em amostragens noturnas; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de registro de indivíduos encontrados em todas as amostragens na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total de registro de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. \* = espécies encontradas em todos os períodos de amostragem. 24

**Tabela 1.5:** Número de indivíduos de cada espécie de anuro encontrados em dois métodos de amostragem realizados no período noturno, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. (V= amostragem visual – adultos/jovens; A= amostragem auditiva). \*= espécies diurnas. Períodos de amostragem como na Figura 1.4. 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 2.1:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos 51

encontrados por amostragem na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva.

**Tabela 2.2:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 de erro abaixo do nível de significância. 59

**Tabela 2.3:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a presença/ausência de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 de erro abaixo do nível de significância. 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 3.1:** Número de parcelas em cada bacia de drenagem onde cada espécie de anuro foi registrada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 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 3.2:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 3.3:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a presença/ausência de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 no nível de significância de 5 %. 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 km<sup>2</sup> 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 aquático). 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 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 stephni*, *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 hábitat são importantes preditores das relações de hábitat em uma escala espacial ampla e provavelmente podem interagir influenciando o hábitat 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 km<sup>2</sup> 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 hábitat structure variables are important predictors of hábitat relationships at a large scale and may interact to influence hábitat 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 a abundância das espécies e os mecanismos que geram os padrões observados (Begon et al., 1996). A descrição das relações entre a variabilidade de hábitat e a abundância das espécies, além de fornecer importantes informações ecológicas sobre cada espécie, permite propor estratégias de conservação e de 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 no grau de endemismo entre os anfíbios na América do Sul, sendo que metade das espécies está restrita à regiões com altas altitudes, como os Andes, devido principalmente à 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). As 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 microhábitat 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 hábitat 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 recentes, como distúrbios de origem antrópica (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 microhábitats, permitindo que mais indivíduos e mais espécies coexistam nesses ambientes (Fauth et al., 1989; Van Sluys et al., submetido). 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, onde um maior número de espécies foi encontrado em solos com alto conteúdo de argila (Hadden & Westbrooke, 1996).

As comunidades de anuros neotropicais são compostas por um grande número de espécies que têm uma grande variedade de modos de reprodução (Hödl, 1990). Muitas espécies possuem 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. Os 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 na Mata Atlântica (Giaretta et al., 1997, 1999; Van Sluys et al., submetido). 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; Van Sluys et al., submetido). 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), parte dos 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 estudadas, 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 km<sup>2</sup>, 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 km<sup>2</sup>. Para um melhor entendimento dos padrões de distribuição e de 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

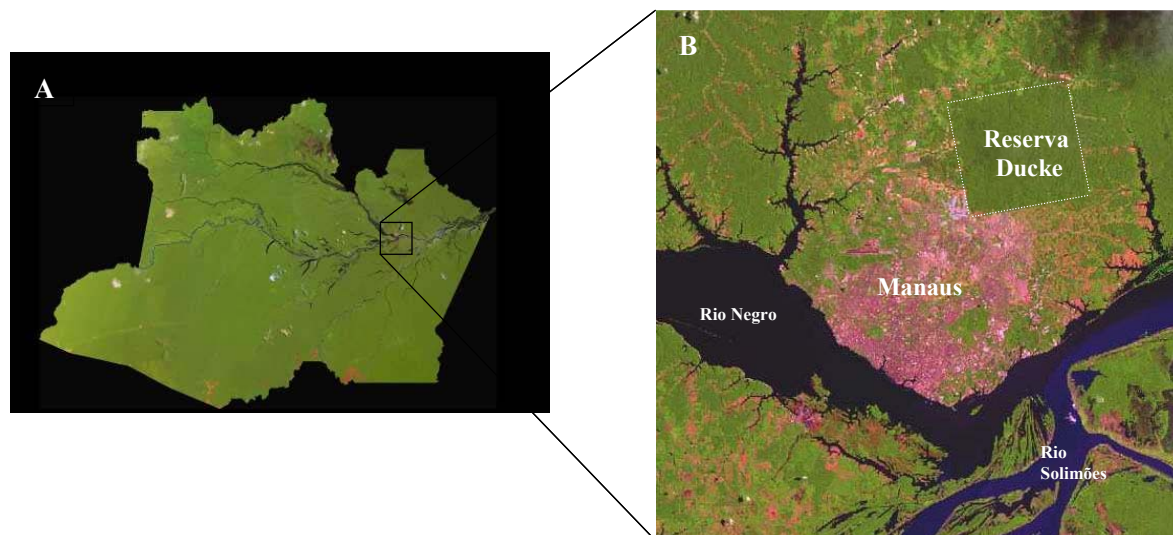
machos em atividade de vocalização, de adultos e juvenis, assim como a efetividade dos métodos empregados durante as amostragens. No capítulo 2, avaliei o papel das variáveis ambientais (inclinação, proporção de argila, número de árvores, volume de liteira e pH) e fator histórico (bacia de drenagem) 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 ESTUDO

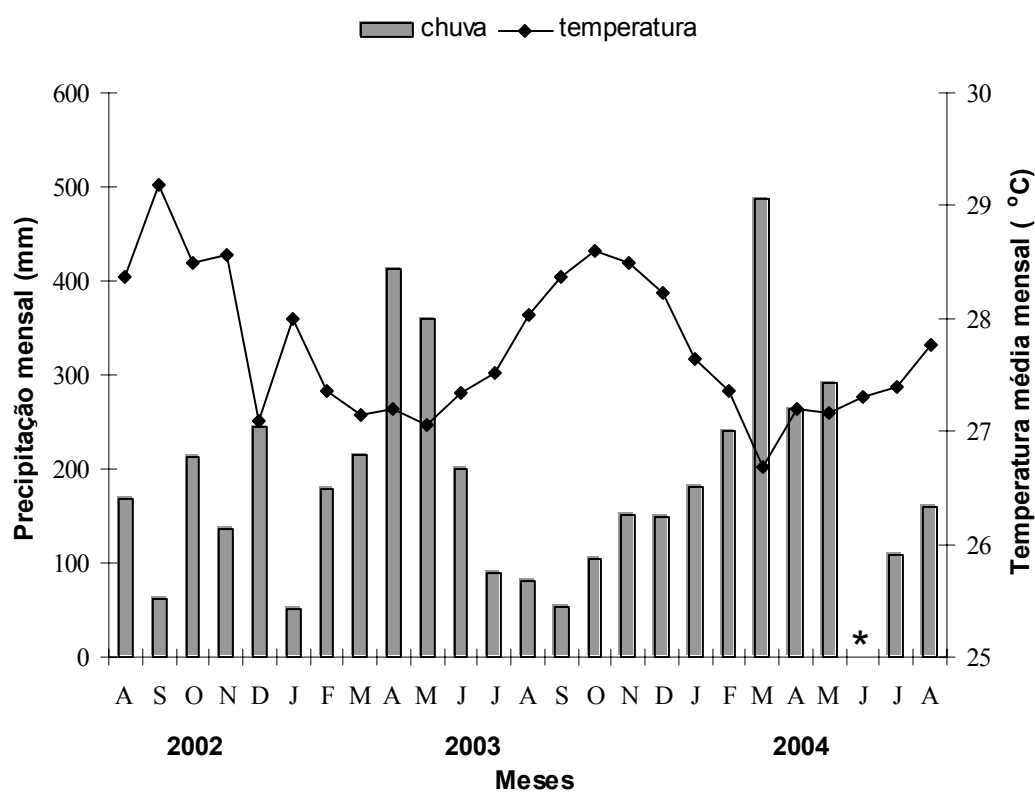
---

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 amarelo alíco (oxisol) de textura muito argilosa, e podzóis (solos 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 possuem 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) compõem 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, Manaus, Amazonas. \* = dados perdidos.



# **CAPÍTULO 1: Variação temporal na abundância e no 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 basal 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 reproduz 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 são variáveis (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 m<sup>2</sup> (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), os efeitos da fragmentação sobre a composição das comunidades (e. g., Tocher et al., 2001), a 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 de Guimarães (2004), os quais foram desenvolvidos em uma meso-escala espacial, a maioria dos trabalhos foi realizada em pequena escala ou em ambientes de reprodução.

Na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus, AM, foram registradas 50 espécies (Lima et al., no prelo), 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 a deposição dos ovos (e.g., *Osteocephalus taurinus*) ou somente para o desenvolvimento dos girinos (e.g., *Phyllomedusa* spp.).

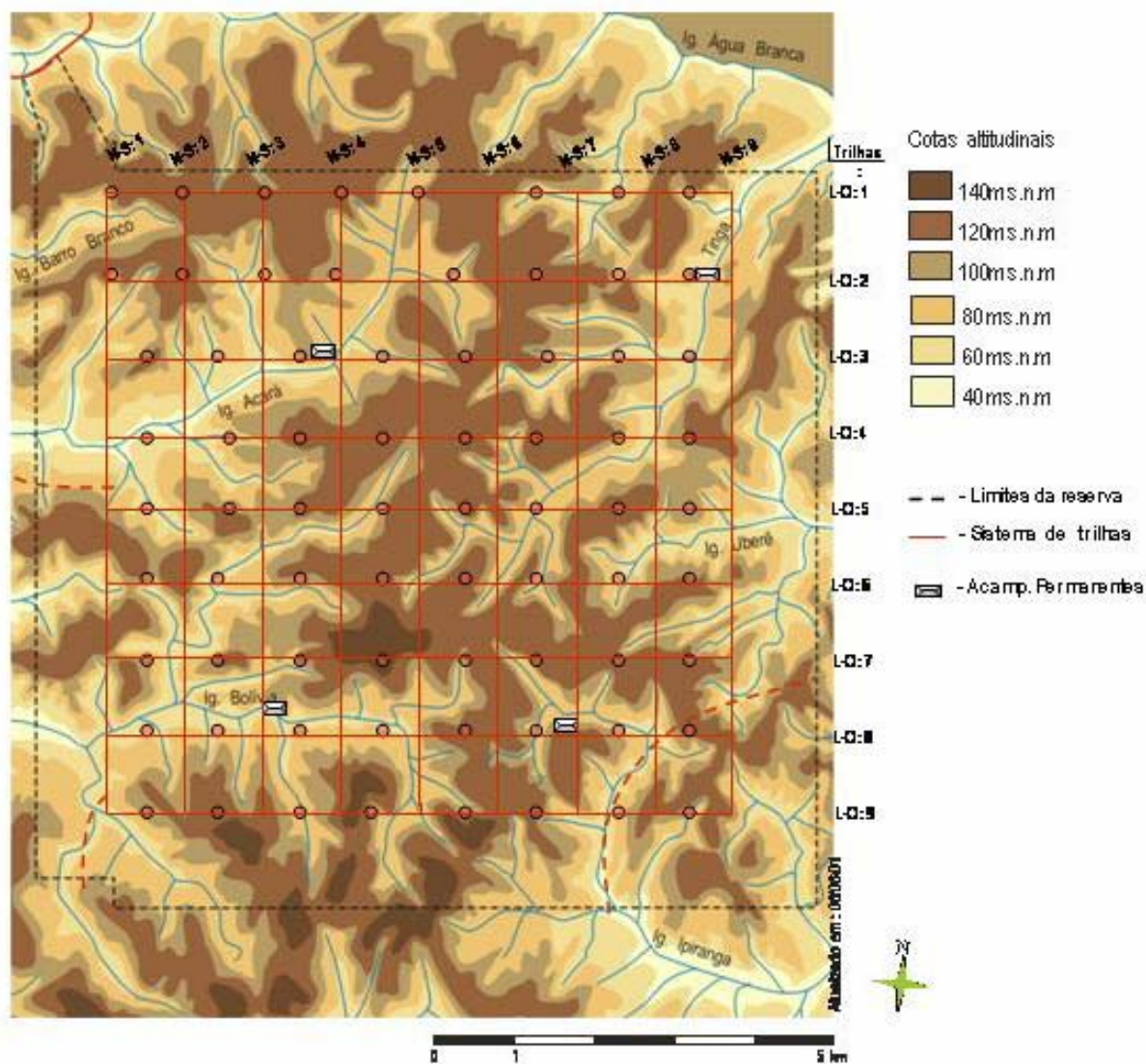
Este trabalho teve por objetivos (1) descrever a composição da anurofauna diurna e noturna com base em diferentes métodos de amostragem e (2) descrever a variação na ocorrência e abundância das espécies de anuros ao longo de duas estações chuvosas em uma floresta de terra-firme na Amazônia central.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Desenho amostral**

A RFAD possui um sistema de trilhas cobrindo 64 km<sup>2</sup>, 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 1.1). 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 1.1:** Mapa topográfico e hidrográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke em Manaus, Amazonas, 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 1.1). As amostragens diurnas duraram, em média 46 dias, enquanto as amostragens noturnas duraram, em média, 49 dias.

**Tabela 1.1:** Período de realização das amostragens diurnas e noturnas e volume acumulado de chuvas de cada período, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM.

<b>Amostragens</b>	<b>Período</b>	<b>Volume de chuva (mm)</b>
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*, com uso de lanterna de cabeça) 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 foi somado.

Cada indivíduo encontrado e capturado nas amostragens diurnas e noturnas, foi identificado quanto a espécie e classificado como adulto ou juvenil.

As espécies foram organizadas em modos reprodutivos, 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.

Para análise da composição de espécies de anuros noturnos foram consideradas as espécies com atividade noturna ou diurna/noturna.

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, índice *Sobs Mao Tau* (Colwell et al., 2004; Colwell, 2005). Os 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, modos reprodutivos e período de atividade

Foram registradas 30 espécies de anuros pertencentes a seis famílias na área de estudo (Tabela 1.2). Essas espécies possuem diferentes locais de oviposição e desenvolvimento dos girinos, o que permitiu o agrupamento em diferentes “modos reprodutivos”. Como locais de oviposição se consideraram solo, riachos e poças temporárias. Vinte e uma espécies tiveram girinos exotróficos com desenvolvimento em ambientes aquáticos (Tabela 1.2, modos reprodutivos 1 a 8). Duas destas espécies depositaram os ovos em água acumulada em bromélias ou em buracos de árvores (Tabela 1.2, modo reprodutivo 4). Nove espécies tiveram girinos exotróficos (*Leptodactylus pentadactylus* e provavelmente *L. stenodema*) ou endotróficos que se desenvolveram em ninhos terrestres (Tabela 1.2, modos reprodutivos 9 a 13).

A maioria das espécies ocorreu principalmente no interior da floresta e tiveram hábito noturno (Tabela 1.2). Apenas duas espécies (*Bufo marinus* e *Hypsiboas lanciformis*) se reproduziram em áreas abertas e foram encontradas eventualmente no interior da floresta. Oito espécies foram encontradas em atividade durante o período diurno (Tabela 1.2), 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 jovens de *Eleutherodactylus fenestratus* são diurnos, enquanto os adultos são noturnos. Os adultos de *B. proboscideus* foram encontrados em atividade noturna apenas durante o período reprodutivo.

Os adultos e os jovens de *B. proboscideus* e *Atelopus spumarius* e jovens de *E. fenestratus* foram encontrados durante a noite repousando sobre plântulas ou sobre pequenos arbustos.

**Tabela 1.2:** Espécies de anuros estudadas agrupadas por família. Modos reprodutivos: 1 = ovos aquáticos e girinos em ambientes lênticos; 2 = ovos aquáticos e girinos em ambientes lóticos; 3 = ovos aquáticos e girinos em poças ao lado dos riachos; girinos podem entrar nos riachos após inundações; 4 = ovos e girinos na água de axilas de folhas de bromélias ou em buracos em árvores; 5 = ovos em ninhos de espuma e girinos aquáticos; 6 = ovos na vegetação acima de riachos, girinos com desenvolvimento aquático; 7 = ovos na vegetação acima de poças, girinos com desenvolvimento aquático; 8 = ovos sobre a liteira; girinos transportados para poças temporárias pelos parentais; 9 = ovos em ninhos de espuma em cavidades no solo; girinos exotróficos com desenvolvimento nos ninhos; 10 = ovos e girinos endotróficos sobre folhas mortas na liteira; 11 = ovos em ninhos de espuma em cavidades subterrâneas; girinos endotróficos se desenvolvem nos ninhos; 12 = ovos e girinos endotróficos em cavidades subterrâneas; 13 = ovos terrestres com desenvolvimento dentro dos ovos. A Faixa auditiva representa a distância máxima aproximada para audição clara de cada espécie.

Família/Espécie	Habitat	Hábito e período de atividade	Sítio Reprodutivo	Modo Reprodutivo	Faixa auditiva (m)
<b>Bufonidae</b>					
<i>Atelopus spumarius</i> (As)	Floresta	terrestre, diurno	Riachos	2	5 – 10
<i>Bufo marinus</i> (Bm)	Áreas abertas e floresta	terrestre, noturno	Lagoas e poças em áreas abertas	1	> 20
<i>Bufo proboscideus</i> (Bp)	Floresta	terrestre, diurno/noturno*	Poças temporárias nas margens de riachos	1, 3	> 20
<i>Dendrophryniscus minutus</i> (Dm)	Floresta	terrestre, diurno	Riachos e poças temporárias	3	5 – 10
<b>Centrolenidae</b>					
<i>Cochranella oyampiensis</i> (Co)	Floresta	arborícola, noturno	Desova sobre folhas acima do riacho, girinos aquáticos	6	> 20
<b>Dendrobatidae</b>					
<i>Colostethus stepheni</i> (Cs)	Floresta	terrestre, diurno	Terrestre, sobre a liteira	10	> 20
<i>Colostethus</i> sp. (Csp)	Floresta	terrestre, diurno	Desovas terrestres, girinos em poças temporárias	8	> 20
<i>Epipedobates femoralis</i> (Efe)	Floresta e bordas	terrestre, diurno	Desovas terrestres, girinos em poças temporárias	8	> 20
<b>Hylidae</b>					
<i>Hypsiboas geographicus</i> (Hge)	Floresta e bordas	arborícola, noturno	Remansos em riachos e poças nas margens de riachos	1, 3	< 5
<i>Hypsiboas granosus</i> (Hg)	Floresta e bordas	arborícola, noturno	Charcos próximos aos riachos	1, 3	> 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	4	> 20
<i>Osteocephalus taurinus</i> (Ot)	Floresta	arborícola, noturno	Poças temporárias	1	> 20



Tabela 1.2 (Continuação)

Família/Espécie	Habitat	Hábito e período de atividade	Sítio Reprodutivo	Modo Reprodutivo	Faixa auditiva (m)
<i>Phyllomedusa bicolor</i> (Pb)	Floresta	arborícola, noturno	Desovas sobre folhas; girinos em poças temporárias de longa duração	7	> 20
<i>Phyllomedusa tarsius</i> (Pta)	Floresta	arborícola, noturno	Desovas sobre folhas; girinos em poças temporárias de longa duração	7	> 20
<i>Phyllomedusa tomopterna</i> (Pto)	Floresta	arborícola, noturno	Desovas sobre folhas; girinos em poças temporárias de longa duração	7	> 20
<i>Trachycephalus resinifictrix</i> (Tr)	Floresta	arborícola, noturno	Buracos em árvores	4	> 20
<b>Leptodactylidae</b>					
<i>Adenomera andreae</i> (Aa)	Floresta	terrestre, diurno/noturno	Terrestre, em câmaras subterrâneas	11	> 20
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i> (Ef)	Floresta e bordas	terrestre, diurno (juvenis) / noturno (adultos)	Terrestre, sobre a liteira	13	> 20
<i>Eleutherodactylus ockendeni</i> (Eo)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, sobre a liteira	13	> 20
<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i> (Ez)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, sobre a liteira	13	> 20
<i>Leptodactylus knudseni</i> (Lk)	Floresta e bordas	terrestre, noturno	Poças temporárias	5	> 20
<i>Leptodactylus mystaceus</i> (Lm)	Floresta	terrestre, noturno	Desovas em câmaras subterrâneas, girinos em poças temporárias	5	> 20
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> (Lp)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, em buracos no solo	9	> 20
<i>Leptodactylus riveroi</i> (Lri)	Floresta	terrestre, noturno	Igarapés e poças temporárias	5	> 20
<i>Leptodactylus rhodomystax</i> (Lr)	Floresta	terrestre, noturno	Poças temporárias nas margens de riachos	5	> 20
<i>Leptodactylus stenodema</i> (Ls)	Floresta	terrestre, noturno	Terrestre, em buracos no solo	9	> 20
<i>Lithodytes lineatus</i> (Ll)	Floresta	terrestre, noturno	Poças temporárias	5	> 20
<b>Microhylidae</b>					
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i> (Sm)	Floresta	fossorial, noturno	Terrestre, fossorial	12	> 20
<i>Synapturanus salseri</i> (Ss)	Floresta	fossorial, noturno	Terrestre, fossorial	12	> 20

\* = atividade noturna somente durante o período reprodutivo.

### **3.2. Composição de espécies de anuros diurnos de liteira**

Nas amostragens diurnas com remoção de liteira foram encontrados 6.036 indivíduos pertencentes a 12 espécies (Tabela 1.3). A comunidade diurna de liteira da RFAD foi 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. *Leptodactylus mystaceus*, *L. pentadactylus*, *L. riveroi* e *E. ockendeni* foram 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 (entre 70 e 72 parcelas). O número de indivíduos dessas espécies aumentou em cada amostragem (Tabela 1.3).

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 1.3:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada e número de indivíduos em cada amostragem, obtidos por amostragens diurnas com revolvimento de liteira na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total corresponde ao número de registro de indivíduos, representado pela soma das três amostragens. \* = espécies noturnas, amostradas ocasionalmente.

Família/Espécie	Número de Parcelas	novembro-dezembro 2002	fevereiro-abril 2003	janeiro-fevereiro 2004	Total
<b>Bufonidae</b>					
<i>Atelopus spumarius</i>	10	5	10	6	21
<i>Bufo proboscideus</i>	34	33	12	17	62
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	24	60	23	49	132
<b>Dendrobatidae</b>					
<i>Colostethus stepheni</i>	72	387	432	534	1.353
<i>Colostethus</i> sp.	15	13	16	14	43
<i>Epipedobates femoralis</i>	2	1	1	-	2
<b>Leptodactylidae</b>					
<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	3.160	6.036

### 3.3. Composição de espécies de anuros noturnos

Nas amostragens noturnas foram registradas 28 espécies (16.073 indivíduos) pertencentes à cinco famílias (Tabela 1.4). *Colostethus* sp., *C. stepheni*, *A. spumarius*, *B. proboscideus* e *D. minutus* tiveram atividade diurna. No entanto, *A. spumarius* e *B. proboscideus* repousam durante a noite sobre plântulas e puderam ser encontrados nas amostragens noturnas, além disso, *B. proboscideus* possuiu atividade noturna durante o período reprodutivo.

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 1.4).

**Tabela 1.4:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada em amostragens noturnas; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de registro de indivíduos encontrados em todas as amostragens na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total de registro de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva. \* = espécies encontradas nos cinco períodos de amostragem noturna.

Família/Espécie	Número de Parcelas	Amostragem Visual	Amostragem Auditiva	Total
<b>Bufonidae</b>				
<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
<b>Centrolenidae</b>				
<i>Cochranella oyampiensis</i>	13	1	143	144
<b>Dendrobatidae</b>				
<i>Colostethus stephensi</i>	11	14	-	14
<i>Colostethus</i> sp.	1	1	-	1
<b>Hylidae</b>				
<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
<b>Leptodactylidae</b>				
<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
<b>Microhylidae</b>				
<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 foi encontrada 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*

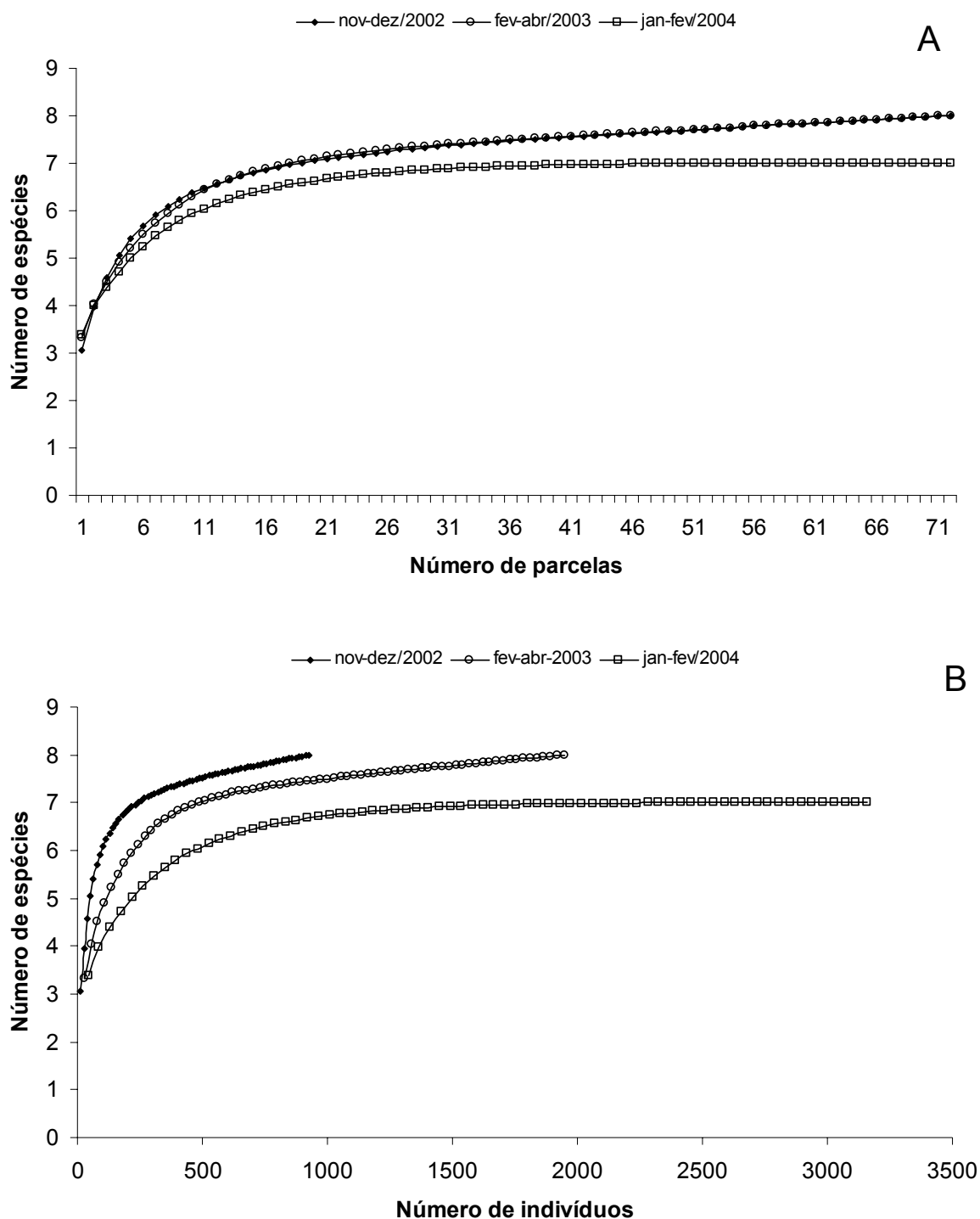
*marinus*, *B. proboscideus*, *H. geographicus*, *P. tarsius*, *L. mystaceus* e *L. lineatus* foram encontradas exclusivamente nas amostragens visuais (Tabela 1.4).

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 1.4).

### **3.4. Variação temporal na composição e abundância das espécies**

Sete espécies foram registradas regularmente nas três amostragens diurnas (Tabela 1.3). 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 1.3). Cerca de 87,5 % das espécies diurnas pôde ser amostradas com aproximadamente 20 parcelas (Figura 1.2A). 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 1.2B).

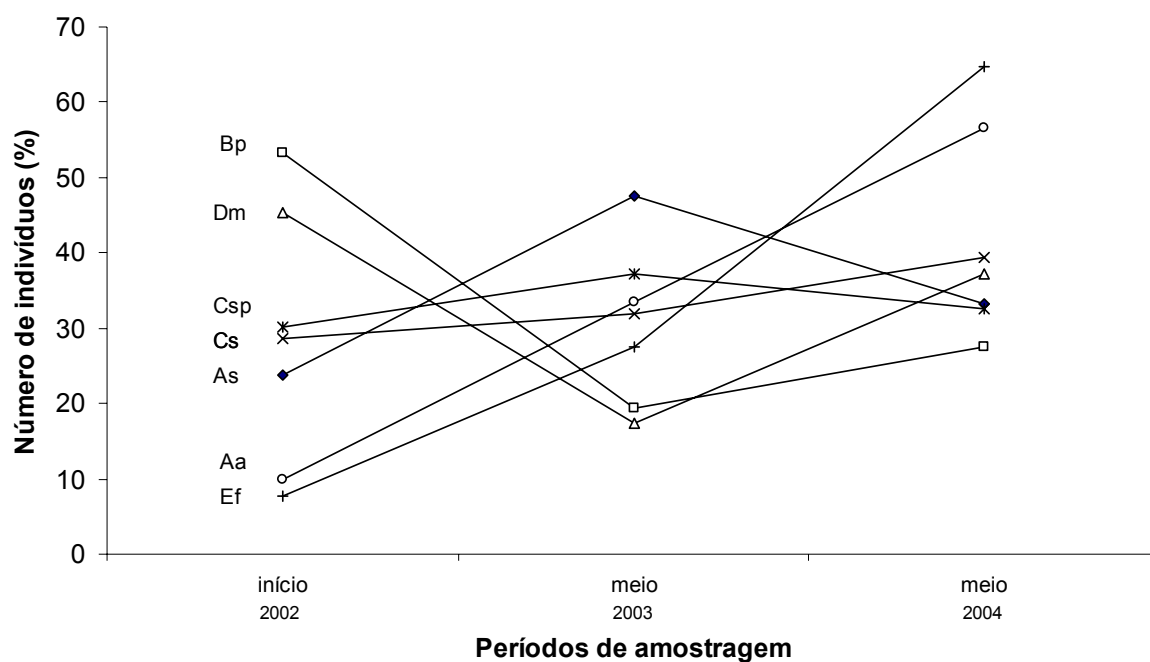


**Figura 1.2:** Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos de anuros (B) para cada amostragem diurna realizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Não foram consideradas as espécies noturnas amostradas ocasionalmente. A amostragem no período de novembro-dezembro/2002 correspondeu ao início da estação chuvosa, enquanto as amostragens fevereiro-abril/2003 e janeiro-fevereiro/2004 corresponderam ao meio das estações chuvosas.

De maneira geral, *B. proboscideus* e *D. minutus* foram encontrados em maior abundância no início do período chuvoso (Figura 1.3). 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 1.3). As duas espécies de *Colostethus* apresentaram pequena variação ao longo dos períodos estudados.

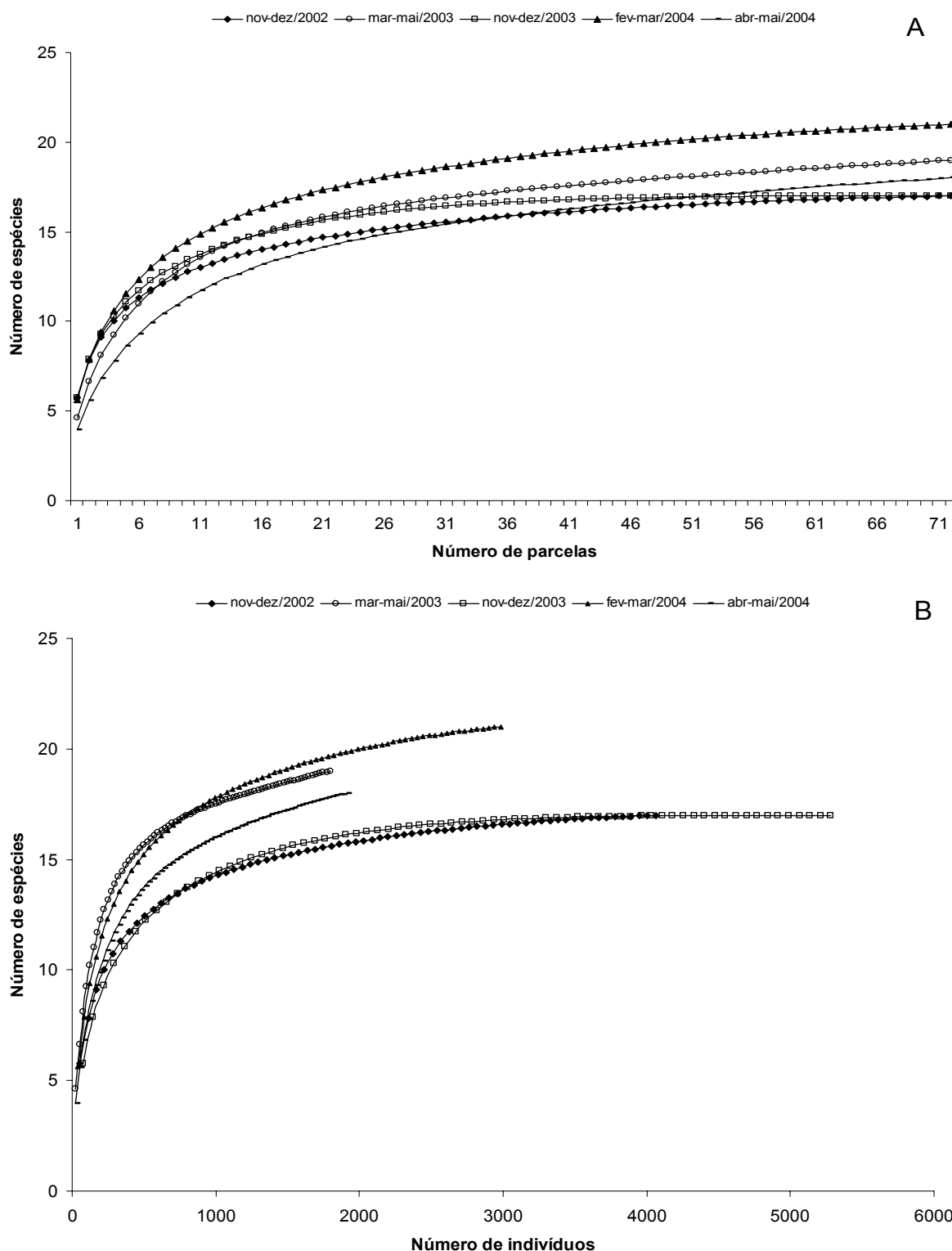
O número de espécies de anuros noturnas variou de 17 no início da segunda estação chuvosa a 21 em plena estação chuvosa (Tabela 1.5), sendo que 14 espécies foram registradas nos cinco períodos de amostragem (Tabela 1.5). O número de espécies em cada parcela variou de uma a 11 (média =  $5,25 \pm 1,9$ , N = 360). A variação no número 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 1.5).

Nas amostragens noturnas os maiores números de indivíduos de anuros foram encontrados no início das estações chuvosas, enquanto que os menores números foram encontrados no final das estações chuvosas (Figura 1.4B). 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 1.4A 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 1.4A). 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 1.4A).



**Figura 1.3:** Variação percentual na abundância das espécies de anuros diurnas de liteira ao longo das estações chuvosas em amostragens realizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. A amostragem ‘início 2002’ correspondeu ao período de novembro-dezembro/2002; a amostragem ‘meio 2003’ correspondeu ao período fevereiro-abril/2003 e a amostragem ‘meio 2004’ correspondeu ao período janeiro-fevereiro/2004. Abreviações dos nomes das espécies como na Tabela 1.2.





**Figura 1.4:** Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas (A) e número de indivíduos de anuros (B) para cada amostragem noturna realizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. As amostragens nos períodos novembro-dezembro/2002 e novembro-dezembro/2003 corresponderam ao início da estação chuvosa; a amostragem realizada em fevereiro-março/2004 correspondeu ao meio da estação chuvosa; a amostragem realizada em março-maio/2003 correspondeu do meio ao final da estação chuvosa e a amostragem de abril-maio/2004 correspondeu ao final da estação chuvosa.

**Tabela 1.5:** Número de indivíduos de cada espécie de anuro encontrados em dois métodos de amostragem realizados no período noturno, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. (V= amostragem visual – adultos/jovens; A= amostragem auditiva). \*= espécies diurnas. Períodos de amostragem como na Figura 1.4.

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
<b>Bufonidae</b>										
<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
<b>Centrolenidae</b>										
<i>C. oyampiensis</i>	0	0	0	30	1/0	32	0	41	0	40
<b>Dendrobatidae</b>										
<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
<b>Hylidae</b>										
<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. tarsi</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
<b>Leptodactylidae</b>										
<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
<b>Microhylidae</b>										
<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).

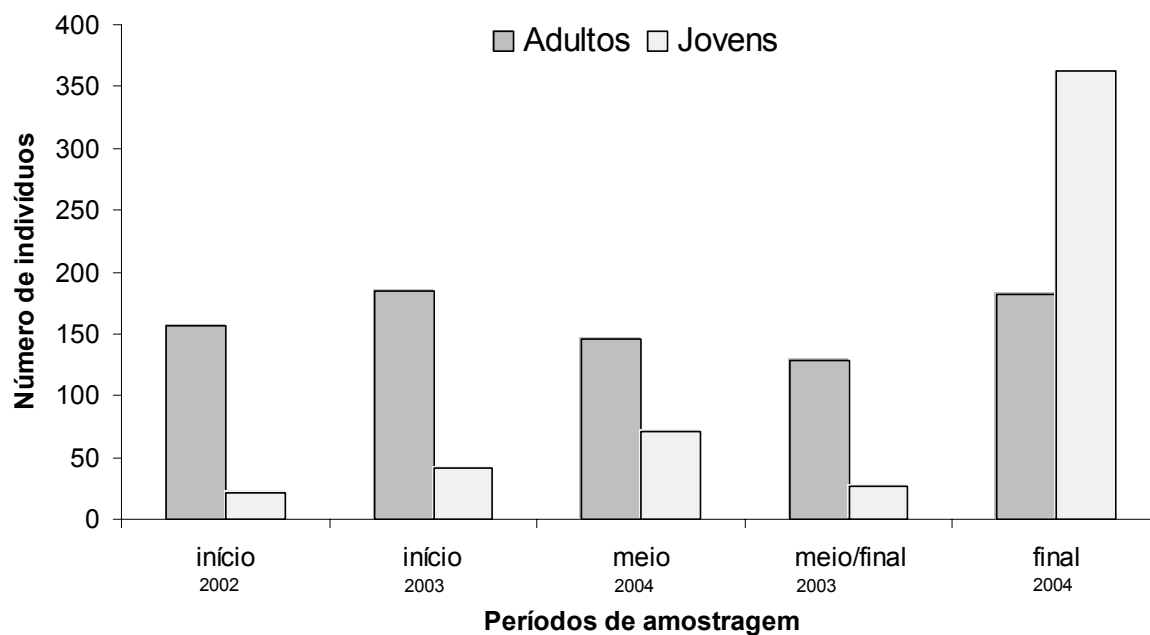
Em quatro dos períodos amostrados durante a noite, o número de adultos foi maior que o de jovens; no entanto, no final da segunda estação chuvosa (abril-maio/2004) o número de jovens foi maior do que o de adultos (Figura 1.5; para detalhes por espécie ver Tabela 1.5).

As espécies noturnas que desovam diretamente na água, foram pouco abundantes (exceto *B. proboscideus* e *O. taurinus*) (Tabela 1.4). 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 1.6). Uma maior porcentagem de indivíduos de *B. proboscideus* foi encontrada no final da estação chuvosa (Figura 1.6), sendo a maioria desses indivíduos jovens (Tabela 1.5).

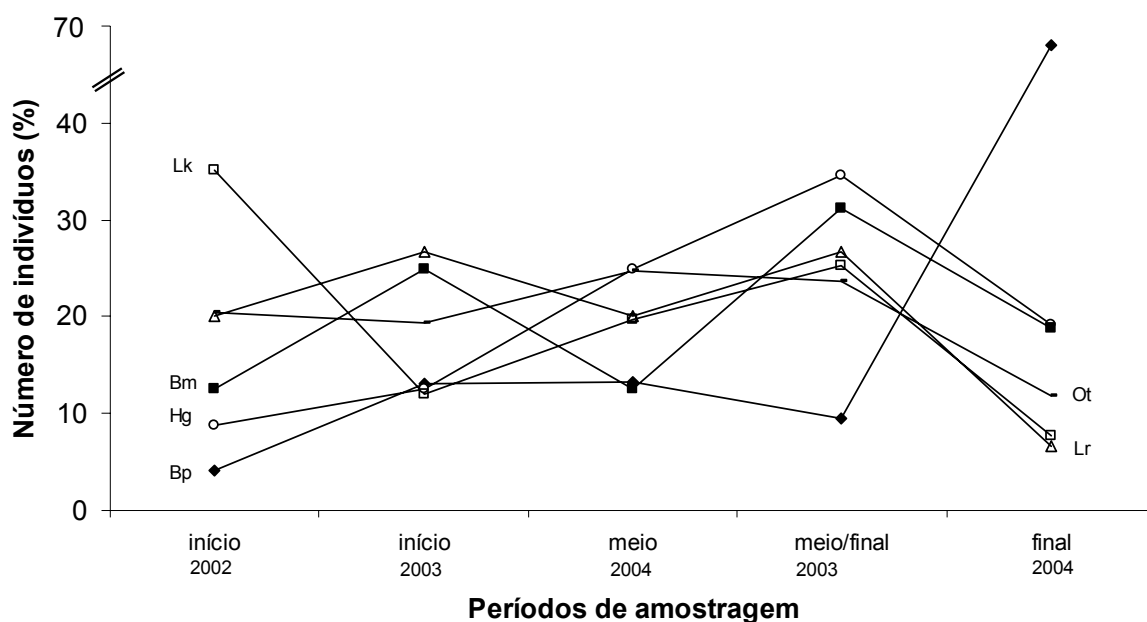
Para as espécies que desovam em ninhos de espuma na margem ou próximo a poças, apenas *L. knudseni* apresentou maior porcentagem de indivíduos no início da estação chuvosa. O número de indivíduos de *L. rhodomystax* foi menor somente no final da estação chuvosa.

Entre as espécies que desovam sobre a vegetação e os girinos, após eclodirem, caem na água, somente *C. oyampiensis* foi abundante (Tabela 1.4) e apresentou maior variação ao longo da primeira estação chuvosa (Figura 1.7). As três espécies de *Phyllomedusa* foram pouco encontradas nas amostragens (Tabela 1.4). As espécies *O. oophagus* e *T. resinifictrix* apresentaram uma maior abundância no início e meio das estações chuvosas (Figura 1.7).

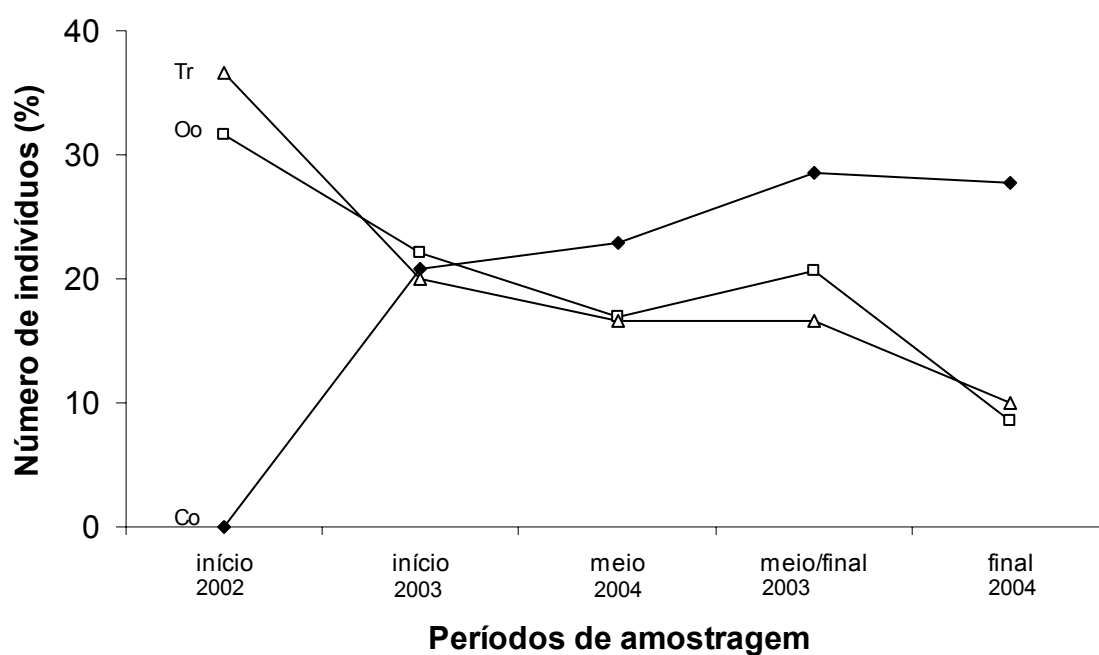
Para as espécies com reprodução independente de corpos d'água, a maioria apresentou maior abundância no início da estação chuvosa (*C. stepheni*, *A. andreae*, *E. fenestratus*, *E. ockendeni*, *E. zimmermanae*, *S. mirandaribeiroi* e *S. salseri*); *L. stenodema* apresentou um padrão contrário, enquanto *L. pentadactylus* apresentou pequena variação na abundância ao longo das estações chuvosas (Figura 1.8).



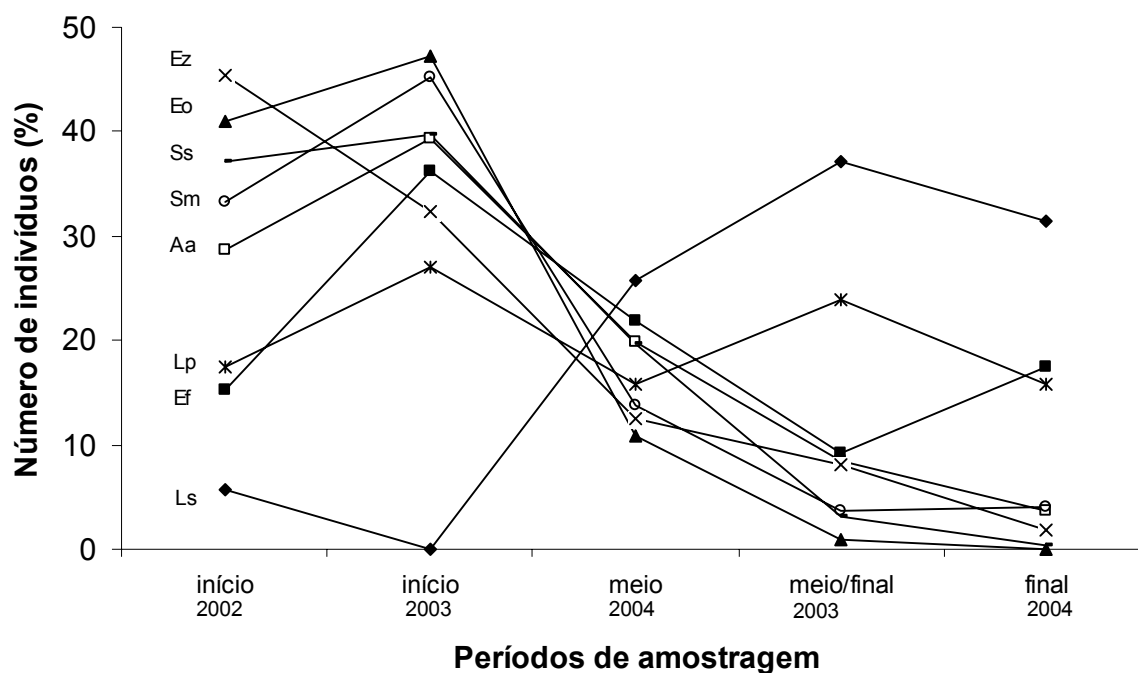
**Figura 1.5:** Número total de adultos e jovens de anuros registrados em cada período de amostragem visual noturna, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. As amostragens ‘início 2002’ e ‘2003’ corresponderam aos períodos de novembro-dezembro/2002 e 2003; a amostragem ‘meio 2004’ correspondeu ao período fevereiro-março/2004; a amostragem ‘meio/final 2003’ correspondeu ao período março-maio/2003 e a amostragem ‘final 2004’ correspondeu ao período abril-maio/2004.



**Figura 1.6:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas arborícolas e de liteira, que se reproduziram em poças temporárias e charcos nas margens de riachos (Modos reprodutivos 1, 3 e 5) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies de anuros conforme Tabela 1.2.



**Figura 1.7:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas arborícolas que desovaram na vegetação acima de riachos ou em sítios aquáticos arborícolas (Modos reprodutivos 4 e 6) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies de anuros conforme Tabela 1.2.



**Figura 1.8:** Variação percentual ao longo das estações chuvosas na abundância de espécies de anuros noturnas de liteira que se reproduziram em ambiente terrestre (Modos reprodutivos 9, 11, 12 e 13) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Períodos de amostragem como na Figura 1.5. Abreviações dos nomes das espécies de anuros conforme Tabela 1.2.

## 4. Discussão

### 4.1. Composição de espécies, modos 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 km<sup>2</sup>. 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 m<sup>2</sup> (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 m<sup>2</sup>. As espécies mais abundantes registradas nas áreas do PDBFF (por ordem de abundância, representando 93,4 % do total: *A. andreae*, *C. stephensi*, *B. proboscideus*, *Eleutherodactylus* spp. e *Colostethus* sp.) também foram as espécies mais abundantes registradas no presente estudo nas amostragens diurnas, indicando uma alta similaridade na composição de espécies entre essas áreas. 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) provavelmente 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 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. Portanto, a baixa abundância dessas espécies nas amostragens pode ter ocorrido pelos seguintes motivos: 1) as espécies são naturalmente raras devido à especificidade de hábitat, 2) o método de amostragem utilizado causou uma baixa detectabilidade dessas espécies ou 3) o número de parcelas que possuíam corpos d'água. Dessa forma, a presença dessas espécies está restrita a alguns sítios reprodutivos dentro da floresta e, a baixa abundância 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 (e. g., 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 é arborícola e encontrada 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.

Uma grande parte das espécies foi representada por aquelas que possuem reprodução independente de corpos d'água (9 espécies, Dendrobatidae, Leptodactylidae e Microhylidae, modos reprodutivos 9 a 13) (Capítulo 2), seguido por espécies que depositam seus ovos em ambientes aquáticos lóticos e lênticos (8 espécies, Bufonidae e Hylidae, modos reprodutivos 1 a 3). As demais espécies depositam seus ovos em ninhos de espuma próximos a poças e os girinos se desenvolvem nessas poças (5 espécies, modo reprodutivo 5), espécies que desovam na vegetação acima de poças (*Phyllomedusa* spp.) ou riachos (*Cochranella oyampiensis*) e os girinos se desenvolvem na água (modos reprodutivos 6 e 7), desovas sobre a liteira com posterior transporte dos girinos para poças (*Colostethus* sp. e *Epipedobates femoralis*, modo reprodutivo 8) 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*, modo reprodutivo 4). 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 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 “basal” 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 um importante 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 jovens, 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* possuem hábitos predominantemente noturnos e jovens 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 áreas na bacia Amazônica e o encontro de mais espécies durante a estação seca ocorreu devido ao aumento no número de jovens (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 amostragens (*P. bicolor*, *P. tarsi*, *P. tomopterna* e *L. lineatus*). Assim como os resultados do presente estudo, a variação no número de espécies encontrada por Duellman (1995) na Reserva Cuzco

Amazônico (Peru) ocorreu devido ao registro de espécies raras e, provavelmente, o registro dessas espécies esteve relacionado com a disponibilidade de ambientes adequados para a reprodução que surgem com o maior volume de chuvas. Uma tendência similar foi encontrada 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 maior número de indivíduos no início da estação chuvosa. A maior abundância dessas espécies no início dos períodos chuvosos explica o maior número total de indivíduos encontrado nas amostragens nos mesmos períodos, devido ao fato dessas espécies possuírem uma ampla distribuição na Reserva (Capítulo 2). A variação 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 do período chuvoso e, conseqüentemente, a ocorrência das espécies pode 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. Nas amostragens noturnas, uma maior abundância de jovens foi encontrada no final da estação chuvosa para a maioria das espécies. Esses registros coincidem com aqueles encontrados por Allmon (1991) e Moreira & Lima (1991), onde o maior número de jovens 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 jovens 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, 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. Variação no número de espécies ao longo dos períodos estudados ocorreu principalmente devido ao registro de espécies pouco comuns, que utilizam ambientes de reprodução específicos. Variação na abundância das espécies mais comuns ocorreu 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 que geram os padrões observados, é uma abordagem central em estudos de ecologia (Begon et al., 1996). Descrever o uso do hábitat por espécies fornece importantes informações ecológicas, e gera padrões macro-ecológicos em escala geográfica (Gaston et al., 1997).

Estudos sobre o uso do hábitat por vertebrados em florestas tropicais têm se baseado nas diferenças na distribuição dos indivíduos entre tipos de hábitat (Emmons, 1984; Rosenberg, 1990; Duellman, 1999) ou em variações altitudinais acentuadas (Fauth et al., 1989; Giaretta et al., 1997, 1999). Entretanto, usar diferenças ou categorias de tipos de hábitat para diferenciar a distribuição de organismos assume que os macrohábitats são relativamente homogêneos e discretos (Watling, 2005). Por outro lado, vários estudos indicam relações entre a distribuição das espécies e o tipo de solo, onde características edáficas e topográficas influenciam a distribuição de espécies de plantas de sub-bosque e de árvores (Lescure & Boulet, 1985; Kahn & Castro, 1985; Clark et al., 1999; Kinupp & Magnusson, 2005). Estudos deste tipo com animais são raros, porém Vasconcelos et al. (2003) encontraram que comunidades de formigas respondem a variabilidade em microhábitat 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 gradiente topográfico produz uma variabilidade de microhábitats 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) têm sido demonstrados influenciar a distribuição de algumas espécies de anuros em diferentes regiões. Hábitats estruturalmente mais simples podem conter um menor número de espécies, o que indica que a riqueza também está associada com a diversidade estrutural do hábitat (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; Van Sluys et al., submetido), ou com uma maior abundância de artrópodes da liteira (Lieberman, 1986). Fatores edáficos, como a umidade do solo (Vonesh, 2001) e o pH (Wyman, 1988), também podem determinar a ocorrência de espécies.

Embora os mecanismos que determinam as diferentes respostas de espécies de anuros a gradientes ambientais não sejam conhecidos em detalhe, parece claro que características fisiológicas dos anuros, tais como pele permeável, tipo de reprodução (terrestre ou aquática) e susceptibilidade dos ovos à desidratação (Duellman & Trueb, 1994, Pearman, 1997) limitam a distribuição das espécies.

Em um contexto amplo, entender a ligação entre variabilidade de hábitat, 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 a 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, cujos girinos se desenvolvem independentemente 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 km<sup>2</sup> 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 foi medida com um clinômetro, e foi representada pela média de cinco medidas tomadas a cada 50 m ao longo da linha central da parcela, apresentou 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 compõem 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 a partir de 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 determinado a partir de categorias de diâmetro (em cm) a altura do peito (DAP) das árvores medidas em cada parcela: 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 (início e meio da estação chuvosa) 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 (em litros) 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 sobre uma 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 sua associação 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 a dados de presença-ausência para as espécies que ocorreram em menos da metade das parcelas (modelo: Presença/Ausência = a + Inclinação + Proporção de argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH).

Antes de testar os modelos de regressão, as variáveis independentes foram avaliadas quanto à 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). As medidas de distância do riacho foram tomadas com menor precisão, por isso optou-se por usar a variável proporção de argila nos modelos preditivos.

As regressões múltiplas, regressões lineares, correlações e teste  $t$  foram realizados com o programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1999) e os testes de Mantel com o programa RT (Manly, 1997).

### **3. Resultados**

Foram registradas nas parcelas seis espécies de Leptodactylidae, duas espécies de Microhylidae e uma de Dendrobatidae (Tabela 2.1).

*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 %.

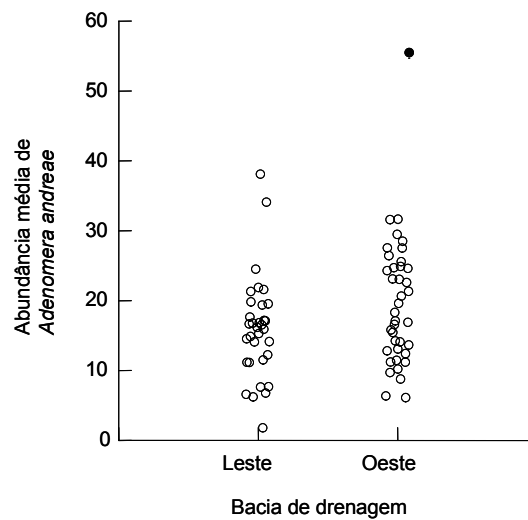
**Tabela 2.1:** Número de parcelas onde cada espécie de anuro foi registrada; as amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos encontrados por amostragem na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O número total de registros de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva.

Família/Espécie	Número de Parcelas	Amostragem visual	Amostragem Auditiva	Total de Indivíduos
<b>Dendrobatidae</b>				
<i>Colostethus stepheni</i>	72	1.352	-	1.352
<b>Leptodactylidae</b>				
<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
<b>Microhylidae</b>				
<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 2.1). No entanto, uma parcela localizada na bacia Oeste apresentou uma média muito superior ao do restante das parcelas (56 indivíduos; média das parcelas = 18,30; DP = 8,48). Retirando-se esta parcela das análises, a diferença na abundância entre as bacias não foi significativa ( $t = -1,795$ ;  $gl = 69$ ;  $P = 0,077$ ).



**Figura 2.1:** Abundância média de *Adenomera andreae* por bacia de drenagem da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. O ponto cheio representa a parcela com a maior abundância média para a espécie.

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 ( $P <$

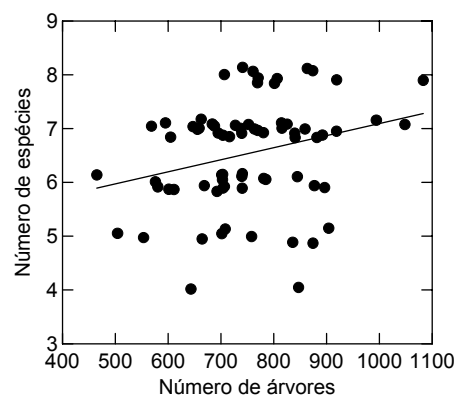


0,0001 em ambos os casos). No entanto, as variâncias explicadas pelas distâncias geográficas foram pequenas tanto para pH ( $r^2 = 0,084$ ) quanto para volume de liteira ( $r^2 = 0,099$ ).

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

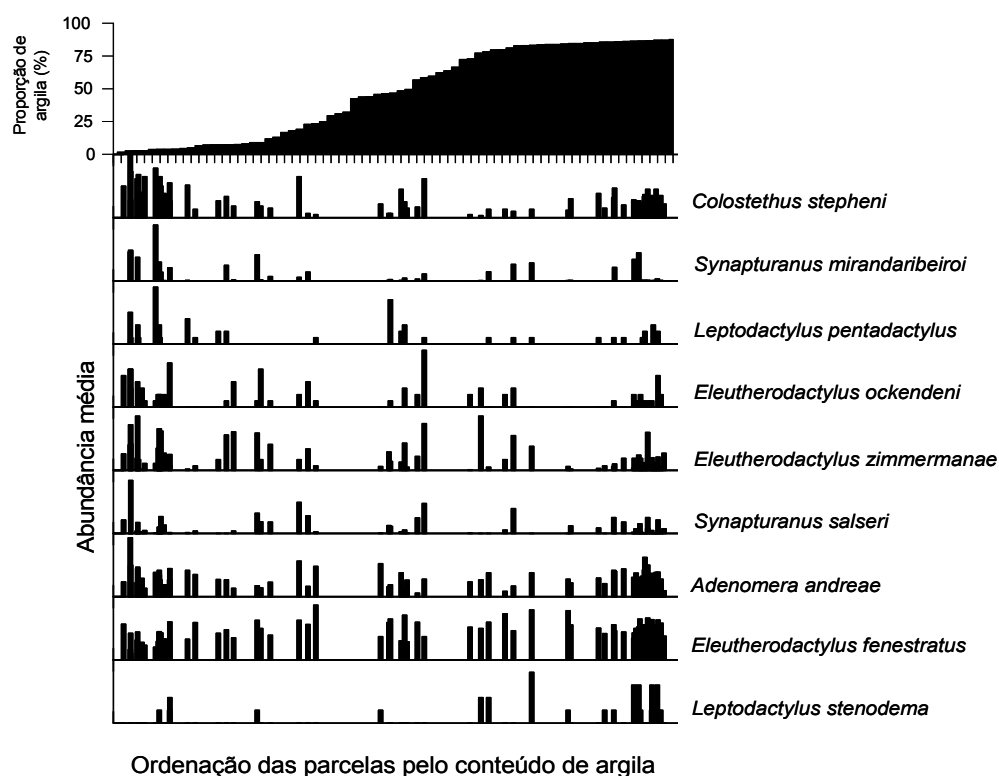
Os efeitos da inclinação (Inc – graus), proporção de argila no solo (Arg - %), número de árvores em cada parcela (Arv), volume da liteira (Lit – litros) e pH foram testados por regressão múltipla para a abundância de cada espécie. Baseado nestas regressões, modelos mais simples, contendo somente as variáveis 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 2.2) com o número de árvores.



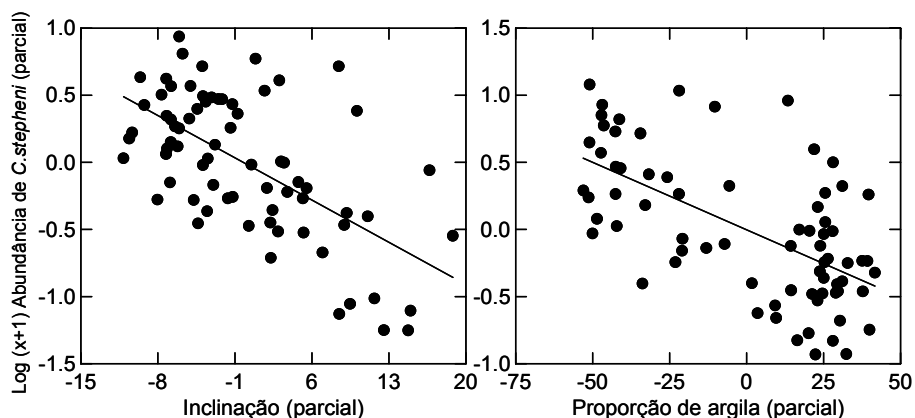
**Figura 2.2:** Relação entre o número de espécies de anuros com reprodução terrestre e o número de árvores na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

O padrão de distribuição das espécies ao longo do gradiente de proporção de argila no solo não foi 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 2.3).



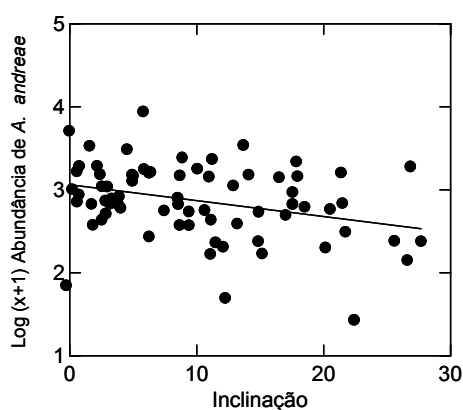
**Figura 2.3:** Distribuição das espécies de anuros com reprodução terrestre ao longo do gradiente de proporção de argila do solo na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2), as quais apresentaram relações negativas com a abundância dessa espécie (Figura 2.4).



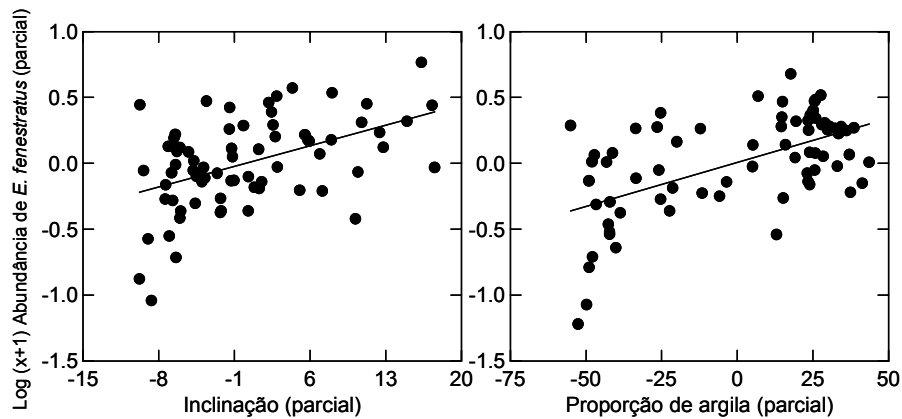
**Figura 2.4:** Relações parciais entre a abundância de *Colostethus stepheni* e as variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2), a qual apresentou relação negativa com a abundância dessa espécie (Figura 2.5).



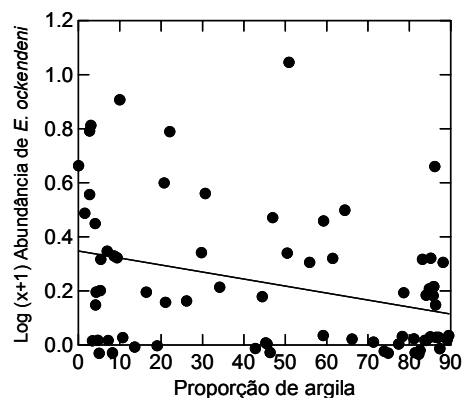
**Figura 2.5:** Relação entre a abundância de *Adenomera andreae* e a inclinação do terreno na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2) e positivos sobre a abundância dessa espécie (Figura 2.6).



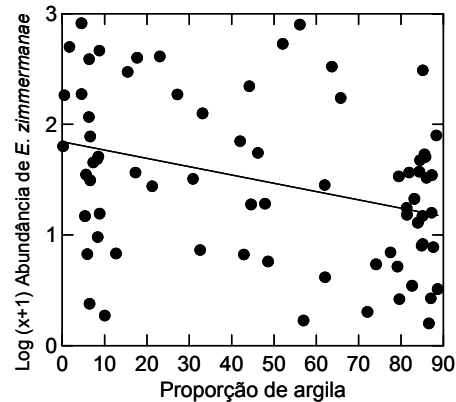
**Figura 2.6:** Relações parciais entre a abundância de *Eleutherodactylus fenestratus* e a variáveis ambientais inclinação do terreno e proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2) e negativo sobre a abundância dessa espécies (Figura 2.7).



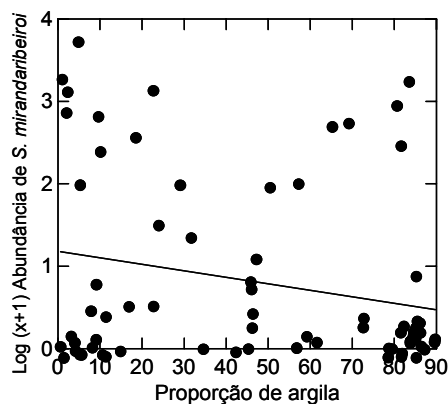
**Figura 2.7:** Relação entre a abundância de *Eleutherodactylus ockendeni* e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2) e negativo (Figura 2.8) da proporção de argila sobre a abundância dessa espécie.



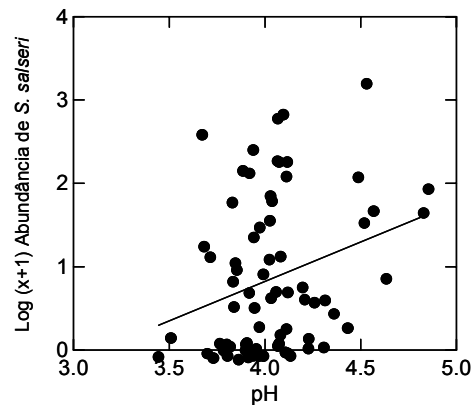
**Figura 2.8:** Relação entre a abundância de *Eleutherodactylus zimmermanae* e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2) e relação negativa (Figura 2.9) sobre a abundância dessa espécie.



**Figura 2.9:** Relação entre a abundância de *Synapturanus mirandaribeiroi* e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 2.2) e relação positiva (Figura 2.10) sobre a abundância dessa espécie.



**Figura 2.10:** Relação entre a abundância de *Synapturanus salseri* e o pH do solo na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

### 3.4. Efeitos das variáveis ambientais sobre a ocorrência das espécies

Os efeitos das variáveis ambientais sobre a presença das espécies de anuros menos abundantes (*L. pentadactylus* e *L. stenodema*) foram avaliados 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 2.3).

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 2.3).

**Tabela 2.2:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 de erro abaixo do nível de significância.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Colostethus stepheni</i>	b= -0,601 t = -6,639 P < <b>0,001</b>	b= -0,518 t = -4,970 P < <b>0,001</b>	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 = <b>0,007</b>	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 < <b>0,001</b>	b= 0,552 t = 4,604 P < <b>0,001</b>	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 = <b>0,005</b>	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 = <b>0,007</b>	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 = <b>0,017</b>	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 = <b>0,033</b>

**Tabela 2.3:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a presença/ausência de cada espécie de anuro na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, derivadas a partir do modelo de regressão logística (Presença/Ausência = a + Inclinação + Proporção de argila + Número de árvores + Volume de Liteira + pH). O valor em destaque representa a probabilidade de erro abaixo do nível de significância.

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 = <b>0,016</b>

#### 4. Discussão

A maioria das espécies de anuros com reprodução terrestre encontradas na RFAD foi influenciada por variáveis topográficas e/ou edáficas. A abundância de *A. andreae* e *C. stepheni*, anuros pequenos e essencialmente diurnos de liteira, foram influenciadas pela inclinação do terreno, enquanto 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 umidade mais baixa 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 de anuros 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 naquela região.

Embora exista uma associação entre a abundância da maioria das espécies de anuros 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). A abundância 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 tiveram maior abundância 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 positiva entre a proporção de argila e a distância dos riachos (ver Material e Métodos). Provavelmente, a proximidade de corpos d'água pode garantir uma maior umidade no ambiente.

A abundância de *S. salseri* e a presença de *L. stenodema* foram influenciadas 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 *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 a 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 estão relacionadas com a topografia de maneira indireta, por efeito de modificações na estrutura da vegetação e do solo (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 entre a profundidade da liteira com a abundância ou número de espécies de anuros (Lieberman, 1986; Fauth et al., 1989; Heinen, 1992; Giaretta et al., 1999; Giaretta, 1999; Vonesh, 2001; Van Sluys et al., submetido), enquanto outros estudos não encontraram qualquer efeito (Scott, 1976; Allmon, 1991; Guimarães, 2004; presente estudo). Talvez, a profundidade da liteira seja um bom preditor se analisada em escalas pequenas, como o estudo de Van Sluys et al. (submetido). A profundidade da liteira 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 estimá-la (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 hábitat reprodutivo, e que a presença de sítios reprodutivos em determinadas áreas é mais importante 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 m<sup>2</sup>) 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 à 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. stephensi* (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 limitada (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 à 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 mostrou uma relação com áreas próximas aos corpos d'água, o que indica que modificações estruturais podem afetá-las essas espécies, apesar do modo reprodutivo que independe de corpos d'água o que permite que ocorram em grande parte do hábitat.

## **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 (e. g., 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 de 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 floresta 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 modo de reprodução 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 compõem a Reserva. Isto demonstra que áreas aparentemente homogêneas podem ter descontinuidades 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 (e. g., *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 com reprodução associada a corpos d’água 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 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme, e (2) o padrão de ocorrência e abundância das espécies entre duas bacias de drenagem que compõem 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 47) 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 Log (x + 1). Antes de testar os modelos de regressão, 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). As medidas de distância do riacho não são precisas, por isso 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 3.1).

*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 3.1).

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 3.1), representando menos que 2 % dos indivíduos amostrados. Para essas espécies não foi possível testar se as variáveis medidas têm um efeito na abundância ou na presença/ausência e portanto não foram incluídas no número de espécies encontradas.

**Tabela 3.1:** Número de parcelas em cada bacia de drenagem onde cada espécie de anuro foi registrada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. As amostragens visual e auditiva indicam o número acumulado de indivíduos de anuros encontrados em todas as amostragens. O número total de registro de indivíduos é a soma das amostragens visual e auditiva.

Família/Espécie	Número de Parcelas		Amostragem visual	Amostragem Auditiva	Total de Indivíduos
	Leste	Oeste			
<b>Bufonidae</b>					
<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
<b>Centrolenidae</b>					
<i>Cochranella oyampiensis</i>	3	10	1	143	144
<b>Dendrobatidae</b>					
<i>Colostethus</i> sp.	-	15	43	-	43
<i>Epipedobates femoralis</i>	1	1	2	-	2
<b>Hylidae</b>					
<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
<b>Leptodactylidae</b>					
<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 a 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

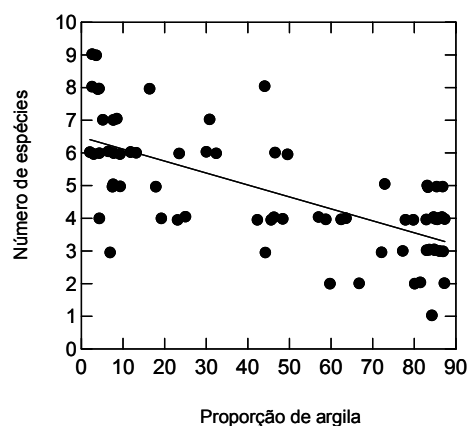
indivíduos na bacia Oeste. *Leptodactylus rhodomystax* e *Colostethus* sp. ocorreram somente na bacia Oeste, enquanto *A. spumarius* foi encontrado somente na bacia Leste (Tabela 3.1).

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 a abundância das espécies**

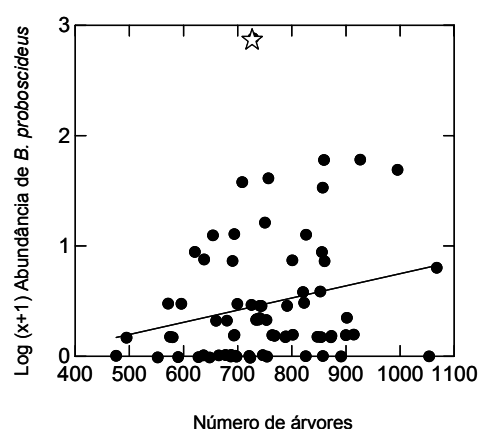
Os efeitos das variáveis Inclinação (Inc - graus), proporção de argila (Arg - %), número de árvores (Arv), volume de liteira (Lit – litros) e pH, foram testados por regressão múltipla para o número de espécies e para cada espécie que ocorreu em pelo menos metade das parcelas. Baseado nestas regressões, modelos mais simples, contendo somente as variáveis que contribuíram significativamente ( $P < 0,05$ ) para as 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 3.1) com a proporção de argila.



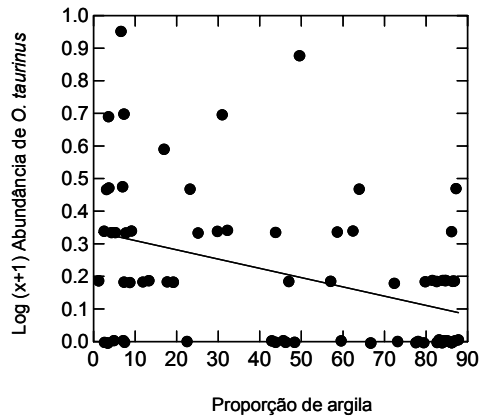
**Figura 3.1:** Relação entre o número de espécies de anuros e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

O modelo não foi capaz de explicar a variância na abundância de *B. proboscideus* ( $B_p = -2,825 + 0,010Inc + 0,003Arg + 0,001Arv + 0,00001Lit + 0,486pH$ ;  $R^2 = 0,137$ ;  $F_{5,65} = 2,070$ ;  $P = 0,080$ ). 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). Nesta parcela foi encontrado um grande número de recém-metamórficos na última amostragem realizada, devido a proximidade de poças utilizadas pela espécie para a reprodução. O número de árvores teve efeito significativo (Tabela 3.2) e positivo (Figura 3.2) sobre a abundância dessa espécie.



**Figura 3.2:** Relação entre a abundância de *Bufo proboscideus* e o número de árvores na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. 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 3.2) e relação negativa (Figura 3.3) sobre a abundância dessa espécie.



**Figura 3.3:** Relação entre a abundância de *Osteocephalus taurinus* e a proporção de argila na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas.

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 3.2).

**Tabela 3.2:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a abundância de cada espécie de anuro da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 avaliados por meio de regressões logísticas.

O modelo de regressão logística 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  $\text{Rho}^2 = 0,403$ ;  $\chi^2 = 16,960$ ;  $P = 0,004$ ). A proporção de argila teve efeito marginalmente significativo sobre a ocorrência dessa espécie (Tabela 3.3).

Para *B. marinus* o modelo 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  $\text{Rho}^2 = 0,086$ ;  $\chi^2 = 5,589$ ;  $P = 0,348$ ). No entanto, foi encontrada relação marginalmente significativa com o número de árvores (Tabela 3.3).

O modelo foi capaz de explicar a ocorrência de *D. minutus* ( $Dm = -18,014 + 0,148Inc - 0,073Arg - 0,001Arv + 0,670Lit + 4,081pH$ ; MacFadeen'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 3.3).

O modelo foi capaz de explicar a ocorrência de *C. oyampiensis* ( $Co = 5,877 + 0,032Inc - 0,070Arg - 0,008Arv$ ; MacFadeen's  $Rho^2 = 0,444$ ;  $\chi^2 = 30,159$ ;  $P < 0,001$ ) e de *Colostethus* sp. ( $Csp = - 3,872 - 0,051Inc - 0,067Arg - 0,0003Arv + 1,006Lit + 0,714pH$ ; MacFadeen'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 3.3).

O modelo foi capaz de explicar a ocorrência de *H. granosus* ( $Hg = 2,119 + 0,167Inc - 0,086Arg - 0,003Arv$ ; MacFadeen'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 3.3).

O modelo não foi capaz de explicar a ocorrência de *T. resinifictrix* ( $Pr = - 0,233 - 0,045Inc - 0,019Arg + 0,006Arv$ ; MacFadeen'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 3.3).

O modelo não foi capaz de explicar a ocorrência de *L. rhodomystax* ( $Lr = - 10,932 - 0,052Inc - 0,008Arg + 0,003Arv + 0,828Lit + 1,303pH$ ; MacFadeen's  $Rho^2 = 0,082$ ;  $\chi^2 = 3,651$ ;  $P = 0,600$ ). Não houve relação significativa com nenhuma das variáveis analisadas (Tabela 3.3).



**Tabela 3.3:** Probabilidades associadas aos efeitos das variáveis analisadas sobre a presença/ausência de cada espécie de anuro na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, 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 no nível de significância de 5 %.

Espécies / Variáveis	Inclinação	Proporção de argila	Número de árvores	Volume de liteira	pH
<i>Atelopus spumarius</i>	$t = -0,545$ $P = 0,585$	$t = -1,860$ $P = 0,062$	$t = 1,520$ $P = 0,128$	$t = 1,461$ $P = 0,143$	$t = -0,522$ $P = 0,601$
<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 relação 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, mas com a associação existente entre o tipo de solo 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 esteve relacionada com 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 pôde ser prevista por meio dos modelos testados ( $0,403 < \text{MacFadden's Rho}^2 < 0,553$ ). 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 ( $R^2 = 0,0001$ ;  $\text{MacFadden's Rho}^2 < 0,09$ ). 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 ou arenoso pelo autor, o que 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).

A abundância 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 três 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 foi constatado que a composição das espécies de plantas de sub-bosque (Kinupp & Magnusson, 2005) e arbustos (Costa et al., 2005; Kinupp & Magnusson, 2005) é diferente 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 foi de 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 chuva (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 próximo a 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 de 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 a 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; Van Sluys et al., submetido), 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). Como o observado para anuros que independem da água para reprodução, a abundância e a ocorrência da maioria das espécies no presente estudo foram influenciadas negativamente pelo aumento da proporção de argila e, portanto, 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 pode estar relacionada com 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 somente podem ser ouvidos a curta distância (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, ser devida à detecção diferencial dessas espécies (Gaston, 1994) com os métodos de amostragem utilizados.

De forma geral, a baixa abundância de muitas das espécies encontradas nas amostragens pode estar refletindo a distribuição das parcelas próximas a riachos. Na área de estudos (64 km<sup>2</sup>) os sítios de amostragem foram distribuídos de forma uniforme e sítios próximos a riachos representam 25 % do total de 72 parcelas. A baixa abundância 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 de 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 hábitat e os requerimentos ecológicos de cada espécie é que estratégias de conservação podem ser elaboradas e implementadas. As florestas nas margens dos riachos podem funcionar como corredores para a dispersão de várias espécies que reproduzem nessas áreas e como mantenedora das condições microclimáticas necessárias à sobrevivência dessas espécies. A remoção da floresta nas áreas próxima a riachos poderia causar alterações na temperatura da água e no microclima, prejudicando o desenvolvimento larval e o deslocamento de adultos (Stoddard & Hayes, 2005). A presença e/ou abundância da maioria das espécies nesse estudo apresentou uma forte relação com a proporção de argila. Devido a proporção de argila apresentar alta correlação com a variável distância do riacho, as relações observadas indicam uma associação com sítios de reprodução em áreas de solo com baixa proporção de argila, as quais estão próximas aos corpos d'água.

Os modelos preditivos incluindo características edáficas e de estrutura do hábitat foram importantes preditores das relações de hábitat em uma escala espacial ampla e provavelmente podem interagir influenciando o hábitat em escalas espaciais mais finas. Os resultados em escalas amplas podem refletir limitações a 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 pode ser apropriado para identificar áreas com alto valor 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 a deposição de 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*). 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 amostradas, onde o maior número de indivíduos foi encontrado no início da estação chuvosa e um maior número de espécies no meio da estação chuvosa. A variação 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 analisadas. 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 se reproduzem em ambientes



aquáticos foi baixa, o que provavelmente refletiu a baixa frequência de parcelas localizadas próximas a riachos (25 % do total de 72 parcelas sobre 64 km<sup>2</sup>). Espécies que se reproduzem na água provavelmente utilizam as margens dos riachos como corredores de dispersão, reduzindo a chance de encontrá-las 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 a riachos, existe uma menor concentração de argila, o que indica que as espécies foram encontradas principalmente nas áreas próximas a 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 sobre a distribuição de três espécies que foram restritas a uma das bacias (*Atelopus spumarius* – bacia Leste; *L. rhodomystax* e *Colostethus* sp. – bacia Oeste) e sobre a abundância de *Cochranella oyampiensis*. Estas diferenças podem estar relacionadas com a sobrevivência dos girinos em função da predação por peixes (Hero et al., 1998), considerando que a composição de espécies de peixes foi diferente entre as bacias de drenagem ou pela diferença nas características físico-químicas da água (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 alto valor de conservação para anfíbios 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*. 3<sup>rd</sup> 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.
- Castilho, C.V. 2004. *Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km<sup>2</sup> 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>.
- Colwell, R.K.; Mao, C.X.; Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10):2717-2727.
- 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. Hábitat 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 understorey 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.; Hero, J.-M.; Araújo, M.C. 1999. The rise and fall of a population of *Hyla boans*: reproduction in a Neotropical gladiator frog. *Journal of Herpetology*, 33:647-656.
- 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>>.
- Manly, B.F.J. 1997. *RT – a Program for Randomization Testing*. Version 2.1. Centre for Applications of Statistics and Mathematics, University of Otago, Otago, New Zealand.
- 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. Hábitat 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.
- Van Sluys, M.; Vrcibradic, D.; Esbérard, C.E.L.; Alves, M.A.S.; Bergallo, H.G.; Rocha, C.F.D. (submetido). Ecological parameters of the leaf litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro State, Brazil. *Austral Ecology*.
- 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. 2005. Edaphically-biased distributions of amphibians and reptiles in a lowland tropical rainforest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40:15-21.
- 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 of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. In: Gentry, A.H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, USA. p. 426-454.
- Zimmerman, B.L. & Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of hábitat 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.

<b>Família/Espécie</b>	<b>Família/Espécie</b>
<b>Bufonidae</b>	<b>Leptodactylidae</b>
<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>
<b>Centrolenidae</b>	<i>Eleutherodactylus zimmermanae</i>
<i>Cochranella oyampiensis</i>	<i>Leptodactylus fuscus</i> *
<b>Dendrobatidae</b>	<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>
<b>Hylidae</b>	<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>	<b>Microhylidae</b>
<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>	<b>Pipidae</b>
<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>

